



HAL
open science

Caractérisation physiologique de la réponse à la sécheresse de la Lavande et du Lavandin : impact de la culture inter-rang

Lia Lamacque

► **To cite this version:**

Lia Lamacque. Caractérisation physiologique de la réponse à la sécheresse de la Lavande et du Lavandin : impact de la culture inter-rang. Biologie végétale. Université Clermont Auvergne [2017-2020], 2020. Français. NNT : 2020CLFAC012 . tel-02985392

HAL Id: tel-02985392

<https://theses.hal.science/tel-02985392>

Submitted on 2 Nov 2020

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

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

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie, Santé, Agronomie et Environnement

Université Clermont-Auvergne

Thèse

Présentée pour l'obtention du grade de

Docteur d'Université

Spécialité biologie végétale

Lia Lamacque

Caractérisation physiologique de la réponse à la sécheresse de la
Lavande et du Lavandin : impact de la culture inter-rang

Soutenue publiquement le 9 juin 2020

Rapporteuses :

Sylvie Baudino, Professeure des Universités, Université Jean Monnet Saint-Etienne

Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot, Chargée de recherche HDR, INRAE Nancy

Florence Volaire, Chargée de recherche HDR, INRAE Montpellier

Examineurs :

Thierry Améglio, Directeur de recherche, INRAE Clermont-Ferrand

Philippe Gallois, Directeur technique de l'Iteipmai, Montboucher-sur-Jabron

Président du jury :

Jean-Louis Julien, Professeur des Universités, Université Clermont-Auvergne

Directeur de thèse :

Stéphane Herbette, Maître de conférences HDR, Université Clermont-Auvergne

Résumé

Les cultures françaises de Lavande et Lavandin sont soumises à un sévère dépérissement, résultant de l'interaction entre la maladie du Stolbur et des sécheresses de plus en plus intenses et fréquentes. L'amélioration de la résistance des lavanderaies est un défi pour sauvegarder cette filière à fort impact économique, touristique et social dans son territoire. Un projet associant des partenaires de la recherche et de la filière lavandicole vise à augmenter la résistance des cultures par des nouvelles pratiques. Dans ce cadre, les objectifs de la thèse ont été i) d'identifier des indicateurs physiologiques de l'état de stress, et en particulier un seuil physiologique de non-récupération, suite à des sécheresses sévères chez la Lavande et le Lavandin et ii) évaluer l'effet de la pratique agro-écologique de la culture en inter-rang sur la réponse du Lavandin à la sécheresse estivale. Par ailleurs, une étude sur les prévisions climatiques focalisée sur les départements de production a révélé une augmentation des températures estivales et automnales et une diminution des précipitations automnales à l'horizon proche (2021-2050), confortant l'intérêt de nos travaux pour la filière.

Pour suivre en continu l'état physiologique des plants lors d'une sécheresse, des dendromètres de type PépiPIAF, qui mesurent les variations du diamètre des tiges, ont été utilisés sur ces espèces. Deux indices liés à l'intensité de la sécheresse et aux dégâts engendrés ont ainsi été identifiés : le pourcentage de perte de diamètre (PLD) et la perte de capacité de réhydratation (PLRC). Les plants ne récupéraient pas d'une sécheresse (PLRC = 100%) lorsque le PLD avait atteint une valeur maximale d'environ 21%. Ces résultats signifient que l'incapacité à récupérer survient lorsque les réservoirs élastiques d'eau sont vides et démontrent ainsi leur importance lors de sécheresses intenses. Lors des déshydratations, des mesures acoustiques et de fuites d'électrolytes ont montré que cette incapacité était associée à des dégâts cellulaires importants, et non à un haut niveau d'embolie. Ces deux indices développés en conditions contrôlées ont aussi permis de diagnostiquer l'état de stress de lavandins en champ. Les dendromètres sur les lavandins ont révélé une contrainte hydrique exercée par un couvert végétal en inter-rang pendant la période de croissance et de sécheresse estivale. Le stress hydrique fut plus précoce avec ce couvert, mais l'intensité de la sécheresse identique à celle avec un sol nu en inter-rang. Outre l'importance de ces travaux pour la recherche fondamentale, en particulier sur les mécanismes de mortalité des plantes, ces résultats ouvrent des perspectives sur l'anticipation des mortalités en lavanderaie, voire sur le pilotage de l'irrigation de ces cultures, pour un contrôle raisonné de la contrainte hydrique nécessaire à la production d'huiles essentielles, mais dommageables pour les plants selon son intensité et la période.

Mots clés : Lavande, Lavandin, sécheresse, mortalité, seuil physiologique, hydraulique, embolie, récupération, LVDT, dendromètres, couverts végétaux, inter-rang

Abstract

French Lavender and Lavandin crops are subject to severe dieback, resulting from the interaction between Stolbur's disease and increasingly intense and frequent droughts. Improving the resistance of Lavender plantations is a challenge to safeguard this sector with a strong economic, tourist and social impact on its territory. A project involving partners from research and the Lavender sector aims to increase crop resistance through new practices. Within this framework, the objectives of the thesis were i) to identify physiological indicators of the state of stress, and in particular a physiological threshold of non-recovery, following severe droughts in Lavender and Lavandin and ii) to evaluate the effect of the agro-ecological practice of inter-crop cultivation on the response of Lavandin to summer drought. In addition, a study on climate forecasting focused on production departments revealed an increase in summer and autumn temperatures and a decrease in autumn rainfall on the near horizon (2021-2050), confirming the interest of our work for the sector.

To continuously monitor the physiological condition of the plants during a drought, PépiPIAF-type dendrometers, which measure variations in stem diameter, were used on these species. Two indices related to the intensity of the drought and the damage caused were thus identified: percentage loss of diameter (PLD) and loss of rehydration capacity (PLRC). Plants did not recover from a drought (PLRC = 100%) when the PLD had reached a maximum value of about 21%. These results mean that the inability to recover occurs when the elastic water storage are empty, thus demonstrating their importance during intense droughts. During dehydration, acoustic measurements and electrolyte leakage showed that this inability was associated with significant cell damage and not a high level of embolism. These two indices developed under controlled conditions also made it possible to diagnose the stress state of lavandins in the field. Dendrometers on lavandins revealed water stress exerted by an inter-crop vegetation cover during the growing season and summer drought. The water stress was earlier with this cover but the intensity of the drought was identical to that with bare soil. In addition to the importance of this work in fundamental research, in particular on the mechanisms of plant mortality, these results open perspectives on the anticipation of mortality in Lavender plantations, and even on the management of irrigation of these crops, for a reasoned control of the hydric stress necessary for the production of essential oils but harmful to the plants according to its intensity and the period.

Key words : Lavender, Lavandin, drought, mortality, physiological threshold, plant hydraulic, embolism, recovery, LVDT, dendrometers, vegetation cover, inter-crop



Cette thèse a été financée par une Convention Industrielle de Formation par la Recherche (CIFRE) et s'inscrit dans le cadre d'une collaboration entre l'Institut Technique Interprofessionnel des Plantes à Parfum, Médicinales et Aromatiques (Iteipmai) et l'UMR de Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre en Environnement Fluctuant (PIAF).

Elle fait partie intégrante du projet RECITAL (Réponses aux Évolutions Climatiques par l'Innovation et les Techniques Alternatives dans les Lavanderaies) qui est supporté par un financement CASDAR et rassemble l'UMR PIAF (INRAE-Université Clermont-Auvergne), l'Iteipmai, le Crieppam, le lycée Terre d'Horizon de Romans-sur-Isère et les Chambres d'Agriculture de la Drôme et du Vaucluse. Ce projet a par ailleurs bénéficié d'un co-financement professionnel apporté par le Cihéf (Comité Interprofessionnel des Huiles Essentielles Françaises)

Les travaux de cette thèse ont été réalisés au sein de l'UMR PIAF à l'Université Clermont Auvergne de Clermont-Ferrand, au lycée horticole Terre d'Horizon à Romans-sur-Isère, à la station sud-est de l'Iteipmai à Montboucher-sur-Jabron et au Crieppam à Manosque.



Remerciements

Je tiens d'abord à remercier avec chaleur et sincérité **mes encadrants** : l'Iteipmai, Stéphane Herbette et Thierry Améglio qui m'ont permis de réaliser ce projet de thèse. Merci pour la confiance que m'avez témoignée et l'accompagnement de qualité que j'ai reçu.

Un grand merci en particulier à Stéphane, pour ta disponibilité, tous tes conseils qui m'ont permis de m'améliorer sans cesse, et pour tout ce que j'ai appris durant ces trois années.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux **membres du jury**, Sylvie Baudino, Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot, Florence Volaire, Thierry Améglio, Jean-Louis Julien et Philippe Gallois, d'avoir accepté de lire et évaluer mes travaux.

Merci aux **membres de mes deux comités de thèse**, Thierry Améglio, Pierre Danelon, Philippe Gallois, Benjamin Lemaire, Jean-Marc Limousin et Florence Nicolè, pour leurs conseils et leur regard critique qui m'ont aidée à avancer lors de ces trois années de travail.

Merci à tous **les partenaires du projet RECITAL et aux membres des comités de pilotage**.

Je tiens ensuite à remercier toutes les personnes qui m'ont aidée pour les expérimentations et/ou accueillie, et sans qui cette thèse n'aurait pas pu avoir lieu :

Au lycée horticole à Romans-sur-Isère : Pierre Danelon, Caroline Baconnier, Vincent Fazekas, Pauline, Jérôme, et toute l'équipe de l'exploitation. Ces quelques mois passés en votre compagnie ont été incroyables, merci pour ces fous rires et merci pour l'aventure avec les chats dans la serre ! Le départ avait été difficile...

Au Crieppam, merci à Thomas Costes et Robin Fouquer de vous être levés si tôt le matin pour m'accompagner, et merci à toute l'équipe pour votre aide et votre accueil.

À l'Iteipmai, merci à toute l'équipe de Chemillé : Florence, Céline et Lauren pour votre aide dans les déplacements et papiers administratifs, merci à tous les autres que j'ai eu le plaisir de rencontrer et côtoyer à l'occasion des réunions semestrielles et autres visites à l'usine Cointreau ou escape game...

Merci aussi à toute l'équipe de La Vesc, Benjamin, Guillaume, Philippe et Sara, pour cet accueil toujours parfait dans la joie et la bonne humeur, malgré la chaleur insupportable ! Merci en particulier à Caroline, qui s'est toujours portée volontaire pour se lever avec moi à 3 heures du matin, sans toi mes déplacements n'auraient pas été si agréables et grâce à toi j'ai pu manger le soir ! Merci d'avoir autant assuré lorsque j'ai

dû aller récupérer ma voiture-corbillard à la fourrière à 6 heures du matin avant le potentiel hydrique...
Merci aussi aux stagiaires, notamment François et Louis toujours enthousiastes d'aider, même lorsque cela impliquait de se lever si tôt.

Au PIAF : merci à Dominique Tiziani et Sylvie Vayssie, sans vous mes nombreux déplacements et commandes auraient été impossibles, vous m'avez énormément facilité la vie ; merci Norbert Frizot pour ta gentillesse et ton aide avec le matériel informatique.

Merci à toutes les personnes qui m'ont aidée pour installer les expérimentations, réaliser les mesures, et conseillée : Pierre Conchon, Romain Souchal, Julien Cartailier, Christophe Serre, Jérôme Ngao, Patrice Chaleil, Aline Faure, Têtè Barigah, Rudy Bouchet. Un grand merci à Guillaume Charrier de m'avoir permis de réaliser l'expérimentation en acoustique et de m'avoir beaucoup aidée, merci aussi à Florian Sabin pour son aide. Merci à Paulo et Fernanda pour toute l'aide sur mes expérimentations et votre gentillesse légendaire (merci aussi pour ce souvenir incroyable dans les Pyrénées).

Merci à toute l'équipe SuReau.

Merci à tous les autres, ceux qui m'ont fait rire (parfois un peu trop fort, pardon Stéphane Ploquin), ceux avec qui j'ai pu discuter, emprunter du matériel ou ceux que j'ai simplement croisés quotidiennement :

Bruno Moulia, André Marquiez, Félix Hartmann, Pascal Walser, Stéphane Ploquin, Marc Saudreau (merci de m'avoir emmenée courir), Nicolas Dones (merci de m'avoir forcée à faire la TransVolcanique), Hervé Cochard, Torres, Brigitte Saint-Joanis, Brigitte Girard, Marc Vandame, Aurélie Grosperin, Éric Badel (merci d'avoir récupéré mes pots en Ardèche), Stéphane Andanson, Danielle Creek, Chris Blackman, Maurin, Arnoul, Arnould et tous les autres membres du Piaf Croüel et Fac, permanents ou de passage.

À vous tous qui aviez fait du Piaf ma maison pendant ces trois années (oui oui, j'y ai passé plus de temps qu'à mon appartement !).

Je remercie évidemment tous mes collègues **stagiaires-doctorants-et-Ludo**, qui sont devenus plus que ça. Benjamin, merci pour ta gentillesse. Cédric, toi mon collègue de bureau pendant ces trois ans, un grand merci pour tout ce que tu m'as apporté, pour m'avoir autant épaulée et pour tous ces fous rires (ah, mais d'accord ! le café et les Pyrénées en Top 1 évidemment). Clémence ma Cleubie la plus folle du monde (j'espère qu'on retournera au PAL *comme même*). Erwan, merci pour ces quelques petites aventures, j'espère qu'on retournera skier quand il fera beau et que j'aurais acheté une pelle et des chaînes. Lise, un énorme merci de m'avoir accompagnée depuis tes premiers SMS sur le Xyl'Em, alors qu'on ne se connaissait pas, jusqu'au Pariou, mais aussi de m'avoir fait autant rire (les respirations fous rires, le crapeau). Lucie, merci pour tes histoires de vie drôles, GoT en mode cinéma (mais on ne dira pas où) et de m'avoir parlé de Brooklyn 99 (tu as sauvé mon confinement et ma vie - pour de vrai). Ludo, pour ton soutien

constant, tous tes messages dans les moments les plus difficiles et ton aide précieuse, la pause de 15h06 et ton désormais célèbre « ça va bien se passer » (qu'on cite en permanence : Ludo, *since he was born*). Marine merci pour tes accents à mourir de rire, ton humour, les messages de soutien et plus récemment les moments #mylife le matin à 7 heures au labo avec ton petit chauffage de surcroît. Marylou, merci d'avoir partagé mon(ton) bureau ces derniers mois, nos analyses secrètes sur le tableau et de partager ma passion pour les gaufres, desserts et autre risotto-frites. Enfin, merci Romain d'avoir partagé ces trois ans et pour ce souvenir des coussins en feu un jour de raclette.

Merci infiniment aux **Biatches Enflammées et aux Zouz(in)'Rat**, pour tous ces souvenirs, ces fous rires, ces moments absurdes (98515698745 au total) et cette passion du gras... J'espère que ça durera encore longtemps (t'entends Guézu ?!) !

J'ai aussi une pensée pour Chatoune et Michèle Boudin, parce qu'avoir des chats au labo c'est quand même vachement cool.

Les pauses clandestines vont beaucoup me manquer. Vous m'avez tous fait aimer l'Auvergne et vous êtes la raison pour laquelle ça sera si difficile de partir...

Enfin, je remercie chaleureusement toute **ma famille et mes proches** pour ce soutien indéfectible, depuis le Vercors en passant par le Maroc et jusqu'au Pérou (bientôt le Mexique), mes parents qui m'ont appris que même avec mon vélo cassé, blessée et pleine de boue je passerai la ligne d'arrivée, mes grands-parents, merci aux Marmottes, aux Patatos. Merci à Justine d'être présente depuis si longtemps. Merci à Fanny et Nico pour tous ces messages quotidiens et fous rires (une vie de roots oui !). Fanny, merci d'avoir relu la thèse en un temps record et corrigé les nombreuses fautes (le plus-que-parfait ? haha). Merci aussi à la famille de Charly, à Jean-Marc. Mon dernier remerciement va à Charly, pour m'avoir autant soutenue, autant écoutée et supportée malgré la distance, merci de me faire toujours autant rire.

Merci à tous ceux que j'oublie et ceux qui prendront le temps de lire ma thèse.

Liste des abréviations

AE	Emissions acoustiques ultrasoniques
AE₁	Premier pic d'émissions acoustiques lors d'une déshydratation létale
AE₂	Second pic d'émissions acoustiques lors d'une déshydratation létale
AMC_j	Amplitude maximale de contraction journalière d'une tige ligneuse
C	Capacitance hydraulique
CASDAR	Compte d'affectation spécial pour le développement agricole et rural
CIHEF	Comité interprofessionnel des huiles essentielles françaises
CNPMAI	Conservatoire national des plantes à parfum, médicinales, aromatiques et industrielles
Criepmam	Centre interprofessionnel d'expérimentation en plantes à parfum aromatiques et médicinales
D_{max}	Diamètre maximal avant un arrêt d'irrigation
D_{min}	Diamètre minimal avant une réhydratation à la capacité au champ
D_{max_j}	Diamètre maximal de la journée avant midi
D_{min_j}	Diamètre minimal de la journée entre 9 heures et 16 heures
D_{max_s}	Diamètre maximal de la saison
D_{min_s}	Diamètre minimal de la saison
EL	Electrolyte leakage
ETP	Evapotranspiration annuelle
GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat
g_{min}	Transpiration résiduelle d'une feuille
g_s	Conductance stomatique
INRAE	Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement
Iteipmai	Institut technique interprofessionnel des plantes à parfum, médicinales et aromatiques
L.a.	<i>Lavandula angustifolia</i> Maillette
L.i.	<i>Lavandula x intermedia</i> Grosso
LVDT	Linear variable differential transformer
PPAM	Plantes à parfum, aromatiques et médicinales
PIAF	Physique et physiologie intégratives de l'arbre en environnement fluctuant
P₅₀	Potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance hydraulique
P₈₈	Potentiel hydrique induisant 88% de perte de conductance hydraulique
Ψ_p	Potentiel hydrique de base
Ψ_m	Potentiel hydrique minimum
PLC	Pourcentage de perte de conductance
PLD	Pourcentage de perte de diamètre
PLD_{max}	Pourcentage de perte de diamètre maximal
PLD₅₀	La valeur de PLD pour laquelle 50% de perte de capacité de réhydratation est atteint
PLD_{50c}	La valeur de PLD pour laquelle 50% de dégât cellulaire est atteint
PLD_{88h}	La valeur de PLD pour laquelle 88% de perte de conductance hydraulique est atteint
PLRC	Pourcentage de perte de capacité de réhydratation
PLRCpotentiel	Pourcentage de perte de capacité de réhydratation potentielle

R	La portion de D_{\max} qui a été récupérée la nuit après une réhydratation à la capacité au champ
RECITAL	Réponses aux évolutions climatiques par l'innovation et les techniques alternatives dans les lavanderaies
RCP	Representative concentration pathway ou scénario d'émissions de gaz à effet de serre
RWC	Relative water content, ou la teneur en eau relative
SIG	Systèmes d'informations géographiques
UCA	Université Clermont-Auvergne
UMR	Unité mixte de recherche
VPD	Déficit de pression de vapeur
WSC	Water storage capacity, ou la capacité de stockage d'eau

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract.....	5
Remerciements	9
Liste des abréviations.....	13
Liste des Figures	18
Liste des tableaux	21
Synthèse bibliographique	23
1. La Lavande	23
1.1. Description	23
1.2. La culture des lavandes en France	25
1.2.1. Intérêt et importance économique	25
1.2.2. Les acteurs de la filière Lavandicole	26
1.2.3. L’Iteipmai en tant qu’acteur technique.....	28
1.2.4. La production française	29
1.3. Les menaces de la culture de la Lavande	31
1.3.1. Le dépérissement à phytoplasme	32
1.3.2. Le changement climatique.....	34
1.4. Moyens de lutte	37
1.4.1. Sélection variétale et itinéraires techniques	37
1.4.2. Les couverts végétaux en inter-rang.....	39
2. Fonctionnement hydrique et stress hydrique chez les plantes	42
2.1. L’importance de l’eau chez les végétaux	42
2.2. Propriétés hydriques et hydrauliques	42
2.2.1. Voies de circulation de l’eau	42
2.2.2. Mécanisme de circulation de l’eau.....	45
2.2.3. Le potentiel hydrique.....	47
2.2.4. Les réservoirs d’eau dans la plante	52
2.3. Impact de la sécheresse sur le fonctionnement hydraulique.....	61
2.4. Les mécanismes de sureté hydraulique	63
2.4.1. Limiter les pertes en eau.....	65
2.4.2. Augmenter les entrées d’eau.....	66
2.4.3. Vulnérabilité à l’embolie	66
2.4.4. Mobilisation des réservoirs d’eau	70
3. La mortalité liée à la sécheresse.....	72
3.1. Impact de la sécheresse sur les écosystèmes	72

3.2.	Comment définir et prédire la mort d'une plante ligneuse ?	74
3.2.1.	Définition de la mort pour un ligneux	74
3.2.2.	Les causes de la mort en situation de sécheresse	75
4.	Contexte et objectifs de la thèse.....	81
Chapitre 1. Caractérisation du changement climatique sur la zone de production de la lavande et du lavandin		83
1.	Introduction	83
2.	Méthodologie.....	85
3.	Résultats	86
4.	Discussion.....	95
Chapitre 2 : Réponse de la Lavande et du Lavandin à une sécheresse extrême en conditions contrôlées ..		99
1.	Résumé de l'article soumis à Plant Physiology	99
2.	Abstract	102
3.	Introduction	102
4.	Results	106
4.1.	Growing conditions.....	106
4.2.	Effects of drought and rewatering on stem diameter variations	107
4.3.	Contribution of the tissue to the stem diameter losses	111
4.4.	Relationship between PLD and PLRC	112
4.5.	Vulnerability to embolism of lavender species	113
4.6.	Relationship between branch diameter variations and other drought-related traits	114
5.	Discussion.....	117
5.1.	Can the loss in branch diameter help in predicting drought-induced mortality?	117
5.2.	The point of no recovery was not associated with hydraulic failure.....	119
5.3.	New insights on mechanisms of woody plant mortality	120
6.	Conclusion.....	121
7.	Materials and Methods	121
7.1.	Plant material.....	121
7.2.	Experimental design and conditions	122
7.3.	Drought stress and recovery:.....	122
7.4.	Monitoring of stem diameter variations	123
7.5.	Stomatal conductance	124
7.6.	Water potential	125
7.7.	Loss of xylem embolism	125
7.8.	Vulnerability to embolism.....	126
7.9.	Electrolyte leakage.....	126

7.10.	Cross sections of stems	127
7.11.	Statistical analysis.....	127
7.12.	Supplemental Data.....	127
7.13.	Acknowledgements.....	128
8.	Résultats supplémentaires.....	129
8.1.	Supplemental materials de l'article soumis à Plant Physiology	129
8.2.	Résultats complémentaires sur les mécanismes de mortalité en condition de sécheresse	134
Chapitre 3 : Caractérisation de l'effet de la sécheresse estivale sur le développement du Lavandin en plein champ et évaluation de l'impact d'un couvert végétal en inter-rang		141
1.	Introduction	141
2.	Matériels et méthodes.....	143
3.	Résultats	159
3.1.	Mesures hydrauliques	159
3.2.	Indices extraits des variations de diamètre.....	161
4.	Discussion.....	173
4.1.	Évaluation de la pertinence des mesures de diamètre en conditions de plein champ	173
4.2.	Impact d'un couvert végétal sur la physiologie et la réponse à la sécheresse du Lavandin	175
4.3.	Conclusion.....	179
Discussion générale et perspectives.....		181
1.	Réponse de la Lavande et du Lavandin à la sécheresse et développement d'indicateurs pour diagnostiquer l'état physiologique au champ.....	181
1.1.	Utilisation des PépiPIAFs pour la Lavande et sa culture	181
1.2.	Apport de l'étude sur les mécanismes de mortalités	184
2.	Impact des couverts végétaux en inter-rang sur le développement des lavandins	186
3.	Le changement climatique sur la zone de production : risques et enjeux.....	190
3.1.	Quels sont les risques pour les lavanderaies ?.....	190
3.2.	Enjeux pour la culture face au changement climatique.....	191
4.	Perspectives	193
5.	Conclusion.....	196
Bibliographie.....		197
Annexes 1 - Valorisations		217
Annexe 2 - Cartes climatiques du Chapitre 1		218
Annexe 3 – Dispositifs expérimentaux du chapitre 2		228
Annexe 4 – Liste des mesures réalisées au champ par les partenaires dans le cadre du projet RECITAL		230

Liste des Figures

Figure 1. Répartition naturelle de la Lavande fine (A), de la Lavande aspic (B) et du Lavandin (C).	24
Figure 2. Morphologie des hampes florales de Lavande aspic, Lavande fine et Lavandin.....	25
Figure 3. Acteurs de la chaîne de valeur de la filière Lavandicole en France (site censo).....	28
Figure 4. Photographie d'un Hylaesthes obsoletus sur une hampe florale de lavandin.	33
Figure 5. Cycle de vie de Hylaesthes obsoletus sur la Lavande (Iteipmai)	33
Figure 6. Photo d'un plant dépérissant entre deux plants sains. (Iteipmai).....	34
Figure 7. Évolution du climat méditerranéen en France entre 1970 et 2009.....	35
Figure 8. Champ de Lavande avec un sol nu en inter-rang (A), champ de Lavande avec une céréale en inter-rang (B).	39
Figure 9. Structure du xylème chez les angiospermes et les conifères.	44
Figure 10. Représentation du transport de l'eau le long du continuum sol- plante-atmosphère.....	46
Figure 11. Radiation globale, demande évaporative et potentiel hydrique foliaire chez le frêne au cours d'une journée.....	49
Figure 12. Mesures de potentiel hydrique pour différentes espèces issues de milieux différents.	50
Figure 13. Illustration du principe de la mesure du potentiel hydrique par la méthode de la chambre à pression.	51
Figure 14. Teneur en eau relative (RWC) en fonction du potentiel hydrique dans le xylème (MPa), montrant trois phases de libération d'eau.	57
Figure 15. Photo d'une coupe transversale de tige de P. abies.	58
Figure 16. Illustration des fluctuations de la transpiration (ligne pointillée) et des fluctuations de diamètre qui en résultent (ligne continue).	59
Figure 17. Fluctuations quotidiennes du diamètre du tronc pour un prunier bien irrigué (points noirs) et pour un prunier en déficit hydrique (points blancs), sur deux jours.	60
Figure 18. Exemple d'une courbe de vulnérabilité du xylème à la cavitation (une sigmoïde) et ses trois paramètres auxquels 12, 50 et 88% de conductivité hydraulique est perdue. (Fichot et al., 2015)	62
Figure 19. Phases de réponse à la sécheresse chez les plantes, pour protéger le système hydraulique.	64
Figure 20. Distribution de la vulnérabilité du xylème à la cavitation, déterminée par le P ₅₀ pour plusieurs espèces de cinq types de végétation.	67
Figure 21. Marges de sécurité hydraulique chez les angiospermes et gymnospermes (conifères) parmi différents biomes.	69
Figure 22. Plasticité de la vulnérabilité à la cavitation.	70
Figure 23. Diagramme conceptuel de la plage de variabilité des paramètres du climat actuel pour les précipitations et la température et la durée et l'intensité des sécheresses.	72
Figure 24. Carte des sécheresses généralisées et extinction des forêts.	73
Figure 25. Relation entre l'intensité et la durée d'un stress hydrique, et les conséquences pour les plantes.(McDowell et al., 2008)	76
Figure 26. Relation entre la perte de conductance hydraulique et la mortalité.....	77
Figure 27. Cadre théorique de la mortalité des plantes selon Guadagno et al., (2017).	80
Figure 28. Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.	88
Figure 29. Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.	90

Figure 30. Evolution des précipitations moyennes (mm) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.	92
Figure 31. Evolution des précipitations moyennes (°C) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.	94
Figure 32. A simplified representation of branch diameter variation observed during the greenhouse experiments.	108
Figure 33. Three representative example graphs showing branch diameter variation (black line) and water potential (grey points) dynamics during the greenhouse experiments.	110
Figure 34. Percentage loss of rehydration capacity (PLRC) plotted versus percentage loss of diameter (PLD) in branches of L.a. (circles) and L.i. (squares).	113
Figure 35. Vulnerability to embolism of L.a. (solid line) and L.i. (dashed line).	114
Figure 36. Plots showing the relationship between water potential and percentage loss of diameter (PLD, grey symbols) and stomatal conductance and PLD (black symbols) in L.i. (A) and L.a. (B).	115
Figure 37. Plot showing the relationship between percent loss of xylem conductance (PLC) and Percentage loss of diameter (PLD, circles) and percent cell lysis (EL) and PLD (squares) in L.a. grown under the well-watered condition then subjected to a drought.	116
Figure 38. Photos du dispositif expérimental dans la chambre climatique.	136
Figure 39. Émissions acoustiques suivies lors d'une déshydratation de huit individus de lavande.	137
Figure 40. Figure 37 de l'article soumis à Plant Physiology, représentant l'apparition de la PLC et EL en fonction du PLD.	139
Figure 41. Plans des deux parcelles expérimentales.	145
Figure 42. Photos des deux modalités à l'Iteipmai, prises le 20/06/2019.	146
Figure 43. Photos des modalités au Crieppam, prises le 06/06/2019.	147
Figure 44. Plan de la parcelle à l'Iteipmai.	148
Figure 45. Photos des PépiPIAFs installés sur la parcelle du Crieppam sur la modalité sol nu.	151
Figure 46. Les différents indices calculés à partir des variations de diamètre, représentées de manière schématique, au cours d'une année de végétation.	154
Figure 47. Représentation des variations de diamètre d'un lavandin sur deux jours.	155
Figure 48. Relation entre $PLRC_{potentiel}$ et PLD issue des résultats du chapitre 2 pour le Lavandin Grosso (L.i.).	156
Figure 49. Potentiel hydrique de base et minimum mesurés au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B), sur les deux modalités sol nu (points noirs) et couvert végétal (points gris) et sur les deux années (2018 et 2019).	160
Figure 50. Perte de conductivité hydraulique (PLC) mesurée au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B), sur la modalité avec le sol nu (carrés noirs) et le couvert végétal (carrés gris) et sur les deux années 2018 et 2019.	161
Figure 51. Variations de diamètre et précipitations au cours de l'année 2018.	162
Figure 52. Variations de diamètre au cours des deux années d'enregistrement à l'Iteipmai (A et B) et au Crieppam (C et D), sur les individus équipés de PépiPIAFs (n = 9 par modalité).	164
Figure 53. Accroissement relatif printanier au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B), pour les deux années de suivi (2018 et 2019) et pour les deux modalités sol nu (barres blanches) et couvert végétal (barres grises).	165
Figure 54. Amplitude maximale de contraction journalière sur la période de croissance au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B), pour la modalité sol nu (barres blanches) et la modalité avec le couvert végétal (barres grises) et pour les deux années 2018 et 2019.	166
Figure 55. Percentage Loss of Rehydration sur la période de déshydratation estivale au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B) pour la modalité sol nu (barres blanches) et la modalité avec le couvert végétal (barres grises) et pour les deux années 2018 et 2019.	167

Figure 56. Perte de capacité de réhydratation potentielle au Crippam (A) et à l’Iteipmai (B) pour la modalité sol nu (barres blanches) et la modalité avec le couvert végétal (barres grises) pour les deux années 2018 et 2019.	168
Figure 57. Accroissement relatif automnal au Crippam (A) et à l’Iteipmai (B) en 2018 et pour les deux modalités sol nu (barres blanches) et couvert végétal (barres grises).	169
Figure 58. État des lieux de la parcelle de l’Iteipmai à l’automne 2019 pour la modalité sol nu (n = 58) et couvert végétal (n = 51).	170
Figure 59. Photos de l’état des plants les 8 et 9 octobre 2019 au Crippam (A et B) et à l’Iteipmai (C et D), respectivement.	172

Liste des tableaux

Table 1. Indices d'aridité pertinents dans le cadre de cette étude, où P représente les précipitations moyennes annuelles, T la température moyenne annuelle, p les précipitations mensuelles moyennes, t la température mensuelle moyenne et ETP l'évapotranspiration annuelle, qui peut être estimée avec la formule de Thornthwaite grâce aux données de températures mensuelles.	97
Table 2. Water potentials, stomatal conductance and branch diameter before the drought treatment, depending on the growing conditions. Predawn and midday water potentials (Ψ_p , Ψ_m ; MPa) and stomatal conductance (g_s ; $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) were measured in L.i. and L.a. one day before the drought experiment began. The initial branch diameter (D_i ; mm) was measured at the date of installation of the LVDTs. The measurements were performed in experiment 1 (all the plants were watered at soil capacity), and in experiment 2 for plants growing under well-watered (WW) and water-limited (WL) conditions. N.D. means values not determined. Values are means \pm SE. On each line, values not followed by the same letter differ significantly at $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis test).....	107
Table 3. Maximum loss of diameter (PLD_{max}) measured in plants from each experiment, growing condition and species (means \pm se). Groups are not significantly different according to Kruskal-Wallis at $p < 0.05$	111
Table 4. Proportion of xylem and bark in stem diameter, on cross sections of Lavender species at the end of the drought experiment 1. Data are means \pm standard error ($n = 5$).	112
Table 5. Répartition des PépiPiafs sur les deux parcelles expérimentales et sur les modalités suivies.	150
Table 6. Dates de mesures des potentiels hydriques sur les deux parcelles expérimentales.	152
Table 7. Classement des plants à l'automne 2019 à l'Iteipmai.	157
Table 8. Symptômes des individus équipés de PépiPIAFs (neuf par rang au total) sur la parcelle de l'Iteipmai, à l'automne 2019.	170
Table 9. Symptômes de tous les individus sur les rangs des deux modalités ($n = 58$ et 51 , pour le sol nu et le couvert, respectivement) sur la parcelle de l'Iteipmai, à l'automne 2019.	171

Synthèse bibliographique

1. La Lavande

1.1. Description

Les lavandes au sens large du terme appartiennent à la famille des *Lamiaceae* dont les caractéristiques botaniques principales sont la tige carrée, la fleur zygomorphe à deux lèvres et le fruit tétrakène. Cette famille est notamment connue pour ses plantes aromatiques, avec une forte production de composés organiques volatils comme la menthe, le basilic ou le romarin. Le genre *Lavandula*, précisément, comprend 40 espèces présentes dans tout le pourtour méditerranéen (Upton and Andrews, 2004). Il contient les principaux taxons ayant une importance économique forte : *Lavandula angustifolia*, *Lavandula latifolia* et leur hybride *Lavandula x intermedia*, aussi appelé le Lavandin. Ces trois taxons sont retrouvés à l'état sauvage dans le sud de la France.

La Lavande fine (ou Lavande vraie, ou encore Lavande officinale, *Lavandula angustifolia* Mill.) est l'espèce emblématique du genre. Elle est présente naturellement dans le sud de la France, des Cévennes jusque dans les Alpes, en passant par la Provence et le Dauphiné. Elle se retrouve également en Italie, majoritairement dans les Alpes de l'Est (Figure 1). Il s'agit d'un petit arbuste ligneux, haut de 40 à 80 cm, qui pousse sur un sol calcaire et apprécie les climats arides. Elle a besoin de milieux ouverts et ensoleillés pour se développer. C'est une espèce dite de montagne, car sa zone de répartition s'étend de 500 m à 1800 m d'altitude. C'est une plante mellifère, qui donne des fleurs reconnaissables dans les tons de bleu à violet (Figure 2). Elle produit une huile de haute qualité, avec une odeur douce et non camphrée ce qui en fait une plante très intéressante pour la parfumerie fine, la cosmétique et l'aromathérapie.

La Lavande aspic (*Lavandula latifolia*), quant à elle, est un arbuste légèrement plus petit, avec des inflorescences caractéristiques qui forment des tridents : des longues tiges portant l'inflorescence principale avec deux tiges plus petites (Figure 2). Sa répartition est globalement similaire à celle de la Lavande fine, mais s'étend jusque dans les Pyrénées et en Espagne (Figure 1). Elle pousse toutefois plus bas en altitude, entre 100 m et 800 m. Elle a moins d'intérêt commercial que la Lavande fine, car son odeur est beaucoup plus camphrée, et donc moins appréciée. Elle est le parent de beaucoup d'hybrides et notamment du Lavandin (Upton and Andrews, 2004).

Le Lavandin (*Lavandula x intermedia* Medik.) est un hybride naturel entre la Lavande fine et la Lavande aspic, que l'on retrouve entre 500 m et 800 m d'altitude, là où les deux espèces parentes cohabitent (Figure 1). Morphologiquement plus massif et plus robuste que ses parents, il peut dépasser le mètre de hauteur et a une forme en boule. Ses fleurs sont plus grosses et plus nombreuses que la Lavande fine et ont une forte odeur herbacée et de camphre (Upson and Andrews, 2004). Ses inflorescences peuvent être en trident, comme la Lavande aspic, mais ce n'est pas un critère exclusif (Figure 2). Il a d'ailleurs une grande diversité phénotypique et il est considéré comme un hybride complexe : les nombreuses formes morphologiques qu'il peut prendre rendent sa description particulièrement compliquée (Upson and Andrews, 2004). La particularité du Lavandin est sa stérilité, il ne peut donc être propagé que de manière clonale. À l'état sauvage, il est de fait assez rare et uniquement présent sur les zones de recouvrement de la Lavande fine et aspic.

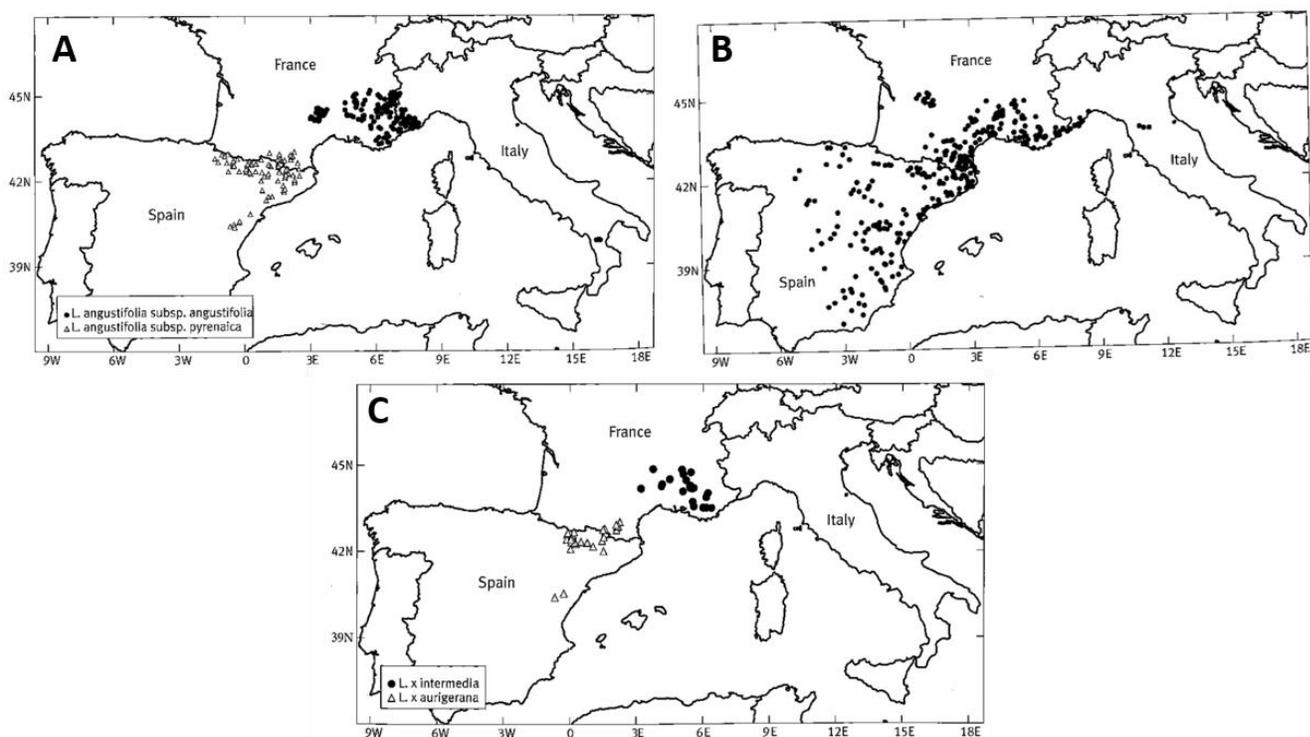


Figure 1. Répartition naturelle de la Lavande fine (A), de la Lavande aspic (B) et du Lavandin (C).

D'après Upson and Andrews (2004).

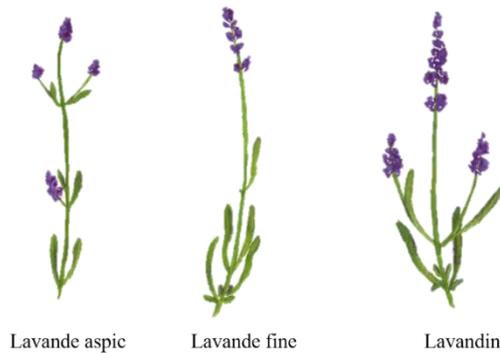


Figure 2. Morphologie des hampes florales de *Lavande aspic*, *Lavande fine* et *Lavandin*

1.2. La culture des lavandes en France

1.2.1. Intérêt et importance économique

La Lavande est utilisée depuis des siècles dans le bassin méditerranéen pour ses vertus aromatiques et médicinales (Cavanagh and Wilkinson, 2002). En France, elle était autrefois cueillie à l'état sauvage et exploitée par des distilleries ambulantes (Despinasse, 2015) aux profits de familles pauvres des montagnes (Chaisse et al., 2014a). Au début du XX^e siècle, la production était importante : 100 kg pouvaient être récoltés par jour et par cueilleur dans les milieux sauvages (Chaisse et al., 2014a). Puis, dans les années 1920, la production a commencé à s'organiser et se réglementer pour satisfaire la demande croissante des parfumeurs de Grasse (site internet du CIHEF : Comité Interprofessionnel des Huiles Essentielles Françaises). L'huile essentielle de Lavande fine est un produit haut de gamme utilisé dans la cosmétique et la parfumerie de luxe, son huile étant de grande qualité.

L'huile essentielle de Lavandin, dont l'odeur est beaucoup plus camphrée et le coût de production plus faible, est considérée de moins bonne qualité et essentiellement destinée à la parfumerie fonctionnelle. Elle est notamment utilisée dans les produits d'entretien (lessives, détergents, aérosols) et dans les produits d'hygiène comme les savons, gels douche, etc.

Ces deux espèces sont adaptées aux zones montagneuses et arides, et permettent de valoriser ces territoires où d'autres cultures ne peuvent s'implanter pour des raisons pédoclimatiques et

économiques (site internet du CIHEF). De surcroît, c'est une culture non irriguée qui présente l'avantage de ne pas puiser dans les nappes phréatiques (CIHEF).

Cette filière permet le maintien de nombreux emplois, avec environ 1500 producteurs de lavande et lavandin confondus (site internet du CIHEF), souvent dans des zones rurales. Les champs de lavande et lavandin offrent un habitat pour les abeilles et permettent aussi le développement d'une apiculture locale (CIHEF). Le marché du miel de lavande est d'ailleurs au moins aussi important que celui de l'huile essentielle.

Dans l'imaginaire collectif, la Lavande est associée à la Provence et est devenue un emblème fort avec ses paysages de carte postale et l'image de bien-être qu'elle véhicule. À partir du XX^e siècle, elle a su supplanter l'image de l'oranger qui était alors la représentation symbolique et populaire de la Provence (Naviner, 2002). Le tourisme s'est fortement développé et diversifié, de telle sorte qu'il permet aujourd'hui une dynamique économique forte. La production de la Lavande et du Lavandin permet de générer 60 millions d'euros de chiffre d'affaires (CIHEF, 2019). On peut noter qu'en 1981, une appellation d'origine contrôlée (AOC, devenue récemment AOP) est créée pour l'Huile Essentielle de Lavande de Haute-Provence, un gage de qualité pour le commerce international et le consommateur.

Par ces facteurs économiques, touristiques et sociaux, on comprend l'importance de la filière de la Lavande en France, un patrimoine qui doit être sauvegardé.

1.2.2. Les acteurs de la filière Lavandicole

La filière de la Lavande en France est très organisée, et en plus de la chaîne de valeur (production), ces acteurs se répartissent en trois catégories : les acteurs institutionnels, techniques et financiers. Le premier acteur institutionnel est le CIHEF, une interprofession reconnue par l'État. Les producteurs sont dans l'obligation de se déclarer auprès de cet organisme qui prélève une cotisation sur leur production (0,30 euro par kilogramme d'huile essentielle de lavandin et 0,80 euro par kilogramme d'huile essentielle de lavande). Cette Cotisation Volontaire Obligatoire (CVO) permet au CIHEF de remplir ses trois missions principales, à savoir le développement de l'utilisation des huiles essentielles françaises sur le marché mondial, l'étude et la promotion des mesures d'ordre économique, scientifique et technique qui visent à améliorer la compétitivité et la qualité de la production française, et enfin la mise sur le marché des huiles. Viennent ensuite les syndicats qui

représentent les producteurs, les coopératives-sociétés de mise sur le marché et les distillateurs de la filière, qui visent à promouvoir et réglementer la filière.

Les acteurs techniques font partie du réseau PPAM (Plantes à Parfum, Aromatiques et Médicinales). Un réseau qui regroupe plusieurs organismes. Il y a d'abord le Crieppam (Centre Interprofessionnel d'Expérimentation en Plantes à Parfum Aromatiques et Médicinales), un centre de recherche basé à Manosque, au cœur de la zone de production, qui travaille essentiellement sur la Lavande et le Lavandin. Son activité majeure est l'expérimentation agronomique et l'optimisation des opérations de récolte et post-récolte (distillation). Il y a aussi le CNPMAI (Conservatoire National des Plantes à Parfum Médicinales Aromatiques et Industrielles), qui cherche à sauvegarder cette filière particulière et à conserver les différentes espèces. Les Chambres d'Agricultures, notamment de la Drôme et du Vaucluse, ont un rôle d'appui technique et de conseil auprès des producteurs. On peut enfin citer l'Iteipmai (Insitut Technique Interprofessionnel des Plantes à Parfum Médicinale et Aromatiques), qui conduit des projets de recherche appliquée au service de toute la filière des PPAM (paragraphe dédié plus bas). Ces différents instituts techniques travaillent ensemble et peuvent faire appel à d'autres organismes de recherche (comme le LBVpam ou l'INRAE), en tant qu'acteurs de la recherche et du développement.

Il existe plusieurs financeurs, comme FranceAgriMer qui possède une antenne spécifique pour la Lavande, ou encore le Ministère de l'Agriculture.

En parallèle de ces différents acteurs, on retrouve la chaîne de valeur séparée en deux groupes (Figure 3). Le premier rassemble les producteurs, distillateurs et coopératives, qui permettent la fabrication de la matière première (l'huile essentielle). Le second permet la transformation du produit jusqu'à la distribution aux consommateurs.

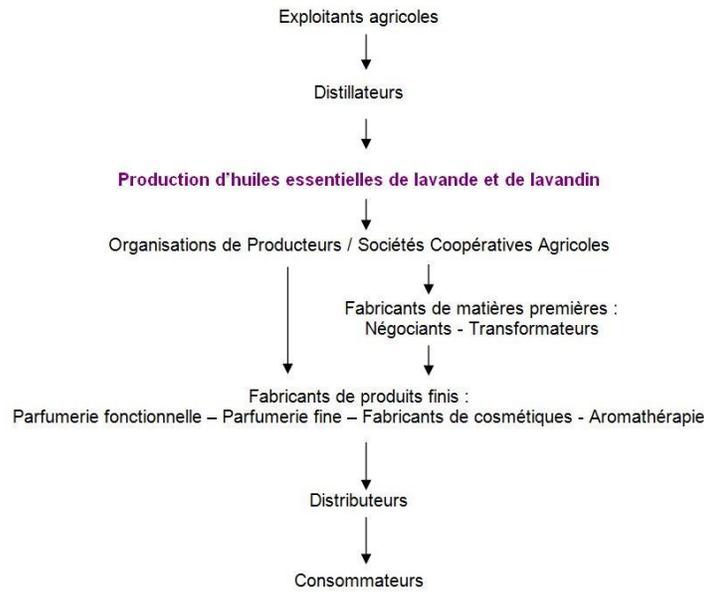


Figure 3. Acteurs de la chaîne de valeur de la filière Lavandicole en France (site censo)

1.2.3. L’Iteipmai en tant qu’acteur technique

L’Iteipmai, est l’un des 18 instituts techniques qualifiés par le Ministère de l’Agriculture. À ce titre, il bénéficie de crédits particuliers. C’est une association loi 1901 créée en 1980, avec une assemblée générale et un conseil d’administration. Ses missions principales sont la sélection variétale, la protection des cultures (méthodes de lutte chimique ou alternative, homologation des produits phytosanitaires) et la recherche agronomique appliquée. Il est aussi un prestataire de service pour des acteurs privés, comme des industriels ou des agriculteurs.

L’Iteipmai possède deux stations expérimentales. La première est installée à Chemillé, où se trouvent un laboratoire d’expertise, un service de documentation et le service administratif et financier de l’association. La deuxième, station expérimentale du Sud-est, se trouve à Montboucher-sur-Jabron à proximité de Montélimar, et possède notamment un laboratoire dédié à la distillation. Une trentaine de salariés est répartie sur les deux sites.

Le budget de l’Iteipmai est de 2,6 millions d’euros en 2018, financé par le ministère de l’Agriculture et FranceAgriMer, avec une contribution des adhérents et des différents appels à projets.

1.2.4. La production française

En France, les deux espèces majoritairement cultivées sont la Lavande fine et le Lavandin. La Lavande aspic, quant à elle, est presque exclusivement cultivée en Espagne et ne sera pas étudiée ici.

La filière des Plantes à Parfum, Aromatiques et Médicinales (PPAM) couvre plus d'une centaine d'espèces en France (52 600 hectares), composées à 46 % de la filière Lavandicole. Cela représente environ 27 950 hectares en 2019 (CIHEF, 2019), répartis en 19 500 hectares de Lavandin et 5200 hectares de Lavande en 2017 (Chaisse et al., 2017). Quatre départements concentrent cette production très régionalisée : la Drôme, le Vaucluse, les Hautes-Alpes et les Alpes-de-Haute-Provence. Ce secteur couvre 76 % du chiffre d'affaires de la filière des plantes à parfum (60 millions d'euros en 2019 (CIHEF, 2019)). La majeure partie de la production est destinée à la distillation, mais environ 1000 hectares servent à la production de bouquets et fleurs émondées (produits dérivés comme les sachets odorants) (Chailan, 2013). Cette production particulière est très spécifique à la France (qui est d'ailleurs le seul pays positionné sur le marché international pour ce type de production) et elle fait vivre des petites exploitations de montagne cultivant une autre variété : la Lavande bleue. Ces Lavandes présentent des calices très bleus et duveteux.

Concernant la filière des huiles essentielles, on retrouve deux types de cultures de Lavande : les Lavandes clonales et les Lavandes de population. Historiquement, la Lavande de population provient des plantes sauvages, propagée par semis et avec une large diversité génétique, donc une qualité supérieure. Cependant, pour augmenter les rendements et homogénéiser la qualité des huiles, les Lavandes clonales ont été développées via la multiplication par bouturage. De nombreuses variétés existent, et la sélection n'a commencé que tardivement, dans les années 1970, afin d'améliorer la qualité et le rendement en huile essentielle (Romanenko et al 1975). Parmi les variétés clonales sélectionnées, c'est la Matheronne qui a été la première à être cultivée à large échelle, dans les années 1950 (Upson and Andrews, 2004). Cette variété se démarque par son rendement et son odeur, mais son huile essentielle est peu soluble dans l'alcool : elle est donc difficilement utilisée en parfumerie (Upson and Andrews, 2004). La Maillette, une autre Lavande clonale, également largement cultivée et a été sélectionnée par monsieur Maillet dans les années 1950. Elle est facile à cultiver, surtout en basse altitude, mais reste très sensible au dépérissement jaune (une maladie qui sera détaillée plus loin). Elle a cependant l'avantage de

produire une huile très soluble dans l'alcool, ce qui constitue un grand intérêt pour l'industrie de la parfumerie (Upson and Andrews, 2004).

Les Lavandes de population sont composées de deux types : les populations locales et les variétés synthétiques qui ont été spécifiquement sélectionnées. Aujourd'hui, les populations locales disparaissent au profit des variétés Rapido et Carla, et plus récemment Saralia, la dernière variété sélectionnée par l'Iteipmai. La production de Lavande clonale est aujourd'hui largement dominée par la Maillette, mais des nouveaux clones plus tolérants à la maladie du dépérissement apparaissent, comme Diva, 77-13 ou C15-50 (Chaisse, 2012). De manière générale, les Lavandes sont cultivées entre 500 m et 1400 m d'altitude, le plus souvent dans des zones reculées. Leur rendement en huile essentielle est de 15 à 25 kg par hectare pour la Lavande de population, et de 35 à 50 kg par hectare pour la Lavande clonale (Crieppam). Les prix de vente se situent autour de 90 euros/kg pour les lavandes clonales et 130 à 150 euros/kg pour les Lavandes de population (Iteipmai, 2017).

La culture du Lavandin est plus largement répandue, car moins exigeante. La production s'étend de 200 à 700 m d'altitude et son rendement en huile essentielle plus important que la Lavande : en moyenne, environ 120 kg par hectare, et jusqu'à plus de 180 kg par hectare. C'est donc une production très performante ; à titre d'exemple, 1 hectare peut être récolté et distillé en 1 heure (Iteipmai, 2017). Le chiffre d'affaires du Lavandin en France est compris entre 20 et 25 millions d'euros. C'est une culture plutôt récente (environ 50 ans) et les plants sont issus des croisements naturels dans la zone de recouvrement des deux espèces mères. Sa stérilité fait qu'il est uniquement multiplié par reproduction végétative.

Le clone Abrial a été l'un des tout premiers Lavandins cultivés. Très productif en huile essentielle, mais décimé au début des années 1970 par le dépérissement à phytoplasme, il a été remplacé par le clone Super en 1975, à son tour remplacé par une autre variété au rendement supérieur : le Lavandin Grosso. Cette variété, découverte en 1972 par un fermier du Vaucluse, Pierre Grosso (Upson and Andrews, 2004) est issue d'individus robustes trouvés dans des champs abandonnés. Pierre Grosso en a fait des boutures et a remarqué des plants dont le rendement et la longévité étaient supérieurs aux autres variétés de Lavandin (Upson and Andrews, 2004). Aujourd'hui, le Lavandin Grosso couvre à lui seul 85 % de la surface de production, ce qui en fait une quasi-monoculture monoclonale. La sélection de nouvelles variétés de Lavandin est difficile car c'est un

taxon stérile : il est difficile de lui apporter une variabilité génétique. Pour cela, plusieurs moyens peuvent être utilisés. Par exemple, des mutants polyploïdes du Grosso ont vu le jour, par manipulation génétique, et ont donné les sous-variétés Grosso Ada et Grosso Certitude (Iteipmai, 2017). De nombreuses autres variétés existent, de Lavande ou de Lavandin, et sont cultivées selon les caractéristiques voulues par les producteurs.

Aujourd'hui, la France est le premier producteur mondial d'huile essentielle de Lavandin : elle en produit 1460 tonnes (chiffres 2019) soit 90 % de la production mondiale (PPAM de France). En ce qui concerne la Lavande fine, 131 tonnes d'huile essentielle sont produites chaque année, soit 33 % de la production mondiale. C'est la Bulgarie qui est le leader mondial de production d'huile essentielle de Lavande fine, avec plus de 600 tonnes produites en 2018 (FranceAgriMer, 2019).

1.3. Les menaces de la culture de la Lavande

Malheureusement, la filière de la Lavande est menacée par de nombreux facteurs. Dans les années 1960, des records de production sont atteints avec 150 tonnes d'huile produite : à peine quelques années plus tard, la production subit des difficultés, et ne produit plus que 25 tonnes (site internet du CIHEF). La France doit faire face à la concurrence des huiles de synthèse, ainsi qu'à une concurrence mondiale grandissante. En 2011, la France est déçue de sa position de leader mondiale pour la production d'huile essentielle de Lavande fine et laisse sa place à la Bulgarie (Iteipmai, 2017).

Le principal facteur de cette baisse de production est le dépérissement, un phénomène qui n'est pas récent dans l'histoire de la production française. En effet, les premiers signes du dépérissement datent du tout début de la mise en culture, dans les années 1920 (Iteipmai, 1993; Chaisse et al., 2013) et provoque une baisse de longévité et un flétrissement de la plante. Le terme « dépérissement » est employé au sens large, c'est-à-dire qu'il fait référence à plusieurs symptômes aux causes peu connues (Iteipmai, 1993). Il faudra attendre de longues années de recherche pour identifier ce mal (Chailan, 2013) : une bactérie sans paroi (phytoplasme) transmise par un insecte qui contamine les champs de Lavande. À ce dépérissement à phytoplasme s'ajoutent aujourd'hui le réchauffement climatique et ses événements extrêmes qui fragilisent d'autant plus les parcelles.

1.3.1. Le dépérissement à phytoplasme

À son apparition, le dépérissement était spécifique à la Lavande et géographiquement localisé dans les Barronies (FranceAgriMer 2013). Il s'est étendu rapidement à toute la zone de production, et touche également les différentes variétés de Lavandin. L'épisode le plus connu et le plus dévastateur est celui des années 1970, qui a massivement touché le clone Abrial (Chaisse et al., 2013).

La maladie du dépérissement est provoquée par le phytoplasme du Stolbur (*Candidatus Phytoplasma solani*), transmise par un petit insecte de la famille des cixiidae, *Hyalesthes obsoletus* (Quaglino et al., 2013). Cette maladie est connue chez de nombreuses autres cultures végétales, notamment chez les Solanacées ou la Vigne. *Hyalesthes obsoletus* (Figure 4) est un insecte xérophile qui se développe dans les milieux chauds et secs, notamment sous le climat méditerranéen (Sforza et al., 1999). La femelle *Hyalesthes obsoletus* dépose ses œufs au sol, à la base de la plante hôte, ce qui permet aux larves de migrer pour se nourrir des racines (Sforza et al., 1999). Elles passent l'hiver dans le sol, et c'est au moment des premières chaleurs (de début juin à fin août, selon les conditions météorologiques) que l'adulte ailé sort pour se nourrir des parties aériennes de la plante (Panassiti et al., 2013). Les cicadelles peuvent alors être infectées par le phytoplasme présent dans ses glandes salivaires de l'insecte. Ce sont des insectes piqueur-suceurs qui se nourrissent de sève phloémienne ; quand l'insecte se nourrit, le phytoplasme est donc inoculé dans les vaisseaux conducteurs du phloème (Figure 5). Le phloème est alors obstrué, et plusieurs symptômes apparaissent : un jaunissement de la plante, un raccourcissement des hampes florales, un flétrissement des feuilles et un arrêt de croissance qui entraîne une baisse de rendement. En quelques mois seulement les plantes malades meurent de dessèchement (Figure 6). La transmission de la maladie se fait de proche en proche, au gré des déplacements de l'insecte, qui vole dans un rayon d'une dizaine de mètres (Kehrli et al., 2010).



Figure 4. Photographie d'un *Hylaesthes obsoletus* sur une hampe florale de lavandin.

Station expérimentale du Crieppam.

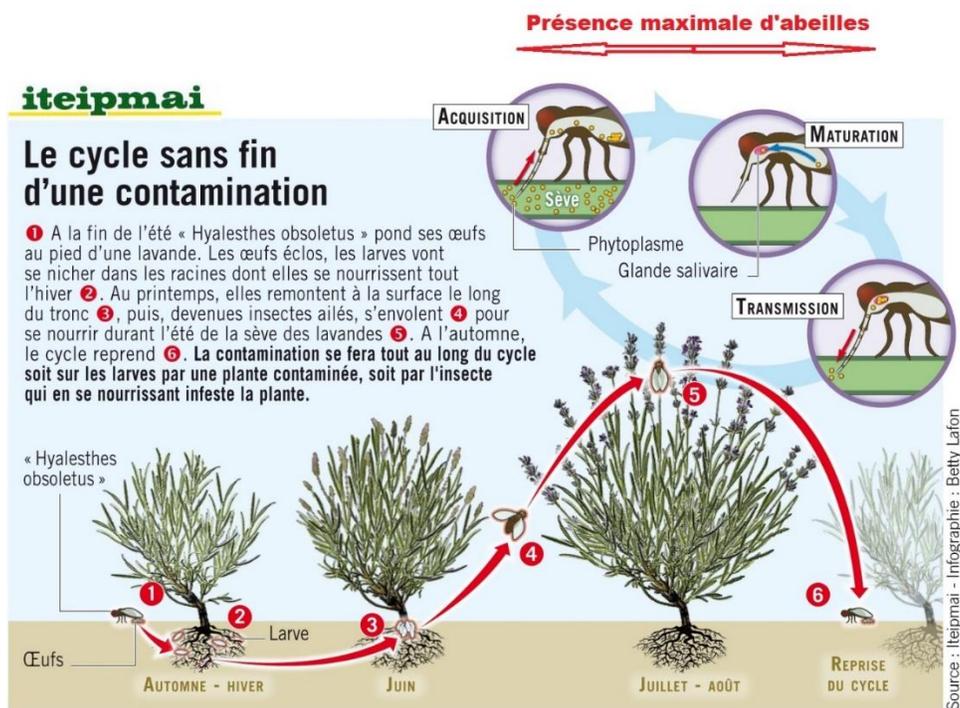


Figure 5. Cycle de vie de *Hylaesthes obsoletus* sur la Lavande (Iteipmai)

La conséquence directe de cette maladie est la diminution de la durée de vie d'une plantation (de 10 ans dans les années 1970, elle est passée à environ 5 ans aujourd'hui), mais aussi une diminution d'environ 40 % de la production sur les 10 dernières années (Despinasse, 2015). La lutte directe contre l'insecte vecteur n'est pas possible. D'une part parce que les larves sont très difficiles à observer et à atteindre, puisqu'elles sont situées au niveau des racines (Sforza et al., 1999). Et

d'autre part parce que l'utilisation d'insecticides est interdite, car la phase adulte coïncide avec la floraison des Lavandes et pourrait affecter les populations de pollinisateurs ou la qualité des huiles essentielles (Yvin et al., 2017). La lutte directe contre le pathogène, le phytoplasme, n'est pas non plus possible : des antibiotiques existent, mais ils présentent un risque et sont donc interdits en France (Iteipmai, 2017).



Figure 6. Photo d'un plant dépérissant entre deux plants sains. (Iteipmai)

1.3.2. Le changement climatique

En France, le climat méditerranéen a migré d'environ 250 km vers le nord entre 1970 et 2009 (Figure 7 (Lelièvre et al., 2011)). La région méditerranéenne est d'ailleurs classée particulièrement sensible au changement climatique (Thuiller et al., 2005). Les projections climatiques prévoient une augmentation progressive et significative des épisodes de sécheresses (Naumann et al., 2018), qui impacteront largement la végétation et les systèmes agricoles (Allen et al., 2010) et donc de la production de Lavande et Lavandin.

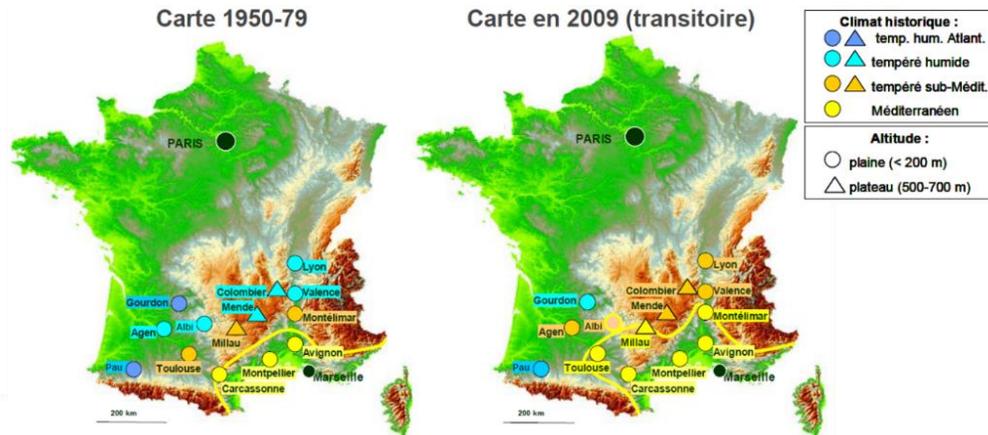


Figure 7. Évolution du climat méditerranéen en France entre 1970 et 2009.

D'après Lelièvre et al., (2011)

Le climat futur est modélisé selon quatre scénarios de référence, les RCP (Representative Concentration Pathways). Ces scénarios sont représentatifs de l'évolution du forçage radiatif sur la période 2006-2300, c'est-à-dire de la différence entre le rayonnement entrant et le rayonnement sortant au sommet de la troposphère, lui-même représentatif de l'évolution des concentrations de gaz à effet de serre, d'ozone et de précurseurs des aérosols. Ces scénarios ont été définis par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) avec pour objectif que les climatologues et sociologues de la planète travaillent en parallèle. Les quatre RCP sélectionnés couvrent l'ensemble des scénarios de forçage radiatif publiés dans la littérature, et sont nommés : RCP 2.6, 4.5, 6.0 et 8.5 (Moss et al., 2010). Le RCP 2.6 est le scénario le plus optimiste avec un pic du forçage radiatif à environ 3 W.m^{-2} avant 2100 suivi d'un déclin, ce qui correspond à un pic de 490 eq-CO₂ (Moss et al., 2010). Ce scénario intègre les effets de politique de réduction des émissions susceptibles de limiter le réchauffement de la planète à 2 °C. À l'opposé, le RCP 8.5 est le scénario le plus pessimiste et prévoit une augmentation du forçage radiatif supérieure à $8,5 \text{ W.m}^{-2}$ en 2100 (Moss et al., 2010).

Des projections climatiques sont construites à partir de ces scénarios et grâce à des modèles. Par exemple, Météo France met à disposition des cartes de simulations climatiques sur la métropole pour plusieurs horizons, proche (2021-2050), moyen (2041-2070) et lointain (2071-2100) (site Drias : <http://www.drias-climat.fr/>). Les résultats sont comparés à une simulation de référence

(1976-2005). Ces modèles prévoient une augmentation de la température moyenne annuelle pour les trois horizons sur le territoire français. Elle est croissante pour les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 (entre 3 et 5 °C selon les régions), mais pour le scénario RCP2.6 le réchauffement se stabilise à l'horizon lointain (site Drias). Concernant les précipitations, les résultats varient selon le scénario et l'horizon. Toutefois, pour la fin du siècle, il est prévu une diminution des précipitations totales en moyenne annuelle à l'échelle de la France. Les régions montagneuses sont les plus touchées avec une diminution d'environ 20 % par rapport à la période de référence (site Drias). On peut noter aussi que cette diminution est moins évidente pour le scénario RCP4.5 où il y a une tendance à l'augmentation selon l'horizon.

Ainsi, les intensités des paramètres varient en fonction du scénario et de l'horizon. Un travail plus précis sur le bassin de production de la lavande est nécessaire pour avoir les tendances à une échelle plus locale. C'est un travail qui fait partie des objectifs de cette thèse et les résultats seront présentés dans le chapitre 1.

Ces dernières années déjà, des événements climatiques extrêmes, comme une pluviométrie excédentaire ou des épisodes de sécheresses intenses, sont observés sur la zone de production de la Lavande (FranceAgriMer, 2018). À la fin de l'été en septembre 2018, le déficit pluviométrique était proche de 20 % (FranceAgriMer, 2019). À cela s'ajoute la sécheresse estivale qui s'accroît, le manque de précipitations durant l'automne et l'hiver fragilise d'autant plus les cultures. Par exemple, entre le 1^{er} janvier et le 31 mars 2019, il n'est tombé en moyenne que 35 mm de pluie sur la région méditerranéenne, alors que la médiane est à 115 mm (Candaele et al., 2019). La conséquence directe est la difficulté des plants à reprendre un développement végétatif normal, principalement sur des plants en plein âge de production, ce qui engendre des pertes de fonds pour les producteurs (FranceAgriMer, 2018).

En plus de fragiliser la plante, la hausse des températures et le manque de précipitation jouent un rôle sur le dépérissement à phytoplasme. L'émergence de *Hyalesthes obsoletus* dépend de la température et, par conséquent, la date d'émergence des adultes peut être précoce et la période de vol rallongée. L'aire de répartition globale de cet insecte vecteur pourrait aussi être modifiée, comme cela a déjà été constaté sur d'autres espèces de cicadelles (*Scaphoideus titanus*, (Quaglino et al., 2013)).

Cette interaction entre la maladie et les effets du climat aggrave les symptômes et conduit de plus en plus à la mortalité des Lavandes et Lavandins. Les plants se dessèchent, et la contribution de la sécheresse dans ce dépérissement global pourrait s'accroître davantage. D'autres problèmes de gestion des parcelles liés au manque d'eau peuvent aussi être évoqués. Par exemple, l'utilisation d'herbicides (Candaele et al., 2019) ou de fertilisants a moins d'effet sur sol sec.

Tout cela montre bien que le changement climatique a un effet non négligeable sur la filière Lavandicole et des solutions d'adaptations doivent être apportées, en soutien aux producteurs.

1.4. Moyens de lutte

Comme nous l'avons vu, le dernier cycle de dépérissement date des années 1970 et sévit encore aujourd'hui, selon les localités. Des moyens de lutte ont été mis en place et permettent plus ou moins d'endiguer le problème. Malgré ce dépérissement au sens large (problèmes sanitaires et climatiques), les surfaces Lavande/Lavandin progressent ces dernières années et donnent des rendements satisfaisants, mais variables selon les années et les régions. Cependant, la durée de vie des parcelles diminue et les agriculteurs sont dans l'obligation de les arracher et les replanter systématiquement. Cet équilibre reste donc très fragile et, comme nous l'avons vu, les prédictions climatiques risquent encore d'accentuer le dépérissement. Il est donc indispensable de pérenniser la production en cherchant des nouvelles méthodes de gestion au champ.

La lutte reste compliquée, car le couple pathogène-vecteur interagit avec plusieurs paramètres difficiles à contrôler : le climat, le sol, les pratiques culturales, les espèces végétales aux abords des parcelles, ou encore le passé des parcelles (rotation des cultures avec une plante hôte) (Chailan, 2013). Seules des méthodes indirectes et des solutions préventives peuvent être apportées aux producteurs.

1.4.1. Sélection variétale et itinéraires techniques

Dans les années 1970, des observations au champ ont mis en évidence des individus apparemment indemnes de symptômes dans des parcelles infectées par le Stolbur. Des questions se sont alors posées sur une possible résistance génétique. Des programmes de sélection variétale ont été mis en place, notamment par l'Iteipmai et le Crieppam, dans le but de créer des nouvelles variétés

tolérantes au phytoplasme du Stolbur (Iteipmai, 2017). Aujourd'hui, les nouvelles variétés doivent répondre à quatre critères importants : la tolérance au dépérissement à phytoplasme, la tolérance au stress hydrique, un fort potentiel de rendement et une bonne qualité d'huile essentielle (Iteipmai, 2017). Les résultats ont par exemple abouti à trois variétés de lavandes de population : Rapido, Carla et Saralia et une lavande clonale Diva. Le Lavandin Grosso est aussi reconnu comme étant un clone relativement résistant. Cependant, les mécanismes de tolérance restent mal connus aujourd'hui. À titre d'exemple, les Lavandins sensibles et les Lavandins tolérants peuvent présenter un même taux en phytoplasme. La sévérité des symptômes n'est pas forcément corrélée à la teneur en phytoplasme dans la plante (Yvin et al., 2017).

Pour éviter de transmettre la maladie au moment de la multiplication des plants, une filière de plants sains certifiée a été créée par le Crieppam dans les années 2000, à la demande des producteurs. Cette filière permet de garantir, à la plantation, des plants indemnes de phytoplasme du Stolbur et de toute autre maladie (Crieppam). Cela n'empêche évidemment pas la contamination *a posteriori* de la parcelle, mais permet de retarder l'action de la maladie, donc d'augmenter la durée de vie d'une parcelle. Cette filière concerne toutes les variétés de Lavandes et Lavandins. Les pieds mères ont été régénérés *in vitro* et garantis par un organisme certificateur et un cahier des charges précis. L'utilisation de tels plants n'est pas obligatoire pour un producteur, mais la demande ne cesse d'augmenter : chaque année, plus de 10 millions de plants sont certifiés (Crieppam).

Les producteurs peuvent également adopter des méthodes au champ pour limiter la propagation de la maladie sur leurs parcelles. Par exemple, la pulvérisation d'argile kaolinite sur les plants est possible, dans le but de gêner le comportement alimentaire de l'insecte piqueur. Ce type d'action reste cependant contraignante et doit être réitérée régulièrement, notamment après les pluies. Une attention particulière doit aussi être portée sur les espèces végétales dans les environs d'une parcelle de Lavande, ou bien sur la culture qui était précédemment implantée. En effet, la Lavande n'est pas la seule plante hôte de *H. obsoletus* : la Sauge sclarée, largement cultivée dans la zone de production, est aussi concernée par ces problématiques.

Des itinéraires techniques adaptés sont proposés aux producteurs par les différents acteurs de la filière.

1.4.2. Les couverts végétaux en inter-rang

Une autre méthode de plus en plus étudiée et utilisée par les producteurs est l'implantation d'un couvert végétal entre les rangs de lavandes ou lavandins (Figure 8). Un couvert végétal n'est pas une culture exploitée, elle est implantée pour rendre service à une parcelle agricole ou à l'environnement de manière plus large. Plusieurs types existent : il peut s'agir de bandes enherbées le long d'une parcelle, d'un cours d'eau, ou d'une inter-culture pour protéger un sol nu ou pour apporter un engrais vert (Chaisse et al., 2014b). Il peut aussi être implanté dans des cultures pérennes (en plein, dans l'inter-rang ou sur le rang). Le couvert choisi peut être permanent ou temporaire, semé ou spontané (Chaisse et al., 2014b) et être composé d'une ou de plusieurs espèces. L'inter-rang est le plus souvent détruit chimiquement, broyé mécaniquement ou laissé tel quel par le producteur.



Figure 8. Champ de Lavande avec un sol nu en inter-rang (A), champ de Lavande avec une céréale en inter-rang (B).

Photos Chambre d'agriculture Drôme et Crieppam.

Ce mode de culture a mis en évidence plusieurs avantages, notamment dans les vignobles, malgré une concurrence forte entre la culture d'intérêt et le couvert. Le développement d'une ou plusieurs espèces végétales entre les rangs permet de maîtriser le développement des adventices, la place étant déjà occupée, et donc d'éviter une utilisation excessive des herbicides pour le désherbage. Couvrir un sol nu permet également d'atténuer l'érosion du sol, et d'autant plus lorsque la culture est soumise à des fortes pentes (Battany and Grismer, 2000). En milieu méditerranéen, l'érosion des sols est un phénomène très présent (Durán Zuazo et al., 2008), surtout avec les évènements

climatiques extrêmes des dernières années, comme les pluies intenses à l'automne 2014 ou au printemps 2018 dans la région de production de la Lavande. Un couvert végétal permet de limiter le ruissellement et donc de préserver les éléments fertiles du sol. L'enherbement permet d'augmenter la stabilité et la portance d'un sol et facilite ainsi la mécanisation d'une parcelle (Compte rendu technique, Iteipmai, 2012). L'impact de certaines maladies est réduit en présence d'un couvert végétal en Vigne, comme la moisissure grise (Valdés-Gómez et al., 2008) ou l'oïdium (Valdès Gomez, 2007). Une étude a montré que certaines espèces végétales peuvent modifier la richesse de la faune du sol et notamment augmenter la proportion des prédateurs (Beizhou et al., 2012). Globalement, c'est une amélioration biologique du sol qui est apportée, par une augmentation de la biodiversité.

Cependant, une culture en inter-rang présente aussi un désavantage : le risque de concurrence entre les deux cultures pour les ressources comme l'eau ou l'azote. Chez la Vigne, la conséquence est une baisse significative du rendement et de la qualité des grappes (Rodriguez-Lovelle et al., 2000). La croissance du pied de Vigne est fortement limitée, au début de la saison de végétation, par une compétition pour les composés azotés (Celette and Gary, 2013a). Après la floraison, l'eau devient le facteur majoritairement limitant (Celette and Gary, 2013a) malgré une complémentarité spatiale des systèmes racinaires (Celette et al., 2005). Cependant, cette compétition pour la ressource hydrique peut être limitée par une meilleure recharge des sols en hiver, probablement car le couvert limite les ruissellements de surface (Celette et al., 2005).

Historiquement, c'est en 1998 que la Chambre d'agriculture de la Drôme a testé l'effet d'un couvert végétal en Lavanderaie dans le but de lutter contre l'érosion du sol. Des résultats inattendus ont montré que les Lavandins entourés d'un couvert végétal présentaient moins de symptômes de dépérissement (Chaisse et al., 2014b). Par exemple, en 2014, un essai mené par le Crieppam a montré que 36 % des plants de la modalité non enherbée présentaient des symptômes de dépérissement, contre seulement 8 % pour la modalité avec enherbement (Chaisse et al., 2014b). Cependant, le rendement en huile essentielle est abaissé sur les trois premières années, et passé ce délai il s'équilibre avec la modalité sol nu, car la longévité de la parcelle augmente en évitant le dépérissement. Le rendement est garanti malgré une baisse initiale.

Ces résultats ont été confirmés à plusieurs reprises, que ce soit avec un couvert végétal haut ou bas (Iteipmai, 2017). Un couvert végétal haut fait office d'écran végétal et bloque le passage de

Hyalesthes obsoletus ou d'autres insectes entre les rangs. Les couverts ras présentent aussi de bons résultats. Cela montre que d'autres facteurs doivent être impliqués, comme l'amélioration biologique du sol. Les essais se multiplient en Lavanderaies, qu'ils soient menés chez les producteurs ou dans les parcelles expérimentales de l'Iteipmai ou du Crieppam. Par exemple, lors d'un essai avec de l'orge, les producteurs ont dû arroser les modalités entourées de la céréale, à cause de la concurrence hydrique (Chaisse et al., 2014b). Le choix des espèces utilisées peut s'avérer crucial et dépend de l'objectif du producteur et la région dans laquelle se trouve sa parcelle. Les essais actuels cherchent particulièrement à comprendre ce qu'un couvert en inter-rang peut changer au niveau de l'humidité du sol et de sa température, et comment il se comporte vis-à-vis de la nutrition azotée. Les deux paramètres eau et azote sont étudiés.

Des pratiques agro-écologiques spécifiques sont en train d'être développés, afin d'appuyer le développement des couverts végétaux en inter-rang à toute la filière. Une telle méthode alternative, mise en place avec les autres solutions préventives que nous avons vues, pourrait améliorer la situation générale sur le plan sanitaire et climatique dans les prochaines années.

2. Fonctionnement hydrique et stress hydrique chez les plantes

2.1. L'importance de l'eau chez les végétaux

L'eau joue un rôle central dans la vie d'une plante. Elle a deux rôles majeurs : biochimique et mécanique. Elle est impliquée dans les réactions chimiques à la fois comme un solvant et comme un réactif indispensable (Taiz and Zeiger, 2010). Elle est aussi le support pour le mouvement des molécules à l'intérieur et entre les cellules (Taiz and Zeiger, 2010). L'eau permet aussi à la plante d'être rigide grâce à la pression de turgescence. Elle s'accumule dans les vacuoles et exerce une pression sur la paroi, ce qui confère une turgescence des parties souples comme les feuilles ou les tiges non lignifiées, et constitue la force nécessaire pour l'élongation cellulaire (croissance). L'eau intracellulaire donne la stabilité aux membranes en maintenant l'organisation des lipides en bicouches (tête hydrophile vers l'extérieur et queue hydrophobe vers l'intérieur). L'eau est évaporée dans l'atmosphère au niveau des feuilles (la transpiration). Le flux d'eau créé permet d'amener les minéraux du sol jusqu'à la surface des racines pour qu'ils soient absorbés et la circulation de ces minéraux dans la plante (Taiz and Zeiger, 2010). L'eau est donc une ressource nécessaire à la croissance et au fonctionnement de la plante, et constitue 80 à 95% de la masse de ses tissus (Taiz and Zeiger, 2010). De fait, ce besoin d'une grande quantité d'eau peut poser problème : la disponibilité en eau peut rapidement devenir un facteur limitant, en particulier pour la productivité agricole.

2.2. Propriétés hydriques et hydrauliques

2.2.1. Voies de circulation de l'eau

La plante dispose de deux types de tissus vasculaires, le xylème et le phloème, qui permettent de transporter respectivement la sève xylémienne et la sève phloémienne. La sève xylémienne est une solution contenant le plus souvent des nutriments inorganiques prélevés dans le sol et transportée jusque dans les parties supérieures de la plante. La sève phloémienne, lorsque les feuilles sont présentes et que la photosynthèse est fonctionnelle, est enrichie en éléments organiques produits par cette dernière, et elle est redistribuée dans toute la plante depuis les organes dits « sources » vers les organes « puits » pour assurer la nutrition carbonée. La sève xylémienne est aussi simplement nommée « eau », car elle est très diluée.

Le xylème est composé de plusieurs types de cellules vivantes (parenchyme de réserves, cellules associées aux vaisseaux et parfois des cellules sécrétrices (ex. résine de certains conifères)) et, de cellules mortes assurant le transport de sève (trachéide et vaisseau) ou de soutien mécanique (fibre) (Taiz and Zeiger, 2010). Les trachéides sont issues de cellules allongées aux extrémités effilées en biseau, et comportent de nombreuses ponctuations. Les ponctuations établissent les connexions hydrauliques entre les éléments conducteurs. Elles sont des zones dépourvues de paroi secondaire, et leur paroi primaire joue un rôle de pore qui limite en fonction de leurs tailles, le passage de l'air vers l'intérieur des vaisseaux chaque fois qu'une ponctuation est en présence d'air. Ces pores créent alors des ménisques air-eau qui vont résister à la diffusion de l'air dans le réseau des vaisseaux en continuité hydraulique. Les vaisseaux sont de longs tubes constitués par l'assemblage d'éléments de vaisseaux issus de cellules courtes à parois terminales perforées ou totalement absentes, et leur paroi est lignifiée (Figure 9). Le parenchyme xylémien est comme nous l'avons dit plus haut, un tissu vivant qui a pour rôle principal le stockage de glucides et parfois de protéines de réserve et le transport radial de l'eau et des solutés stockés ou destockés (McElrone et al., 2013).

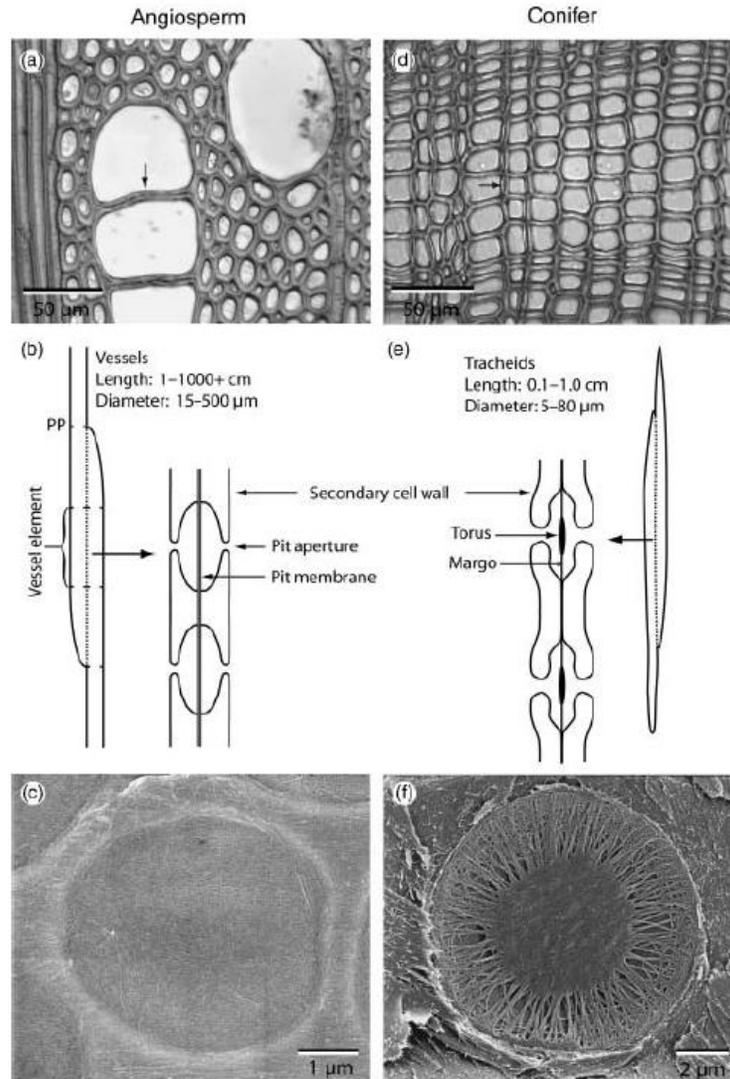


Figure 9. Structure du xylème chez les angiospermes et les conifères.

(a) Coupe transversale de xylème d'angiosperme montrant des vaisseaux reliés par des parois perforées. (b) Chaque vaisseau est composé de plusieurs éléments joints de bout en bout par des parois plus ou moins perforées (PP). Les vaisseaux sont reliés par des ponctuations (qui ne sont que l'évolution des anciens plasmodesmes reliant deux cellules contiguës) avec une membrane composée de deux parois primaires et d'une lame moyenne. (c) Image de microscopie électronique à balayage montrant une membrane de ponctuation « homogène » chez les angiospermes, avec un dépôt uniforme de microfibrille à la surface de la membrane. (d) Coupe transversale de xylème de conifère composé de trachéides avec des ponctuations bordées situées dans les parois radiales. (e) Les trachéides sont constituées d'un seul élément de trachéide et sont donc de plus courtes que les vaisseaux. L'architecture des ponctuations est similaire à celle des vaisseaux, à l'exception de la structure de la membrane. (f) Image de microscopie électronique à balayage d'une membrane de ponctuation chez un conifère avec un épaissement central (le torus) et une région externe très poreuse (la marge). (Choat et al., 2008)

2.2.2. Mécanisme de circulation de l'eau

L'ascension de la sève est expliquée par la théorie de la tension-cohésion (Dixon and Joly, 1895). L'eau circule à l'intérieur de la plante des racines jusqu'aux feuilles, où elle est évaporée dans l'atmosphère. C'est le phénomène de transpiration. Elle est absorbée au niveau des racines grâce au phénomène d'osmose et de transpiration (grâce au gradient de pression hydrostatique entre le xylème et le sol), circule entre les cellules (voie apoplasmique) ou traverse les membranes cellulaires (voie symplasmique) jusqu'à la bande de Caspary, où la voie symplasmique est forcée jusqu'au xylème (trajet vasculaire). Elle est ensuite transportée sur des plus longues distances à travers toute la plante (Figure 10). Une fois au niveau des feuilles, elle emprunte à nouveau un trajet extravasculaire jusque dans la chambre sous-stomatique où elle s'évapore. C'est depuis les chambres sous-stomatiques où la vapeur d'eau s'échappe, là où les échanges gazeux se font pour la photosynthèse (absorption du CO₂ et photolyse de l'eau pour dégager de l'O₂ en période lumineuse). C'est la sécheresse de l'atmosphère, beaucoup plus sèche que celle des chambres sous-stomatiques qui permet à la vapeur d'eau de s'échapper des feuilles. Ainsi, l'eau est absorbée et perdue de manière continue par la plante et moins de 5% de l'eau absorbée est utilisée pour la photosynthèse et la croissance (Cruiziat et al., 2001). Le reste est perdu totalement passivement par la plante en fonction de la demande climatique. On parle d'eau transpirée, ce qui peut représenter pour un chêne adulte bien alimenté en eau et par une journée ensoleillée, une quantité de plus de 200 litres par jour.

La transpiration a donc trois principaux rôles, i) elle permet une régulation thermique des feuilles qui reçoivent l'énergie du soleil, ii) elle est la force motrice passive (sans coût énergétique pour la plante) pour l'ascension de la sève et de ses constituants (minéraux) dans le xylème et iii) elle facilite la circulation de la sève phloémienne, selon le modèle de Munch et Kraft.

Dans les chambres sous-stomatiques, le film d'eau liquide des parois cellulaires est exposée à l'air et des ménisques air-eau se forment en fonction de l'évaporation de cette eau liquide (Cruiziat et al., 2001; Taiz and Zeiger, 2010). Des micro-capillaires se forment entre les cellules et la dimension de ces micro-capillaires diminuent en fonction de l'évaporation de l'eau, provoquant une tension capillaire de plus en plus forte qui tire les molécules d'eau cohésives entre elles (grâce aux liaisons hydrogène) de proche en proche, pour remplacer celles évaporées. Cette force de tension se répercute ainsi sur des colonnes d'eau qui vont jusqu'aux racines. Cela crée un courant d'eau

ascensionnel qui est puisé dans le sol autour des racines. On parle alors d'un continuum sol-plante-atmosphère. Un gradient de tension est créé depuis la surface des ménisques des cellules des chambres sous-stomatiques jusqu'au sol. L'eau est donc « tirée par le haut » (Cruiziat et al., 2001) et capable de monter au sommet des arbres les plus hauts. Cette eau circule de manière passive dans la plante, à un coût énergétique nul pour la plante, l'énergie étant solaire (Cruiziat et al., 2001).

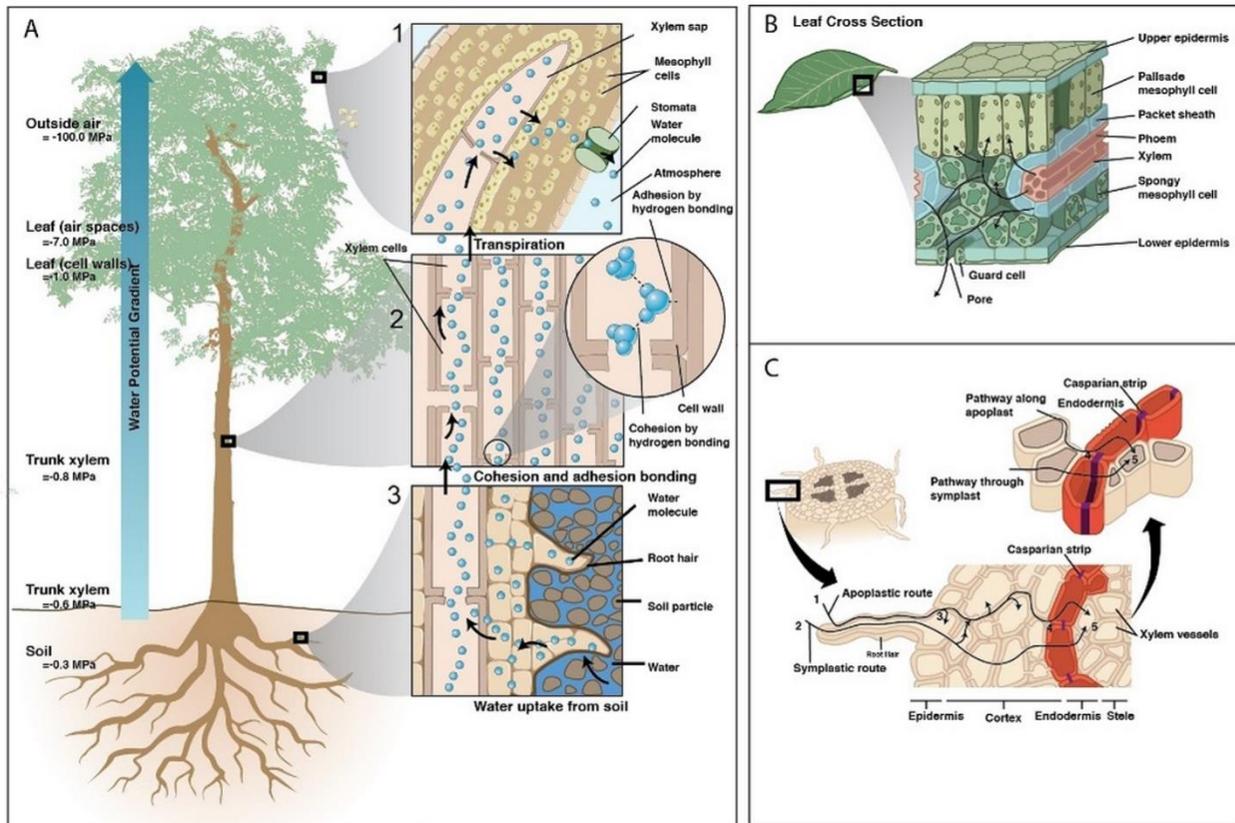


Figure 10. Représentation du transport de l'eau le long du continuum sol-plante-atmosphère.

A) l'eau se déplace des zones à haut potentiel hydrique vers un faible potentiel hydrique (dans l'air à l'extérieur des feuilles). Les détails du mécanisme de cohésion-tension sont illustrés avec les panneaux 1, 2 et 3. La tension est générée par l'évaporation des molécules d'eau pendant la transpiration des feuilles (1) et est transmise dans les colonnes d'eau continue et cohésive (2) à travers le xylème et les racines dans le sol (3). Les voies de circulation de l'eau hors des feuilles et à travers les stomates (B) et à travers les racines (C) sont détaillées et illustrent les voies symplastiques (à l'intérieur des cellules vivantes) et apoplastiques (trajet extracellulaire). (McElrone et al., 2013)

2.2.3. Le potentiel hydrique

La transpiration génère une pression négative à travers toute la plante et la résistance au flux d'eau au travers du continuum sol-plante-atmosphère génère un gradient de pression négative. La différence de tension entre deux points est expliquée par l'équation (1) suivante et selon une analogie à la loi d'Ohm en électricité (Cruiziat et al., 2001):

$$\Delta\Psi = F \times R \quad (1)$$

où $\Delta\Psi$ est la différence de tension entre deux points, F le flux d'eau et R la résistance des éléments conducteurs au passage de l'eau entre les deux points. La variable qui rend compte du flux d'eau entre deux points est appelée potentiel hydrique, noté Ψ . Le potentiel hydrique est une mesure de l'énergie libre par unité de volume, exprimée en $J.m^{-3}$ ce qui est équivalent à une mesure de pression et l'unité couramment utilisée est le Pascal. (Taiz and Zeiger, 2010). Il représente le degré de liaison de l'eau à un système ou l'avidité d'un compartiment pour l'eau. L'état de référence est l'eau pure, pour laquelle le potentiel hydrique est égal à 0. Le potentiel hydrique est positif si l'eau cède de l'énergie en revenant à l'état initial, et il est négatif s'il faut fournir de l'énergie pour la ramener à l'état de référence (Cruiziat et al., 2001). Le potentiel hydrique détermine le sens des échanges d'eau entre les différents compartiments (organes ou cellules). L'eau circule dans le sens des potentiels hydriques décroissants (Nobel 1999).

Le potentiel hydrique Ψ d'une plante est la résultante de plusieurs composantes : le potentiel osmotique (Ψ_s), la pression hydrostatique (Ψ_p) et le potentiel gravitaire (Ψ_g) (Taiz and Zeiger, 2010), selon l'équation (2) suivante :

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g \quad (2)$$

Le potentiel osmotique est la force de rétention des solutés pour l'eau. L'eau pure à un potentiel osmotique de 0 MPa. L'ajout de solutés impact le potentiel osmotique et abaisse donc le potentiel hydrique de la solution. Il dépend donc de la concentration en solutés dans une cellule. La pression hydrostatique pour une cellule végétale correspond à la pression de turgescence. Si la cellule est turgescence (pleine d'eau), le Ψ_p est positif. Au contraire, si la cellule est en plasmolyse, le potentiel hydrostatique est négatif. Le potentiel gravitaire traduit l'impact de la gravité sur la colonne d'eau (continuité hydraulique des feuilles aux racines). Par exemple, un arbre de 10 mètres de haut exerce une pression à sa base de 1 bar. Il faudra donc à minima une tension d'un bar pour faire monter

l'eau jusqu'à ses feuilles. Pour une cellule, ce potentiel hydrique gravitaire (Ψ_g) est négligeable par rapport à la pression osmotique et la pression de turgescence (hydrostatique).

L'atmosphère présente un potentiel hydrique qui dépend de l'humidité relative du milieu. Comme l'air est presque toujours plus sec que la plante, l'eau se déplace vers l'atmosphère. Ainsi, dans le continuum sol-plante-atmosphère, elle se déplace du compartiment avec le potentiel hydrique le plus haut (le sol, avec environ -0.01 MPa pour un sol hydraté), vers le potentiel hydrique le plus bas (l'air, environ -100 MPa) (Figure 10).

Quand le sol devient moins hydraté, le potentiel hydrique diminue (eau plus fermement liée au système). Le potentiel hydrique de la plante diminue aussi. Cette grandeur est donc utilisée en physiologie végétale pour évaluer l'état hydrique d'une plante.

Un paramètre variable

Chez une plante, le potentiel hydrique est un paramètre dynamique qui varie selon la demande évaporative de l'air, la quantité d'eau disponible dans le sol (Klepper, 1968) et selon les résistances hydrauliques dans la plante qui sont modulables (ex. : les stomates). Il change donc au cours de la journée et de la saison, mais aussi selon l'organe considéré ou l'habitat (Scholander et al., 1965). La nuit, la plante est en équilibre avec le potentiel hydrique du sol, car les stomates sont fermés (transpiration quasi nulle). La valeur maximale du potentiel hydrique de la plante (la moins négative) est observée avant le lever du soleil et avoisine le potentiel hydrique du sol auquel les racines sont exposées (Tardieu and Simonneau, 1998). Il est appelé « potentiel hydrique de base » et noté Ψ_p pour « predawn » (Ameglio et al., 1999). Quand le soleil se lève, le déficit de saturation de l'air augmente et les stomates s'ouvrent à la lumière pour la photosynthèse (absorption de CO_2 notamment). En réponse, il y a donc une augmentation des pertes en eau. Le potentiel hydrique de la plante diminue et le gradient à travers la plante s'accroît (Klepper, 1968). À la mi-journée, la demande évaporative devient très importante et la transpiration est à son maximum (Figure 11) (McCutchan and Shackel, 1992). Le potentiel hydrique diminue fortement et représente donc le déficit d'eau maximal que subit la plante au cours de la journée (Pockman and Sperry, 2000), que l'on appelle potentiel hydrique minimum (Ψ_m , pour midday). Ce processus est observé même pour une plante bien irriguée.

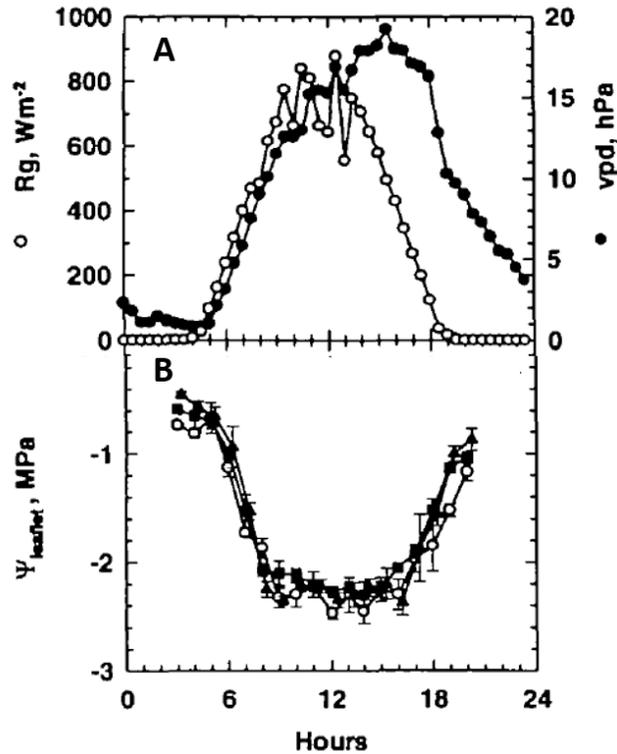


Figure 11. Radiation globale, demande évaporative et potentiel hydrique foliaire chez le frêne au cours d'une journée.

A, en blanc la radiation globale ($W.m^{-2}$) et en noir la demande évaporative (hPa). B, potentiel hydrique foliaire (MPa) où chaque courbe représente un individu différent. Modifié d'après (Cochard et al., 1997)

De la même manière, le potentiel hydrique varie au cours de la saison. En région tempérée il est plus haut en hiver, lorsque la plante est en repos végétatif et que la demande évaporative est plus faible (Améglio and Cruiziat, 1992). Pour une plante, le potentiel hydrique le plus bas de la saison reflète le déficit hydrique maximal qu'elle peut tolérer pour maintenir une activité physiologique (Bhaskar and Ackerly, 2006). En effet, le potentiel hydrique influence les processus métaboliques, comme la croissance par l'expansion cellulaire (basée sur la turgescence) (Lockhart, 1965). Si le potentiel hydrique diminue de manière excessive, le transport de l'eau peut être altéré et conduire à la mort de la plante (Choat et al., 2012).

Il existe une relation entre la tension de la sève brute et l'habitat dans lequel se trouve la plante (Scholander et al., 1965). Cette variabilité vient de la teneur en eau du sol et de l'humidité de l'air.

Les plantes des déserts expérimentent une pression négative très importante en comparaison des plantes de milieux humides (Figure 12) (Scholander et al., 1965).

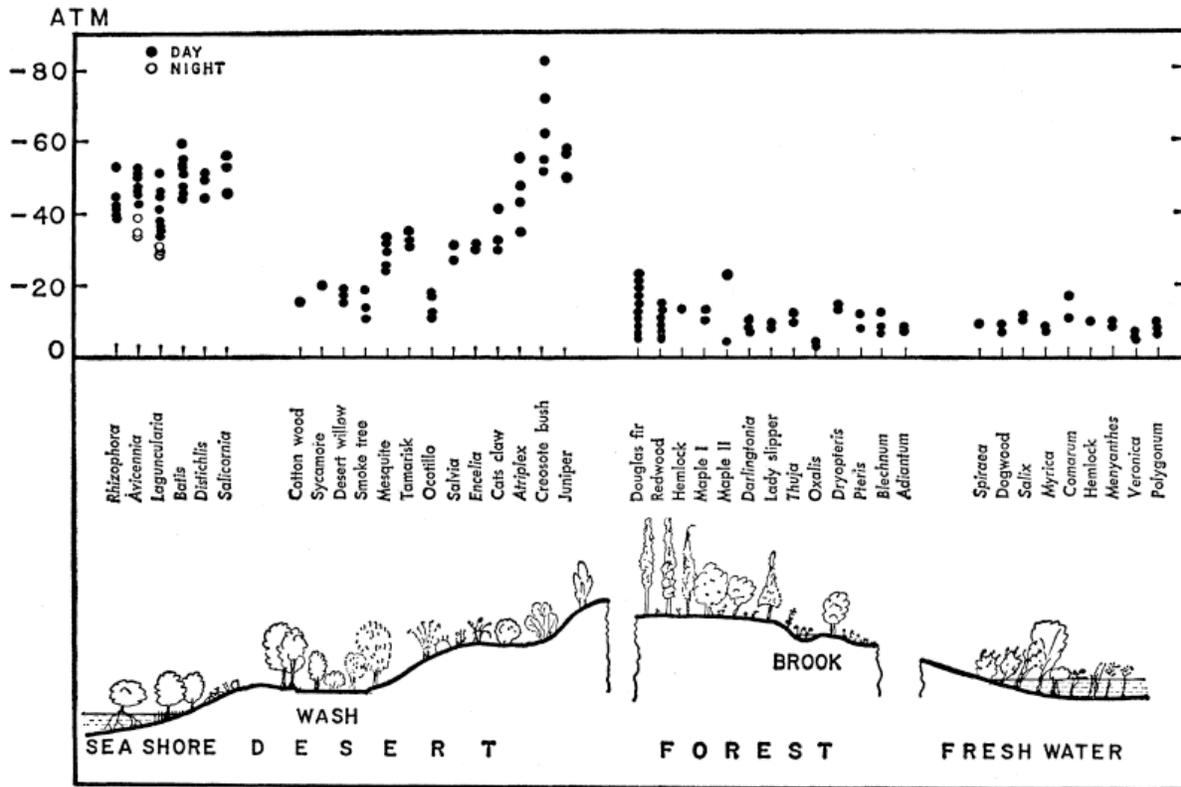


Figure 12. Mesures de potentiel hydrique pour différentes espèces issues de milieux différents.

10 atm correspond à 1 MPa. (Scholander et al., 1965)

De manière générale, ce sont les potentiels hydriques foliaires et xylémiens qui sont les plus représentatifs de l'état hydrique d'une plante (Kramer, 1988; Bhaskar and Ackerly, 2006). Cette variable est l'une des plus mesurées en physiologie végétale ou en écologie, depuis que sa mesure a été facilitée (Martínez-Vilalta et al., 2014).

Mesure du potentiel hydrique

Scholander et al., (1965) ont développé une méthode de mesure du potentiel hydrique, appelée « Scholander bomb » ou chambre à pression (Figure 13). Une feuille ou un rameau coupé est scellé dans la chambre à pression à l'aide d'un joint pour éviter toute fuite de gaz. La partie excisée de l'échantillon est dirigée vers le haut, afin d'être observée à la loupe binoculaire. Une pression est appliquée dans la chambre, grâce à un gaz (azote ou air), jusqu'à ce que la sève affleure à l'extrémité du pétiole de la feuille sortant du couvercle de la chambre. De l'eau libre s'échappe alors de la coupure au niveau des vaisseaux du xylème et c'est à ce moment précis que la valeur de pression exercée sur la feuille est notée. Cette méthode consiste en l'application d'une pression positive, qui est égale à l'ensemble des forces de rétention de l'eau qui existait dans l'échantillon au moment de la coupure. Des précautions sont donc à prendre pour obtenir une mesure la plus précise possible de cet état hydrique *in situ*. Il est conseillé de réaliser la mesure rapidement après la coupe, afin d'éviter une déshydratation de l'échantillon. Il est également possible de stocker l'échantillon dans un sachet hermétique, le temps du déplacement de la plante jusqu'à la chambre à pression par exemple et de saturer l'air du sachet plastique en soufflant dedans avant de prélever la feuille. Cette méthode est largement utilisée dans les laboratoires pour mesurer le potentiel hydrique d'une plante, même si elle est destructive et nécessite de « consommer » du matériel végétal.

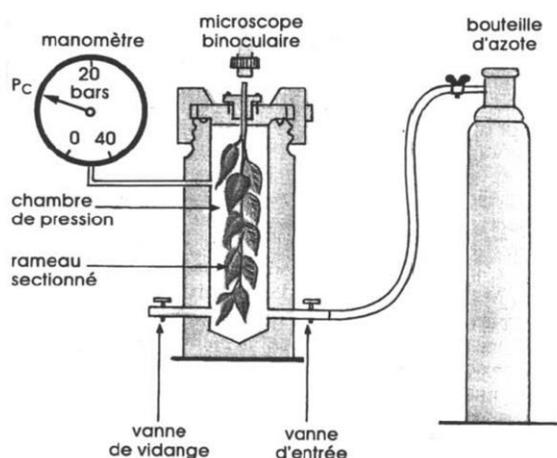


Figure 13. Illustration du principe de la mesure du potentiel hydrique par la méthode de la chambre à pression.

D'autres méthodes que la chambre à pression existent pour mesurer le potentiel hydrique, comme l'utilisation de psychromètres à thermocouples. Ils peuvent être installés sur feuilles ou tiges et enregistrent en continu les changements d'état hydrique de la plante, et permettent donc de connaître instantanément le niveau de stress hydrique que subit la plante. Cette technique utilise deux thermocouples à l'intérieur d'une chambre en laiton. Le capteur doit être parfaitement installé et hermétique pour donner une valeur représentative. Cette technique nécessite souvent d'effectuer en parallèle des mesures à la chambre à pression pour valider les valeurs obtenues.

2.2.4. Les réservoirs d'eau dans la plante

Rôles des réservoirs d'eau

Les variables environnementales qui actionnent la transpiration sont dynamiques et le transport de l'eau n'est que rarement en état d'équilibre. Le flux d'eau le long du continuum sol-plante-atmosphère avec le sol comme seule source d'eau et l'atmosphère comme seul puits, est une vue simplifiée (Scholz et al., 2011). Les flux d'eau à travers les différentes composantes (racines, troncs, branches et feuilles) ne sont pas égaux et, selon la théorie de la tension-cohésion, il doit donc exister un réseau de puits et de sources d'eau interne à la plante. Les différents organes de la plante peuvent aussi servir de compartiment de stockage d'eau et agir de manière transitoire comme une source temporaire d'eau lorsque la transpiration est trop forte (Waring and Running, 1978; Waring et al., 1979; Goldstein et al., 1984; Holbrook and Sinclair, 1992; Meinzer et al., 2001). Ces réservoirs sont donc capables de libérer de l'eau pour tamponner les fluctuations de potentiel hydrique, qui peuvent conduire à une rupture hydraulique (blocage du transport de l'eau par le phénomène de cavitation, expliqué plus bas). Selon l'analogie aux circuits électriques (Loi d'Ohm), il y a une série de résistance hydraulique et de capacitance dans la circulation de la sève brute (Cowan, 1965; Perämäki et al., 2001). Il est important de distinguer la capacité de stockage d'eau (Water Storage Capacity ou WSC) de la capacitance hydraulique (C). Ces deux paramètres sont reliés et souvent confondus, mais ils ont des définitions bien différentes (Scholz et al., 2011). La capacité de stockage dépend du volume de tous les réservoirs d'eau d'une plante et s'exprime en kilogramme (Tyree and Yang, 1990). La capacitance est la variation du volume d'eau des tissus en fonction de la variation de potentiel hydrique [kg.MPa^{-1}], selon l'équation suivante :

$$C = \frac{\Delta W}{\Delta \Psi}$$

où ΔW est la variation du volume d'eau et $\Delta \Psi$ la variation de potentiel hydrique.

La capacitance et la capacité hydraulique dépendent de la taille de la plante, même si la capacitance est une propriété intrinsèque de chaque type de tissu de stockage (Scholz et al., 2011). Pour comparer les différences de capacitance entre individus ou espèces, elle est normalisée par le volume du tissu et s'exprime donc en [$\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{MPa}^{-1}$] (Meinzer et al., 2003; Scholz et al., 2007). Des tissus ou des organes avec une grande capacité de stockage en eau peuvent avoir une grande ou une faible capacitance. La quantité totale d'eau contenue dans un tissu (estimation de la WSC) ne doit pas être confondue avec la quantité d'eau qui peut être mobilisée quotidiennement pour soutenir la transpiration et qui dépend de la capacitance, de la régulation des stomates et des conditions environnementales.

Les décharges capacitatives d'eau compensent partiellement l'augmentation de la résistance hydraulique axiale avec la taille des arbres, et jouent ainsi un rôle dans la régulation de l'état hydrique des feuilles qui sont exposées aux grandes variations dans la demande évaporative (Goldstein et al., 1998). La capacitance crée un décalage dans le début de la transpiration foliaire et l'absorption d'eau au niveau des racines (Klepper, 1968; Hinckley and Bruckerhoff, 1975; Schulze et al., 1985; Ameglio and Cruiziat, 1992; Steppe and Lemeur, 2004). Pour des arbres de plusieurs mètres de haut, un décalage de l'ordre de quelques minutes à plusieurs heures a été observé entre le flux de sève à la base du tronc et le feuillage (Hinckley and Bruckerhoff, 1975; Zweifel et al., 2001).

Ce décalage dans le temps est affecté par trois facteurs (Čermák et al., 2007). Le premier est la distance entre le feuillage et la base du tronc ou des tiges. Le deuxième facteur est la résistance des éléments conducteurs du xylème au flux de sève et le troisième est l'aptitude de la plante à tamponner ce décalage via des stocks d'eau interne, mais cette capacité est très limitée et le seul véritable contrôle que peut exercer une plante est la fermeture efficace de ses stomates pour ne pas trop s'écarter du potentiel hydrique qui va provoquer la rupture hydraulique durant les périodes de forte transpiration, par exemple en milieu de journée ou bien quand l'eau du sol est limitée (Scholz et al., 2007; Meinzer et al., 2009). Ainsi, Tyree and Yang (1990) estiment que la quantité d'eau retirée des cellules vivantes de la tige ne contribue qu'à 6% des pertes totales par transpiration chez *Thuja occidentalis*, et donc que cette eau de réserve ne contribue pas significativement au courant

de transpiration. Chez le jeune Noyer, Améglio et Cruiziat (1992) retrouvent le même pourcentage : 7% de la transpiration totale viendrait d'eau de réserve en période de sécheresse pour un potentiel hydrique du xylème atteignant le seuil de création d'embolie pour cette espèce et en mesurant simultanément les flux hydrique (flux de transpiration et flux radial par suivi continu des variations de dimension du tronc) et le potentiel hydrique foliaire. De même, chez de jeunes hêtres, la quantité quotidienne d'eau retirée du stockage interne est seulement de 5% de la transpiration totale (Steppe and Lemeur, 2004). À l'opposé, un ensemble de publications, avec des méthodes de détermination variables (détermination ponctuelle de la transpiration, estimation des volumes d'eau...) et non simultanée, observent des contributions bien supérieures comme les travaux de Schulze et al., (1985) où l'eau stockée dans les branches de *Larix decidua* contribuerait à 24% de la transpiration totale journalière, ou pour Čermák et al., (2007) où la quantité maximale d'eau utilisée provenant des réserves couvrirait 20% de la transpiration journalière de vieux Douglas. Ces auteurs ont ainsi estimé que la totalité de la transpiration pouvait être maintenue avec les réserves en eau pendant environ une semaine chez le Douglas (Čermák et al., 2007). D'autres estiment aussi que pour les conifères, l'utilisation des réserves en eau dans l'aubier pendant les périodes de sécheresse peut aller jusqu'à 50% de l'eau transpirée (Waring and Running, 1978; Waring et al., 1979). De grandes différences ont ainsi été observées selon les études et les espèces, la contribution de l'eau stockée (principalement dans les tiges) à la transpiration journalière, s'étalerait de 6% à 50%, mais semblent surtout dépendantes des méthodologies employées pour leur détermination.

Il est intéressant de remarquer que de nombreuses études insistent sur le fait que l'eau interne, à la fois dans les tissus élastiques et inélastiques, est importante en supportant la transpiration journalière ou saisonnière chez les plantes ligneuses (Hinckley and Bruckerhoff, 1975; Čermák et al., 1976; Waring and Running, 1978; Waring et al., 1979; Čermák et al., 1982; Čermák et al., 2007).

Localisation des réservoirs d'eau

Tous les organes, racines, troncs, branches et feuilles contiennent de l'eau qui peut être stockée puis retirée en fonction du potentiel hydrique subit. Dans les feuilles, l'eau peut être stockée dans l'épiderme, le mésophylle et les cellules spécialisées (Sack et al., 2003). La contribution de cette eau des feuilles à la transpiration journalière est généralement plus faible en quantité que la tige,

sauf chez les succulentes, où elle peut aller jusqu'à 50% au maximum de la transpiration (Smith et al 1987). Elle peut aussi aider à remplacer l'eau perdue par la transpiration cuticulaire quand les stomates sont fermés (Lamont and Lamont, 2000). Les racines peuvent aussi agir comme une source intermédiaire d'eau pour remplacer les pertes par la transpiration très tôt le matin. La capacitance des racines est souvent négligée dans les études, car considérée comme trop faible par rapport aux feuilles et tiges. On peut toutefois souligner que chez certaines espèces ligneuses de savane tropicale au Brésil, la capacitance des racines est importante et comparable aux autres organes (Domec et al., 2006; Scholz et al., 2007). Les organes ligneux comme les tiges ou les troncs ont donc beaucoup été étudiés et sont considérés comme des sites importants pour le stockage d'eau (Holbrook, 1995).

À l'échelle tissulaire, on distingue deux compartiments différents pour leurs propriétés mécaniques : « élastique » et « inélastique ». Le compartiment élastique fait référence à l'écorce au sens large, c'est-à-dire tous les tissus non lignifiés entourant le xylème : le parenchyme cortical constitué de cellules à paroi fine et riche en eau, le phloème, le cambium, le phelloderme, le suber et l'assise subero-phellodermique (Holbrook, 1995). Ces cellules ont des parois non rigides et non lignifiées qui peuvent subir des changements de volume en réponse à des changements de potentiel hydrique, au contraire des cellules avec des parois très rigides et lignifiées qui ne peuvent pas subir des changements de volume (Holbrook, 1995). Il est généralement considéré que la fraction d'eau disponible dans les tissus du parenchyme est égale au déficit en eau auquel les cellules perdent la turgescence (Goldstein et al., 1984). Chez la plupart des plantes ligneuses, la moelle (zone au centre de la tige) est trop petite pour être un site significatif de stockage d'eau (Holbrook, 1995), exceptée chez certaines espèces comme les Sureaux, Noyers ou les rosettes géantes des Andes (*Espeletia sp*) où le diamètre peut atteindre 10 centimètres (Goldstein et al., 1984). Le cambium et le phloème sont aussi des tissus avec un volume relativement petit, de telle sorte que le stockage d'eau y est assez limité (Tyree and Yang, 1990; Holbrook, 1995). Le compartiment inélastique est défini par le xylème, c'est-à-dire les vaisseaux, trachéides et fibres (Holbrook, 1995), ainsi que le parenchyme xylémien encastré dans ces structures lignifiées.

À une échelle plus fine, on peut distinguer deux compartiments subcellulaires, symplasma et apoplasme (Holbrook, 1995). Le compartiment symplastique représente l'intérieur des cellules

vivantes, et le compartiment apoplastique représente l'extérieur des cellules vivantes : parois, espaces intercellulaires, vaisseaux, fibres et trachéides (cellules mortes).

L'eau peut être libérée par la cavitation des vaisseaux (explication du phénomène plus bas). L'eau stockée entre les cellules est retenue par la tension de surface et la quantité libérée sera maximale lorsque le potentiel hydrique sera proche de zéro et diminuera fortement lorsque le potentiel hydrique du xylème diminuera (Holbrook, 1995). Ainsi, bien que la quantité d'eau à l'intérieur de la tige est considérée comme abondante (Waring and Running, 1978), elle sera rapidement difficilement mobilisable lorsque le potentiel hydrique de la tige devient très négatif, en dessous de -0.6MPa selon Tyree and Yang (1990).

Utilisation des réservoirs d'eau

La capacitance n'est pas un paramètre fixe, mais elle varie avec le potentiel hydrique et l'anatomie du tissu considéré (Holbrook, 1995; Jupa et al., 2016). Nous avons vu que le stockage d'eau dans les plantes peut se produire par trois mécanismes : le stockage élastique, le stockage capillaire et la libération d'eau par cavitation (Tyree and Yang, 1990). Les mesures de capacitances sur des organes excisés montrent trois phases distinctes, à mesure que le potentiel hydrique décroît (Figure 14) (Tyree and Yang, 1990). La première est exclusivement associée au plus grand volume d'eau stockée, à savoir l'eau extracellulaire. Cette fraction d'eau fournit une grande quantité d'eau, facilement mobilisable et est disponible à des potentiels hydriques très hauts (entre 0 et -0.2MPa). Dès le seuil de -0.5MPa l'eau serait plus difficilement mobilisable, car fortement retenue dans les cellules du tissu par la composante osmotique du potentiel hydrique, la pression de turgescence étant nulle pour cette valeur (Tyree and Yang, 1990). Cette deuxième phase correspond à de plus faible quantité d'eau mobilisable. La troisième et dernière phase peut également correspondre à de plus forte quantité d'eau, liée aux vaisseaux qui cavitent, suite à une trop grande augmentation de la tension dans le xylème. Cette perte en eau est cette fois irréversible, contrairement aux deux précédentes phases.

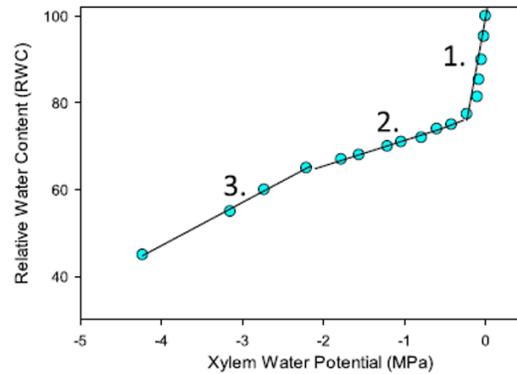


Figure 14. Teneur en eau relative (RWC) en fonction du potentiel hydrique dans le xylème (MPa), montrant trois phases de libération d'eau.

(Pratt and Jacobsen, 2017)

Fluctuations du diamètre des tiges lors de l'utilisation des réservoirs d'eau élastiques

La mesure continue du diamètre d'une branche ou d'un tronc d'arbre est un indicateur de son état hydrique et les cellules de l'écorce participent au flux transpiratoire en fonction de l'évolution de l'état hydrique dans la journée (Améglio et al., 2015).

Les stocks d'eau des cellules vivantes sont rechargés dans l'après-midi et durant la nuit, quand le gradient de potentiel hydrique à l'intérieur des tiges est favorable (Steppe et al., 2006a). Avec un sol humide, le tronc se remplit à nouveau en seulement une ou deux heures après le crépuscule, alors qu'avec un sol sec, le remplissage s'étale sur toute la nuit jusqu'au matin suivant (Loustau et al., 1996). Le changement de teneur en eau à l'intérieur des tiges est un phénomène réversible qui engendre une fluctuation journalière de la taille des tiges (Figure 15) causée par les échanges d'eau latéraux entre le xylème et les tissus élastiques, et dirigée par le changement de potentiel hydrique du xylème (Dobbs and Scott, 1971; Molz and Klepper, 1973). Ces fluctuations d'utilisation et remplissage des tissus élastiques peuvent être suivies en continu et sans destruction de la tige grâce à des appareils dédiés capables de détecter des mouvements de diamètre de branches de l'ordre de quelques microns, ont été développés depuis une trentaine d'années par l'INRA (Huguet et al., 1985) : les micro-dendromètres (comme par exemple le LVDT (Linear Variable Differential Transformer)). Des versions miniaturisées de ce système permettant des transferts de données à

distance en utilisant une technologie sans fil sont disponibles aujourd'hui en arboriculture de précision (Améglio et al., 2015).

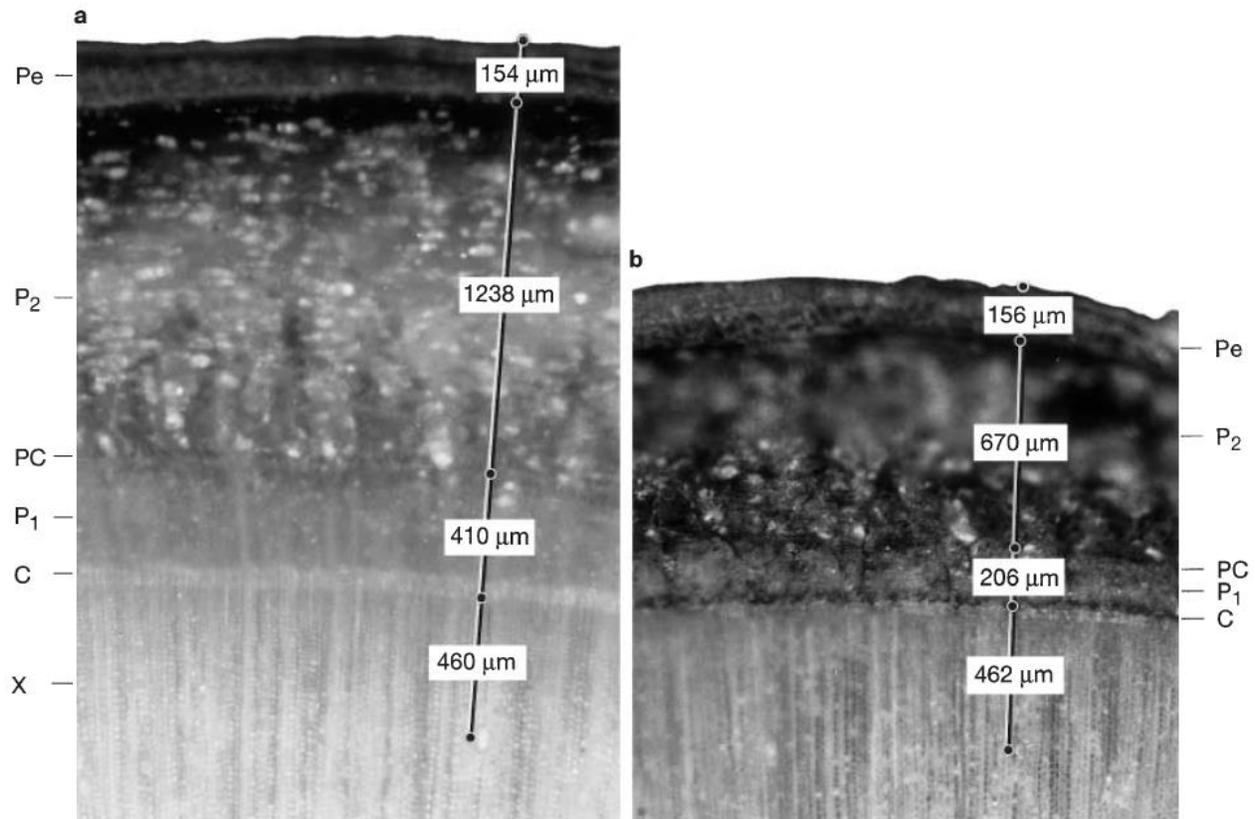


Figure 15. Photo d'une coupe transversale de tige de *P. abies*.

A) Tige fraîche et bien hydratée et B) même tige séchée artificiellement. X correspond au xylème, C au cambium, P₁ au phloème de l'année courante, PC aux cellules du parenchyme de l'année courante, P₂ le phloème et le parenchyme des années précédentes et Pe le périderme. Quand la tige est sèche, les tissus élastiques au-dessus du xylème ont rétréci. (Zweifel et al., 2000).

Les paramètres responsables des fluctuations du diamètre de la tige sont au nombre de quatre (Daudet et al., 2004) : i) La croissance radiale irréversible (Lockhart, 1965), ii) l'hydratation et la déshydratation des cellules élastiques vivantes, iii) la dilatation thermique qui est considérée comme très faible et iv) l'expansion des éléments conducteurs morts dus à l'augmentation et au relâchement des tensions internes (Irvine and Grace, 1997; Offenthaler et al., 2001; Sevanto et al., 2002).

Lorsque le sol est bien hydraté et que la demande évaporative est importante au cours de la journée, le diamètre de la tige augmente d'un matin à l'autre (croissance), et durant la journée le diamètre diminue, car les réservoirs d'eau sont mobilisés par la demande évaporative (Figure 16). Les fluctuations du diamètre de la tige incluent donc à la fois la croissance et la réhydratation des tissus dès le début de l'après-midi et durant la nuit. Les journées où le déficit hydrique est plus grand, la baisse de diamètre est plus importante (Figure 17).

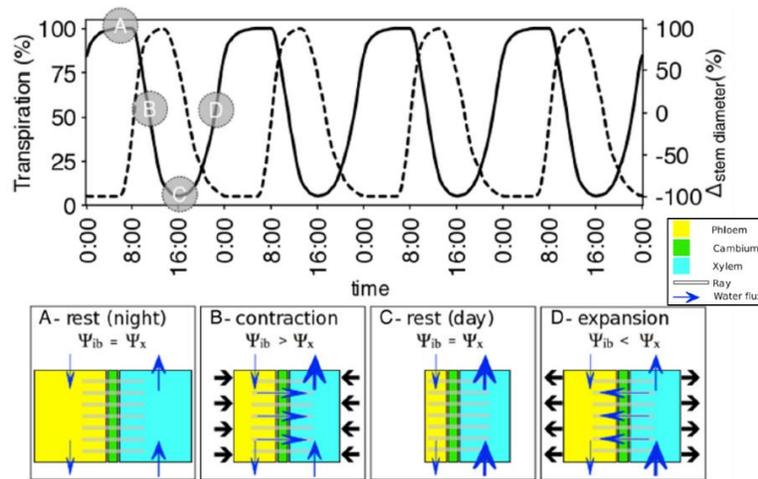


Figure 16. Illustration des fluctuations de la transpiration (ligne pointillée) et des fluctuations de diamètre qui en résultent (ligne continue).

Les oscillations résultent des différences de potentiel hydrique entre le xylème (Ψ_x) et l'écorce interne (Ψ_{ib}). Les flux d'eau qui en résultent entre les types de tissus sont responsables de la variation radiale du diamètre des tiges ($\Delta_{stem\ diameter}$). $\Delta_{stem\ diameter}$ est généralement diamétralement opposé et légèrement décalé par rapport à la transpiration. Chaque oscillation comporte généralement quatre phases distinctes marquées, A, B, C et D. Chaque phase est représentée dans les panneaux inférieurs, détaillant l'état d'hydratation des tissus (indiqué par la taille des rectangles représentant l'écorce interne et le xylème) et la direction des flux. Le jaune représente le phloème, le vert le cambium, le bleu le xylème, la flèche bleue les flux d'eau et les barres horizontales les rayons ligneux. (A) Une phase de repos prolongée peut être observée tard dans la nuit, lorsque les tissus sont complètement hydratés et que Ψ_{ib} est en équilibre avec Ψ_x . A ce moment, les afflux sont égaux aux efflux dans chaque tissu, bien que le volume d'eau passant à travers le xylème soit plus important que celui de l'écorce interne. (B) Avec une forte augmentation de la transpiration au cours de la matinée, les efflux dépassent largement l'afflux d'eau dans le xylème, ce qui fait que l'eau s'écoule de l'écorce interne dans le xylème par les rayons, entraînant une contraction de l'écorce interne (indiquée par des flèches noires), ainsi qu'une contraction du xylème mais dans une moindre mesure. Au point de contraction maximale, une courte phase de repos est atteinte (C), après quoi l'expansion des tiges commence (D). Après la fermeture des stomates et la réduction de la transpiration qui y est associée, les tissus commencent à se réhydrater, ce qui entraîne une expansion de l'écorce interne et du xylème qui se poursuit jusqu'à ce que la réhydratation soit complète (retour au point A). D'après (Pfautsch et al., 2015).

Lorsque la teneur en eau du sol est faible et que la demande évaporative est très importante (en situation de sécheresse), le diamètre se réduit la journée et ne récupère que partiellement durant la nuit. La faible quantité d'eau du sol ne permet pas à la plante de se réhydrater complètement. Si cette sécheresse continue trop longtemps, la plante peut mourir. Une baisse de diamètre constante a été observée durant des étés exceptionnellement secs chez le chêne blanc (Hinckley and Bruckerhoff, 1975).

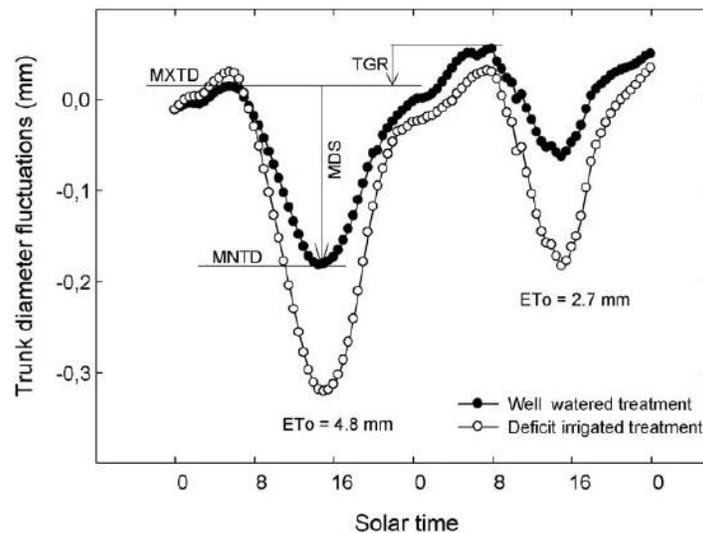


Figure 17. Fluctuations quotidiennes du diamètre du tronc pour un prunier bien irrigué (points noirs) et pour un prunier en déficit hydrique (points blancs), sur deux jours.

La perte de diamètre journalière est plus importante en situation de déficit hydrique, mais ici la plante peut récupérer la nuit. Les données présentées montrent deux journées successives avec une demande évaporative différente (ETo). Différents indices peuvent être fournis par ces courbes : le diamètre quotidien maximal et minimal, MXTD et MNTD, respectivement ; le rétrécissement quotidien maximal (MDS) et le taux de croissance du tronc (TGR). (Ortuño et al., 2010).

2.3. Impact de la sécheresse sur le fonctionnement hydraulique

Sécheresse vs stress hydrique

La sécheresse et le stress hydrique d'une plante sont deux choses différentes. La sécheresse est un état du milieu et un événement anormal et intense (différent d'un milieu aride qui peut aussi subir des sécheresses). Un stress hydrique (ou osmotique) définit le stress que subit la plante quand l'environnement amène à ce que la quantité d'eau transpirée soit supérieure à la quantité absorbée (déficit hydrique pour la plante).

Il existe plusieurs types de sécheresses. La sécheresse météorologique caractérise une pénurie des précipitations pendant une période prolongée. La sécheresse hydrologique se produit quand les réserves en eau du sol, le niveau des cours d'eau et le niveau des nappes phréatiques descendent en dessous de la moyenne. La sécheresse hydrologique est la conséquence d'une sécheresse météorologique en automne ou en hiver sur une longue période ou intense, ou d'une surexploitation des ressources en eau. On peut aussi distinguer la sécheresse agricole, qui ne dépend pas forcément des conditions climatiques, mais de la nature du sol, des pratiques culturales et du type de plante cultivée.

Lorsque le sol vient à manquer d'eau, on parle de sécheresse édaphique et ses répercussions sur la plante se traduisent par un stress hydrique. Mais le stress hydrique d'une plante peut également exister en période de froid ou quand la salinité du milieu augmente. Un stress hydrique impacte directement la croissance et la productivité d'un végétal. On considère généralement que les plantes ont deux stratégies non exclusives de résistance à la sécheresse : la tolérance et l'évitement. La tolérance à la sécheresse est une stratégie qui permet aux plantes de supporter la déshydratation induite par des sécheresses sévères en impliquant différents mécanismes pour préserver l'intégrité des structures et des fonctions des tissus (Bristiel, 2017). L'évitement de la sécheresse permet aux plantes de ne pas subir ou retarder la déshydratation des tissus par exemple en éliminant les sources de transpiration (chute des feuilles) pour limiter l'intensification de la sécheresse.

Dysfonctionnement hydraulique

L'eau circule sous tension dans le xylème, ce qui est un état métastable. Selon les conditions environnementales, le système hydraulique des plantes ligneuses peut subir des tensions excessives quand le sol devient sec et la demande évaporative trop importante. Il y a donc un risque de cavitation : l'eau liquide change brutalement de phase et se transforme en gaz. Une bulle d'air se

forme alors dans le vaisseau et l'envahit complètement pour aboutir à une embolie. L'embolie gazeuse bloque la circulation de l'eau car elle constitue une rupture de la colonne d'eau. Cela réduit l'apport d'eau à la canopée et aux tissus régénératifs (Tyree and Sperry, 1989). Si les événements d'embolie deviennent trop nombreux, il y a un risque de dysfonctionnement hydraulique pouvant conduire à la mort des parties situées en aval : un organe, une partie de la plante, voire la plante entière.

La résistance à l'embolie est ainsi considérée comme un trait important dans la résistance à la sécheresse des ligneux (Choat et al., 2012). La résistance à l'embolie est classiquement évaluée par la relation entre la tension de la sève xylémienne et la perte de conductance hydraulique induite par embolie gazeuse (Choat et al., 2012). La courbe correspondante est appelée « courbe de vulnérabilité à l'embolie » (Figure 18). À partir de cette courbe, il est possible de calculer plusieurs paramètres : P_{12} , P_{50} et P_{88} .

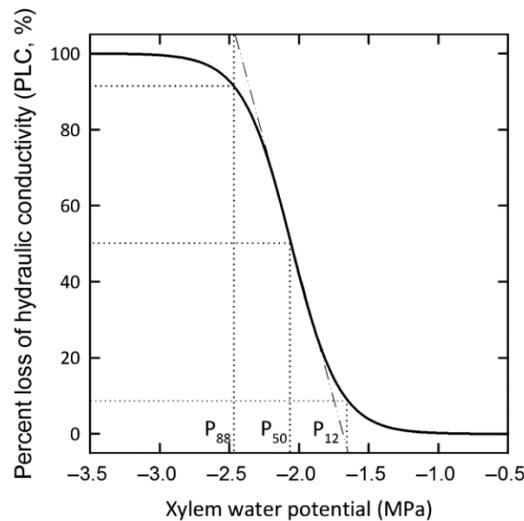


Figure 18. Exemple d'une courbe de vulnérabilité du xylème à la cavitation (une sigmoïde) et ses trois paramètres auxquels 12, 50 et 88% de conductivité hydraulique est perdue. (Fichot et al., 2015)

Un trait très utilisé pour comparer la résistance à la sécheresse des échantillons, et en particulier les espèces entre elles, est le P_{50} , potentiel hydrique qui induit 50% de perte de conductance (Cochard et al., 2008; Choat et al., 2012). Mathématiquement, le P_{12} correspond à l'initiation de la

cavitation suite à la fermeture stomatique. Le P_{88} correspond à un haut niveau d'embolie associé à la mortalité et sera discuté dans la troisième partie, « Mortalité liée à la sécheresse ».

2.4. Les mécanismes de sureté hydraulique

Pour éviter le dysfonctionnement hydraulique, la plante dispose de plusieurs mécanismes assurant la sureté hydraulique. Dès lors que la plante se déshydrate, la perte de turgescence des cellules induit une fermeture stomatique pour ralentir les pertes en eau et la diminution du potentiel hydrique du xylème (Choat et al., 2018). La fermeture des stomates constitue le premier et le principal mécanisme de sureté hydraulique. Cependant, le potentiel hydrique du xylème diminue encore après la fermeture stomatique, car la cuticule des feuilles, les stomates mal fermés (Kerstiens, 1996) ou d'autres tissus comme l'écorce (Oren and Pataki, 2001) continuent de perdre de l'eau, ainsi que le sol. Les arbres peuvent maintenir l'intégrité de leur système hydraulique grâce à plusieurs mécanismes dont la majorité interviennent après la fermeture des stomates, et sont ainsi qualifiés de post-stomatiques (Figure 19).

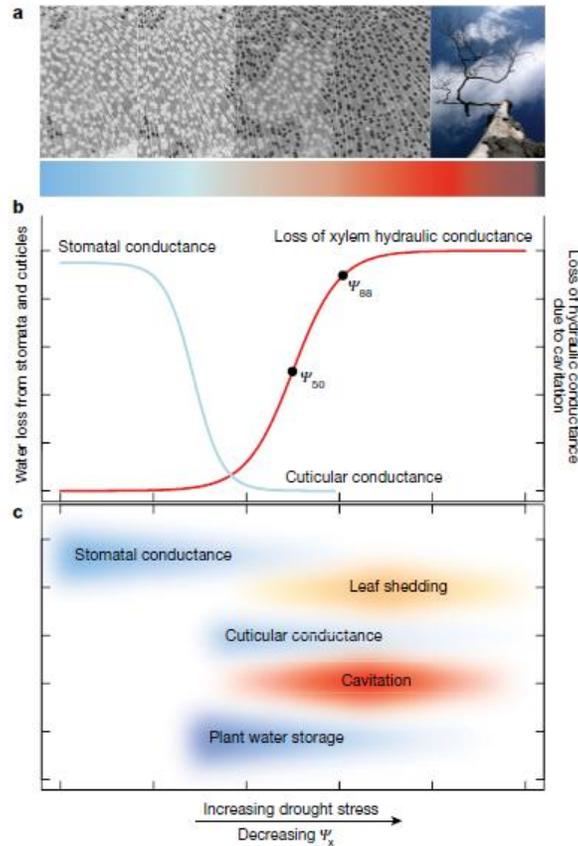


Figure 19. Phases de réponse à la sécheresse chez les plantes, pour protéger le système hydraulique.

A) Coupes transversales du xylème obtenues par microtomographie à rayons X et montrant la propagation de l'embolie gazeuse avec l'augmentation de la sécheresse (de gauche à droite). Les vaisseaux remplis d'eau sont blancs et ceux embolisés sont noirs. B) Au cours de la première phase, les stomates se ferment pour limiter la perte en eau et retarder la diminution du potentiel hydrique xylémien (courbe bleue). Après la fermeture des stomates, l'eau continue d'être perdue à un rythme plus faible évaluée par la conductance minimale des feuilles. A un seuil critique, la cavitation augmente rapidement (P12) et les événements d'embolie se propagent dans le xylème (courbe rouge). L'augmentation du taux d'embolie est représentée par la perte de conductance hydraulique du xylème en pourcentage. La courbe rouge correspond à la courbe de vulnérabilité, qui traduit la sensibilité des espèces à la cavitation lors d'un stress hydrique. Les seuils de mortalité correspondent à Ψ_{50} et Ψ_{88} pour les conifères et angiospermes, respectivement. C) Schéma général montrant l'ampleur et la contribution des différents processus en réponse à l'augmentation du stress hydrique.

2.4.1. Limiter les pertes en eau

Dans un sol sec, les stomates régulent les pertes en eau des feuilles pour maintenir la tension du xylème dans une gamme qui protégera le xylème de l'embolie (Tyree and Sperry, 1989; Sperry et al., 1998). Ils jouent le rôle de valves pour contrôler la transpiration et le potentiel hydrique de la tige (Sperry and Hacke, 2002).

Les plantes ont souvent été classées dans deux grandes catégories basées sur la capacité des stomates à réguler le potentiel hydrique foliaire (Tardieu and Simonneau, 1998). Les espèces isohydriques ajustent l'ouverture des stomates de telle sorte que le potentiel hydrique minimum (au midi solaire) reste relativement stable alors que les conditions environnementales changent. Au contraire, les espèces anisohydriques ont un contrôle stomatique moins stricte. Par conséquent, le potentiel hydrique des espèces anisohydriques suit davantage les fluctuations du milieu, et les stomates restent plus longtemps ouverts permettant de maintenir l'activité d'assimilation (Martínez-Vilalta et al., 2014). Cependant, ces notions font aujourd'hui débat, l'iso/anisohydrie est avant tout un concept relatif (Ratzmann et al., 2019). Elles représenteraient plutôt deux extrêmes, reliés par un continuum de stratégies de régulation de l'état hydrique, au sein des espèces et des individus (Klein, 2014; Martínez-Vilalta et al., 2014; Meinzer et al., 2016; Ratzmann et al., 2019). Chez la Vigne par exemple, un changement de stratégie, de l'anisohydrie vers l'isohydrie, a été observée avec l'intensification d'un stress hydrique (Charrier et al., 2018).

Lorsque les stomates sont fermés, la plante continue à perdre de l'eau (transpiration résiduelle) à travers la cuticule qui recouvre notamment les feuilles et les tiges vertes (Schuster et al., 2017). Le potentiel continue de diminuer, bien que ce soit de manière plus lente. La conductance minimale d'un organe (mesurable après la fermeture des stomates) serait un trait crucial dans la cinétique d'apparition de la cavitation car elle détermine le moment où le potentiel hydrique atteindra la valeur seuil qui induit la formation d'embolie dans le xylème (Blackman et al., 2016; Martin-StPaul et al., 2017). La transpiration résiduelle d'une feuille est déterminée par sa conductance à la vapeur d'eau (g_{\min}) et le déficit de pression de vapeur (VPD) entre la feuille et l'atmosphère. Il a été montré que g_{\min} est très corrélé aux conditions environnementales mais n'est pas clairement lié aux groupes d'espèces (Brodribb et al., 2014; Duursma et al., 2019). De nombreuses études se focalisent et prennent en compte ce trait dans la cinétique de déshydratation des plantes, et en particulier au sein de l'équipe Sureau.

Si le potentiel hydrique du sol diminue encore, certaines plantes peuvent réduire drastiquement leur surface transpirante en perdant leurs feuilles (Tyree et al., 1993). Cette stratégie d'évitement permettrait de retenir l'eau dans les organes vitaux et de les protéger de la cavitation (Tyree et al., 1993).

2.4.2. Augmenter les entrées d'eau

L'efficacité de l'absorption de l'eau du sol chez les arbres dépend à la fois de l'extension spatiale et de la densité de leur système racinaire (Levitt 1980). La surface d'échange au niveau du sol, c'est-à-dire de la quantité de racines fines, leur longueur cumulée ou la biomasse du système racinaire, est un paramètre important (Bréda et al., 2006). Un système racinaire profond, ramifié et dense est l'un des traits les plus efficaces en termes de tolérance à la sécheresse, car il permet d'accéder à une plus grande réserve en eau du sol (Bréda et al., 2006). La profondeur maximale du système racinaire est une information fonctionnelle importante pour le calcul du bilan hydrique, mais c'est aussi une donnée difficile à mesurer (Bréda et al., 2006).

La variation de la disponibilité de l'eau en fonction de la profondeur du sol peut façonner les stratégies d'enracinement (Schwinning and Ehleringer, 2001) qui à leur tour influencent l'utilisation de l'eau à l'échelle de la plante entière et les potentiels hydriques (Oren and Pataki, 2001). Par exemple, Maherali and DeLucia (2001) ont montré qu'il n'y a aucune différence significative entre le potentiel hydrique de base et les potentiels hydriques minimums de deux sites avec des précipitations annuelles contrastées, en raison d'un probable ajustement de la profondeur d'enracinement chez le Pin ponderosa.

2.4.3. Vulnérabilité à l'embolie

La vulnérabilité à l'embolie est une propriété intrinsèque des vaisseaux qui leur permet de résister à la cavitation (Lens et al., 2013)). Ce trait est très étudié chez les ligneux et en particulier au sein de l'équipe Sureau, où les questions de variabilité intra et inter spécifiques de la résistance à la cavitation sont prédominantes. C'est notamment au sein de l'équipe que différents outils de mesures de la vulnérabilité à la cavitation ont pu être développés (Cavitron ou Xyl'Em), que la plasticité intraspécifique de la vulnérabilité à la cavitation a pu être montrée ((Awad et al., 2010;

Herbette et al., 2010a) ou encore que le lien entre cavitation et mortalité a été précisé (Barigah et al., 2013b).

Variabilité interspécifique

La vulnérabilité à la cavitation est variable entre les espèces et entre les différents habitats (Delzon et al., 2010; Choat et al., 2012). Le groupe taxonomique des gymnospermes présente une variabilité interspécifique de la P_{50} comprise entre -2.9 et -18.8 MPa (Delzon et al., 2010) et les angiospermes entre -0.18 et -11.3 MPa (Maherali et al., 2004). La résistance à la sécheresse et la vulnérabilité à la cavitation sont corrélées dans de nombreux groupes de ligneux qui ont des préférences écologiques différentes (Nardini et al., 2000; Sperry and Hacke, 2002; Maherali et al., 2004) : les espèces plus résistantes à la cavitation sont plus résistantes à la sécheresse et vivent dans des milieux où il y a moins de précipitations (Figure 20) (Maherali et al., 2004). Par exemple, dans les forêts tropicales humides, la P_{50} médiane se situe autour de -1MPa ; dans les milieux méditerranéens, elle se situe autour de -5MPa (Maherali et al., 2004).

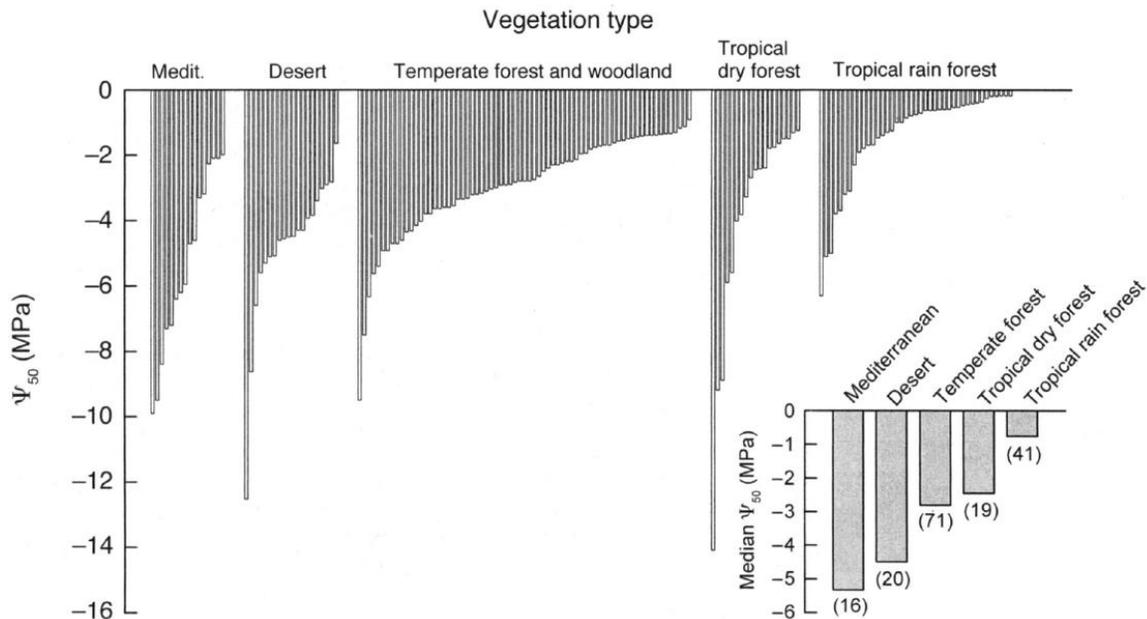


Figure 20. Distribution de la vulnérabilité du xylème à la cavitation, déterminée par le P_{50} pour plusieurs espèces de cinq types de végétation.

La médiane pour chaque type de végétation est représentée dans l'encart. (Maherali et al., 2004)

Le record de résistance à la cavitation a été mesuré chez *Callitris tuberculata*, une espèce des milieux extrêmement arides du Sud Est de l’Australie, avec une P_{50} de -18.8 MPa (Larter et al., 2015). Les arbustes ont été mesurés plus résistants à la cavitation que les arbres (Maherali et al., 2004), parfois dans les mêmes milieux. Une hypothèse serait que les arbustes ont un système racinaire plus superficiel et ne pourraient donc pas puiser l’eau en profondeur afin d’éviter les évènements de sécheresses. D’autres groupes, comme les herbacées, ont aussi fait l’objet de mesures de P_{50} et ne sont pas plus vulnérables à l’embolie que les angiospermes ligneux (Lens et al., 2016).

De manière générale, les espèces vivent dans des conditions où leurs potentiels hydriques minimums peuvent régulièrement atteindre des valeurs proches de leur P_{50} , quel que soit leur milieu de vie (Choat et al., 2012). Le risque de dysfonctionnement hydraulique s’apprécie en évaluant la marge de sécurité hydraulique dont disposent les arbres en situation de stress hydrique, qui est déterminée par la différence entre le potentiel hydrique minimum et la P_{50} (Figure 21). Quand les marges de sécurité hydrauliques sont dépassées, le risque devient grand et a de fortes chances de se produire dans le futur si la température et l’aridité augmentent, comme prévu par les prédictions climatiques (Choat et al., 2012). Dans ce cas, des faibles marges de sécurité hydrauliques pourraient limiter la productivité et la survie des espèces (Choat et al., 2012).

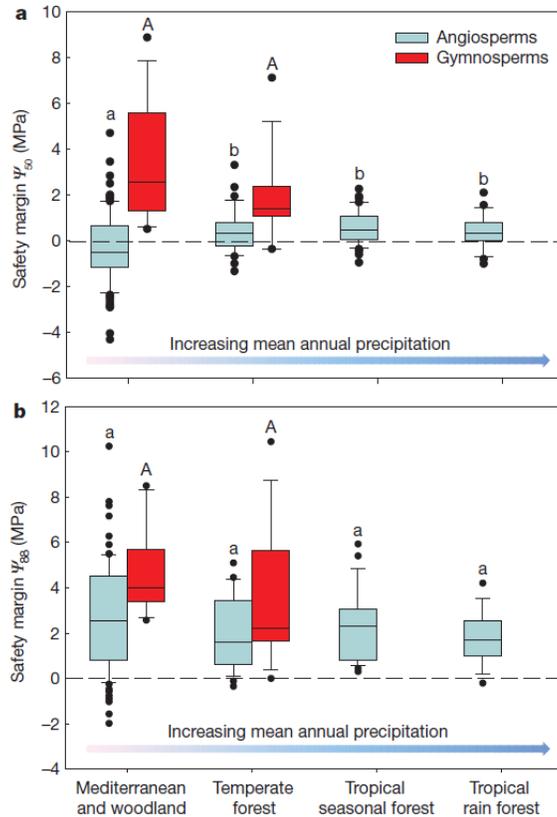


Figure 21. Marges de sécurité hydraulique chez les angiospermes et gymnospermes (conifères) parmi différents biomes.

La marge de sécurité hydraulique est calculée par la différence entre le potentiel hydrique minimum saisonnier Ψ_{\min} et le Ψ_{50} (a) ou par la différence entre le Ψ_{\min} et le Ψ_{88} (b). Les différences significatives ($P < 0.05$) entre les moyennes des biomes sont indiquées par les lettres au-dessus des différentes barres, en minuscule pour les angiospermes et en majuscules pour les gymnospermes.

Variabilité intraspécifique

La vulnérabilité du xylème à l'embolie peut varier significativement entre populations d'une même espèce, entre individus d'une même population, selon les conditions de croissance ou entre les organes d'une même plante (Alder et al., 1996; Choat et al., 2007; Herbette et al., 2010a). Les conditions environnementales façonnent la valeur de P_{50} (Awad et al., 2010; Herbette et al., 2010a). Par exemple, chez une même espèce de peuplier, des régimes hydriques différents modifient la P_{50} , qui devient plus faible en condition de stress hydrique (Awad et al., 2010). Des différences sont aussi observées entre des branches de Hêtre exposées à la lumière ou à l'ombre (Herbette et al.,

2010a). Les individus sont donc capables d'acclimater leur vulnérabilité à la cavitation en fonction du milieu dans lequel ils se trouvent (Figure 22).

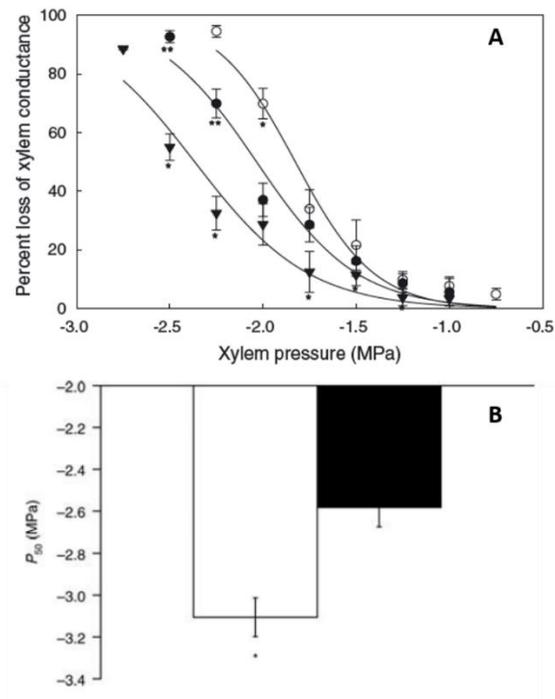


Figure 22. Plasticité de la vulnérabilité à la cavitation.

A : courbes de vulnérabilité du peuplier en confort hydrique (ronds blancs), en stress hydrique modéré (ronds noirs) et en stress hydrique sévère (triangles noirs) (Awad et al., 2010). B : Vulnérabilité à la cavitation pour des hêtres exposés à la lumière (barre blanche) et exposés à l'ombre (barre noire). Une différence significative est observée entre ces deux groupes. (Herbette et al., 2010b)

2.4.4. Mobilisation des réservoirs d'eau

Le stockage d'eau joue un rôle essentiel dans le maintien de l'équilibre hydrique des plantes (Knipfer et al., 2017). Cependant, la contribution de ces réservoirs dans le maintien de l'intégrité hydraulique du xylème et de la survie en situation de sécheresse, reste floue (Knipfer et al., 2017). Il est communément admis que la libération d'eau interne provenant des compartiments de stockage sert à minimiser le risque de cavitation des vaisseaux. A partir de ce constat et en situation de sécheresse, il est attendu que les compartiments de stockage se vident avant le début de la cavitation et qu'ils se remplissent après la saturation du sol. Cependant, il existe très peu d'études

travaillant sur des plantes intactes qui permettent d'élucider cette dynamique spatio-temporelle au cours d'une sécheresse (Knipfer et al., 2019).

Comme nous l'avons vu, les courbes de *moisture release* des tiges excisées montrent trois phases de libération d'eau (pour rappel : la phase I libère de l'eau des espaces intercellulaires (à des potentiels élevés), la phase II libère de l'eau des tissus vivants couplée à une libération des vaisseaux et la phase III est dominée par la libération de l'eau par la cavitation des vaisseaux du xylème et donc à des potentiels plus faibles (Tyree and Yang, 1990)). Il a été suggéré que l'eau libérée par le compartiment élastique et par la cavitation serait la plus importante en situation de sécheresse, puisqu'ils surviennent à des potentiels plus négatifs (Lo Gullo and Salleo, 1993). L'eau libérée lors de la première phase aurait un rôle moins direct dans le maintien de l'intégrité hydraulique du xylème, car mobilisée à des potentiels hydriques proches de 0 (Tyree and Yang, 1990).

Une étude récente a eu pour objectif d'élucider la dynamique spatiotemporelle de la libération d'eau des compartiments de stockage, chez des plants intactes de *Castanea dentata* (Knipfer et al., 2019). Grâce à la combinaison de plusieurs méthodes (microtomographie à rayons X, état hydrique, courbe de *moisture release* et microscopie optique à fluorescence), ils ont pu identifier si la libération d'eau était élastique ou capillaire. Leurs résultats montrent que l'eau du xylème est libérée à des potentiels hydriques plus négatifs que -1MPa et qu'elle se produit simultanément avec un rétrécissement de la tige (compartiment élastique) et l'apparition de l'embolie. Avant la cavitation des vaisseaux, ils n'ont observé aucune décharge d'eau provenant de la tige. Pris ensemble, ces résultats montrent que l'eau stockée dans les tissus morts peut contribuer au stockage global de la plante mais que cette eau n'est pas utilisée pour éviter l'embolie du xylème ou pour fournir de l'eau au flux de transpiration. Ils concluent que l'eau libérée par cavitation apporte une contribution importante à la survie des arbres pendant les périodes de sécheresse en protégeant la viabilité du cambium, ce qui est crucial pour la récupération du stress et la reprise de croissance (Knipfer et al., 2019; Skelton, 2019). Certains soulignent par ailleurs que les estimations de la capacitance à partir d'échantillons excisés doivent être interprétées avec prudence car certains compartiments de stockage d'eau pourraient ne pas être utilisés dans une plante intacte (Knipfer et al., 2017). En ce qui concerne les compartiments élastiques, encore une fois peu d'études s'y

consacrent dans le cadre des mécanismes de sureté hydraulique et de survie. Le domaine de la mobilisation des réservoirs d'eau en situation de sécheresse reste donc à explorer.

3. La mortalité liée à la sécheresse

3.1. Impact de la sécheresse sur les écosystèmes

L'augmentation de la fréquence, de la durée et de la sévérité des épisodes de sécheresses et de vagues de chaleur, associée aux modifications du climat, pourrait altérer fondamentalement la composition, la structure et la biogéographie des écosystèmes, des forêts et des agrosystèmes (Figure 23) (Allen et al., 2010; Allen et al., 2015).

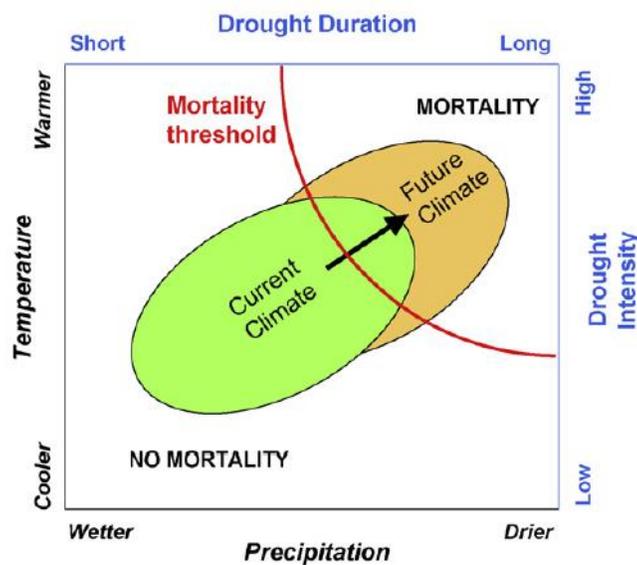


Figure 23. Diagramme conceptuel de la plage de variabilité des paramètres du climat actuel pour les précipitations et la température et la durée et l'intensité des sécheresses.

Le climat futur montre une augmentation des épisodes de sécheresse et des températures, indiquant les risques accrus de mortalité pour les populations actuelles des arbres. (Allen et al., 2010)

Des cas de mortalité massive des ligneux où tous les biomes sont touchés ont été rapportés à travers tout le globe (Figure 24) (Allen et al., 2010). Par exemple en Amérique du Nord avec le dépérissement des populations de *Populus tremuloides*, en Amérique du Sud avec *Nothofagus*, en Europe avec le Pin sylvestre, en Australie avec l'Eucalyptus ou l'Acacia, en Afrique avec le Cèdre atlantique ou encore en Asie (Allen et al., 2010). Les changements rapides des écosystèmes et la perte de la végétation constituent une grande incertitude dans les réponses des écosystèmes aux changements climatiques (Anderegg et al., 2012a). La mort généralisée des arbres peut influencer les communautés écologiques et leur succession, ainsi que la fonction et les services des écosystèmes. Elle peut aussi affecter le climat régional et mondial par des grands changements biophysiques et biogéochimiques (Anderegg et al., 2012b).

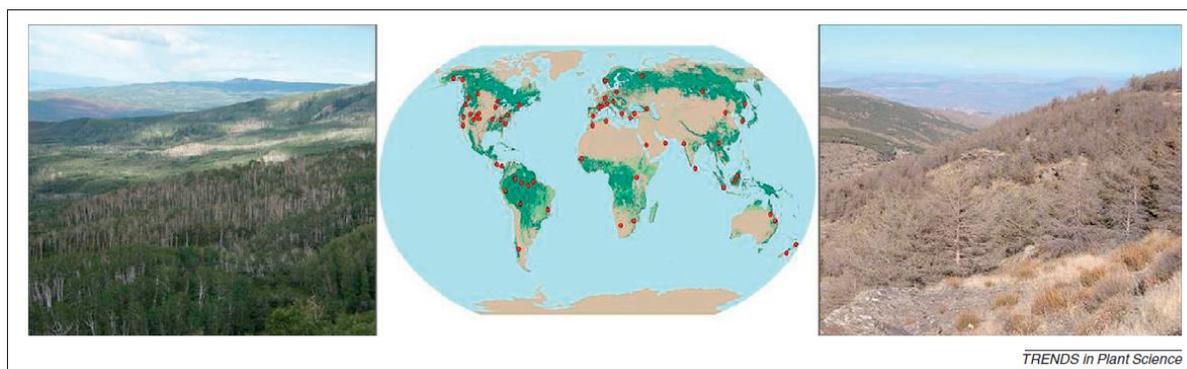


Figure 24. Carte des sécheresses généralisées et extinction des forêts.

Les forêts sont en vert et les points rouges indiquent les études qui documentent le dépérissement des forêts induit par la sécheresse et canicule. Les photos montrent deux exemples de dépérissements des forêts. (Anderegg et al., 2012a)

La région méditerranéenne est l'une des plus impactées avec l'augmentation de l'irrégularité dans les précipitations (IPCC 2014). De plus, d'un point de vue agronomique c'est une région du monde avec une large proportion de plantations, avec par exemple les forêts de pins (Sánchez-Salguero et al., 2012) ou les plantations de lavandes.

Il faut considérer deux paramètres de la sécheresse quand on veut en comprendre les effets : son intensité et sa durée. La dynamique d'évolution de la sécheresse peut aussi induire des réponses

différentes. Les sécheresses modérées à faibles, peu intenses et de durées assez courtes, induisent une perte de productivité via une croissance ralentie. En situation de sécheresses sévères, c'est-à-dire longue et/ou intense, ce sont davantage les questions de survie de la plante qui priment. Dans cette thèse, nous nous intéressons aux situations sécheresses intenses.

3.2. Comment définir et prédire la mort d'une plante ligneuse ?

3.2.1. Définition de la mort pour un ligneux

La mort d'un individu ligneux a été peu définie. La première définition a été proposée par McDowell (2011) : « la mort est définie comme un équilibre thermodynamique entre l'organisme et l'environnement, dans lequel les plantes n'ont plus d'énergie pour le métabolisme ou pour se régénérer ». Anderegg et al., (2012) valident cette définition, mais précisent qu'elle ne donne pas de critères pour diagnostiquer la mort. Ils proposent alors de s'inspirer de ce qui a été défini pour d'autres organismes, comme les humains. Les arbres ont plusieurs mécanismes de régulation pour maintenir leurs systèmes et les faire fonctionner dans des limites appropriées, et des mécanismes pour réparer les dommages qui peuvent survenir lorsque ces limites sont dépassées (Brodribb, 2009; Sala et al., 2012). De ce point de vue, les arbres sont des organismes complexes qui transportent de l'eau depuis le sol jusque dans l'atmosphère et leur survie repose sur l'entretien de ce système qui est indispensable à l'hydratation, l'échange d'eau contre le CO₂ nécessaire à la photosynthèse dans un environnement dynamique et souvent limité en eau (Anderegg et al., 2012a). Anderegg et al., (2012) définissent alors la mort, en analogie avec la médecine humaine, comme un arrêt permanent du fonctionnement de l'organisme dans son ensemble. Pas de l'organisme entier comme la somme des cellules, mais de l'interaction complexe des sous-systèmes d'organes (Bernat et al 1981). La rupture des interactions complexes des sous-systèmes d'organes se produit par des dommages irréparables à l'interaction et à la coordination dans le transport du xylème et/ou du phloème (Anderegg et al., 2012a). Le transport longue distance, via le phloème et le xylème, permet la connexion entre les racines, les feuilles et les organes reproducteurs et permet donc une coordination des réponses de l'arbre à l'environnement à travers le transport de l'eau, du carbone, des nutriments et des molécules de signalisation (Anderegg et al., 2012a).

Les arbres ont une croissance indéterminée et ils ne vieillissent pas comme les animaux (Thomas, 2002), ce qui suggère que certains arbres sont potentiellement « immortels » en l'absence de stress

(Peñuelas and Munné-Bosch, 2010). La mort serait alors la cause d'une accumulation, avec l'âge, des effets des différents stress subis, tels que le feu, le climat, les insectes, les agents pathogènes et la compétition pour les ressources (Hartmann, 2011).

En pratique, il est compliqué de diagnostiquer la mort d'un individu. Au contraire d'un humain où les organes vitaux sont facilement identifiables, comme le cœur ou le cerveau, chez les arbres il n'y a pas d'organe vital précis et délimité spatialement qui soit indispensable. Il peut y avoir des déconnexions entre les différentes parties de la plante, mais pour autant pas de mortalité. Les végétaux ont aussi la capacité de dédifférenciation cellulaire où certaines cellules retournent à l'état méristématique et se divisent pour engendrer un nouveau méristème qui donnera par la suite un nouvel organe. Ainsi, faute d'un indicateur précis, le diagnostic pour les études est souvent basé sur la capacité de l'arbre à récupérer ou non lorsque les conditions redeviennent favorables au développement (Anderegg et al., 2012a). Cependant, il peut s'écouler plusieurs jours, voire plusieurs mois, avant que ces conditions ne permettent d'évaluer cette reprise.

3.2.2. Les causes de la mort en situation de sécheresse

Les causes de la mort en situation de sécheresse et de canicule sont un axe de recherche très actif et qui a été intensément débattu (Bréda et al., 2006; Sala, 2009; Anderegg et al., 2012b).

En 1991, Manion a suggéré que la mort des arbres était la conséquence d'un lent déclin sur plusieurs années, en trois étapes distinctes : l'intervention d'un facteur prédisposant, puis d'un facteur incitatif et enfin d'un facteur contributif. Par exemple, un mauvais emplacement édaphique suivi d'un stress sévère à court terme comme une sécheresse, et enfin la mort suite à une attaque de pathogène. D'autres ont émis l'hypothèse qu'un stress à plus long terme pouvait entraîner une mort rapide et en particulier par un déséquilibre entre l'absorption et la perte de carbone, qui se traduit par un bilan négatif carboné (Bossel 1986, Mueller-Dumbois 1987, Martinez-vilalta 2002, Bréda et al 2006). Sur la base de ces hypothèses, trois mécanismes conduisant à la mortalité ont été proposés : les agents biotiques, la défaillance hydraulique et la famine carbonée (McDowell et al 2008). Ces trois mécanismes sont directement liés à dynamique de la sécheresse, c'est-à-dire à l'intensité, la durée du stress hydrique et leurs évolutions respectives (Figure 25) (McDowell 2008).

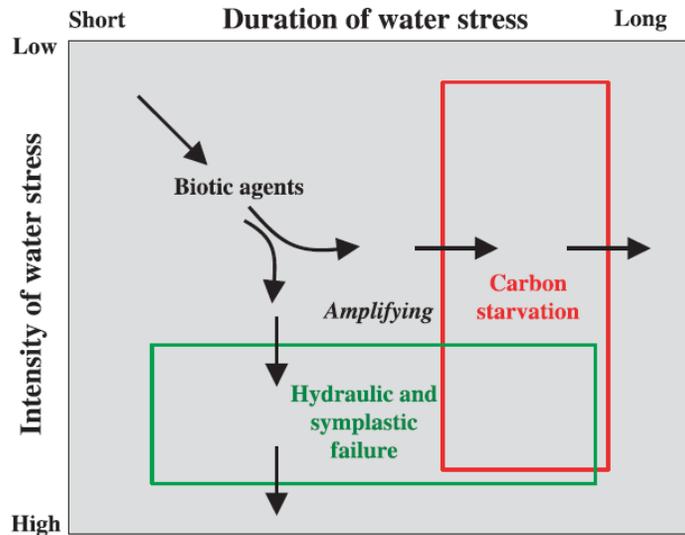


Figure 25. Relation entre l'intensité et la durée d'un stress hydrique, et les conséquences pour les plantes. (McDowell et al., 2008)

Les causes de la mortalité dépendraient fortement de cette dynamique de sécheresse. De manière simplifiée, on distingue généralement deux situations extrêmes qui se font face. La première est la défaillance hydraulique ou « hydraulic failure », liée aux sécheresses intenses, qui correspond en d'autres termes à « mourir de soif ». La seconde est le manque de carbone ou « carbone starvation », liée aux sécheresses longues, qui correspond pour un arbre à « mourir de faim » (McDowell et al., 2008; Adams et al., 2009; McDowell, 2011; Anderegg et al., 2012b). Les agents pathogènes sont considérés comme des facteurs aggravants. Une attaque biotique qui conduit à la mort de la plante se produit quand les populations d'agents biotiques atteignent des niveaux de seuil auxquels le nombre d'attaques épuise les défenses de la plante (McDowell et al. 2011b).

Défaillance hydraulique

La défaillance hydraulique est l'échec du transport de l'eau qui conduit à la dessiccation des tissus. Elle survient en situation de sécheresse intense et suite à un grand nombre de vaisseaux embolisés par le phénomène de cavitation (Brodribb and Cochard, 2009; Barigah et al., 2013b). Une corrélation a été trouvée entre la mortalité et le potentiel hydrique létal, qui induit un haut niveau d'embolie. De manière générale, la communauté scientifique évalue ce seuil de mortalité pour les

angiospermes avec le P_{88} , le potentiel hydrique qui induit 88% de perte de conductance hydraulique car il se calcule aisément à partir des informations extraites de la courbe de vulnérabilité (Barigah et al., 2013b; Urli et al., 2013) (Figure 26). Chez les conifères, le potentiel hydrique létal est le P_{50} , qui induit 50% de perte de conductance (Brodrribb and Cochard, 2009). Cependant, il a été montré que la mortalité survient soudainement quand le seuil de 90% de perte de conductance est dépassé (Barigah et al., 2013b), ou même 99% (Li et al., 2015). Le P_{88} et P_{50} ont donc souvent été dépassés chez de nombreuses espèces sans affecter leur survie, qu'elles soient angiospermes ou conifères (Nardini et al., 2013a; Adams et al., 2017; Hammond et al., 2019). Par exemple, plusieurs plantes stressées au-delà du potentiel hydrique qui induit une perte totale de conductance hydraulique ont montré une récupération complète au printemps suivant (Li et al., 2015), suggérant que la perte de conductance par embolie n'est pas forcément un bon seuil de mortalité. À défaut d'indicateur précis, les P_{88} et P_{50} sont utilisés comme des proxy et permettent de comparer les différentes espèces et études

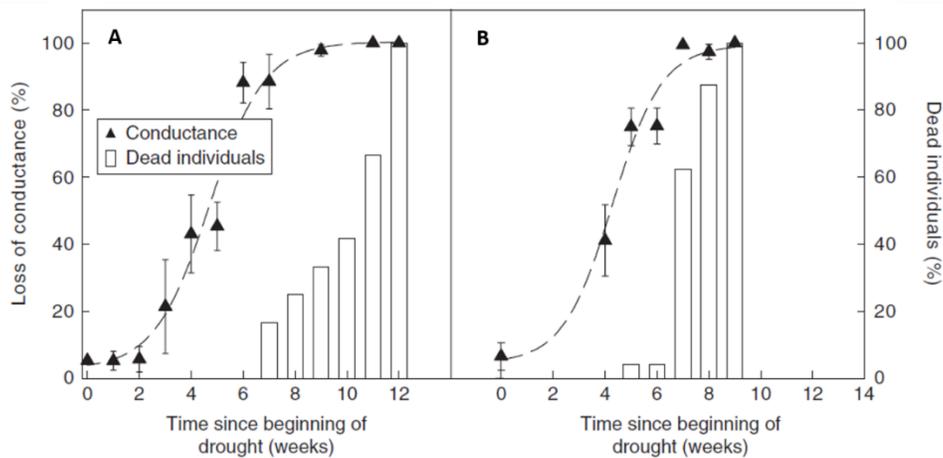


Figure 26. Relation entre la perte de conductance hydraulique et la mortalité

Chez le hêtre (A) et le peuplier (B) au cours d'une sécheresse. Les triangles représentent la perte de conductance (%) et les bâtons les individus morts (%). (Barigah et al., 2013b)

Famine carbonée

La définition de la famine est : périr ou être en train de périr par manque ou insuffisance de nourriture (McDowell, 2011). Pour les plantes, un parallèle a été fait avec le manque de carbone qui survient suite à la fermeture stomatique particulièrement prolongée (McDowell et al., 2008). La fermeture stomatique en stress hydrique survient avant le début d'un dysfonctionnement hydraulique (Hochberg et al., 2017), c'est-à-dire en situation de stress modéré. C'est une situation dans laquelle l'approvisionnement en carbone via la photosynthèse n'est plus assurée et que les réserves utilisables deviennent trop faible pour assurer la respiration, la croissance et les défenses (McDowell, 2011). Cette carence en carbone est définie comme l'épuisement des glucides non structuraux disponibles (McDowell et al., 2013). Elle peut aussi être définie comme un taux de photosynthèse diminué à zéro et de manière prolongée (Martínez-Vilalta et al., 2002; McDowell et al., 2008).

L'hypothèse est que la sécheresse peut amener la plante à mourir de faim. Cette mort peut aussi être précipitée par d'autres mécanismes impliqués, comme une attaque de pathogène. La famine carbonée peut affecter plusieurs mécanismes comme l'utilisation des réserves d'énergie pour le métabolisme et la défense, le transport des carbohydrates par le phloème et la demande d'énergie pour maintenir la turgescence et la photosynthèse (McDowell, 2011). De plus, la sensibilité aux agents pathogènes augmente en situation de manque de carbone (McDowell et al., 2008; McDowell and Sevanto, 2010). Une relation positive a été trouvée entre la survie des plantes et les carbohydrates non structuraux (O'Brien et al., 2014). Des semis enrichis expérimentalement en carbohydrates non structuraux ont montré des potentiels hydriques plus hauts. L'utilisation de ce carbone pour la maintenance de l'osmorégulation et la fonction hydraulique semble être impliquée dans une meilleure résistance à la sécheresse (O'Brien et al., 2014).

Débat entre la défaillance hydraulique et la famine carbonée

Ces deux hypothèses ont été beaucoup débattues, et certaines études ont montré que les arbres ne mourraient pas de manque de carbone, mais plutôt directement du manque d'eau (Hartmann et al., 2013; Rowland et al., 2015). Cependant, récemment il a été rappelé par McDowell, lors d'une présentation au Xylem Meeting 4 en 2019, que les deux mécanismes ne sont pas exclusifs et doivent interagir (Cochard et al., 2019). Il est maintenant reconnu que ces deux mécanismes sont

inextricables et qu'ils peuvent être déclenchés en même temps (Anderegg et al 2015a, McDowell et al 2013, Sevanto 2014). L'interdépendance de la défaillance hydraulique et du manque de carbone est définie comme l'augmentation de la perte de conductance et des tensions associées au xylème, ce qui entraîne une baisse de l'absorption, du transport et de l'utilisation du carbone (McDowell et al., 2013). Plus tard, une rétroaction est faite par la baisse des glucides non structuraux disponibles qui affectent la perte de conductance hydraulique par le remplissage ou l'acquisition d'eau (McDowell et al., 2011). Idéalement, il serait intéressant d'intégrer les attaques biotiques à la définition d'interdépendance de ces différents mécanismes de mortalité (McDowell et al., 2013). Bien que la défaillance hydraulique soit détectée dans presque tous les événements de morts par sécheresse (Adams et al., 2017), il faut souligner que la corrélation et la causalité sont deux choses différentes (Cochard et al., 2019). Cette question de l'interaction des deux mécanismes de mortalité doit être élucidée (Cochard et al., 2019).

Les travaux précédents se sont souvent concentrés sur les comparaisons entre les arbres morts (ou probablement morts) et ceux qui survivent. Il est compliqué de savoir quand les arbres commencent à mourir pendant un stress hydrique, et passent un point de non-retour, de sorte qu'ils ne parviendront pas à récupérer et finiront par mourir même si le stress hydrique s'arrête (Hammond et al., 2019). Les mécanismes de mortalité ne sont toujours pas élucidés et il y a un réel besoin de développer des indices de mortalité, des seuils physiologiques de non-retour précis au-delà desquels l'arbre ne peut récupérer.

Conséquences au niveau cellulaire

À une autre échelle, l'hypothèse de la défaillance hydraulique est basée sur le fait que la déshydratation complète conduit à la mort cellulaire (McDowell et al., 2008), tout comme le changement dans la dynamique du métabolisme du carbone (Guadagno et al., 2017). Ainsi, la perte d'intégrité des membranes cellulaires pourrait être un indicateur critique pour prédire la mort des plantes (Figure 27) (Guadagno et al., 2017). Par exemple, lors d'une déshydratation prolongée, il y a une accumulation des espèces réactives de l'oxygène, qui peut conduire à une oxydation des lipides membranaires, et ainsi à la déstabilisation des membranes (Suzuki et al., 2012; Petrov et al., 2015). D'autres mécanismes pourraient être mis en jeu selon la dynamique de la sécheresse (longue ou intense).

Des études récentes proposent de s'intéresser aux dommages cellulaires pour définir un nouveau seuil de mortalité spécifique à chaque espèce (Guadagno et al., 2017). Comme la prévision du potentiel hydrique foliaire qui mène à la fermeture des stomates et à l'échec du transport de l'eau, les dommages cellulaires mesurables pourraient permettre de prédire la mort et être ajoutés aux modèles pour améliorer les prédictions de mortalité des plantes (Guadagno et al., 2017).

Guadagno et al., (2017) précisent qu'au cours de la dernière décennie, la communauté scientifique s'est concentrée sur la détermination des seuils hydrauliques et des niveaux de teneur en sucre pouvant conduire à la mort des ligneux. Cependant, la modélisation de ces caractères ne réussit pas à prédire la mortalité des plantes (Brodribb and Cochard, 2009; McDowell, 2011; Anderegg et al., 2012a; Anderegg et al., 2012b; Skelton et al., 2015). Aucun modèle actuel n'est capable d'établir le moment précis à partir duquel la plante est considérée morte, c'est-à-dire lorsqu'une plante ne récupère pas après un réarrosage (Guadagno et al., 2017).

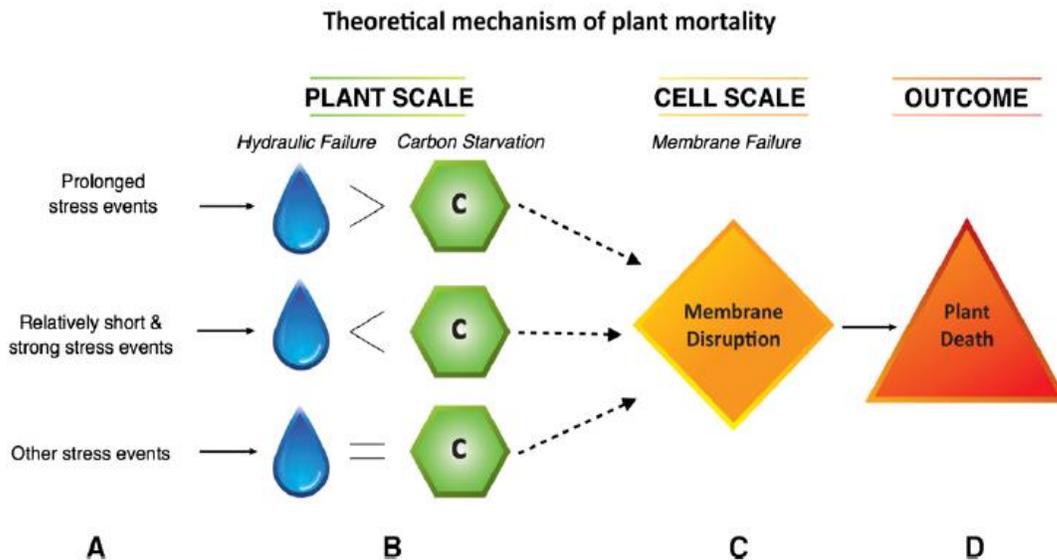


Figure 27. Cadre théorique de la mortalité des plantes selon Guadagno et al., (2017).

A : les facteurs biotiques et abiotiques qui peuvent avoir différentes durées et intensités. B : Apparition de symptômes à l'échelle de la plante en cas de sécheresse. C : Les symptômes entraînent une rupture des membranes cellulaires. D : La mort est le résultat final lorsque la plante atteint son seuil de rupture des membranes.

4. Contexte et objectifs de la thèse

Contexte

Comme vu précédemment, les cultures françaises de Lavande et Lavandin subissent un sévère déclin depuis de nombreuses années, qui résulte de l'effet combiné de la maladie du dépérissement et de sécheresses intenses et répétées. La filière Lavandicole est davantage fragilisée par les prévisions climatiques de la région méditerranéenne. L'irrégularité des précipitations favorisant les épisodes de sécheresses est à prévoir dans un horizon proche et risquent d'intensifier le dépérissement puisque les dégâts de la maladie du dépérissement semblent liés aux conditions climatiques. Il est primordial de préserver et maintenir cette filière emblématique de la Provence qui a un impact économique et touristique fort, et de préparer les producteurs à ces changements imminents.

C'est dans ce contexte global que s'inscrit le projet RECITAL (Réponses aux Évolutions Climatiques par l'Innovation et les Techniques Alternatives dans les Lavanderaies). Ce projet est supporté par un financement CASDAR et rassemble plusieurs partenaires : l'Iteipmai (porteur du projet), l'UMR PIAF (INRAE-UCA), le Crieppam, le lycée horticole Terre d'Horizon et les Chambres d'agriculture de la Drôme et du Vaucluse. L'objectif principal est d'améliorer la résistance des Lavanderaies grâce à la compréhension de la physiologie de la plante en condition de sécheresse, mais aussi grâce à des pratiques agroécologiques telle que l'implantation de couverts végétaux en inter-rang. Le projet est organisé en trois axes distincts et à l'intérieur desquels la thèse s'inscrit.

Le premier axe vise à approfondir les connaissances de la Lavande et du Lavandin sur leur physiologie en situation de stress hydrique et aussi à focaliser les prévisions de changement climatique sur la zone de production. Le deuxième axe vise à sélectionner et évaluer les types de couverts végétaux en inter-rang les mieux adaptés pour garantir un confort hydrique et azoté des lavandins et pour limiter le dépérissement en perturbant le développement des ravageurs et permettre une maîtrise durable des adventices. Enfin, le troisième axe vise à diffuser directement les résultats aux différents acteurs de la filière (producteurs et techniciens), via des animations de groupes de producteurs et des journées de démonstration et d'échanges.

Les objectifs de la thèse

La thèse fait partie intégrante du projet RECITAL et s'attache à réaliser la totalité de l'axe 1 et à contribuer à l'axe 2. Dans le cadre du troisième axe du projet, les différents résultats de la thèse ont été présentés à plusieurs reprises au cours de journées d'échanges avec les acteurs de la filière. Les actions de communication menées dans le cadre de la thèse sont listées en annexes. Cette thèse s'organise en deux volets principaux.

Le premier volet a pour objectif de caractériser le plus finement possible le changement climatique sur la zone de production de la Lavande et du Lavandin.

Le second volet est la partie expérimentale qui est le principal travail de cette thèse, dédiée à l'analyse de la réponse de la Lavande et du Lavandin à une sécheresse, dans le but d'identifier au moins un indicateur physiologique précis associé à la mortalité. Dans un premier temps, nous avons caractérisé, en conditions contrôlées (en serre et sur des plantes en pot), la réponse à une sécheresse extrême de ces deux espèces et allant jusqu'à la mort. Les conditions contrôlées permettent d'analyser des outils et indicateurs physiologiques clés de la réponse à la sécheresse, tout en comparant les deux taxons Lavande et Lavandin. Dans un second temps, ces indicateurs ont été testés en plein champ, sur le Lavandin Grosso, clone majoritairement cultivé en France. Ce travail en Lavanderaie vise à évaluer l'effet des sécheresses estivales sur le développement des Lavandins et à évaluer l'impact d'un couvert végétal en inter-rang sur leur physiologie et sur leur résistance aux sécheresses estivales.

Ce travail de thèse s'articule autour de trois chapitres de résultats, suivis d'une discussion générale et des perspectives.

Chapitre 1. Caractérisation du changement climatique sur la zone de production de la lavande et du lavandin

1. Introduction

La filière de la Lavande et du Lavandin en France est menacée par la modification du climat méditerranéen et notamment à cause des sécheresses intenses et répétées (Yvin, 2010). Il est donc important d'avoir une idée précise de la menace qui pèse sur la filière dans les décennies à venir, ce qui pourra contribuer à anticiper les nouvelles pratiques qui seront nécessaires.

La combinaison d'étés secs et de précipitations irrégulières fait de l'eau la ressource la plus limitante dans le bassin méditerranéen (Iglesias et al., 2007). La région méditerranéenne se situe dans une zone de transition entre le climat aride de l'Afrique du Nord et le climat tempéré et pluvieux de l'Europe centrale (Giorgi and Lionello, 2008). Le climat méditerranéen fait partie de la famille des climats tempérés, et il est caractérisé par des étés chauds et secs (sécheresse estivale avec quelques orages), et des hivers doux et humides (Giorgi and Lionello, 2008). Ce type de climat ne caractérise pas uniquement le pourtour de la mer Méditerranée, puisque d'autres régions du monde possèdent aussi les mêmes conditions climatiques (Californie ou centre du Chili par exemple). De manière générale, les précipitations ont une faible fréquence, mais une forte intensité. Le cumul annuel des précipitations est compris entre 300 et 1000 mm selon les régions, mais la fréquence est très faible (moins de 100 jours par an) et surtout concentrée durant l'hiver. Pour ces raisons, de nombreuses cultures nécessitent une irrigation en été, comme les céréales, la vigne et, de plus en plus, les oliviers (Drain, 2002). La culture de la Lavande fait exception et ne nécessite généralement pas d'irrigation. Elle est principalement cultivée sur quatre départements français : la Drôme, le Vaucluse, les Hautes-Alpes et les Alpes-de-Haute-Provence. Ces départements sont également caractérisés par un climat de type méditerranéen, sec et très ensoleillé. La répartition des précipitations est très hétérogène. Par exemple pour les Alpes-de-Haute-Provence, les précipitations sont au maximum à l'automne avec 40 à 50 % du cumul annuel. Le maximum secondaire se situe au printemps avec 30 % du cumul annuel. La période estivale reçoit le minimum des précipitations et le mois de juillet est le plus sec.

La région méditerranéenne a été classée particulièrement sensible au changement climatique (Thuiller et al., 2005). Sa situation géographique, qui fait la transition entre l'Afrique et l'Europe, fait qu'elle est particulièrement affectée par les interactions entre les processus des tropiques et de latitudes moyennes (Giorgi and Lionello, 2008). Le bassin Méditerranéen est donc une région potentiellement vulnérable aux changements climatiques induits, et notamment à l'augmentation des concentrations de gaz à effet de serre (Lionello et al., 2006). De ce fait, il a été identifié comme l'un des « points chauds » les plus importants dans les projections climatiques futures (Giorgi, 2006). Différents scénarios confirment cette tendance et prévoient, pour le Sud-Est de la France et à l'horizon proche (2021-2050), un maintien du régime méditerranéen, une forte dégradation du déficit hydrique climatique annuel (+169 mm), une hausse des températures annuelles moyennes (+1.4 °C) et une hausse du rayonnement global (+6 %) (Brisson and Levrault, 2010). Parmi ces paramètres climatiques, il apparaît que les lavandes supportent davantage la hausse de température (culture pratiquée parfois sous serre et atteignant 50 °C) que les problématiques de déficit hydrique, en particulier pendant les périodes préjudiciables de floraison (mai et juin) et de reprise de végétation (automne). Le développement des ravageurs et de maladies peut aussi être influencé par le réchauffement climatique (Boudon-Padieu and Maixner, 2007) qui pourrait induire une modification des aires de répartition et notamment de *Hyalesthes obsoletus*, vecteur du phytoplasme du Stolbur et à l'origine du dépérissement massif des lavandes (Cousin et al., 1970; Quaglino et al., 2013).

Afin de connaître précisément l'impact du changement climatique sur la zone de production, des cartes de prédictions climatiques régionalisées sont nécessaires. L'utilisation de modèles régionaux permet de couvrir une petite partie du globe et offre une haute résolution spatiale qui permet une meilleure représentation du climat local (reliefs *etc.*). C'est pour cela que nous avons choisi d'utiliser le site internet « Drias », créé par Météo France, qui met à disposition des projections climatiques régionalisées et réalisées dans des laboratoires français de modalisation du climat (IPSL, CERFACS, CNRM-GAME). Les informations climatiques peuvent être délivrées sous différentes formes, graphiques ou numériques. Le but étant de se focaliser sur les principales zones actuelles de production en lavandes et lavandins, à savoir les quatre départements cités plus haut. Le site internet « Drias » met à disposition plusieurs scénarios d'émissions de gaz à effet de serre, les RCP (Representative Concentration Pathway) 2.6, 4.5 et 8.5, qui témoignent d'une

augmentation du forçage radiatif ($W.m^{-2}$) à l'échelle de la planète et qui dépendent aussi des différentes politiques de limitation des émissions de gaz à effet de serre. Les simulations climatiques peuvent être utilisées selon trois échelles temporelles, horizon proche (2021-2050), moyen (2041-2070) et lointain (2071-2100).

2. Méthodologie

Simulation climatique

Il a été décidé d'utiliser la représentation graphique de Drias (Donner accès aux scénarios climatiques Regionalisés français pour l'Impact et l'Adaptation de nos Sociétés et environnement ; <http://www.drias-climat.fr>) et de construire des cartes de projection climatiques. Drias met à disposition deux simulations possibles, issues de deux modèles différents : CNRM2014 et IPSL2014. Il a été choisi de n'utiliser qu'une seule simulation pour ne pas multiplier les cartes de résultats d'une part, et d'autre part parce que cette simulation propose trois scénarios d'émission (RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5) contrairement à IPSL2014 qui n'en propose que deux. Drias ne met pas à disposition le scénario RCP6.0.

CNRM2014 est une simulation utilisée par le Centre National de Recherches Météo, issue du modèle Aladin-Climat (Aire Limitée Adaptation Dynamique Développement InterNational). Ces simulations mises à disposition par le site Drias sont corrigées par la méthode quantile-quantile, par rapport au climat de référence représenté par la base de données SAFRAN et sont disponibles quotidiennement sur une grille de 8 km de côté. La période de référence est comprise entre 1976 et 2005. Les trois scénarios d'émission couvrent la période de 2006 à 2100 pour les projections climatiques.

Réalisation des cartes

Les cartes sont réalisées pour les quatre saisons (hiver, printemps, été et automne) et pour les trois horizons, futur proche (2021-2050), futur moyen (2041-2070) et futur lointain (2071-2100). Les trois scénarios d'émissions de gaz à effet de serre sont qualifiés de « optimiste », « intermédiaire » et « pessimiste » pour RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5, respectivement. Les indices calculés sont des

« anomalies » par rapport à une période de référence (celle du CNRM2014, entre 1976 et 2005). Les cartes sont réalisées sur les quatre départements majeurs de la zone de production : la Drôme, le Vaucluse, les Hautes-Alpes et les Alpes-de-Haute-Provence. Deux indices sont choisis : la température moyenne quotidienne et le cumul des précipitations moyenné par saison.

Quatre cartes sont produites (période de référence, scénario optimiste, intermédiaire et pessimiste) par saison et par indice. Au total, quatre-vingt-seize cartes ont été produites avec les trois horizons.

3. Résultats

Les cartes présentées concernent uniquement l'horizon proche afin de limiter le nombre de cartes de résultats dans ce chapitre, mais aussi dans le but d'avoir une vue d'ensemble du climat sur la zone de production dans un temps très court et donc susceptible d'intéresser davantage les producteurs. Au total, seize cartes sont présentées, réparties en quatre figures : celles des précipitations et des températures pour l'été et l'automne. Ces deux saisons ont été choisies car l'été est une période importante avec la récolte et durant laquelle la sécheresse est potentiellement la plus élevée ; et l'automne car c'est la période durant laquelle les précipitations sont normalement à leur maximum et où on observe une reprise de croissance des lavandes.

L'ensemble des autres cartes produites figurent en annexe, sous la forme de vingt figures.

La température en été

La température moyenne quotidienne pour la période 1976-2005 en été est comprise entre 6 °C et 24 °C, selon les zones géographiques des quatre départements d'intérêts. Dans la moitié est de la Drôme, la température est comprise entre 16 °C et 18 °C et dans la moitié ouest la température est comprise entre 18 °C et 22 °C. Dans la majorité du territoire du Vaucluse la température moyenne quotidienne est comprise entre 20 °C et 24 °C, sauf pour une petite zone de relief qui a une température de 16 °C à 20 °C. Dans la moitié ouest des Alpes-de-Haute-Provence, la température est comprise entre 20 °C et 22 °C et dans sa partie est, la température est comprise entre 10 et 18 °C et est plus fraîche dans les reliefs. Les Hautes-Alpes ont une température moyenne quotidienne très hétérogène en été, qui s'échelonne de 6 °C à 18 °C.

Les simulations prévoient une hausse très homogène de la température quotidienne moyenne en été pour les quatre départements (Figure 28). Le scénario RCP2.6 prédit une augmentation de 1 °C à 1.5 °C pour le Vaucluse, les Alpes-de-Haute-Provence et la moitié Ouest de la Drôme. Pour la moitié Est de la Drôme et les Hautes-Alpes, la hausse prévue est comprise entre 1.5 °C et 2 °C. Le scénario RCP4.5 prédit une augmentation des températures quotidiennes moyennes estivales homogène partout, entre 1.5 °C et 2 °C, sauf pour de rares ilots où l'augmentation prévue est comprise entre 1 et 1.5 °C. Le scénario RCP8.5 prédit encore une fois une augmentation très homogène, entre 1.5 °C et 2 °C et pour quelques ilots, elle est comprise entre 1 et 1.5 °C.

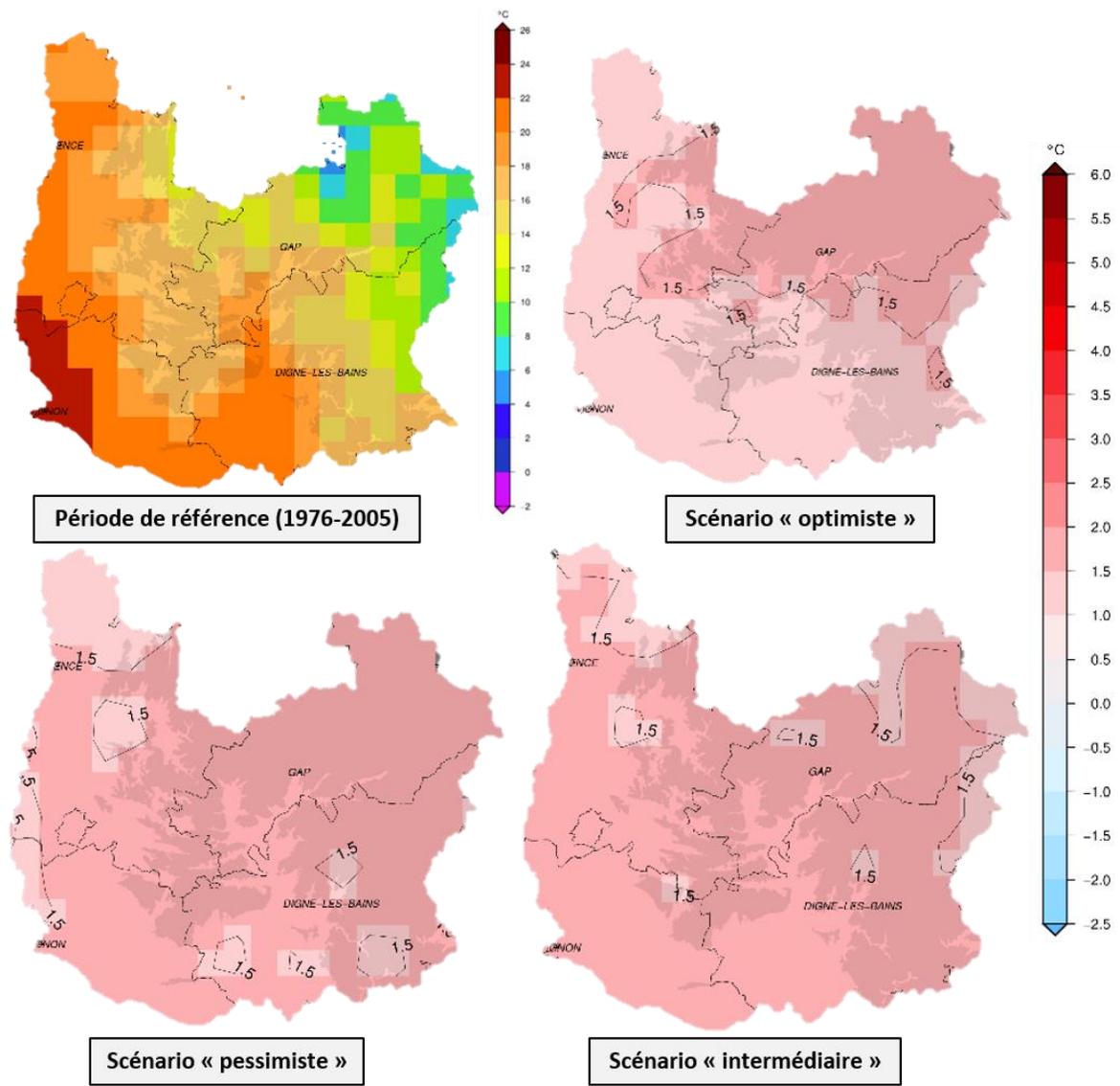


Figure 28. Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.

Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat. La carte de la période de référence à sa propre échelle en haut à gauche. Les trois autres cartes ont une échelle commune tout à droite de la figure. Au sein d'une carte, les quatre départements sont la Drôme, les Hautes-Alpes, le Vaucluse et les Alpes-de-Haute-Provence, de gauche à droite et de haut en bas, respectivement.

La température en automne

Entre 1976-2005, la température moyenne quotidienne en période automnale est variable au sein de chaque département. Le département des Hautes-Alpes est le plus froid des quatre, avec une température moyenne quotidienne comprise entre 2 °C et 14 °C selon les zones. La plus grosse majorité du département a une température moyenne quotidienne comprise entre 6 °C et 10 °C. Les départements de la Drôme et du Vaucluse sont comparables, avec une température moyenne quotidienne comprise entre 8 °C et 14 °C et qui est plus fraîche dans les reliefs montagneux. Le Vaucluse comporte une petite zone à l'ouest avec une température moyenne quotidienne plus importante, entre 14 °C et 16 °C. Le département des Alpes-de-Haute-Provence est celui qui comporte le plus de variabilité où les températures moyennes quotidiennes sont comprises entre 4 °C et 14 °C. Dans les massifs montagneux, les températures sont plus fraîches, entre 4 °C et 10 °C. Les autres zones du département ont des températures moyennes quotidiennes comprises entre 10 °C et 14 °C.

Les simulations montrent une hausse de la température moyenne quotidienne en automne sur les quatre départements (Figure 29). Cette hausse s'étend de 1 °C à 2 °C par rapport à la période de référence, et elle est très homogène sur la zone de production, et ce pour les trois scénarios RCP. Plus précisément, avec les scénarios RCP2.6 et RCP4.5, il est prévu une hausse de 1 °C à 1.5 °C sur les quatre départements. La hausse est plus importante avec le scénario RCP8.5 et comprise entre 1.5 °C et 2 °C.

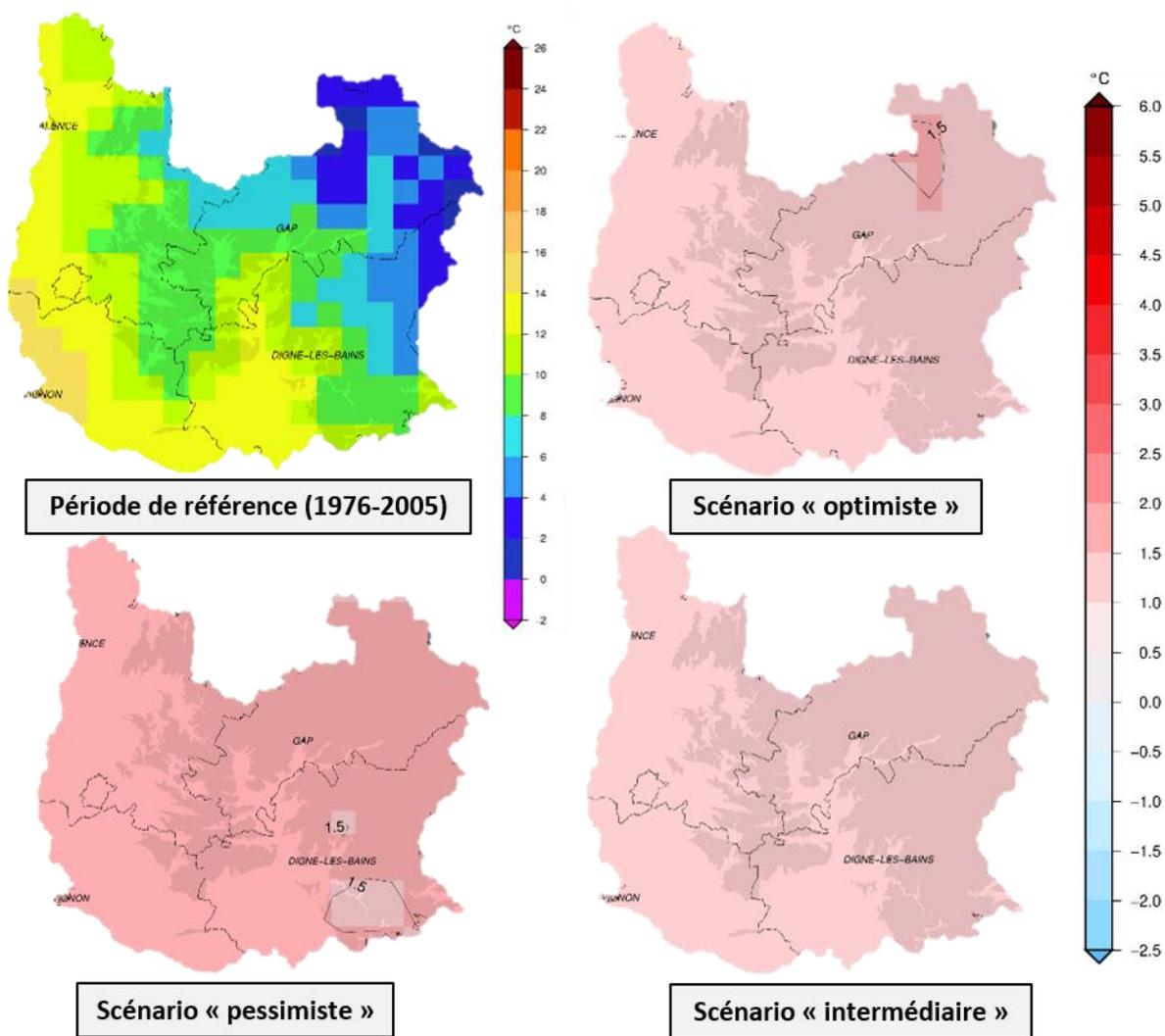


Figure 29. Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.

Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat. La carte de la période de référence à sa propre échelle en haut à gauche. Les trois autres cartes ont une échelle commune tout à droite de la figure. Au sein d'une carte, les quatre départements sont la Drôme, les Hautes-Alpes, le Vaucluse et les Alpes-de-Haute-Provence, de gauche à droite et de haut en bas, respectivement.

Les précipitations en été

Sur la période de référence, le cumul des précipitations moyennes en été est compris entre 100 et 150 mm au sud des Alpes-de-Haute-Provence et dans le Vaucluse. Pour la Drôme, les Hautes-Alpes et le nord des Alpes-de-Haute-Provence, il est compris entre 150 et 200 mm de pluie.

Les simulations estivales prédisent plusieurs évolutions des précipitations selon les scénarios RCP dans un futur proche (Figure 30). Le scénario RCP2.6 prédit une augmentation globale du cumul des précipitations, sur les quatre départements, avec jusqu'à 40 mm de pluie supplémentaire, ce qui correspond à une augmentation maximum comprise entre 26 % et 40 %. Le scénario RCP4.5 prédit une diminution de 40 mm des précipitations, ce qui correspond à une baisse comprise entre 20 et 40 % par rapport à la période de référence. Le scénario RCP8.5 prédit une augmentation jusqu'à 40 mm, ce qui correspond à une augmentation maximale comprise entre 20 et 26 % de pluie.

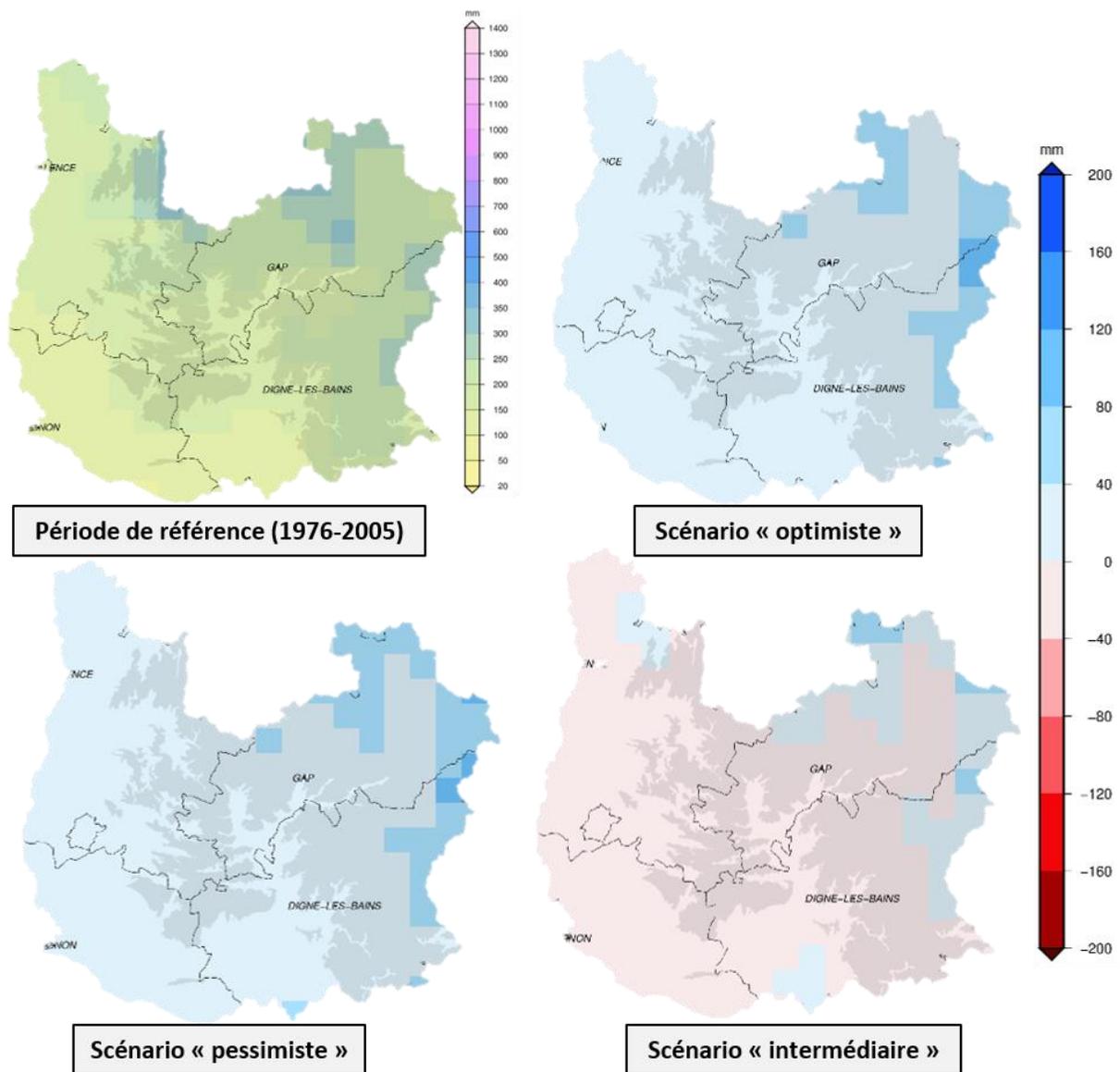


Figure 30. Evolution des précipitations moyennes (mm) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.

Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat. La carte de la période de référence à sa propre échelle en haut à gauche. Les trois autres cartes ont une échelle commune tout à droite de la figure. Au sein d'une carte, les quatre départements sont la Drôme, les Hautes-Alpes, le Vaucluse et les Alpes-de-Haute-Provence, de gauche à droite et de haut en bas, respectivement

Les précipitations en automne

En automne, le cumul des précipitations moyennes sur la période de référence est compris entre 200 et 500 mm selon les départements (Figure 31). La globalité du département de la Drôme a un cumul des précipitations compris entre 300 et 350 mm et au nord, une petite zone avec 350 et 400 mm de pluie. Dans le Vaucluse et les Alpes-de-Haute-Provence, il pleut globalement entre 200 et 300 mm en automne. Le département le plus hétérogène est celui des Hautes-Alpes, où il pleut entre 300 et 350 mm avec un maximum à 500 mm dans les montagnes.

Les simulations automnales montrent plusieurs évolutions selon les scénarios d'émission de gaz à effet de serre. Le scénario RCP2.6 prédit une diminution des précipitations jusqu'à 40 mm pour le Vaucluse et la majorité des Alpes-de-Haute-Provence, ce qui correspond à une réduction de 13 à 20 % par rapport à la période de référence. Pour la Drôme, les Hautes-Alpes et le nord des Alpes-de-Haute-Provence, il est prévu une baisse de 40 à 80 mm de pluie, ce qui correspond à 13 à 23 % en moins par rapport à la période de référence. Pour une zone des Hautes-Alpes, il est prévu une baisse de 80 à 120 mm de pluie, ce qui correspond à une réduction de 16 à 26 % par rapport à la période de référence.

Le scénario intermédiaire RCP4.5 prédit une augmentation des précipitations jusqu'à 40 mm sur les quatre départements, sauf pour quelques zones de la Drôme ou des Hautes-Alpes où il est prévu une diminution des précipitations jusqu'à 40 mm. Cela correspond globalement à une augmentation de 13 à 20 % des pluies, par rapport à la période de référence. Pour les reliefs, l'augmentation est plus petite, environ de 11 %.

Le scénario RCP8.5 prédit une diminution des précipitations jusqu'à 40 mm, excepté pour une petite zone du sud des Alpes-de-Haute-Provence avec une augmentation de 40 mm de pluie. Par rapport à la période de référence, la baisse est comprise entre 13 et 20 % selon les zones.

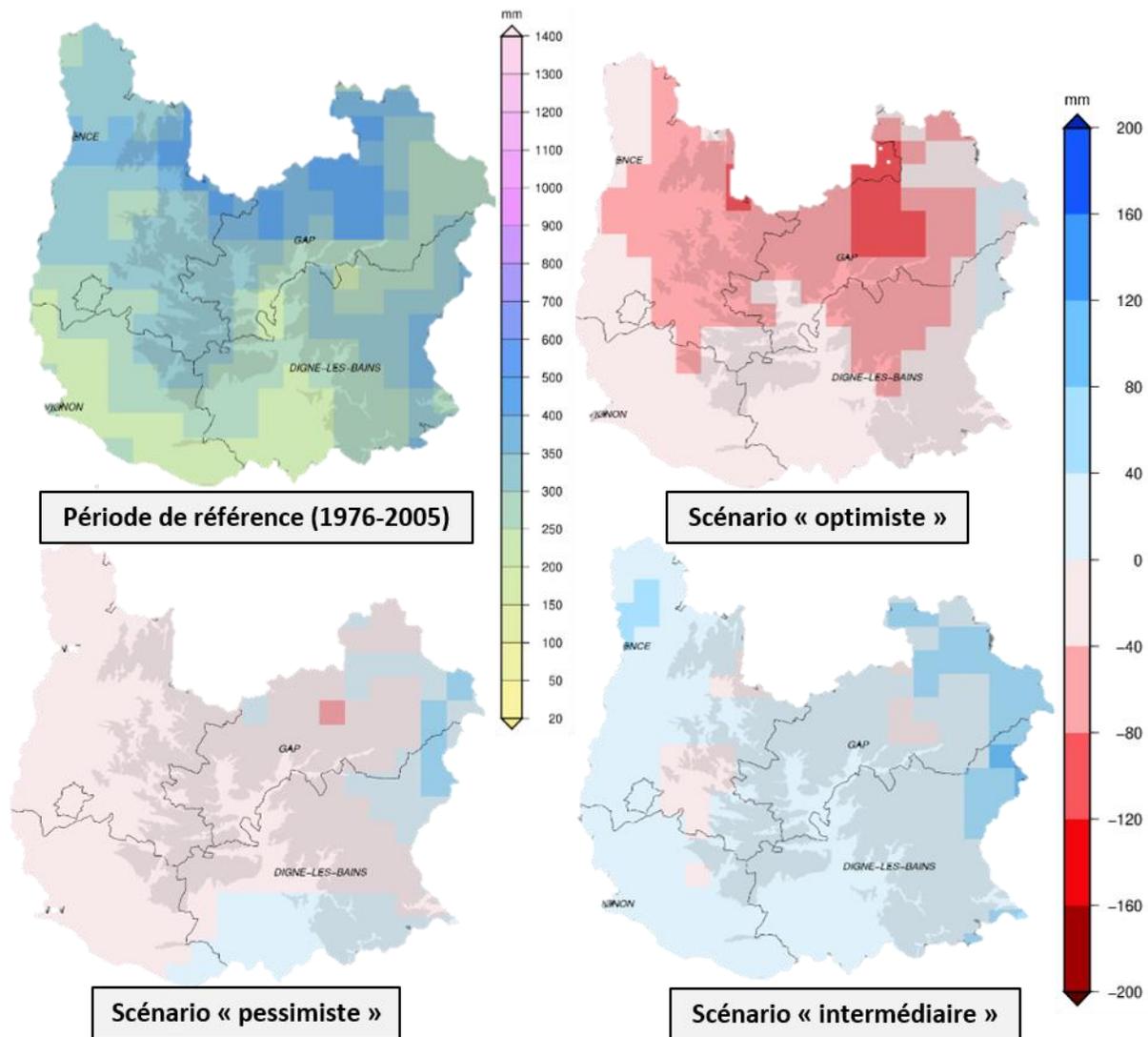


Figure 31. Evolution des précipitations moyennes (°C) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production Lavande/Lavandin.

Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat. La carte de la période de référence à sa propre échelle en haut à gauche. Les trois autres cartes ont une échelle commune tout à droite de la figure. Au sein d'une carte, les quatre départements sont la Drôme, les Hautes-Alpes, le Vaucluse et les Alpes-de-Haute-Provence, de gauche à droite et de haut en bas, respectivement.

4. Discussion

Hausse des températures

À l'horizon proche (2021-2050), les simulations pour l'évolution de la température moyenne quotidienne sont très homogènes au sein des quatre départements majeurs de la zone de production de la Lavande et du Lavandin. Pour l'été et l'automne, l'augmentation de la température est comprise entre 1 et 2 °C par rapport à la période de référence. La plus grande augmentation de température concerne l'été et est comprise entre 1.5 °C et 2 °C pour les scénarios intermédiaire et pessimiste d'émissions de gaz à effet de serre (RCP4.5 et RCP8.5). Pour la période automnale, c'est la même conclusion et en particulier pour le scénario dit pessimiste avec une augmentation comprise entre 1.5 et 2 °C. Quel que soit le scénario d'émission de gaz à effet de serre, l'augmentation de la température moyenne quotidienne saisonnière est fort probable à l'échelle de la zone de production lavandicole. Ces résultats sont en accord avec d'autres études qui ont notamment montré que le réchauffement serait particulièrement prononcé en été, avec une grande variabilité interannuelle et l'apparition de vagues de chaleurs et d'épisodes de sécheresses (Giorgi and Lionello, 2008). Dans un futur plus lointain (2071-2100), la hausse des températures sur la région méditerranéenne est prévue encore plus importante, entre 2 °C et 4 °C selon les régions et les saisons, comparé à la période récente de 1999-2019 (Hertig and Jacobeit, 2008). L'élévation des températures entraîne, dans la plupart des régions, un changement dans la période de croissance optimale et peut même entraîner une modification du schéma de culture (Galán et al., 2005; Avolio et al., 2008). Par exemple, la floraison de l'olivier, autre culture emblématique du bassin Méditerranéen, devrait être avancée d'environ onze jours (Tanasijevic et al., 2014).

Changements dans les précipitations

En revanche, les prévisions hydriques sont plus nuancées et il semble plus compliqué de prédire l'évolution du cumul des précipitations sur la zone de production de la lavande et du lavandin à l'horizon proche. Pour chaque saison, les cartes obtenues montrent beaucoup de variabilité au sein d'un même département et selon les scénarios considérés. Les résultats ne sont pas forcément intuitifs ; par exemple, les simulations pour l'été prévoient globalement une augmentation des précipitations, selon le scénario la hausse maximale est comprise entre 20 et 40 % par rapport à la

période de référence 1976-2005. La diminution en automne est assez importante et généralisée sur les quatre départements, avec les scénarios dits optimistes et pessimistes, RCP2.6 et RCP8.5. Pour ces deux scénarios d'émission de gaz à effet de serre, il est prévu entre 13 % et 26 % de réduction au maximum. Pour le scénario intermédiaire, les précipitations augmenteraient en automne de 11 à 20 % au maximum, ce qui est une gamme assez large. Les baisses globales des précipitations en automne (deux scénarios sur trois) peuvent être considérées comme critique pour les lavanderaies. L'automne, dans le climat méditerranéen, est normalement la période où les pluies permettent aux lavandes et lavandins de reprendre un développement végétatif normal. En hiver, les pluies sont aussi importantes et permettent le remplissage des réserves en eau du sol. Toutefois, il a été noté pour la période estivale une augmentation probable des pluies (deux scénarios sur trois), jusqu'à 40 % par rapport à la période de référence. Cette augmentation importante des pluies pourrait peut-être compenser les réductions prévues pour la saison suivante. En revanche, ce résultat ne précise pas si cette augmentation des pluies serait homogène sur toute la période ou bien délivrée de manière brutale, entraînant un fort ruissellement des eaux et une érosion marquée.

Conclusion et perspectives

Ces changements climatiques, en plus de l'augmentation de la concentration en CO₂, affecteront la production agricole (Hertig and Jacobeit, 2008). C'est par exemple déjà le cas avec la culture de l'olivier en Italie où les zones de cultures s'étendent vers le nord (Gutierrez et al., 2009). Pour la lavande, le même scénario se produit, avec une augmentation du nombre de producteurs qui s'implantent dans le nord de la Drôme, qui était jusqu'alors peu prisé (communication personnelle avec l'Iteipmai). Cette expansion peut être motivée pour des raisons économiques (par exemple en 2019 le Lavandin s'est vendu entre 30 et 36 € le kg, ce qui est très compétitif par rapport à d'autres cultures moins en vogue) et elle peut aussi être motivée par le changement climatique.

Ces cartes à l'échelle départementale permettent une première approche visuelle des changements climatiques à venir, mais ne sont pas suffisantes pour conclure concrètement sur l'évolution du climat et en particulier sur le niveau d'aridité qui s'imposerait à la filière. Pour cela, il serait intéressant de calculer des indices bioclimatiques qui caractérisent le plus simplement possible le niveau de sécheresse ou d'aridité d'un lieu. Il existe plusieurs indices d'aridité, qui mettent en relation les données de précipitations et un estimateur du pouvoir évaporant de l'atmosphère ou la

température (Coutagne, 1939). Drias mettant à disposition la température et les précipitations au format numérique, il serait donc facile de calculer des indices d'aridité pour la période de référence et les différents scénarios ou horizons. Pour avoir des indices pertinents, il faudrait les calculer à une échelle plus fine que celle des départements. En effet, il existe des variations climatiques et topographiques importantes pour les départements considérés, et il faut se focaliser sur la zone réelle de production de la Lavande et du Lavandin au sein de chaque département. En effet, des indices d'aridité calculés à l'échelle d'un département entier masquerait les éventuelles tendances du fait de l'hétérogénéité des précipitations et températures entre les différentes zones (plaines et montagnes), comme nous avons pu le voir avec les cartes climatiques produites dans ce chapitre. Pour finaliser ce travail, il serait intéressant de représenter graphiquement l'évolution des indices d'aridité grâce aux Systèmes d'Informations Géographiques (SIG), comme les logiciels Qgis ou Arcgis.

Plusieurs indices d'aridité existent et permettent de classer le climat (d'hyper-aride à hyper-humide) d'une région à l'échelle annuelle ou mensuelle, le tableau 1 fait une liste des indices pertinents à utiliser (Lebourgeois and Piedallu, 2005).

Table 1. Indices d'aridité pertinents dans le cadre de cette étude, où P représente les précipitations moyennes annuelles, T la température moyenne annuelle, p les précipitations mensuelles moyennes, t la température mensuelle moyenne et ETP l'évapotranspiration annuelle, qui peut être estimée avec la formule de Thornthwaite grâce aux données de températures mensuelles.

Echelle	Indice	Formule
Annuelle	De Martonne	$I = \frac{P}{T + 10}$
Mensuelle	De Martonne	$I = \frac{12 p}{t + 10}$
Annuelle	Facteur de pluie de Lang	$I = \frac{P}{T}$
Annuelle	Indice d'aridité	$AI = \frac{P}{ETP}$

Les indices proposés dans le tableau 1 sont faciles à calculer avec les données de Drias et sont couramment utilisés en écologie (Lebourgeois and Piedallu, 2005). Par exemple, l'indice de De Martonne (De Martonne, 1926) a notamment été utilisé pour la répartition de certaines espèces en milieu méditerranéen français (Laaidi, 1997).

Si ce travail d'analyse cartographique n'a pas été mené à terme dans cette thèse, c'est pour privilégier le travail de terrain qui est présenté dans les chapitres 2 et 3. Néanmoins, nous disposons des données pour le faire, et l'étape suivante est la prise en main de ces logiciels pour pouvoir cartographier ces indices d'aridité. Par ailleurs, les différentes cartes réalisées permettent de voir que des changements climatiques sont en cours sur les départements de la production, caractérisés par l'augmentation généralisée des températures. Lelièvre et al., (2011) montrent qu'à l'horizon proche, le déficit hydrique climatique et l'indice d'aridité devraient augmenter. Les plaines méditerranéennes de la France passeront alors entièrement de sub-humides à semi-arides (Lelièvre et al., 2011). À l'horizon proche, il est possible de s'interroger sur la capacité des lavanderaies à subir des étés chauds consécutifs sans une recharge hydrique complète en automne. Ces changements justifient de s'intéresser aux réponses de la Lavande et du Lavandin en situation de sécheresse, mais aussi de trouver des itinéraires de cultures alternatives, comme la culture inter-rang.

Chapitre 2 : Réponse de la Lavande et du Lavandin à une sécheresse extrême en conditions contrôlées

1. Résumé de l'article soumis à Plant Physiology

Dans le contexte de changements climatiques, il y a un besoin de prédire la mortalité des espèces ligneuses et, plus particulièrement, de trouver un seuil physiologique lié à la mortalité en situation de sécheresse. La Lavande fine Maillette (*Lavandula angustifolia* Maillette) et le Lavandin Grosso (*Lavandula x intermedia* Grosso) sont deux cultures importantes de la région Méditerranéenne et elles sont déjà affectées par des dépérissements, notamment causés par des sécheresses sévères.

Dans le but d'identifier un seuil physiologique précis lié à l'absence de récupération après une sécheresse intense, la réponse de ces deux espèces cultivées dans des conditions hydriques contrastées (bien arrosée ou limitée en eau) et sur deux expérimentations différentes (en 2017 au lycée horticole Terre d'horizon à Romans-sur-Isère et en 2018 à l'INRAE de Clermont-Ferrand) a été analysée à l'aide de mesures continues du diamètre des tiges ligneuses. D'autres mesures physiologiques ont été réalisées pour clarifier la séquence des événements physiologiques pendant la sécheresse et après la réhydratation : potentiel hydrique, conductance stomatique, perte de conductance hydraulique du xylème et fuite d'électrolytes. Deux nouveaux paramètres calculés à partir des variations de diamètres des tiges sont liés à l'intensité du stress et à sa résilience : le *PLD* (Percentage Loss of Diameter) et le *stem PLRC* (Percentage Loss of Rehydration Capacity of the stem).

Les résultats montrent que les plantes ne récupéraient pas de la sécheresse lorsqu'elles atteignaient leur *PLD* maximal (PLD_{max}), qui était en moyenne de 21.27 ± 0.57 % chez les deux espèces et indépendamment des conditions de croissance. Ce seuil de « non récupération » a été atteint bien au-delà du point de défaillance hydraulique et quand les dommages cellulaires, évalués grâce à la méthode de fuite d'électrolytes, étaient plus importants que 75.37 ± 9.31 %. L'article examine la pertinence du PLD_{max} comme seuil de mortalité en situation de sécheresse sévère, ainsi que sa signification physiologique, en relation avec les mécanismes de mortalité.

Ce travail permet de conclure à la fois d'un point de vue fondamental, mais aussi appliqué. Il met en évidence la pertinence de la mesure en continu des variations de diamètres des tiges, qui aide à

identifier un seuil de déshydratation critique pour le rétablissement des plantes après une sécheresse extrême. De plus, cet outil relativement facile à mettre en œuvre sur le terrain, ainsi que les indices développés, peuvent aider les producteurs de lavande à anticiper les mortalités liées aux situations de sécheresse extrême.

Cet article a été accepté par la revue « Plant Physiology » le 5 mai 2020.

Les documents complémentaires à l'article (Supplemental materials) sont présentés en résultats supplémentaires.

1 Short-title: Branch shrinkage and drought-induced mortality

2

3 Corresponding author:

4 Stéphane Herbette

5 Université Clermont Auvergne, INRAE, PIAF, 63000 Clermont-Ferrand, France

6 E-mail: stephane.herbette@uca.fr

7

8 Title: Drought-induced mortality: branch diameter variation reveals a point of no recovery in
9 lavender species

10

11 Authors: Lia Lamacque^{1,2}, Guillaume Charrier², Fernanda dos Santos Farnese³, Benjamin
12 Lemaire¹, Thierry Améglio², Stéphane Herbette²

13

14 Author affiliation: ¹ Iteipmai, Station 26 Domaine de La Vesc, 26740 Montboucher-sur-Jabron, ²
15 Université Clermont Auvergne, INRAE, PIAF, 63000 Clermont-Ferrand, France, ³ Laboratory of
16 Plant Ecophysiology, Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, Goiás, Brazi

17

18 Keywords: Cavitation, drought, hydraulics, lavender, lethal threshold, LVDT, mortality, recovery

19

20 Author contributions: BL, TA, LL and SH conceived the experiment; LL, and FDSF collected data;
21 LL analysed the data with the help from GC, TA and SH; LL wrote the manuscript with help from
22 GC, TA and SH. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for
23 publication.

24

25 One-sentence summary: Under extreme drought, death of lavender plants occurs when the water
26 storage of the elastic compartment of the branch is exhausted.

27

28 Funding informations: This work was supported by the French Ministry of Agriculture (CASDAR
29 project n°5638) and by the ANRT (CIFRE convention n°2016/1280).

30

31 2. Abstract

32 In the context of climate change, determining the physiological mechanisms of drought-induced
33 mortality in woody plants and identifying thresholds of drought survivorship will improve forecasts
34 of forest and agroecosystem die off. Here, we tested whether continuous measurements of branch
35 diameter variation can be used to identify thresholds of hydraulic failure and physiological
36 recoverability in lavender (*Lavandula angustifolia* and *Lavandula x intermedia*) plants exposed to
37 severe drought. Two parameters of branch diameter variation were tested: the percentage loss of
38 diameter (PLD) and percentage loss of rehydration capacity (PLRC). In two greenhouse
39 experiments with different growth conditions, we monitored variation in branch diameter in the
40 two lavender species exposed to a series of drought-rewatering cycles that varied in drought stress
41 intensity. Water potential, stomatal conductance, loss of xylem hydraulic conductance and
42 electrolyte leakage were also measured. We observed that plants were not able to recover when
43 PLD reached maximum values of $21.3 \pm 0.6\%$ during drought, regardless of species and growth
44 conditions. A PLRC of 100% was defined as the point of no recovery and was observed with high
45 levels of cellular damage as estimated by electrolyte leakage measured at $75.4 \pm 9.3\%$ and occurred
46 beyond 88% loss of xylem hydraulic conductance. Our study demonstrates that lavender plants are
47 not able to recover from severe drought when they have used up their elastic water storage.
48 Additionally, drought-induced mortality in these species was not linked to xylem hydraulic failure
49 but rather to high levels of cell damage.

50

51 3. Introduction

52 Global climate change, coupled with increasing temperature and changes in precipitation, is causing longer
53 and more severe drought events in many parts of the world (IPCC, 2014). Extreme drought events affect
54 forests and agroecosystems in all biomes (Tubiello et al., 2007; McDowell et al., 2008; Allen et al., 2010;
55 Brookshire and Weaver, 2015). Although these consequences have been extensively documented, especially
56 for forest tree die-off, they are poorly predicted (Thuiller et al., 2005; Choat, 2013; Anderegg et al., 2015).
57 The main reason is the lack of knowledge about the physiological mechanisms of drought-induced plant

58 mortality that is needed to improve the predictive power of vegetation models (Mc Dowell et al., 2013).
59 Although maintaining hydraulic functioning has been reported as critical for plant survival in the face of
60 drought stress (Brodribb and Cochard, 2009), the physiological thresholds leading to plant death have yet
61 to be clearly elucidated (Hammond et al., 2019).

62 According to the tension-cohesion theory (Dixon and Joly, 1895), water flows under tension in the xylem
63 conduits. Under drought stress, the stomata close to avoid water losses and prevent an increase in xylem
64 tension (Brodribb and Holbrook, 2003). However, even after stomatal closure, water potentials continue to
65 decrease due to residual water losses through leaf cuticles, bark and leaky stomata (Cochard, 2019). Such
66 increases in xylem tension can cause breakages within the water column by cavitation (liquid to gas
67 transition). Under these conditions, xylem conduits become filled by air bubbles via “air-seeding” (Lewis,
68 1988), creating embolisms that block water transport and lead to organ dehydration and, ultimately, plant
69 death (Brodribb and Cochard, 2009; Barigah et al., 2013b). A recent synthesis reports that hydraulic failure
70 is a common factor in tree death from drought in experimental and natural settings (Adams et al., 2017).
71 The lethal water potential in most angiosperm trees has been associated with high levels of embolism, such
72 as P_{88} (water potential inducing 88% loss of hydraulic conductance, Barigah et al., 2013b; Urli et al., 2013)
73 or P_{99} (Li et al., 2015). However, other studies report that some angiosperm and conifer species are able to
74 recover plant function from water potentials that exceed these thresholds of hydraulic dysfunction (Nardini
75 et al., 2013; Adams et al., 2017; Hammond et al., 2019). This suggests that additional information is required
76 to identify the hard limits of woody plant survivorship during drought (Hammond et al., 2019). To better
77 predict possible die-off of woody species in response to climate change-type drought events, it necessary to
78 identify accurate physiological indicators of plant death, *i.e.* the physiological thresholds that, if exceeded,
79 would impede recovery from a severe drought. To be fully operational and allow mitigation procedures, this
80 threshold should be based on non-invasive and continuous measurements.

81 Water limitation primarily affects plant growth, and the stem diameter variation has been shown to be a
82 good indicator of mild water stress (Fernández and Cuevas, 2010). Variation in stem diameter exhibits a

83 diurnal rhythm: contracting during daytime and expanding at night (Offenthaler et al., 2001). Daily
84 variations are related to transpiration and consequently to climatic variables such as air temperature, relative
85 humidity, rainfall and vapor pressure deficit (Devine and Harrington, 2011). Daily variation in branch
86 diameter is the result of four independent components: i) irreversible radial growth, ii) reversible living-cell
87 dehydration-rehydration, iii) thermal expansion and contraction and iv) expansion of conducting elements
88 due to the increase and relaxation of internal tensions (Daudet et al., 2004; Zweifel et al., 2005).
89 Dendrometers allow continuous measurements of the water status and growth of trees with several
90 advantages: they are non-destructive, and they record automatically in real time with high levels of accuracy
91 (Huck and Klepper, 1977; Améglio and Cruiziat, 1992; Zweifel et al., 2001; Zweifel et al., 2006; Ortuño et
92 al., 2010). To our knowledge, the response in stem diameter under severe drought stress leading to mortality
93 has never been investigated. Under mild water stress, secondary growth and changes in internal water
94 storage are barely distinguishable within diurnal diameter fluctuations (Daudet et al., 2004; Steppe et al.,
95 2006b; Zweifel et al., 2016). However, under severe water stress, when growth is inhibited, we assumed
96 that variation in branch diameter largely represents fluctuations in water storage (Zweifel et al., 2016;
97 Zweifel, 2016). Measurements of the dynamics of branch diameter variation might therefore provide insight
98 into the sequence of drought responses leading to mortality.

99 In this study, we hypothesized that changes in branch diameter are a robust gauge of branch water status
100 and thus can be used to identify the point of no recovery under severe drought conditions in lavender
101 (*Lavandula* sp.). Most studies in this field focus on trees, and mainly forest trees, but we argue that
102 deciphering the physiological mechanisms of drought-induced mortality in lavender are relevant to
103 understanding these processes in trees and other woody species. The xerophilous woody shrubs, true
104 lavender (*Lavandula angustifolia* Miller) and lavandin (*Lavandula x intermedia*), are crop species of
105 economic and touristic importance in France for essential oil production, representing 60 million € in sales
106 in 2019. Lavandin, a natural sterile hybrid between true lavender and spike lavender (*Lavandula latifolia*),
107 is more productive although its essential oil is of lower quality than true lavender. In addition, they differ in

108 ecology, with true lavender occurring between 500 to 1800 m asl., whereas lavandin is restricted to lower
109 elevations, from 500 to 800 m asl. The two most commonly cultivated clonal varieties are true lavender
110 Maillette and lavandin Grosso. These crops are facing a major decline due to pathogen attacks coupled with
111 sharp reductions in rainfall, which represents a substantial constraint for these non-irrigated crops (Chuche
112 et al., 2018; Sémétey et al., 2018). The results and tools developed in the present study could also help the
113 lavender sector to anticipate extreme drought situations.

114 We conducted two independent experiments in which lavender plants were grown under different conditions
115 and then dried down to varying levels of drought stress and rewatered. In the first experiment, a large number
116 of lavender plants were grown under well-watered conditions, whereas in the second experiment, plants
117 were grown under two different conditions, well-watered and water-limited. Both experiments were
118 conducted on true lavender and lavandin in order to compare species-specific responses during the drought
119 and recovery phases. In each experiment, we monitored branch diameter variations using Linear Variable
120 Differential Transformer (LVDT) dendrometers. Two parameters were computed from branch diameter
121 variations in relation to drought stress intensity and recovery: branch percentage loss of diameter (PLD) and
122 branch percentage loss of rehydration capacity (PLRC). Although leaf PLRC based on weight measurement
123 has been reported previously (Oppenheimer and Leshem, 1966; Trueba et al., 2019), we computed branch
124 PLRC using dendrometers. PLD, or similar parameters, has also previously been measured to investigate
125 branch and leaf level responses to stress (Améglio et al., 2003; Johnson et al., 2018). Here, both branch
126 PLRC and PLD were analyzed in relation to other drought-related traits and processes, including stomatal
127 closure, xylem hydraulic vulnerability, and cell damage as measured by electrolyte leakage, in order to test
128 whether branch diameter variation parameters can be used to identify a specific threshold of drought-
129 induced mortality.

130

131

132 4. Results

133 4.1. Growing conditions

134 Plants of *Lavandula x intermedia* (*L.i.*) and *Lavandula angustifolia* (*L.a.*) exhibited significant
135 differences between experiments 1 (growth under well-watered conditions) and 2 (growth under
136 well-watered and water-limited conditions) for midday water potential and stomatal conductance
137 (Table 1). Prior to the first irrigation stop (IS) in experiment 2, predawn and midday water
138 potentials and maximal stomatal conductance differed significantly between well-watered (WW)
139 and water-limited (WL) plants of both species (Table 1), highlighting acclimation to water
140 limitation. However, we observed no significant difference between species for the traits studied.
141 We observed no significant difference between mean values of the initial diameter of the branch
142 sections when they were selected for LVDT (Table 1).

143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160

161 Table 2. Water potentials, stomatal conductance and branch diameter before the drought treatment,
 162 depending on the growing conditions. Predawn and midday water potentials (Ψ_p , Ψ_m ; MPa) and stomatal
 163 conductance (g_s ; $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) were measured in *L.i.* and *L.a.* one day before the drought experiment began.
 164 The initial branch diameter (D_i ; mm) was measured at the date of installation of the LVDTs. The
 165 measurements were performed in experiment 1 (all the plants were watered at soil capacity), and in
 166 experiment 2 for plants growing under well-watered (WW) and water-limited (WL) conditions. N.D. means
 167 values not determined. Values are means \pm SE. On each line, values not followed by the same letter differ
 168 significantly at $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis test).

	Species	Experiment 1		Experiment 2	
		WW	WW	WL	
Ψ_p	<i>L.i.</i>	N.D	-0.10 ± 0.007^a	-0.26 ± 0.04^b	
	<i>L.a.</i>	N.D	-0.10 ± 0.004^a	-0.50 ± 0.12^b	
Ψ_m	<i>L.i.</i>	-1.55 ± 0.15^a	-0.63 ± 0.05^b	-1.13 ± 0.10^a	
	<i>L.a.</i>	-1.88 ± 0.09^a	-0.71 ± 0.08^b	-1.25 ± 0.12^c	
g_s	<i>L.i.</i>	470 ± 33^a	349 ± 20^b	179 ± 27^c	
	<i>L.a.</i>	522 ± 36^a	259 ± 16^b	171 ± 27^c	
D_i	<i>L.i.</i>	4.59 ± 0.19^a	3.50 ± 0.43^a	4.03 ± 0.50^a	
	<i>L.a.</i>	5.43 ± 0.11^a	4.42 ± 0.31^a	38.8 ± 0.30^a	

169

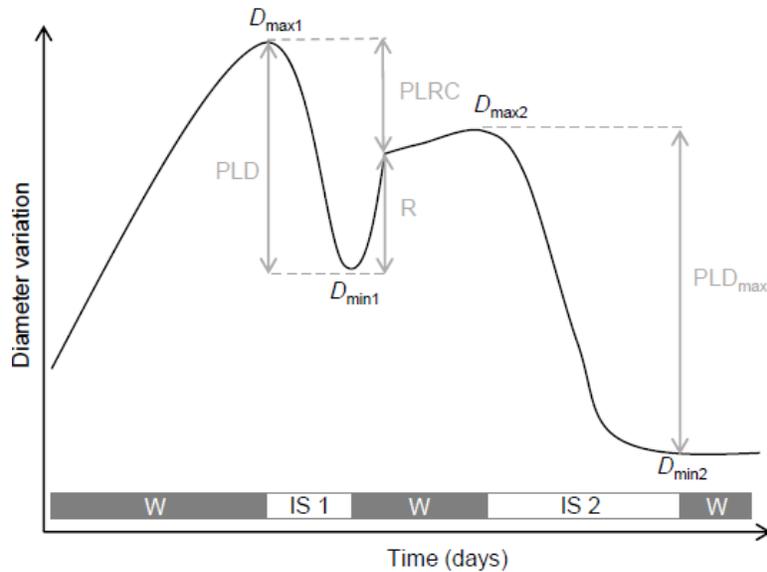
170

171 4.2. Effects of drought and rewatering on stem diameter variations

172 Decreases and increases in branch diameter were associated with periods of drought followed by
 173 re-watering (Fig. 1). PLD and PLRC were computed from these variations (Fig. 1). Across
 174 individuals in both experiments (Supplemental Fig. S1), we observed three patterns of branch
 175 diameter variation, the dynamics of which were dependent on growth conditions and drought
 176 duration (Fig. 2).

177

178



179
 180 *Figure 32. A simplified representation of branch diameter variation observed during the greenhouse*
 181 *experiments.*

182 *A simplified representation of branch diameter variation observed during the greenhouse experiments. The*
 183 *bar shows the timing of each prescribed watering condition, with watered (W) and irrigation stop (IS)*
 184 *represented in grey and white, respectively. Dmax and Dmin represent the maximum and minimum diameter*
 185 *(D) immediately prior to and at the peak of drought stress during each IS event. PLD corresponds to the*
 186 *percentage loss of diameter during an IS event. R corresponds to the portion of PLD that is recovered*
 187 *following rewatering. PLRC corresponds to the portion of PLD that is unrecovered following rewatering,*
 188 *i.e. it represents a percentage loss of rehydration capacity. During a more severe IS 2 event, when no further*
 189 *decreases in D are observed and D does not recover following rewatering, PLD is considered to be at*
 190 *maximum (PLD_{max}) while PLRC is considered to be at 100%.*

191
 192 Throughout the experiments, branch diameters decreased during the day and increased during the
 193 night, with WL plants experiencing higher diurnal fluctuations than WW plants during the initial
 194 growth period (Fig. 2A and Fig. 2B). The pattern shown in Figure 2A was observed in WW plants
 195 (3 *L.a.* and 4 *L.i.*) and characterised by an initial small decrease in diameter during IS₁ and a much
 196 stronger decrease in diameter during IS₂. Water potentials during IS₂ dropped from -0.59 ± 0.04
 197 MPa to below -9 MPa after *ca.* 30 days. After rewatering, no recovery was observed, neither in the
 198 short term (PLRC) nor in the longer term as evidenced by a lack of re-sprouting the following year.
 199 These plants were considered dead and the computed PLD_{max} was assigned a PLRC value of 100%.
 200 Nevertheless, for the plants that did not recover, daily fluctuations in branch diameter continued,

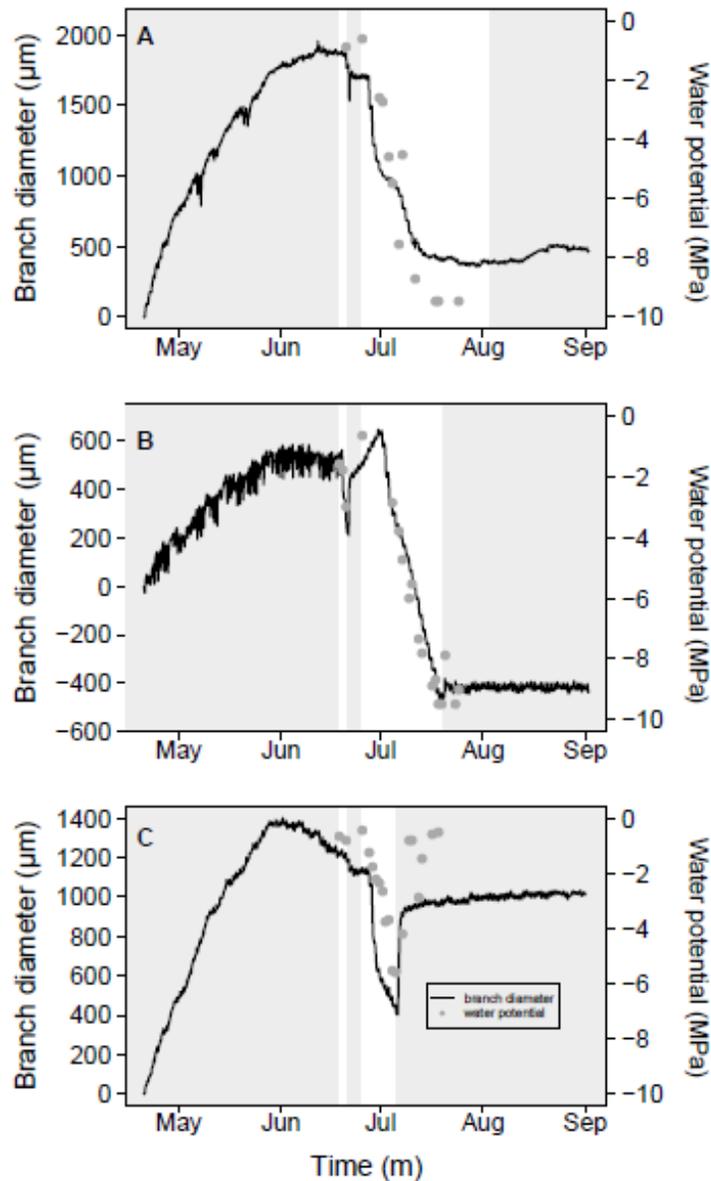
201 albeit with a phase shift whereby diameter increased during the day and decreased at night, which
202 is probably an indication of thermal effects (Supplemental Figure S2).

203 The pattern shown in Figure 2B was observed in both WW (5 *L.a.* and 5 *L.i.*) and WL plants (6
204 *L.a.* and 6 *L.i.*). During IS₁, PLD reached 13.7 ± 1.0 and $8.3 \pm 0.6\%$, while water potentials
205 decreased from -1.75 ± 0.01 to -2.8 ± 0.20 MPa and from -1.34 ± 0.09 to -2.55 ± 0.12 MPa in WW
206 and WL plants, respectively. After rewatering, the branch diameter recovered only in part, whereas
207 the water potential fully recovered after five days (-1.6 ± 0.08 MPa and -0.72 ± 0.09 MPa for WW
208 and WL plants, respectively). Then, the growth rapidly resumed and diameter $D_{\max 1}$ was exceeded
209 within a few days. During IS₂, the water potential dropped below -9 MPa and the diameter
210 decreased and remained steady even after rehydration. All plants exhibiting this pattern did not
211 recover the following year and were therefore considered dead. The pattern shown in Figure 2C
212 was observed in WW plants (3 *L.a.* and 2 *L.i.*) and characterised by rapid, near complete recovery
213 (PLRC = *c.a.* $42.5 \pm 13.6\%$) of branch diameter following moderate drought stress during IS₂.
214 PLD reached $15.9 \pm 2.0\%$ and the midday water potential decreased from -0.67 ± 0.10 MPa to -
215 5.86 ± 1.02 MPa. Following rewatering, these individuals recovered water potential rapidly (-0.76
216 ± 0.15 MPa, Fig. 2C), after which growth resumed.

217 PLD_{max} mean values were similar across growing conditions, species and experiments ($p = 0.278$,
218 Table 2) and were not affected by the initial diameter of the branch (from 2.8 mm to 9.2 mm, $R^2 =$
219 0.019 , $p = 0.561$). The mean PLD_{max} associated with lack of recovery was $21.3 \pm 0.6\%$ (Table 2).

220

221



222
 223 *Figure 33. Three representative example graphs showing branch diameter variation (black line) and water*
 224 *potential (grey points) dynamics during the greenhouse experiments.*

225 *Three representative example graphs showing branch diameter variation (black line) and water potential*
 226 *(grey points) dynamics during the greenhouse experiments. A, L.a. in the well-watered (WW) condition with*
 227 *no recovery after the last irrigation stop (IS). B, L.a. in the water-limited (WL) condition with no recovery*
 228 *after the last IS. C, L.a. in the WW condition with a recovery after the last IS. Water potential data are*
 229 *individual measurements on leafy branches segments, measured throughout the dehydration and recovery*
 230 *process. Shaded and white areas represent periods with and whitout watering, respectively. Variation in*
 231 *branch diameter is expressed relative to the diameter measured at the beginning of the experiment.*
 232

233 Table 3. Maximum loss of diameter (PLD_{max}) measured in plants from each experiment, growing condition
 234 and species (means $\pm se$). Groups are not significantly different according to Kruskal-Wallis at $p < 0.05$.

Year	Experiment	Species	Condition	PLD_{max} (%)
2017	Greenhouse	<i>L.a.</i>	WW	20.8 ± 1.5
		<i>L.i.</i>	WW	21.2 ± 1.4
2018	Greenhouse	<i>L.a.</i>	WW	22.0 ± 0.4
		<i>L.i.</i>	WW	23.5 ± 2.4
		<i>L.a.</i>	WL	20.5 ± 1.5
		<i>L.i.</i>	WL	18.4 ± 1.3
		Temperature- controlled chamber	<i>L.a.</i>	WW
Mean PLD_{max} (%)				21.3 ± 0.6

235

236

237 4.3. Contribution of the tissue to the stem diameter losses

238 We estimated the proportion of xylem and bark in branch diameter in WL and WW plants in
 239 drought experiment 1 (Table 3). In hydrated plants, bark represented $23.81\% \pm 0.032$ in *L.a.* and
 240 $21.29\% \pm 0.009$ in *L.i.*, whereas in dried plants, it represented $16.28\% \pm 0.016$ in *L.a.* and 15.96%
 241 ± 0.006 in *L.i.*. The bark would thus contribute 11.0% and 8.73% of the diameter loss in *L.a.* and
 242 *L.i.*, respectively, i.e. about half of the PLD.

243

244

245

246

247

248

249

250 Table 4. Proportion of xylem and bark in stem diameter, on cross sections of Lavender species at the end of
 251 the drought experiment 1. Data are means \pm standard error ($n = 5$).

Species	Treatment	Xylem (%)	Bark (%)
<i>L.a.</i>	Control	76.18 \pm 0.032	23.81 \pm 0.032
<i>L.a.</i>	Dry	83.71 \pm 0.016	16.28 \pm 0.016
<i>L.i.</i>	Control	78.70 \pm 0.009	21.29 \pm 0.009
<i>L.i.</i>	Dry	84.03 \pm 0.006	15.96 \pm 0.006

252

253

254 4.4. Relationship between PLD and PLRC

255 PLD was positively correlated with PLRC (Fig. 3), in all species and growing conditions, according
 256 to a sigmoidal function (pseudo- $r^2 = 0.93$ and 0.85 for *L.a.* and *L.i.*, respectively, Fig. 3). The PLD
 257 for which the PLRC reached 50% (PLD₅₀) was not significantly different across species ($p = 0.273$,
 258 13.5 ± 0.4 % and 13.6 ± 0.6 % for *L.a.* and *L.i.*, respectively).

259

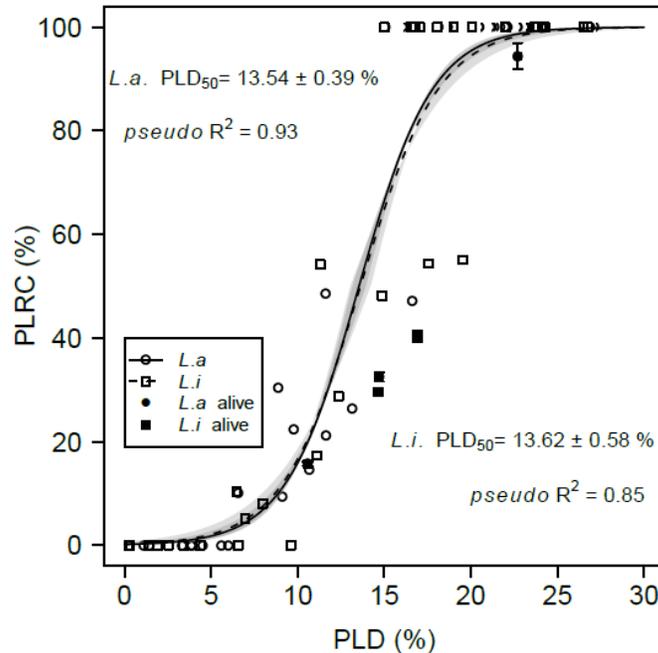
260

261

262

263

264

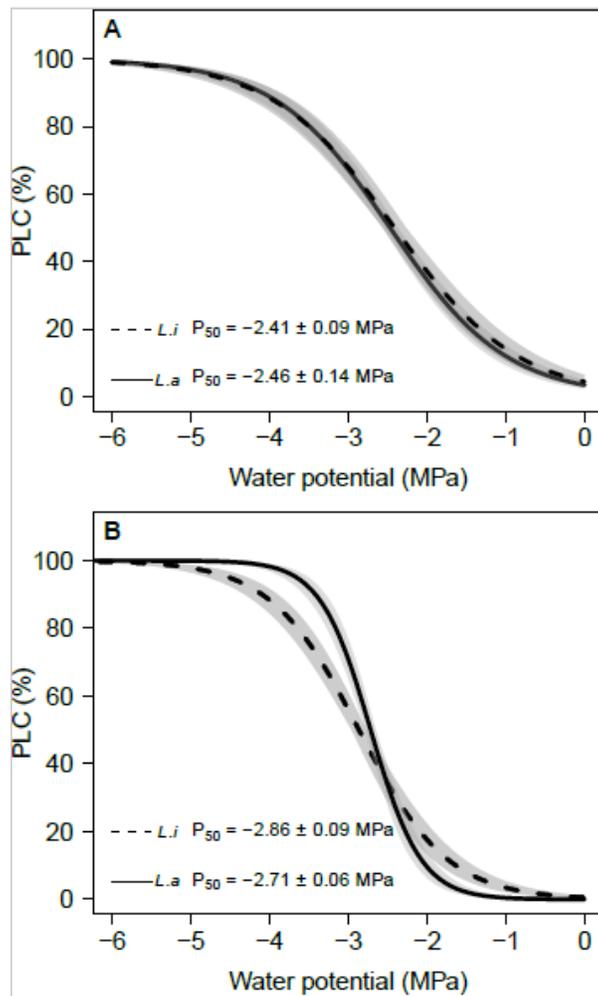


265
 266 *Figure 34. Percentage loss of rehydration capacity (PLRC) plotted versus percentage loss of diameter*
 267 *(PLD) in branches of L.a. (circles) and L.i. (squares).*

268 *Data were obtained from 55 individual plants from the different conditions (experiment 1 and 2, well*
 269 *watered and water limited conditions, greenhouse and temperature-controlled chamber). PLD_{max} was not*
 270 *recordable for five individuals that remained alive at the end of the experiments, so their PLRC was*
 271 *estimated (black points) using species mean PLD_{max} values (Table 2). Dashed and dotted lines are logistic-*
 272 *fit models and colored areas represent standard errors for L.a. and L.i. respectively.*
 273

274 **4.5. Vulnerability to embolism of lavender species**

275 The P_{50} values assessed by the Cavitrion method were -2.46 ± 0.14 MPa and -2.41 ± 0.09 MPa for
 276 *L.a.* and *L.i.*, respectively (Fig. 4A). Such a result means that these species are relatively vulnerable
 277 to embolism, which is a surprising result for Mediterranean species. Since there is an ongoing
 278 debate on measurement methods, xylem embolism vulnerability was also carried out using the
 279 bench dehydration method, a method considered as the reference (Cochard et al., 2013). The
 280 embolism vulnerability curve performed by bench dehydration was in agreement with the Cavitrion
 281 measurement (Fig. 4B): P_{50} values of -2.86 ± 0.09 MPa and -2.71 ± 0.06 MPa for *L.i.* and *L.a.*,
 282 respectively. No significant differences were found across species ($p = 0.748$) nor methods ($p =$
 283 0.767).



285

286 *Figure 35. Vulnerability to embolism of L.a. (solid line) and L.i. (dashed line).*

287 *A, curves were obtained by the Cavitron method. B, curves were obtained by bench dehydration. Each*
 288 *curve is the mean curve per species from plants of the drought experiment 1 (n= 4 and 7 for L.a. and L.i,*
 289 *respectively). Shaded areas are standard errors.*

290

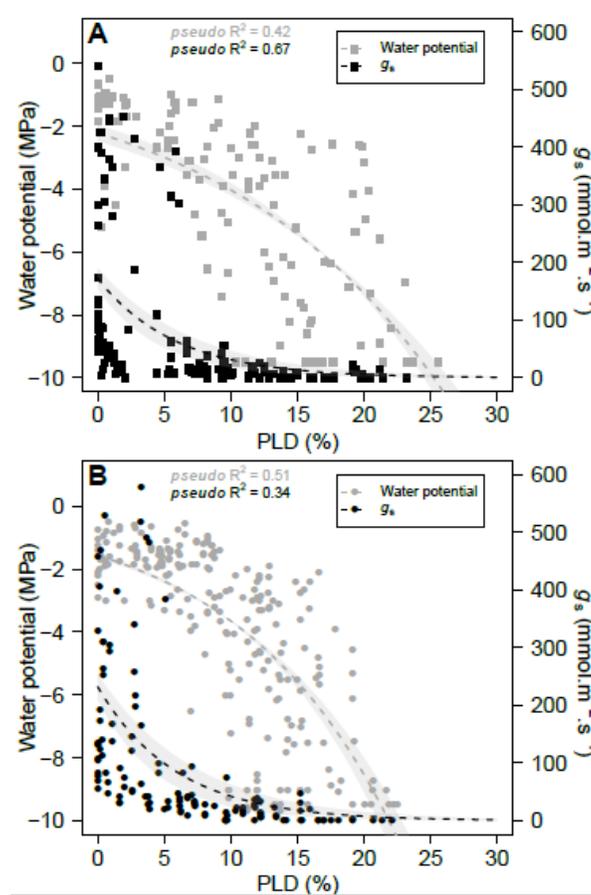
291 4.6. Relationship between branch diameter variations and other drought-related traits

292 In both species, the water potential decreased with the PLD according to an exponential model
 293 (pseudo- $r^2 = 0.42$ and 0.51 for *L.i.* and *L.a.*, respectively; Fig. 5, A and B). The water potential
 294 remained broadly stable up to the point of 5% PLD and decreased sharply between 10 and 25%
 295 PLD. Stomatal conductance decreased with PLD according to an exponential model (pseudo- $r^2 =$

296 0.67 and 0.34 for *L.i.* and *L.a.*, respectively; Fig. 5A and B) and stomata were closed at near 5%
297 PLD.

298 Under controlled conditions, at the beginning of the dehydration (0% PLD) in *L.a.*, PLC was at
299 9.46 ± 6.16 % and electrolyte leakage (EL) at 0 ± 2.30 % (Fig. 6). At *ca.* 15% PLD, the PLC
300 increased to 87.32 ± 3.61 % ($p = 0.0001$, compared to the initial point) and EL increased to 47.22
301 ± 10.03 % ($p = 0.003$). At the end of the experimentation (*ca.* 25% PLD), PLC was at 97.37 ± 1.14
302 % ($p = 0.486$, compared to the point before) and EL increased to 75.37 ± 9.31 % but the difference
303 was not significantly different from the previous value ($p = 0.204$).

304

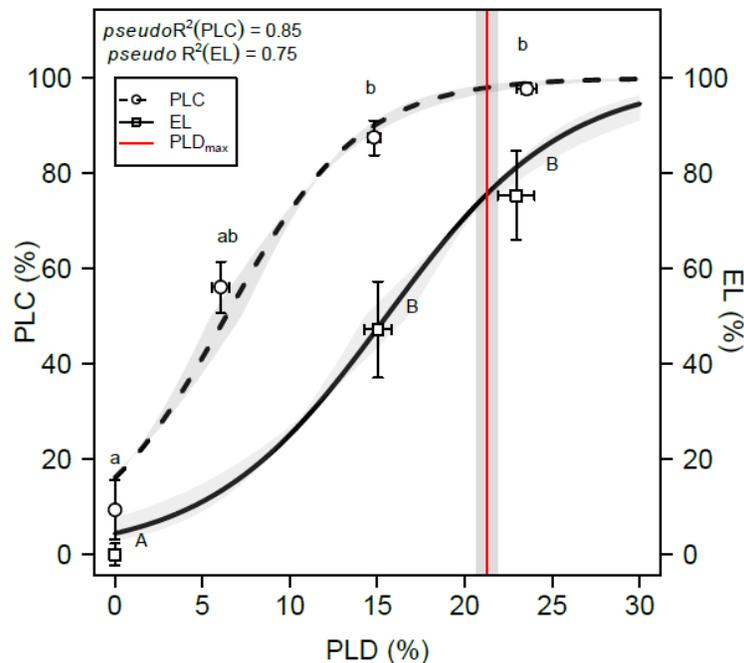


305

306 *Figure 36. Plots showing the relationship between water potential and percentage loss of diameter (PLD,*
307 *grey symbols) and stomatal conductance and PLD (black symbols) in *L.i.* (A) and *L.a.* (B).*

308 *Data are individual measurements. At each stage during dehydration, at least three individuals per species*
309 *and growth conditions were measured. PLD values were obtained from diameter variation measurements.*
310 *Grey and black dashed lines are exponential-fit models and colored areas represent standard error for*
311 *water potential and stomatal conductance, respectively.*

312 Both PLC and EL were positively correlated to PLD according to a sigmoidal function (pseudo- r^2
 313 = 0.85 and 0.75, respectively, Fig. 6). PLD_{88h} (the PLD value for which the PLC reached 88% or
 314 hydraulically relevant PLD) was close to the PLD_{50c} (PLD value for which the EL reached 50%,
 315 or cellular relevant PLD): 14.0% and 15.5 ± 1.1 %, for PLD_{88h} and PLD_{50c} , respectively. PLD_{50}
 316 (from Fig. 3) was not significantly different from PLD_{50c} ($p = 0.070$). At PLD_{max} (loss for potential
 317 recovery), PLC was near 97.96% and EL near 75.66% (Fig. 6). Interestingly, loss of cell viability
 318 and recovery capacity occurred at a higher PLD than the reported hydraulic failure (Barigah et al.,
 319 2013).
 320



321
 322 *Figure 37. Plot showing the relationship between percent loss of xylem conductance (PLC) and Percentage*
 323 *loss of diameter (PLD, circles) and percent cell lysis (EL) and PLD (squares) in L.a. grown under the well-*
 324 *watered condition then subjected to a drought.*

325 *Data are mean values of PLC \pm S.E. (n = 4 to 14) and mean values of EL \pm S.E. (n = 7). Dashed and full*
 326 *lines represent logistic models for PLC and EL, respectively; and grey areas represent S.E. The red vertical*
 327 *line represents PLD_{max} mean value (Table 2) \pm S.E. (shaded area). Different letters indicate significant*
 328 *differences between the measurement points at $p < 0.05$ (post hoc Dunn's test).*

329 5. Discussion

330 5.1. Can the loss in branch diameter help in predicting drought-induced mortality?

331 Traditionally, water potential measurements are used to assess plant water status. However, under
332 extreme drought conditions, very little free water remains in the tissues setting a methodological
333 limit at *ca.* -10 MPa for pressure chamber measurements. The PLD index developed in this study
334 is based on a length measurement and therefore can be applied in a wide range of conditions,
335 reflecting the intensity of water stress experienced by the plant. In this study, the diameter
336 variations recorded during the drought-recovery cycles (from mild to extreme water stress) were
337 non-destructive and continuously recorded with high accuracy (*ca.* $\leq 1 \mu\text{m}$). However, the
338 relationship between PLD and water potential was not linear. The minimum measurable water
339 potential was reached early in the dehydration while the PLD was still increasing, showing that this
340 latter metric allows investigations of a large range of drought conditions.

341 The relationship between branch PLRC and PLD highlights the irreversible diameter threshold
342 (PLRC = 100%) at PLD_{max}. The PLD_{max} value was similar across branches regardless of initial
343 diameter, age, growth conditions and species ($21.3 \pm 0.6\%$). The plants could not recover once
344 PLD_{max} was reached. This index can thus be considered relevant to indicate drought-induced
345 mortality in lavender species, and we assume that such a threshold is likely to occur in other woody
346 species including trees, and would need to be determined. Interestingly, leaf shrinkage was also
347 proposed as a predictor of photosynthetic recovery in dehydrating wheat (*Triticum aestivum*) leaves
348 (Johnson et al., 2018).

349 This work demonstrates not only that dendrometers can successfully report branch PLRC, but also
350 that LVDT dendrometers can be used on small shrub species. The accuracy of the LVDT
351 dendrometer was high enough to monitor phenological and stress events (*e.g.* growth, daily
352 fluctuations, and recovery). Mortality was assessed through the ability of the plant to recover
353 following drought, indicated by diameter increment after rewatering and new shoots produced the
354 next growing season (Brodribb and Cochard, 2009; Barigah et al., 2013b). Plants that did not
355 recover from drought are those with irreversible loss of branch diameter after rewatering. We
356 consider that monitoring the diameter on one of the main branches is a good indicator for whole-

357 plant stress in small shrub species, as selected branches were closely linked to the trunk (see also
358 Supplemental Table S1).

359 After rewatering the water potential was fully restored, regardless of the level of damage developed
360 in the plant. However, some plants did not fully recover in diameter (PLRC > 0) indicating partial
361 damages (Améglio et al., 2003). Irreversible branch shrinkage has been shown to be related to the
362 extent of cell injury due to freezing stress and is therefore considered to be a reliable indicator of
363 the extent of frost damage (Améglio et al., 2003; Améglio et al., 2001; Lintunen et al., 2015).
364 Branch PLRC is likely to be associated with cell damage in the elastic compartments. This point is
365 supported by the fact that PLD₅₀ and PLD_{50c} were not significantly different. PLRC appears
366 therefore a relevant proxy for drought-induced damages. Further studies are needed to investigate
367 thoroughly the physiology after rewatering, and to test the relationship between PLRC and recovery
368 of other physiological traits. Indeed, drought impacts must also be considered in the long term,
369 including during subsequent drought events.

370 Leaf PLRC has been measured in evergreen Mediterranean species by weighing leaves of plants
371 exposed to drought (Oppenheimer and Leshem, 1966). Recent studies have used leaf PLRC (*e.g.*
372 John et al., 2018; Trueba et al., 2019) to help understand processes linked to the failure of leaf
373 function during drought and to compare species' drought tolerances. Leaf PLRC was shown to be
374 associated with cell damage, especially by the deregulation of reactive oxygen species homeostasis
375 (Oppenheimer and Leshem, 1966; Sharma et al., 2012), but it was not related to plant survival.
376 Here, we used branch PLRC related to branch diameter variations in lavender to investigate
377 mortality mechanisms under severe drought conditions. The LVDT allows PLRC to be monitored
378 in real time in intact plants allowing branch shrinkage and recovery to be investigated *in planta*.

379 Our PLD_{max} findings in lavender indicate that a relative shrinkage of approximately 21% resulted
380 in irreversible dehydration in the branch as well as irrecoverable plant dysfunction. The present
381 study clearly showed that drought-induced mortality only happens when the water supply in
382 “elastic” tissues is fully released. This raises the question of the relative contribution of different
383 tissues to overall branch shrinkage, since diameter measurements integrate both xylem and bark
384 components. Bark is composed of several living cell types, such as cork, parenchyma, phloem,
385 cambia and immature xylem and it is considered extensible (Genard et al., 2001), whereas mature
386 xylem is considered rigid thanks to its lignified cell walls (Steppe et al., 2006). Yet, we found that

387 bark and xylem contribute an equivalent amount to the maximum shrinkage of the branch (PLD_{max})
388 in lavender. In support of our findings, some studies listed by Alméras et al., (2006) have shown
389 that xylem can make a significant contribution to stem shrinkage and swelling, with for example
390 25% of stem changes (Brough et al., 1986). In lavender species, bark also dehydrated more than
391 xylem because the proportion of bark was significantly lower in dehydrated branches than in
392 hydrated ones.

393
394 5.2. The point of no recovery was not associated with hydraulic failure

395 Branches of true lavender Maillette and lavandin Grosso were found to be relatively vulnerable to
396 drought-induced embolism in this study ($P_{50} = -2.46 \pm 0.14$ MPa and -2.41 ± 0.09 MPa for *L.a.* and
397 *L.i.*, respectively), compared to other Mediterranean species. Indeed, the median P_{50} for this
398 vegetation type is close to -5 MPa according to Maherali et al., (2004). Two different techniques,
399 namely the bench dehydration and the Cavatron method, agreed in assessing P_{50} and highlighted
400 the lack of differences between the two lavender species. The plants in this study grew under
401 favourable growth conditions whereas lavandin plants grown under limited resources and stressful
402 conditions in the field exhibited much lower vulnerability to embolism ($P_{50} = -5.34 \pm 0.47$ MPa;
403 Supplemental Figure S3). We assume a large degree of plasticity to explain the high P_{50} values in
404 these species (Awad et al., 2010; Herbette et al., 2010).

405 Although both lavender species appeared vulnerable to drought-induced embolism, they were
406 resistant to drought. The water potential associated with 88% loss of hydraulic function (P_{88}),
407 which is commonly considered as lethal, was similar for both species (-3.65 MPa and -3.76 MPa
408 for *L.a.* and *L.i.*, respectively). However, rewatered plants were able to recover from water potentials
409 more negative than this theoretically lethal threshold. This has also been observed in other tree
410 species (Li et al., 2015; Hammond et al., 2019). Furthermore, the PLD corresponding to 88% of
411 PLC was lower than PLD_{max} (14.0% vs. 21.3% for PLD_{88h} and PLD_{max}, respectively). It should be
412 emphasized that PLD_{max} was associated with a high level of cellular damage. Since PLD_{max}
413 constitutes a threshold for no recovery that was reached far after the hydraulic failure, our results
414 suggest that high embolism is not sufficient to explain drought-induced mortality in above-ground
415 tissue in lavender. In grapevine (*Vitis vinifera* L.), the loss of hydraulic conductivity is
416 accompanied by an increase in hydraulic capacitance (Tyree and Yang, 1990; Vergeynst et al.,

417 2014), suggesting that cavitation may buffer the decrease in water potential by releasing water to
418 the surrounding tissues (Hölttä et al., 2009). The amount of released water may delay the
419 desiccation of meristematic tissue such as cambium (Tyree and Yang, 1990), especially in
420 vulnerable species.

421

422 5.3. New insights on mechanisms of woody plant mortality

423 When PLD_{max} was reached, the elastic tissues, including the cambium, were likely to be injured
424 while most vessels were already embolized. The growing ability became null if there were no
425 meristematic cells nor parenchymatous cells alive. In contrast, when PLD_{max} was not reached, it is
426 likely that growth resumes via cambial activity and the production of new xylem vessels that restore
427 hydraulic function (Brodribb et al., 2010; Guadagno et al., 2017).

428 According to Li et al. (2015) and Guadagno et al. (2017), a level of cell death (membrane injury or
429 mortality of cambial cells) may be a threshold of no recovery associated with plant death.
430 Maintaining the stability of cell membranes is an integral part of drought tolerance (Bajji et al.,
431 2002). During a drought applied on poplar (*Populus nigra* L.), the bud and cambial cells remained
432 the last hydrated regions in a stem (Barigah et al., 2013a). Levels of bud respiration were closely
433 associated with bud water content (Barigah et al., 2013a). Here, we did not investigate bud
434 metabolic activity but we analysed radial growth as a proxy of cambial activity. We thus showed
435 that, as long as the plant can mobilize water in the elastic reservoir, cambial activity can recover.
436 These results also showed that lavender species have a large range of capacitance from mild to
437 severe drought stress, and can mobilize water reserves under sublethal drought conditions. This
438 should be taken into account when investigating the contributions of hydraulic traits to drought
439 tolerance.

440 Contrary to our initial assumption, we observed no difference between the two lavender species
441 for the traits studied. This can be explained by a real lack of difference for hydraulic traits and
442 drought resistance, and by the fact that plants were potted and therefore any difference in roots
443 could not be considered.

444

445

446 6. Conclusion

447 We found that recovery is no longer possible after a severe drought as soon as there is no more
448 water storage in the branch elastic compartments. This point of no recovery was reached in lavender
449 when the branch shrinkage reached its maximum value of approximately 21%, regardless of growth
450 conditions. In this study, drought-induced mortality was not determined by high levels of embolism
451 but was associated with high levels of cell damage in the branch, as assessed by electrolyte leakage.
452 Continuous measurement of branch diameter variations proved to be relevant for identifying a
453 measureable threshold of drought-induced mortality. An important next step will be to test these
454 findings in the field, under more realistic drought events. Also, an important further step would be
455 to test the generality of these results across species, especially in other functional groups such as
456 trees. Indeed, the present work is based on mechanisms that are common to most woody plants.
457 Thus, measuring PLD_{max} and PLRC is likely to be highly relevant to understanding possible
458 mortality risk of woody species as drought events become more extreme with climate change.

459

460 7. Materials and Methods

461 7.1. Plant material

462 Two clonal varieties of lavender were used in this study: *Lavandula angustifolia* (*L.a.*) Maillette
463 and *Lavandula x intermedia* (*L.i.*) Grosso, which are the most common varieties cultivated in
464 France.

465 Plants were grown from 1-year-old woody cuttings provided by a lavender producer in Les-
466 granges-Gontardes (N 44° 24' 57.24", E 4° 45' 47.304", 100 m *a.s.l.*). Plants were potted in a soil
467 recommended for aromatic plant cultivation (Klasmann code 693: medium fibrous structure, pH 6
468 \pm 0.3, mainly composed of blond sphagnum peat and coconut fibers for optimal ventilation) and
469 grown in a glasshouse for six months where they were watered daily. Similar plants were selected
470 based on physical characteristics such as height, architecture and leaf density.

471

472

473 7.2. Experimental design and conditions

474 Two separate but similar experiments were conducted during the summers of 2017 and 2018. The
475 results from both experiments were utilised to both increase the amount of data collected and enable
476 plant responses to be tested under a range of growth conditions.

477
478 *Experiment 1:* In November 2016, selected plants (86 *L.a.* and 56 *L.i.*) were put in seven litre pots
479 filled with 4500 g of soil saturated with water and grown in a greenhouse at the horticultural school
480 of Romans-sur-Isère (South of France; N 45° 2' 44.16", E 5° 3' 3.096", 250 m *a.s.l.*). Pots were
481 regularly watered to field capacity.

482 *Experiment 2:* In January 2018, selected plants (28 *L.a.* and 20 *L.i.*) were put in 10 litre pots filled
483 with 5700 g of soil saturated with water and placed in the greenhouse at the INRAE research station
484 of Clermont-Ferrand (N 45°77', E 3°14'; 300 m *a.s.l.*), in a cooler environment than in experiment
485 1. Temperature and relative humidity were monitored and temperature was limited to 35°C
486 maximum. After three months, two sets of plants (10 *L.a.* and 10 *L.i.* in each set) were submitted
487 to contrasting water regimes: well-watered (WW) at field capacity and water limited (WL) for each
488 species. For the growth conditions of the WL plants, the soil water content was maintained at 25%
489 to 30% field capacity, using balances and electronic valves for irrigation as described in Niez et
490 al., (2019). This range of soil moisture content was set as the minimum that still allows plant growth
491 (measured using Linear Variable Differential Transformer (LVDT) dendrometers).

492

493 7.3. Drought stress and recovery:

494 For both experiments, plants were exposed to two successive drought-rewater cycles (referred to
495 here as irrigation stops, or IS), whereby irrigation was stopped and the soil allowed to dehydrate
496 before being rewatered to field capacity. The first IS was short and allowed full recovery of branch
497 diameter, growth and water potential after rehydration. The second IS was longer and more intense,
498 with sets of plants rewatered after different drought durations to test the impact of increasing levels
499 of drought stress on plant recoverability. After the second IS, plants were considered dead if they
500 were unable to grow or re-sprout up to one year after the end of drought.

501 *Experiment 1:* two sets of plants were differently treated: water stressed (46 individuals for *L.i.* and
502 66 for *L.a.*) and well-watered controls (10 individuals *L.i.* and 20 *L.a.*). Within each set, plants of

503 each species were divided into blocks of ten individuals. Each block was positioned randomly in
504 the greenhouse. A first IS was applied in May 2017 for four days then plants were irrigated to field
505 capacity. After four days, a second IS was applied for various durations of 10, 13, 21, and 28 days
506 after the onset of IS. Control plants were kept watered at field capacity during the whole
507 experiment. In both treatments, water potential, stomatal conductance, loss of hydraulic
508 conductance and branch diameter variation were monitored during the drought-rewatering cycles.
509 In the control treatment, the vulnerability to xylem embolism was assessed (Supplemental Figure
510 S4).

511 *Experiment 2:* 40 plants were selected, 20 of them (ten *L.i.* and ten *L.a.*) were grown under WW
512 conditions, while the other 20 (ten *L.i.* and ten *L.a.*) were grown under WL conditions. For each
513 growth condition, six *L.i.* and six *L.a.* were water stressed, whereas four *L.i.* and four *L.a.* were
514 control plants. A first IS (IS₁) was applied in June 2018 for three days before plants were rewatered
515 to field capacity. After returning to field capacity for four days, a second IS (IS₂) was applied for
516 various periods of time: 8, 11, 15, 18 and 39 days for the WW condition, and 22, 25, 26, 29 and 39
517 days for the WL condition. In both treatments, water potential, stomatal conductance and branch
518 diameter variations were monitored during IS and re-watering phases (Supplemental Figure S4).
519 In experiment 2, eight *L.a.* plants that had grown under WW conditions were saved to investigate
520 the relationship between branch diameter loss and cell damage in stems. When experiment 2 ended,
521 plants were uprooted, put in a temperature-controlled chamber at constant temperature (25°C) and
522 light levels (two lights of 25W and 172lm) and dehydrated until the PLD_{max} value was reached for
523 at least 24 h. Measurements of electrolyte leakage, water potential and loss of hydraulic
524 conductance were made before the plants were uprooted and then two or three times during
525 dehydration. The experiment continued until branch diameter stopped decreasing according to the
526 LVDT data (*ca.* 10 days).

527

528 7.4. Monitoring of stem diameter variations

529 During all experiments, branch diameter was continuously measured using miniature displacement
530 sensors with a friction free core glued to the bark (Supplemental Figure S5) and LVDT (model
531 DF2.5 and DF5.0; Solartron Metrology, Massy, France) connected to a data logger (CR1000,
532 Campbell Scientific LTD, Logan, Utah, USA) or a wireless PepiPIAF system (Hydrasol, Le Plessis

533 Robinson, France). Straight and unbranched sections of main branches longer than five cm were
534 randomly chosen to mount LVDT dendrometers by a custom-made stainless Invar (alloy with
535 minimal thermal expansion) holder adapted for lavender (Supplemental Figure S5). At the end of
536 each experiment, the final branch diameter was measured using a calliper (Burg Wächter, 0.01mm
537 accuracy) at the location of friction-free core of LVDT dendrometer measurements.

538 In experiment 1, 20 LVDT dendrometers were mounted: five for each treatment and species. The
539 branch diameter was recorded every 30 min from March 2017 to February 2018. In experiment 2,
540 32 LVDT dendrometers were mounted: two for control plants and six for water stressed plants of
541 each growing condition and species, respectively. The branch diameter was recorded every 30 min
542 from April 2018 until October 2018. In a temperature-controlled chamber, eight LVDT
543 dendrometers were mounted (one per individual), with branch diameter recorded at five min time
544 intervals until the end of the experiment.

545 Two different parameters were calculated from branch diameter variation during drought stress and
546 recovery (Fig. 1). The percentage loss of diameter (PLD) during the different IS was calculated for
547 each plant as:

$$548 \quad PLD = 100 \times \frac{D_{max} - D_{min}}{D_{max}} \quad (1)$$

549 where D_{max} and D_{min} are the maximum (before the IS) and the minimum (before rewatering) branch
550 diameter, respectively.

551 When no recovery of branch diameter was observed after rewatering, the PLD was considered
552 maximum (PLD_{max}). When a diameter recovery was recorded following rewatering, the non-
553 recovered diameter was calculated as the percentage loss of rehydration capacity (PLRC):

$$554 \quad PLRC = 100 \times \frac{(D_{max} - D_{min}) - R}{PLD_{max}} \quad (2)$$

555 where R is the portion of D_{max} that recovered the following night after rewatering.

556

557 7.5. Stomatal conductance

558 In both greenhouse experiments, stomatal conductance was measured on the abaxial surface of
559 leaves using a porometer (AP4; Delta-T Devices Ltd, Cambridge, United Kingdom). For each
560 kinetic point, at least three individual plants per condition were measured with at least two leaves
561 per individual.

562 7.6. Water potential

563 During greenhouse experiments, midday water potential was measured at the solar noon between
564 1:00 p.m. and 2:00 p.m. using a Scholander-type pressure chamber (PMS Instrument, Albany, OR,
565 USA). Measurements were carried out on *ca.* 5-10 cm long upper branch segments bearing several
566 leaves. For each date, measurements were performed on at least one individual per block
567 (Experiment 1) or at least three individuals per condition (Experiment 2). In experiment 2, predawn
568 water potential was measured one day before the drought stress treatment began to compare the
569 two growth conditions. In the temperature-controlled experiment, the water potential was measured
570 regularly over the course of the dehydration. When water potential reached values lower than -9
571 MPa, leaves were dry and brittle and the measurement could not be performed.

572

573 7.7. Loss of xylem embolism

574 The level of xylem embolism was measured by the percentage loss of hydraulic conductance (PLC)
575 that occurs because of the water stress experienced by plants. PLC was measured on stems using a
576 xylem embolism meter (XYL'EM, Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, France). The entire
577 inflorescence stems of about 30 cm long were collected, put in wet black plastic bags and
578 immediately transported to the laboratory. Segments of two cm were cut under water and fitted to
579 water-filled tubing. One end of the branch segment was connected to a tank of de-gassed, filtered
580 10 mM KCl and 1 mM CaCl₂ solution. The flux of the solution was recorded through the branch
581 section under low pressure (60 – 90 mbar) and the initial hydraulic conductance (K_i) scored. Then,
582 the branch was perfused at one bar of pressure for two minutes, or until hydraulic conductance no
583 longer increased, in order to remove air from embolized vessels and to determine the maximum
584 conductance (K_{max}). PLC was determined as:

585
$$PLC = 100 \times \left(1 - \frac{K_i}{K_{max}}\right) \quad (3)$$

586 During experiment 1, PLC was measured the day before the drought treatment began and then
587 every two or three days during the drought treatment on water-stressed and control plants. At least
588 three plants were measured for each condition and date. In the temperature-controlled chamber (in
589 experiment 2), PLC was measured on each plant with three repetitions, once just before uprooting
590 plants and then three times over the course of the dehydration.

591 7.8. Vulnerability to embolism

592 Vulnerability to embolism was measured on *L.a.* and *L.i.* using two methods. First, vulnerability
593 to embolism was measured using the Cavitron technique, as described by Cochard et al., (2005).
594 Entire inflorescence stems (approx. 30 cm long) were collected from the plants in greenhouse
595 experiment 1, put in wet black plastic bags and transported to the UMR PIAF research station of
596 Clermont-Ferrand for measurement using a Cavitron. Samples were cut and shortened to 26 cm
597 length under water and bundled together. Centrifugal force was used to establish negative pressure
598 in the xylem and to induce embolism, using a 28 cm diameter rotor mounted on a high-speed
599 centrifuge (Sorvall RC5B Plus). The xylem pressure, controlled by the rotation speed of the rotor
600 was stabilized every 0.5 MPa for five minutes before conductivity was measured. PLC was
601 determined at various xylem pressures to obtain a vulnerability curve. In total, four and seven
602 vulnerability curves for *L.a.* and *L.i.* have been obtained by Cavitron. The vulnerability to
603 embolism was also determined with the bench dehydration method using data collected from
604 experiment 1. Vulnerability curves were constructed by plotting PLC and water potential data
605 collected from plants grown in WW conditions.

606 A sigmoidal function was used to fit each curve using the following equation:

607
$$PLC = \frac{100}{1 + e^{-\frac{S(P-P_{50})}{25}}} \quad (4)$$

608 Where S is the slope of the curve and P_{50} the pressure inducing 50% of loss of conductance.

609 The pressure inducing 88% loss of conductance (P_{88}) was calculated as:

610
$$P_{88} = P_{50} - \frac{50}{S} \quad (5)$$

611

612 7.9. Electrolyte leakage

613 Electrolyte leakage (EL) is typically measured to evaluate cellular damage induced by a range of
614 stressors (see *e.g.* Herbette et al., 2005; Charrier and Améglio, 2011). To assess drought-induced
615 cellular damage, the EL was measured on branches from eight *L.a.* individuals exposed to different
616 levels of drought stress during the temperature-controlled experiment. Samples were cut into five
617 cm long sections, stripped of any leaves and immersed into 15 ml of distilled-deionized water.
618 Vials were shaken for 24 h at +5 °C in the dark (to limit bacterial growth) on a horizontal gravity
619 shaker (ST5, CAT, Staufen, Germany). The electric conductivity of the solution was measured (C_1)

620 at room temperature using a conductimeter (Held Meter LF340, TetraCon 325, Weiheim,
621 Germany). After autoclaving at +120 °C for 30 min and allowing samples to cool to room
622 temperature, the conductivity was measured again (C_2). Relative EL (REL) was calculated as:

$$623 \quad REL = \frac{C_1}{C_2} \times 100 \quad (6)$$

624 To normalize the REL, 10 control samples and 10 samples were frozen at -80°C and used as a
625 reference for 0 (REL_{WW}) and 100% cellular damages (REL_{-80}), respectively. An index of damages
626 I_{Dam} was computed as:

$$627 \quad I_{Dam} = \frac{REL - REL_{WW}}{REL_{-80}} \quad (7)$$

628

629 7.10. Cross sections of stems

630 At the end of the experiment 1, indelible marks were made at the location of friction-free core of
631 the dendrometers. Stems were cut and cross sections were made at the location of the mark. Stems
632 were observed with a binocular loupe and pictures were taken. Images were analyzed with ImageJ
633 in order to estimate the proportion of xylem and bark of branches in cross-section, in both
634 treatments (control and drought stressed) and both species.

635

636 7.11. Statistical analysis

637 Statistical analyses were performed using the RStudio software (under R core version 3.4.3, R
638 Development Core Team, 2017). A Kruskal-Wallis test was used for the group comparisons
639 between conditions for PLD_{max} , PLC and I_{dam} , followed by a *post hoc* Dunn's test when effects
640 were significant. A Student's t-test was used to compare vulnerability curves between species. The
641 nls function was used to fit the relation between PLRC, PLC, EL and PLD. All statistical analyses
642 were based on a 0.05 significance level.

643

644 7.12. Supplemental Data

645 Supplemental Figure S1. Dynamics of the branch diameter variations versus time.

646 Supplemental Figure S2. Diameter and temperature variations versus time in one *L.i.* plant alive
647 and one *L.i.* plant dead after a rehydration.

648 Supplemental Figure S3. Vulnerability to cavitation of *L.i.* plants grown in the field with no
649 watering.

650 Supplemental Figure S4. Scheme of the experimental setup.

651 Supplemental Figure S5. Pictures of a dendrometer mounted on a branch and of the plants during
652 the drying process.

653 Supplemental Table S1. PLC measured all along the shoot from *L.a.* and *L.i.* plants, on sections of
654 two cm.

655

656 7.13. Acknowledgements

657 The authors thank J. Roustand for providing plant materials. P. Danelon, C. Baconnier and V.
658 Fazekas from Lycée horticole Terre d'Horizon for plant care and handling during the first
659 greenhouse experiment. They thank P. Chaleil and A. Faure for plant care in the second greenhouse
660 experiment. They thank R. Souchal, P. Conchon, J. Cartailier and C. Serre for irrigation system
661 and LVDT preparation. They thank F. Sabin for his help in PLC and EL measurements. Finally,
662 the authors acknowledge Crieppam, Chambre d'agriculture Drôme and Vaucluse, The French
663 Essential Oils Interprofessional Association and Iteipmai for initiating and contributing to the
664 project. We are grateful to Chris Blackman for proofreading the whole manuscript

8. Résultats supplémentaires

8.1. Supplemental materials de l'article soumis à Plant Physiology

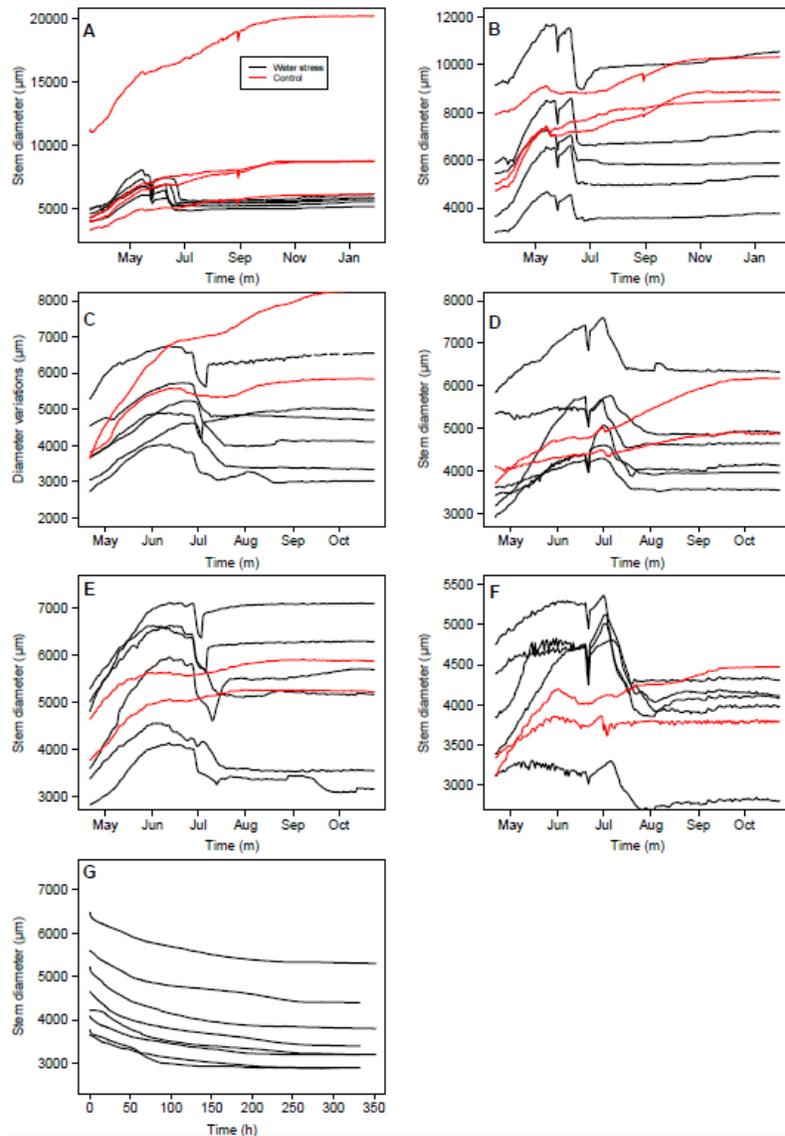


Figure S1. All the dynamics of the stem diameter variations versus time.

A, *L.i.* grown in WW conditions during the experiment 1 in 2017. B, grown in WW conditions during the experiment 1 in 2017. C, *L.i.* grown in WW conditions during the experiment 2 in 2018. D, *L.i.* grown in WL conditions during the experiment 2 in 2018. E, *L.a.* grown in WW conditions during the experiment 2 in

2018. *F*, *L.a.* grown in WL conditions during the experiment 2 in 2018. *G*, uprooted *L.a.* grown in WW conditions and dehydrated in the temperature-controlled chamber. Controls are in red and water stressed in black.

Supplemental Table 1. PLC (%) measured over the entire height of *L.a.* and *L.i.*, on sections of 2 cm. Plants were measured at the end of the drought experiment 1 in 2017. Data are means \pm standard error (n = 2 to 5).

Species	Basal PLC	2cm	4cm	6cm	8cm	10cm	12cm	15cm	17cm	19cm
<i>L.a.</i>	80.1 \pm 10.13	65.1 6 \pm 32.5 9	79.3 0 20.3 1	92.6 5 \pm	99.0 6 \pm	99.7 2 \pm		99.6 5 \pm	99.8 5 \pm	99.8 3 \pm 0.03
<i>L.i.</i>	92.88 \pm 4.43	98.4 4 \pm 0.99	79.5 6 \pm 19.8	95.9 7 \pm 2.32	97.8 2 \pm 1.76	99.0 6 \pm 0.93	97.4 8 \pm 2.15			

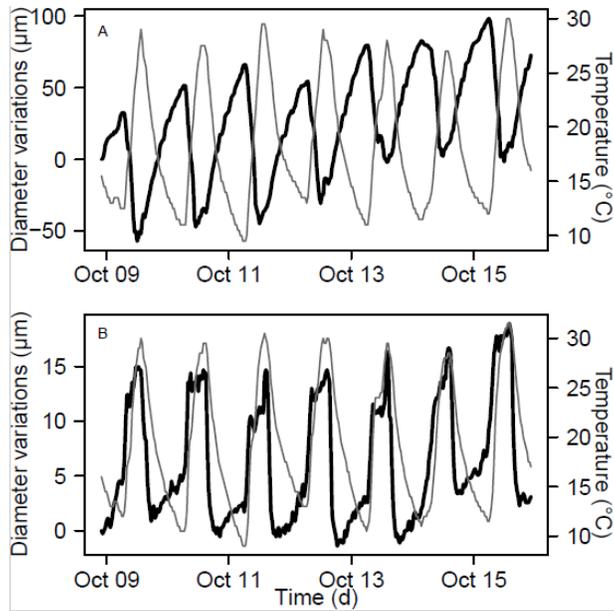


Figure S 2. Branch diameter variations (black line) and temperature (grey line) versus time.

A, living L.i. and B, L.i. that did not recover after a rehydration. Data are recorded in 2017 experiment. The diameter variation is represented from zero for the figure.

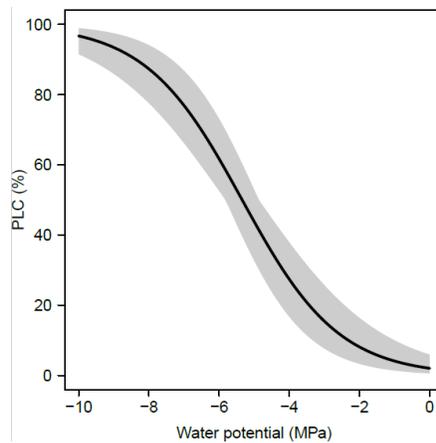


Figure S 3. Vulnerability to cavitation of L.i. grown in the field under water limitation conditions.

The curve is the mean curve ($n = 3$) \pm standard error (shaded area). Curves were obtained by the Cavitron technique.

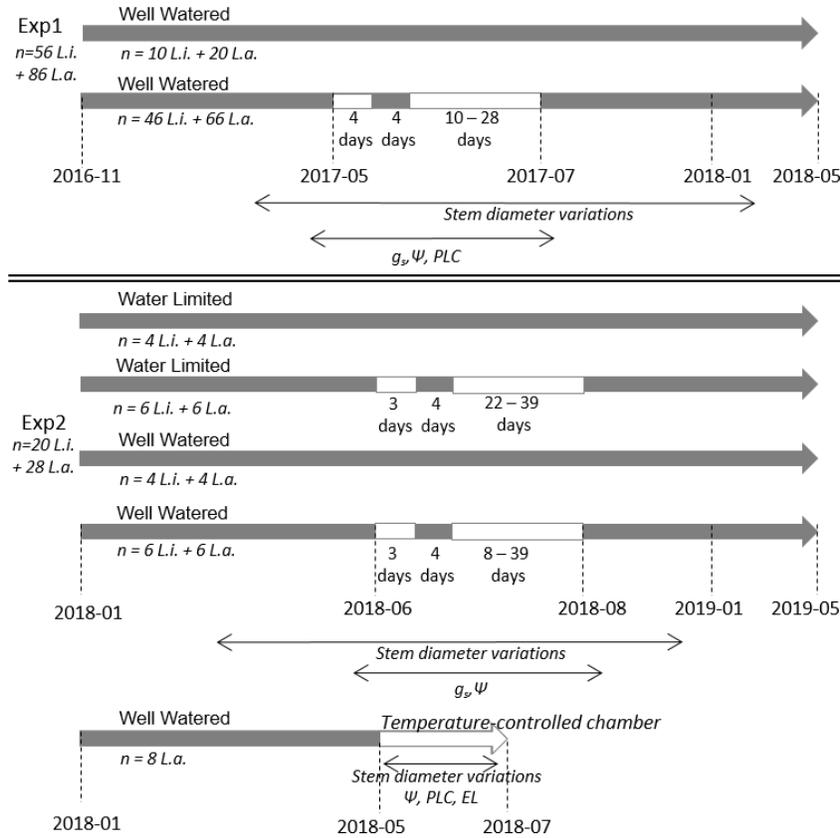


Figure S 4. Scheme of the experimental setup.

In the first experiment (Exp 1), L.i. and L.a. potted were split into two treatments in a greenhouse: a control kept well watered (first grey arrow), and drought stressed one (second grey arrow) suffering from two successive irrigation stops (white boxes on the grey arrow). In both treatments, water potentials (Ψ), stomatal conductance (g_s) and percentage loss of hydraulic conductance (PLC) were periodically monitored, before and during the irrigation stops. In both treatments, stem diameter variations were continuously monitored thanks to five dendrometers by species and treatments. After the last re-irrigation, all plants were kept well watered until the following spring (2018), where the recovery was observed. At the beginning of 2018, a second experiment (Exp 2) was performed in a greenhouse, with new L.i. and L.a. plants. Plants were split into two growth conditions (Well Watered and Water Limited: 25-30% of field capacity). Both growth conditions were split into two treatments: a control kept in its growth condition and drought stressed one (arrows with white boxes) suffering from two successive irrigation stops. In both treatments and growth conditions, water potential and stomatal conductance were periodically monitored, before and during the irrigations stops. Stem diameter variations were also continuously measured during the whole experiment, thanks to two and six dendrometers for the control and drought treatment by species, respectively. After the last re-irrigation, all plants were kept well watered until the following spring (2019), where the recovery was observed. An additional experiment was performed in 2018 on eight L.a. grown in well watered conditions in the greenhouse. Plants were uprooted and dehydrated in a temperature-controlled chamber. Stem diameter variations were continuously monitored until no variations were visible,

and water potential, percentage loss of hydraulic conductance and electrolyte leakage (EL) were periodically monitored during the dehydration.



Figure S 5. Pictures of the plants during the drying process.

A, LVDT dendrometer on a woody stem and mounted by a custom-made holder adapted for lavender. B, *L.i.* control, watered during the whole experiment. C, *L.a.* without recovery after the drought stress. D, *L.a.* with recovery after one year. The branch in the foreground wore a LVDT (white mark on the bark).

8.2. Résultats complémentaires sur les mécanismes de mortalité en condition de sécheresse

Pour mieux comprendre les mécanismes de mortalité liée à une sécheresse extrême, et les mettre en relation avec le rétrécissement des branches, nous avons utilisé une méthode complémentaire : l'enregistrement des émissions acoustiques ultrasoniques émises pendant la déshydratation de la branche. Cette étude s'est faite en collaboration avec l'équipe MEA et sous la direction de Guillaume Charrier et Thierry Améglio, dans le cadre du stage de master de Florian Sabin. Les données d'émissions acoustiques sont en cours d'analyse afin de caractériser plus finement la signature acoustique des deux compartiments (i.e. vasculaire et cellulaire) caractérisés lors de sécheresse (Figure 37 de l'article). Les informations extraites de ces premières analyses sont présentées dans ce manuscrit car elles apportent des informations complémentaires sur les mécanismes de mortalité et des pistes quant à leur détection de manière non invasive.

Les événements de cavitation émettent des sons dans le domaine de l'audible (Milburn and Johnson, 1966) et dans le domaine des ultrasons (Tyree and Dixon, 1983). En situation de sécheresse, c'est la nucléation des bulles dans les conduits du xylème qui est à l'origine d'émissions ultrasoniques (Ponomarenko et al., 2014). L'hypothèse la plus probable est que la tension générée sur les parois cellulaires est subitement relâchée lors d'un événement de cavitation, entraînant une vibration des parois et une émission acoustique (Mayr and Rosner, 2011). De nombreuses études ont donc utilisé la détection d'émissions acoustiques (AE) comme méthode indirecte et non destructive pour évaluer le niveau d'embolie accumulée en cas de sécheresse, à la fois sur des plantes en pots en conditions contrôlées, mais également en conditions extérieures (Lo Gullo and Salleo, 1993; Nardini et al., 2001; Hölttä et al., 2005; Rosner et al., 2006; Johnson et al., 2009; Vergeynst et al., 2014; Vergeynst et al., 2016). Toutefois, le nombre d'émissions acoustiques détectées dépasse largement le nombre total de vaisseaux dans un échantillon donné. D'autres sources d'émissions acoustiques ont donc été invoquées, telles que des sources mécaniques lors du processus de rétrécissement des branches (Zweifel and Zeugin, 2008; Wolkerstorfer et al., 2012; De Roo et al., 2016), le rétrécissement des parois cellulaires (Čunderlik et al., 1996) et les fissures dans les parois cellulaires (Vergeynst et al., 2014). Au cours de la dynamique de déshydratation de lavandes lors de l'expérimentation de 2018 en chambre climatique, nous avons mesuré les émissions acoustiques en sus du potentiel hydrique, de la PLC par la méthode du Xyl'Em, de la fuite d'électrolytes et du diamètre des branches avec les dendromètres. La fuite d'électrolyte

renseigne sur la perte d'intégrité de la membrane cellulaire (Bajji et al., 2002) et son niveau peut être utilisé pour évaluer les dommages cellulaires chez les plantes en situation de stress hydrique (Guadagno et al., 2017).

Méthode d'enregistrement des émissions acoustiques

Les émissions acoustiques ont été enregistrées sur les huit lavandes déracinées et déshydratées en chambre climatique lors de l'expérimentation 2 en 2018. Elles ont été enregistrées avec un système PCI-2 et SAMOS (Physical Acoustics, PAC18-bit A/D, 1kHz-3MHz) connecté à des capteurs acoustiques (micro) à large gamme (150-800 kHz ISD9203B) par l'intermédiaire d'un préamplificateur réglé à 40 dB. Un micro par individu était directement monté sur une branche écorcée sur une face sur une longueur d'environ 2 cm. La surface écorcée a été recouverte de graisse siliconée pour éviter toute perte d'eau supplémentaire et optimiser le couplage acoustique. Le micro était fermement fixé à la partie écorcée de l'échantillon à l'aide d'une pince (Figure 38). Le couplage acoustique a été testé à l'aide de la méthode Hsu-Nielsen (cassé de mine ; Kalyanasundaram et al., 2007, Charrier et al., 2014) à une distance de 1 cm de chaque micro, et les micros ont été réinstallés lorsque l'amplitude du signal était inférieure à 75 dB. La détection et l'analyse des AEs ont été effectuées à l'aide du logiciel AEwin (Mistras Group SA). L'activité acoustique a été calculée en nombre d'AE par minute moyennée toutes les 6 minutes).



Figure 38. Photos du dispositif expérimental dans la chambre climatique.

A, lavandes déracinées portant des LVDT (flèche jaune) et des micros (flèche rouge). B, un micro collé à une branche et maintenu par une pince.

Résultats et discussion

Deux phases distinctes d'émissions acoustiques nettement séparées dans le temps par une phase peu active en émissions ont été mises en évidence (Figure 39). La première phase a eu lieu lors d'une diminution forte du diamètre et la seconde phase lorsque la vitesse de diminution du diamètre était moins forte et qu'il était proche de se stabiliser. Les deux pics d'émissions acoustiques (AE_1 et AE_2) sont survenus à des PLD significativement différents ($p < 0.0001$). AE_1 a été atteint à un PLD de $11.75 \pm 0.84 \%$ et AE_2 à un PLD de $22.26 \pm 1.10 \%$.

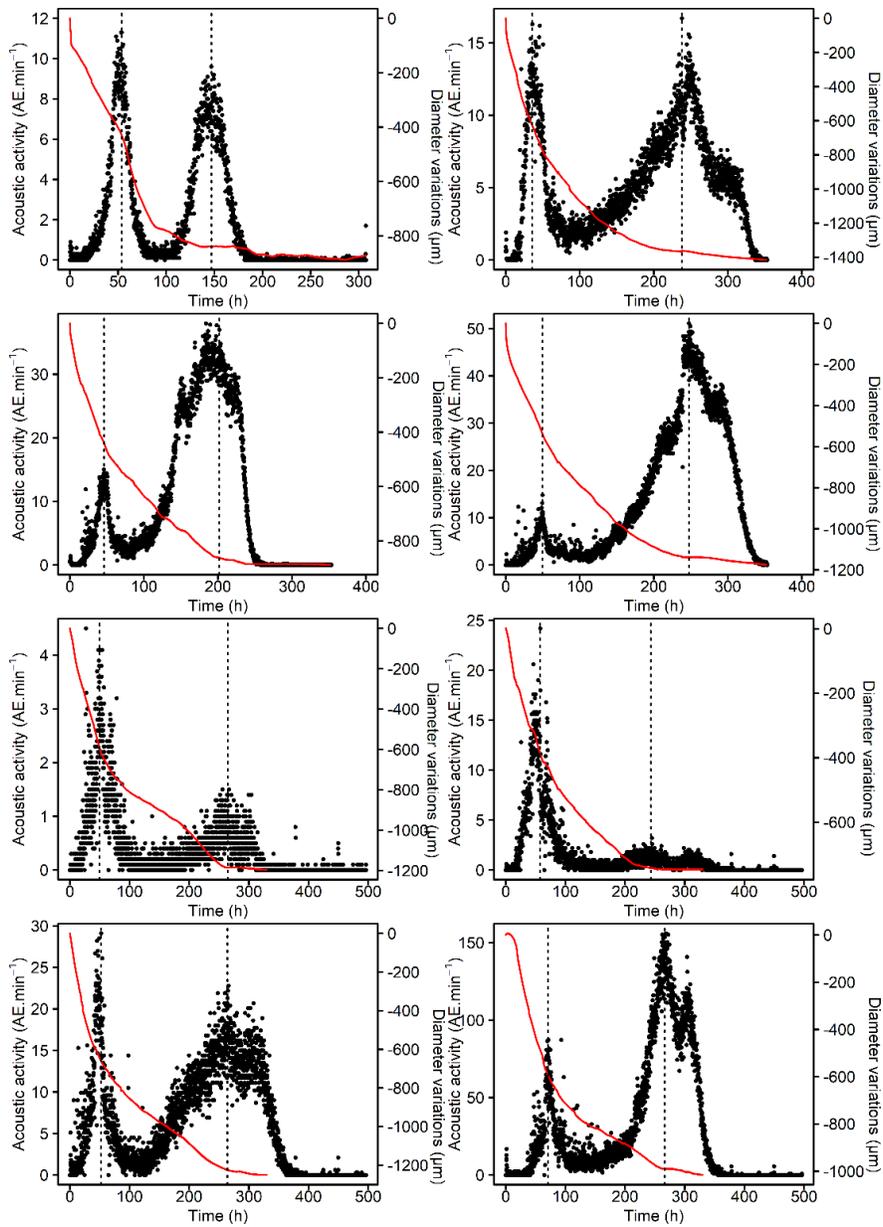


Figure 39. Émissions acoustiques suivies lors d'une déshydratation de huit individus de lavande.

Les émissions acoustiques sont représentées par les points noirs et la variation de diamètre par les courbes rouges. L'émission maximale de chacun des pics est indiquée par la droite pointillée verticale.

Au cours de la première et seconde phase acoustique, la PLC et EL ont augmenté (Figure 40). Les mesures justes après le pic de la première phase ont montré une PLC à $87.32 \pm 3.61\%$ et l'EL à $47.22 \pm 10.03\%$. Après le pic acoustique de la seconde phase, la PLC a atteint $97.37 \pm 1.14\%$ et

l'EL a atteint $75.37 \pm 9.31\%$. Ces dynamiques différentes de PLC et d'EL ainsi que la détection de deux pics d'activité acoustiques distincts nous suggèrent que lors de la première phase acoustique une majorité des événements de cavitations dans les vaisseaux du xylème est détectée. Lors de la seconde phase, la majorité des vaisseaux ayant déjà été embolisés, il est probable que nous détectons des événements à l'échelle cellulaire tels que la cavitation intra-cellulaire ou rupture des membranes. Nous suggérons donc que l'altération physique des membranes produit une émission ultrasonique. Les deux mécanismes ne sont pas totalement distincts puisque les dommages cellulaires commençaient à s'accumuler pendant la première phase. Pendant la seconde phase, d'autres sources d'AE déjà mentionnées et liées à la paroi cellulaire ne peuvent être exclues, d'autant plus que la déshydratation se poursuit et que le bois devient totalement sec. Une autre étude a déjà examiné l'AE avec un retrait du diamètre lors d'un stress hydrique (Vergeynst et al., 2014), mais avec des résultats différents. Deux phases avaient aussi été observées, mais la première était essentiellement liée à une forte contraction des branches avec seulement quelques événements de cavitations, et la seconde phase acoustique était liée à une augmentation significative des événements de cavitation. Cependant, nos résultats portent sur une gamme de stress beaucoup plus étendue, bien au-delà du dysfonctionnement hydraulique par cavitation avec des valeurs de potentiels hydriques très faibles (jusqu'à -9 MPa, Figure 36 de l'article).

Le premier pic d'activité acoustique mesuré à 11.75% PLD correspond à 30.22% de PLRC, alors que le second pic d'activité acoustique à 22.26% PLD correspond à 98.14% PLRC. Ces résultats suggèrent que même après avoir atteint un haut niveau de PLC, la branche conserve une certaine capacité à récupérer après réhydratation. En revanche, après le second pic d'activité acoustique, la récupération est quasi nulle (PLRC élevé), le PLDmax étant atteint et un taux élevé de cellules endommagées mesuré ($> 75\%$).

Ces résultats, en complément de ceux présentés dans l'article du chapitre 2, montrent que les événements de cavitation dans les vaisseaux et les dommages cellulaires apparaissent distinctement et successivement chez la Lavande.

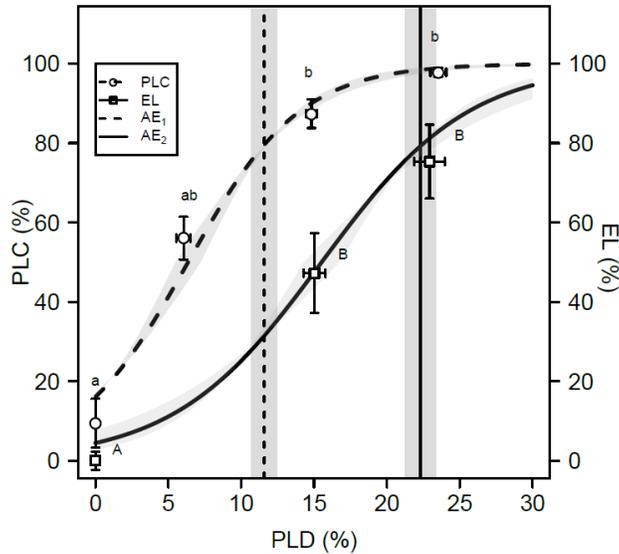


Figure 40. Figure 37 de l'article soumis à *Plant Physiology*, représentant l'apparition de la PLC et EL en fonction du PLD.

AE_1 est représenté par la ligne pointillée verticale $\pm SE$ (zone grise) et AE_2 est représenté par la ligne verticale noire $\pm SE$ (zone grise).

Perspectives

L'utilisation des émissions acoustiques dans cette analyse a permis d'insister sur la dynamique d'apparition de deux mécanismes liés à la mortalité : la perte de conductivité hydraulique et les dégâts cellulaires. Ces deux phases bien distinctes d'émissions acoustiques ont été montrées pour la première fois et semblent être spécifiques à la Lavande. Généralement une unique phase est mise en évidence sur d'autres espèces (Rosner et al 2006, Rosner et al 2009). La suite de cette étude a pour objectif de caractériser plus précisément la nature de ces émissions acoustiques. En effet, des incertitudes fortes subsistent quant aux sources des émissions acoustiques en condition de déshydratation, ce qui limite leur utilisation (Ponomarenko et al., 2014; Vergeynst et al., 2014; Vergeynst et al., 2016). Dans une plage de dB inférieurs à ceux associés à la cavitation, une relation a été trouvée entre l'intensité des AE et le changement de diamètre des branches, même si leur origine exacte reste floue (Zweifel and Zeugin, 2008). Des sons d'origine mécanique peuvent aussi exister en lien avec les processus de rétrécissement des tissus (Zweifel and Zeugin, 2008), comme des micro-fractures des parois cellulaires à cause des changements de volume des tissus (De Roo

et al., 2016). Grâce aux différents paramètres enregistrés tels que l'énergie, l'amplitude ou la fréquence des émissions acoustiques, et combinés aux résultats de PLC, EL et PLD, il sera plus facile d'identifier la nature des émissions acoustiques émises. Un article à ce sujet est en cours d'écriture, mais l'analyse des résultats n'est pas encore assez aboutie pour figurer dans ce manuscrit de thèse.

Chapitre 3 : Caractérisation de l'effet de la sécheresse estivale sur le développement du Lavandin en plein champ et évaluation de l'impact d'un couvert végétal en inter-rang

1. Introduction

La région méditerranéenne a été identifiée comme un point chaud du changement climatique, avec un risque important d'augmentation de la température et de diminution des précipitations (Giorgi and Lionello, 2008). En France, le climat méditerranéen s'est déjà étendu d'environ 250 km vers le nord de la France entre 1970 et 2009 (Lelièvre et al., 2011). La production agricole serait donc largement impactée (Tanasijevic et al., 2014). La filière française de la Lavande et du Lavandin n'y échappe pas et est menacée par ces modifications dont les effets sont exacerbés par le dépérissement à phytoplasme. Chez certains producteurs, une mortalité totale a été observée au printemps sur des parcelles qui ne présentaient pas de symptômes de dépérissements à phytoplasme, suite à des étés et automnes particulièrement chauds et secs laissant supposer un impact fort de la sécheresse (communication personnelle de l'Iteipmai). Il y a donc un réel besoin de diagnostiquer l'état des plantes en situation de sécheresse avant qu'elles n'atteignent le seuil critique de la mortalité.

Les couverts végétaux en inter-rang ont été introduits récemment dans les lavanderaies, dans le but de surmonter à la fois les problèmes environnementaux et ceux des bio-agresseurs. De nombreuses études chez d'autres cultures, comme la vigne, ont mis en évidence plusieurs avantages à ce mode de culture. Une couverture en inter-rang limite l'érosion (Battany and Grismer, 2000; Durán Zuazo et al., 2006) et permet d'améliorer biologiquement le sol, par exemple en augmentant la décomposition de la matière organique (Cong et al., 2015). Ce mode de culture permet aussi de réduire l'impact des pathogènes, maladies et adventices (Liebman and Dyck, 1993; Trenbath, 1993). Les ruissellements de surface sont limités et la couverture végétale apporte une meilleure recharge des sols en hiver (Celette et al., 2005). En revanche, la compétition pour les ressources hydriques et azotées limite le rendement de la culture d'intérêt, notamment en vigne (Rodriguez-Lovelle et al., 2000; Celette and Gary, 2013b). Chez la Lavande, peu de références sont disponibles sur l'impact de la mise en place de couvert végétaux en inter-rang, *a contrario* d'autres cultures

pérennes. L'effet contre la propagation de l'insecte vecteur a été démontré (Chaisse et al., 2014b; Iteipmai, 2017), mais des études préliminaires ont montré une baisse de rendement en huile essentielle en présence d'un couvert. Le couvert aurait également un effet tampon qui prolongerait le confort hydrique des lavandins de près d'un mois et permettrait une diminution de la température du sol de l'ordre d'un degré. Cependant ces résultats n'ont pas été confirmés et très peu d'informations sont disponibles sur l'impact d'un couvert sur la physiologie de la Lavande.

Les mesures continues des variations du diamètre des tiges ligneuses se sont révélées pertinentes pour analyser la croissance secondaire (Daudet et al., 2004; Zweifel et al., 2006; Zweifel et al., 2016) et les relations hydriques de l'arbre (Herzog et al., 1995; Zweifel et al., 2001; Fernández and Cuevas, 2010). L'activité cambiale entraîne une augmentation du diamètre de la tige (Rossi et al., 2008; Downes et al., 2009). La pression de turgescence est nécessaire à la croissance (Lockhart, 1965; Steppe et al., 2006a). Les processus hydriques qui affectent les variations de diamètre sont dirigés par les gradients de potentiel hydrique dans la plante et sont induits principalement par la transpiration et la disponibilité en eau dans le sol (Herzog et al., 1995; Zweifel et al., 2007). Pendant la journée, lorsque la transpiration est élevée, les potentiels hydriques sont faibles et la tige perd de l'eau depuis les tissus élastiques (cortex, cambium, xylème immature). Cette perte en eau est proportionnelle à une diminution du diamètre de la tige et donc au déficit en eau dans la plante (Hinckley and Bruckerhoff, 1975; Zweifel et al., 2000; Zweifel et al., 2005; De Schepper et al., 2012). Le diamètre de la tige présente alors un rythme journalier : contraction durant la journée et dilatation durant la nuit (Offenthaler et al., 2001). La diminution du diamètre des tiges est toujours attribuée à une perte en eau. En revanche, l'augmentation du diamètre de la tige peut être induite à la fois par la recharge en eau de la tige, par dilatation thermique et par une croissance (cellules nouvellement formées) (Zweifel et al., 2016). La dynamique des variations de diamètre change au cours d'une année, notamment pendant les périodes de croissance et de dormance au sens large (Biondi and Rossi, 2015). Par exemple, pendant la saison de végétation, un schéma standard de l'expansion nocturne et de contraction journalière se produit et les amplitudes de contractions les plus importantes sont associées à une demande évaporative plus forte (ex : des températures plus chaudes, un déficit de pression de vapeur plus important ou une surface transpirante plus importante) et/ou une disponibilité en eau dans le sol plus faible. Les dendromètres permettent donc d'étudier la phénologie, la croissance des arbres et l'effet du climat, à l'échelle annuelle,

mensuelle ou journalière. En situation de stress hydrique, la croissance est très vite stoppée par la baisse du potentiel hydrique et de la turgescence cellulaire, et les conditions induisent un rétrécissement du diamètre de la tige (Zweifel, 2016). Dans le chapitre précédent, cette contraction du diamètre a été utilisée comme un indicateur du déficit hydrique subie par la plante, et donc du manque d'eau nécessaire pour permettre la croissance. Nous nous sommes placés en conditions de déshydratation extrême sur des lavandes et lavandins cultivés en pots en conditions contrôlées, et un seuil de mortalité lié à une forte perte de diamètre des branches a été identifié (PLD_{max}). Des nouveaux paramètres ont été proposés : le PLD (Percentage Loss of Diameter) et le stem PLRC (Percentage Loss of Rehydration Capacity of the stem), qui permettent d'appréhender l'intensité du stress hydrique et les dommages qui en résultent, respectivement.

La présente étude sur le Lavandin en plein champ a pour objectif de i) confirmer les résultats obtenus, en particulier d'évaluer la pertinence de ces deux indicateurs en plein champ et ii) d'évaluer l'effet d'un couvert végétal en inter-rang sur son développement et sa réponse au stress hydrique. Pour cela, les indices développés (PLD et PLRC) ont été utilisés sur deux parcelles expérimentales se rapprochant des conditions dites « producteurs » au cours de deux années successives. Ce suivi a été fait sur deux modalités de lavandins : avec un sol nu (modalité témoin) et avec un couvert végétal. En parallèle, d'autres mesures physiologiques ont été faites pour caractériser l'état hydrique via les potentiels hydriques de base et minimum et évaluer le taux d'embolie. Nous faisons l'hypothèse que, en raison de la compétition avec le couvert végétal en inter-rang, la croissance des lavandins serait plus faible que ceux dans la modalité sans couvert. L'autre hypothèse que nous formulons est que, en situation de sécheresse estivale, la déshydratation serait moins importante ou retardée pour les lavandins avec le couvert végétal.

2. Matériels et méthodes

Parcelles expérimentales

L'étude a été menée à partir de 2018 sur deux parcelles expérimentales mises en place en décembre 2016. La première est située sur la station sud-est de l'Iteipmai à Montboucher-sur-Jabron dans la Drôme (N 44° 32'41.0", E 4° 49'30.5", 128 mètres d'altitude). La seconde est située sur la station

expérimentale du Crieppam à Manosque dans les Alpes-de-Haute-Provence (N 43° 51'11.0", E 5° 49'42.5", 347 mètres d'altitude). Les terrains des deux parcelles étaient relativement plats.

Les parcelles ont été choisies pour leurs contextes pédoclimatiques différents. De plus, le Crieppam est situé dans une zone où le dépérissement à phytoplasme est plus important que dans la vallée du Rhône. À Manosque, les précipitations annuelles moyennes sont de 729 mm. Le mois d'octobre subit les précipitations les plus importantes avec 85 mm en moyenne et une température moyenne de 20.7°C. Le mois de juillet est le plus sec avec seulement 27 mm de pluie. Le sol de la parcelle du Crieppam est composé à 27% d'argile, 39% de limon et 34% de sable (sol limono-argileux / limoneux). Le pourcentage d'élément grossier (>4 mm) est de 42%. Ces caractéristiques en font un sol très dur lorsqu'il est sec et très collant lorsqu'il est humide. À Montboucher-sur-Jabron, les précipitations moyennes annuelles sont de 840 mm. Juillet est le mois le plus sec avec 37 mm de pluie et une température moyenne de 22°C. Le mois d'octobre est le plus pluvieux avec 100 mm. Le sol de la station de l'Iteipmai est différent et plutôt de type argilo-calcaire.

Matériel végétal et modalités de culture

Les expérimentations ont été faites sur la variété Lavandin Grosso (*Lavandula x intermedia* Grosso), clone majoritairement cultivé en France. Les plantes ont été cultivées à partir de boutures ligneuses par un pépiniériste de Céreste (N 43° 51'06.1", E 5° 35'36.6", dans les Alpes-de-Haute-Provence). Un lot de plants racines nues âgés d'un an a été séparé en deux puis planté au moins de décembre 2016 sur les deux parcelles. Les plants de Grosso sont espacés d'environ 60 cm sur des rangs de 35 m, ce qui représente une soixantaine de plants par rang. Les rangs sont espacés de 1.80 m. Cinq modalités différentes sont plantées : une modalité témoin avec sol nu et quatre modalités avec des couverts végétaux différents en inter-rang. Les cinq modalités sont répétées avec et sans fertilisation azotée (Figure 41). Chaque modalité est disposée sur trois rangs de culture, le rang central étant celui étudié. Chaque modalité étudiée est donc entourée de deux inter-rangs de 1.80 m de large où le couvert végétal a été semé sur une bande de 60 cm de large.

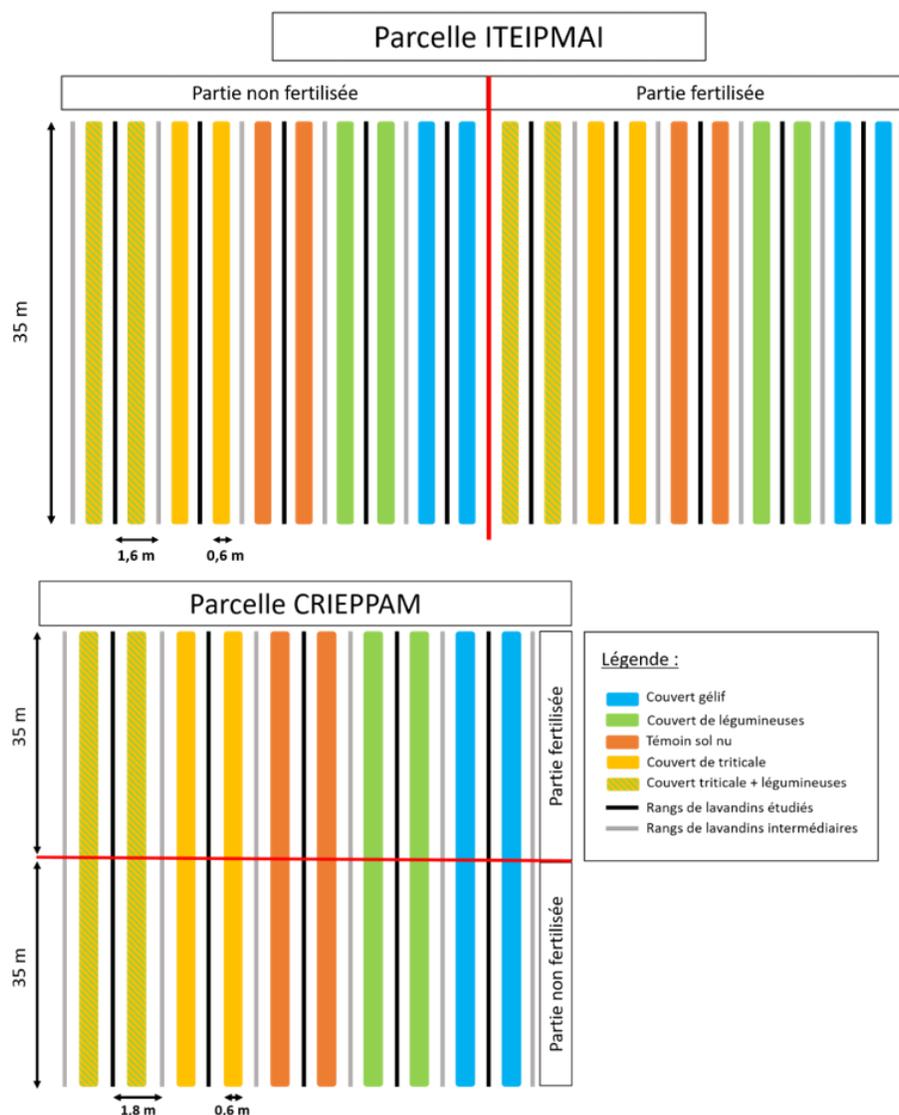


Figure 41. Plans des deux parcelles expérimentales.

Dans le cadre de la thèse, seules deux modalités avec fertilisation sont étudiées à partir de l'année 2018 : la modalité sans couvert (témoin) et la modalité avec le couvert végétal qui est potentiellement le plus compétitif et développé. À l'Iteipmai, cette modalité est celle du couvert « mélange de légumineuses et triticale » (Figure 42). Au Crieppam, c'est celle avec le couvert « mélange de légumineuses », le triticale n'ayant pas poussé dans les contextes pédoclimatiques de la station en 2018 (Figure 43).



Figure 42. Photos des deux modalités à l'Iteipmai, prises le 20/06/2019.

A) Le rang de lavandins avec le sol nu et B) le rang de lavandin avec le couvert végétal de triticales et légumineuses, mélangé à une flore spontanée.



Figure 43. Photos des modalités au Crieppam, prises le 06/06/2019.

A) le rang de lavandins avec le sol nu et B) le rang de lavandin avec le couvert végétal de légumineuses et une flore spontanée.

La modalité « mélange de légumineuses » contient les espèces suivantes (avec le pourcentage de semences dans le lot) : trèfle souterrain variété Rosabrook (15%), Trèfle blanc variété Nain (15%), Lotier corniculé (30%) et Minette (40%). La modalité « mélange de légumineuses et triticales » contient du Triticale (50%), du trèfle souterrain variété Rosabrook (7.5%), Trèfle blanc variété Nain (7.5%), Lotier corniculé (15%) et Minette (20%). Les couverts sont laissés sans destruction les années suivantes pour un re-semis naturel, de façon à se rapprocher le plus possible des conditions de lavanderaies de production pour lesquelles il est difficile d'envisager des interventions régulières. Toutefois, en 2018 sur les deux parcelles, les légumineuses et le triticales ont été sursemés au printemps suite aux conditions climatiques sèches et une pression de lapins au Crieppam.

À l'Iteipmai, la fertilisation a été apportée par 2 tonnes/ha de composte à l'automne 2016, 40 unités de PK le 20 décembre 2016, 40 unités d'azote ammonitrate les 24 avril 2017 et 14 juin 2017, puis 30 unités d'azote ammonitrate aux dates suivantes : 26 avril 2018, 24 mai 2018, 15 avril 2019 et 17 mai 2019.

Au Crieppam, la fertilisation a été apportée par 40 unités de PK le 10 février 2017 puis 30 unités d'azote ammonitrate aux dates suivantes : 09 avril 2018, 22 mai 2018, 02 avril 2019, 09 avril 2019 et 07 mai 2019.

Une unique irrigation de 5 mm a été faite à l'Iteipmai en octobre 2018, afin d'aider la levée du semis gélif. Au Crieppam, les irrigations ont été plus nombreuses, dans le but d'aider la levée des semis et d'ameublir le sol qui était très dur pour certaines autres mesures qui ne sont pas présentées ici et ne rentrent pas dans le cadre de cette thèse. Ces irrigations au Crieppam ont été faites aux dates suivantes : en 2017 les 15 et 16 mai, le 20 juin, le 26 octobre et le 3 novembre ; en 2018 le 20 avril, le 21 et 24 septembre et en 2019 le 1^{er} juillet.

Les récoltes ont eu lieu les 11 juillet 2018 et 10 juillet 2019 à l'Iteipmai. Au Crieppam elles ont eu lieu les 4 juillet et 12 juillet 2019.

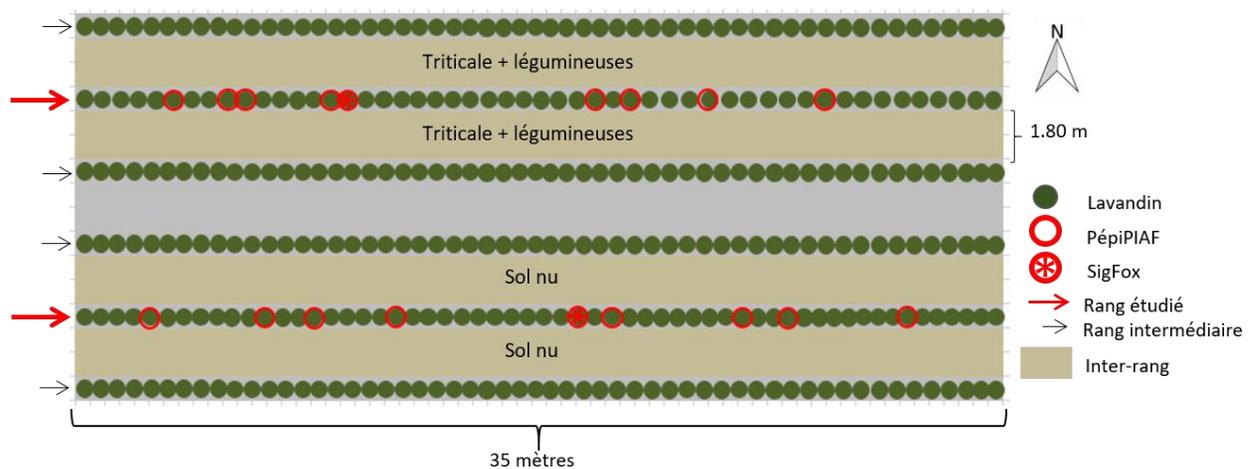


Figure 44. Plan de la parcelle à l'Iteipmai.

Les rangs de lavandins (ronds verts) sont entourés par un sol nu (témoin) ou un couvert végétal (Triticale + légumineuses, à l'Iteipmai). Les rangs étudiés sont marqués par une flèche rouge. Les plants équipés de PépiPIAFs sont entourés en rouge et sont au nombre de neuf par rangs. Au sein de chaque rang, un e-PépiPIAF avec la connectivité SigFox permet d'envoyer toutes les deux heures sur un serveur consultable à distance en temps réel, les quatre dernières mesures (1 mesure toutes les 30 minutes de la température de l'air et du diamètre de la tige) du plant suivi. Au Crieppam l'organisation de la parcelle est similaire, la modalité avec le couvert végétal d'intérêt est celle avec les légumineuses. Les plants équipés de PépiPIAFs ont été choisis aléatoirement.

Suivi des variations de diamètres

Du mois d'avril 2018 à octobre 2019, les variations de diamètres des lavandins des deux modalités suivies ont été enregistrées sur les deux parcelles, grâce à des micro-dendromètres PépiPIAF ou e-PépiPIAF (Hydrasol, Le Plessis, Roanson, France) utilisant des LVDT (Linear Variable Differential Transformers model DF5.0 ; Solartron Metrology, Massy, France). Ces systèmes enregistrent également la température de l'air du boîtier, très proche de la température de l'air sous abris en absence de rayonnement direct reçu sur le boîtier.

Les dendromètres ont été installés sur des lavandins choisis de manière à couvrir l'intégralité du rang (Figure 44) et sur des plants ayant des sections droites et non ramifiées de branches principales sur une longueur de 5 cm pour y disposer le porte-capteur et le capteur LVDT. Les LVDT sont ainsi montés sur un support en Invar (alliage à dilatation thermique minimale) pour s'assurer que les variations de dimension dans le sens du diamètre ne puissent être imputées au porte-capteur dont le corps en acier inoxydable est fixé à la plante par des colliers ajustables. L'aiguille du LVDT, circulant librement dans la bobine du capteur, en fonction des modifications de dimension du diamètre de la tige, était installés directement au contact de l'écorce et collée à cette dernière afin d'éviter tout glissement à la surface de la tige (Figure 45). Les dendromètres enregistraient un point de mesure toutes les 30 minutes (variation de diamètre et température). Au total, 36 capteurs ont été installés et répartis sur les deux stations (Tableau 5). Parmi les dendromètres, un e-PépiPIAF avec une connectivité SigFox permettait d'envoyer toutes les deux heures sur un serveur consultable à distance en temps réel, les quatre dernières mesures (une mesure toutes les 30 minutes) d'un plant suivi au milieu de chaque rang (quatre au total) et de suivre ainsi à distance l'évolution de chaque traitement entre deux visites sur le terrain. Chaque boîtier était identifié et numéroté.

Table 5. Répartition des PépiPiafs sur les deux parcelles expérimentales et sur les modalités suivies.

Iteipmai		Crieppam	
Sol nu	Légumineuses + Triticale	Sol nu	Légumineuses
9	9	9	9

Les données enregistrées ont été téléchargées régulièrement au cours de chaque année, lors des déplacements sur les parcelles (14 fois au total sur les deux années). Systématiquement, les batteries ont été vérifiées, changées si besoin et les boîtiers défectueux ont été remplacés. Malgré toutes ces précautions, il y a eu des données perdues pour certaines périodes et certains individus. Occasionnellement, nous avons enlevé les ramifications qui auraient pu gêner le mouvement de l'aiguille du dendromètre et ainsi perturber l'enregistrement des variations de diamètre (certaines sont visibles sur la Figure 45B).

Le diamètre réel de chaque branche portant un PépiPIAF a été mesuré le 12/11/2018 et 14/11/2018 à l'Iteipmai et au Crieppam, respectivement. Il a été mesuré au-dessus du porte-captur (et non exactement à l'endroit du contact entre l'aiguille et le tronc) avec un pied à coulisse (Burg Wächter, 0.01mm de précision). Ainsi, grâce aux enregistrements des variations de diamètre, le diamètre réel avant et après cette date a pu être estimé.

Le dernier téléchargement des données a été fait le 08/10/2019 au Crieppam et le 09/10/2019 à l'Iteipmai.

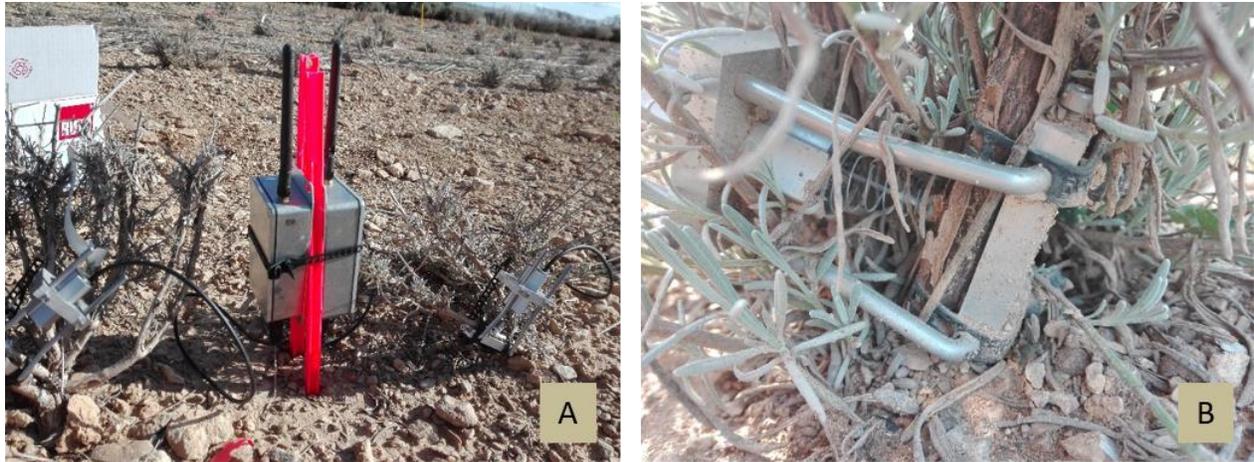


Figure 45. Photos des PépiPIAFs installés sur la parcelle du Criepmam sur la modalité sol nu.

A) Deux plants équipés où l'on peut voir les portes LVDT sur les tiges et les boîtiers d'enregistrement attachés à des piquets en plastique, photo prise lors de l'installation le 28/03/2018. B) Un porte LVDT et une aiguille au contact du tronc vu de plus près. La photo a été prise le 22/08/2018.

Mesure de l'état hydrique

Les potentiels hydriques de base et minimum ont été suivis au cours de la saison estivale, du mois de mai au mois d'octobre en 2018 et en 2019 (Tableau 6) grâce à une chambre à pression Scholander (PMS Instrument, Albany, OR, USA). Le potentiel hydrique de base a été mesuré avant le lever du soleil, entre 4h00 et 7h00, selon la période. Le potentiel hydrique minimum a été mesuré au midi solaire, entre 13h00 et 14h00. Les mesures ont été faites sur des segments de branches feuillées d'une longueur d'environ 5 à 10 cm. Pour cela, dix lavandins ont été pris au hasard sur le rang à chaque date de mesure. Une date en 2019 est manquante au Criepmam, car la bouteille d'azote n'avait pas été livrée.

Table 6. Dates de mesures des potentiels hydriques sur les deux parcelles expérimentales.

Année	Iteipmai	Criepmam
2018	29/05	30/05
	05/07	06/07
	26/07	25/07
	23/08	22/08
	28/09	26/09
2019	05/06	
	03/07	04/07
	24/07	25/07
	28/08	27/08
	09/10	08/10

Mesure du taux d'embolie

L'embolie native a été mesurée sur dix lavandins pris au hasard sur le rang à chaque date de mesure, grâce au XYL'EM (Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, France). Des tiges les plus longues possible ont été coupées (de 30 cm environ avant la récolte, et de 10 cm environ après récolte) et mises immédiatement dans des sacs plastiques opaques et humides, puis rapportées au laboratoire de l'UMR PIAF les jours suivants. Les échantillons étaient conservés au réfrigérateur le temps de réaliser toutes les mesures. Des segments de 2 cm ont été recoupés sous l'eau et connectés aux tubes remplis d'eau du XYL'EM. Une extrémité du segment de tige était connectée à un réservoir de solution dégazée et filtrée de 10 mM de KCl et 1 mM de CaCl₂. Le flux de la solution a été enregistré à travers la section de la tige sous basse pression (60 à 90 mb) et la conductance hydraulique initiale (K_i) a été notée. Ensuite, la tige a été perfusée au moins deux fois pendant 10

secondes puis 2 minutes à 1 bar jusqu'à ce que la conductance hydraulique n'augmente plus et afin d'évacuer l'air des vaisseaux embolisés et de déterminer la conductance maximale (K_{max}). Le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC) a été déterminé comme suit :

$$PLC = 100 \times \left(1 - \frac{K_i}{K_{max}}\right) \quad (1)$$

En 2018, trois campagnes de mesures pour la PLC ont été effectuées, après la récolte du début du mois de juillet : 25 et 27/07, 23 et 22/08 et 28 et 26/09, pour l'Iteipmai et le Crieppam, respectivement. En 2019, la PLC a été mesurée aux cinq dates de mesures du potentiel hydrique.

Calculs des différents indices

Plusieurs indices ont été calculés à partir des données de variations de diamètre (Figure 46) :

- l'accroissement relatif au printemps,
- l'accroissement relatif en automne,
- la perte de diamètre estivale décrite dans le chapitre précédent comme Percentage Loss of Diameter (PLD),
- la perte de capacité à se réhydrater (Percentage Loss of Rehydration Capacity maximal (PLRC_{max})), décrite dans le chapitre précédent
- et l'amplitude maximale de contraction journalière moyenne (AMCj) sur la période de croissance au printemps.

L'accroissement relatif au printemps de chaque individu a été calculé pour la saison de végétation 2018 et 2019, selon la formule suivante :

$$\text{Accroissement relatif printanier (\%)} = \frac{D_{max_s} - D_{start}}{D_{start}} \times 100 \quad (2)$$

où D_{max-s} est le diamètre maximal de la saison de chaque individu à minuit et D_{start} le diamètre du 01/04/2018 à minuit (date de début des enregistrements) et pour 2019 la même date a été choisie.

L'accroissement relatif automnal a été calculé, pour chaque individu, après la saison sèche estivale 2018, selon la formule suivante :

$$\text{Accroissement relatif automnal (\%)} = \frac{D_{janv} - D_{min_s}}{D_{min_s}} \times 100 \quad (3)$$

où D_{min-s} est le diamètre minimal de la saison de chaque individu à minuit et D_{janv} le diamètre du 16 janvier 2019 à minuit, une date choisie arbitrairement quand le signal du diamètre avait atteint un plateau indiquant que la croissance était terminée. L'accroissement relatif automnal n'a pas été

calculé pour l'année 2019, car le dernier enregistrement datait du mois d'octobre et ne couvrait donc pas toute la période de croissance.

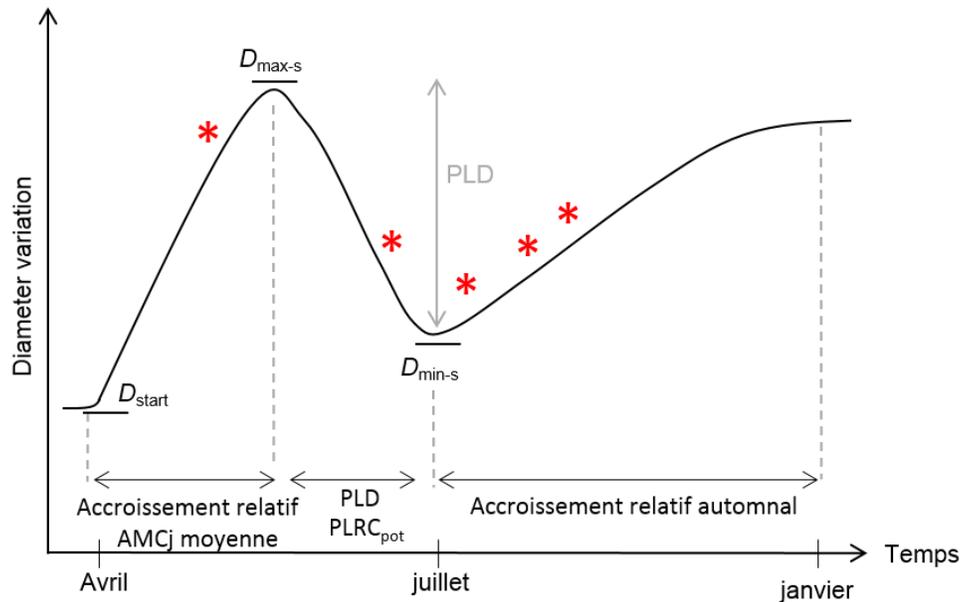


Figure 46. Les différents indices calculés à partir des variations de diamètre, représentées de manière schématique, au cours d'une année de végétation.

D_{start} , D_{max_s} , D_{min_s} et D_{janv} représentent respectivement le diamètre de début de croissance, le diamètre maximal de la saison, le diamètre minimal de la saison et le diamètre de janvier lorsque la seconde croissance est terminée. L'accroissement relatif printanier et l'amplitude maximale de contraction journalière moyenne ($AMCj$ moyenne) ont été calculés entre le mois d'avril et le diamètre maximal de la saison. Le Percentage Loss of Diameter (PLD) a été calculé sur la période de déshydratation estivale, entre le D_{max_s} et le D_{min_s} . Le Percentage Loss of Rehydration Capacity potentiel (PLRCpotentiel) a été calculé à partir du PLD. L'accroissement relatif automnal a été calculé entre le diamètre minimal de la saison et le diamètre de janvier. Les étoiles rouges indiquent les dates de mesure du potentiel hydrique de l'année 2018.

L'amplitude maximale de contraction a été calculée (Figure 47), selon la formule suivante :

$$AMC_j (\mu m) = D_{max-j} - D_{min-j} \quad (4)$$

où D_{max-j} représente le diamètre maximal de la journée avant midi et D_{min-j} le diamètre minimal de la journée entre 9h et 16h.

L'AMC_j a été moyennée sur la période de croissance 2018 et 2019 (Figure 46) pour chaque individu.

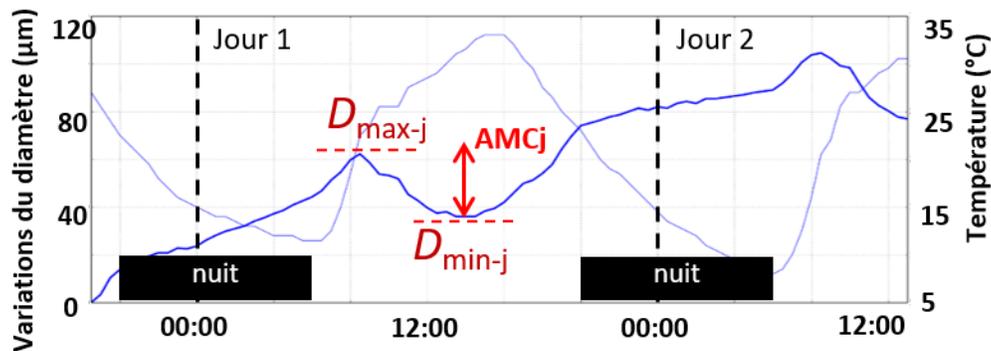


Figure 47. Représentation des variations de diamètre d'un lavandin sur deux jours.

Le diamètre est représenté par la courbe bleu foncé et la température par la courbe bleu clair. D_{max-j} et D_{min-j} représentent les diamètres maximal et minimal d'une journée, respectivement. La différence entre les deux correspond à l'amplitude maximale de contraction journalière (AMC_j) et est une estimation de la contrainte hydrique que subit la plante en réponse aux conditions climatiques.

Le PLD a été calculé pour chaque individu selon la formule suivante (Figure 46) :

$$PLD (\%) = \frac{D_{max-s} - D_{min-s}}{D_{max}} \times 100 \quad (5)$$

Le $PLRC_{potentiel}$ a été calculé à partir de la relation entre PLD et $PLRC_{potentiel}$ issue du chapitre 2 (Figure 48) et selon l'équation suivante :

$$PLRC_{potentiel} (\%) = \frac{100}{1 + e^{\frac{-11.12 (PLD - PLD_{50})}{25}}} \quad (6)$$

où la valeur de PLD a été calculée selon la formule (5) et $PLD_{50} = 13.62\%$ d'après les résultats du chapitre 2 pour des Lavandins cultivés en pots et en serre. Le terme "potentiel" a été rajouté par rapport aux résultats du chapitre 2, car le modèle a été construit suite à des réhydratations à la

capacité au champ, ce qui n'a pas été le cas en plein champ, car seules les précipitations naturelles ont permis aux lavandins de se réhydrater.

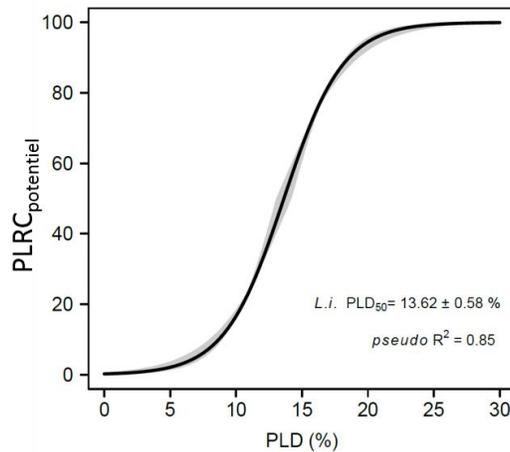


Figure 48. Relation entre $PLRC_{potentiel}$ et PLD issue des résultats du chapitre 2 pour le Lavandin Grosso (L.i.).

La courbe noire représente le modèle logistique et les zones grisées l'erreur standard du modèle. Cette courbe « modèle » a permis de calculer le $PLRC_{potentiel}$ à partir des valeurs du PLD pour les individus équipés de PépiPIAFs sur les deux parcelles expérimentales.

Évaluation de la croissance automnale et de la mortalité

La croissance automnale visuelle a été utilisée pour évaluer la capacité de reprise (et la mortalité) des lavandins après la sécheresse estivale. Pour cela, chacun des plants de la parcelle à l'Iteipmai a été évalué visuellement le 26 novembre 2019 par Caroline Le Flamanc (Iteipmai). L'échelle de classement est basée sur les critères présentés dans le tableau 7. Cette évaluation visuelle n'a pas été réalisée sur la parcelle du Crieppam.

Table 7. Classement des plants à l'automne 2019 à l'Iteipmai.

Échelle	Critère	Photo
0+	Plante avec une bonne reprise végétative, bien feuillue, formant une belle boule	
0	Plante avec une bonne reprise végétative, feuillue.	
1	Plante présentant des légers symptômes de détresse, entre 99% et 75% des rameaux ont des feuilles vertes.	
2	Plante présentant des symptômes de détresse, entre 50 et 75% des rameaux ont des feuilles vertes	
3	Plante présentant des symptômes de détresse, entre 25 et 50% des rameaux ont des feuilles vertes	
4	Plante présentant des symptômes de détresse, moins de 25% des rameaux ont des feuilles vertes	
5	Plante considérée morte, aucun des rameaux n'a de feuilles vertes	

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Rstudio (sous la version 3.4.3 de R, R Development Core Team, 2017). Toutes les variables ont été testées pour la normalité et l'homoscédasticité, avec le test de Shapiro-Wilk et le test de Cochran (var.test). Les comparaisons des différents indices entre les modalités ont été faites avec des tests de Students ou de Wilcoxon lorsque la normalité ou l'homoscédasticité n'étaient pas vérifiées. Toutes les analyses statistiques sont basées sur le seuil significatif de 0.05.

3. Résultats

3.1. Mesures hydrauliques

État hydrique

Le potentiel hydrique sur les deux sites et les deux modalités a diminué au cours de la saison estivale (Figure 49). Au Crieppam, les potentiels hydriques, de base et minimum, n'ont pas été significativement différents entre les deux modalités (couvert végétal et sol nu), et ce au sein de chaque année (en 2018 : $p = 0.885$ et $p = 0.801$; en 2019, $p = 0.607$ et $p = 0.899$ pour le potentiel de base et minimum, respectivement ; Figure 49A).

À l'Iteipmai, des valeurs de potentiel hydrique de base et minimum ont été significativement différentes entre les deux modalités à certaines dates (Figure 49B). En 2018, le potentiel hydrique de base a été plus négatif dans la modalité avec le couvert ($p = 0.04$) le 26/07, après la récolte. En 2019, les potentiels hydriques de base et minimum ont aussi été plus négatifs dans la modalité avec le couvert, à deux dates : le 06/05 (pour le potentiel hydrique de base, $p = 0.04$) et avant la récolte, le 03/07 ($p = 0.02$ et $p = 0.003$, pour le potentiel hydrique de base et minimum, respectivement). Sur les deux sites, les valeurs les plus négatives ont été atteintes la deuxième année, témoignant de conditions de stress hydrique plus importantes.

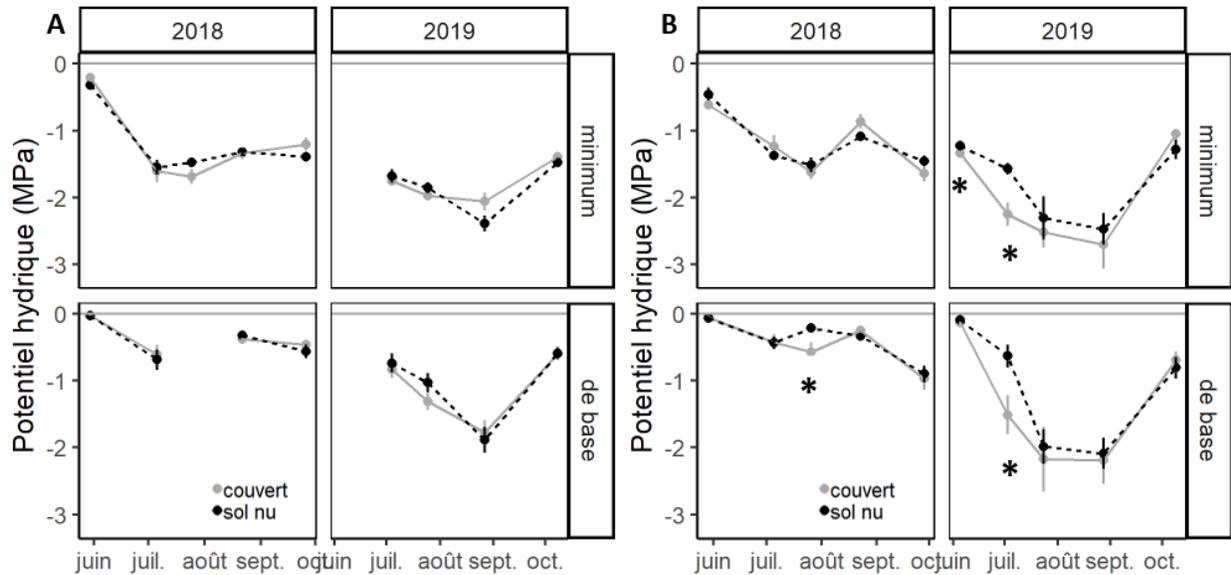


Figure 49. Potentiel hydrique de base et minimum mesurés au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B), sur les deux modalités sol nu (points noirs) et couvert végétal (points gris) et sur les deux années (2018 et 2019).

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 10$). Les étoiles (*) correspondent à $p < 0.05$ entre les deux modalités.

Taux d'embolie

La perte de conductivité hydraulique (PLC) est mesurée régulièrement afin d'évaluer le niveau d'embolie induit par les stress hydriques en plein champ. La PLC est restée stable au Crieppam au cours de la saison 2018 ($p = 0.489$ et $p = 0.681$ pour les modalités couvert et sol nu, respectivement) et n'a présenté aucune différence significative entre les deux modalités ($p = 0.745$) (Figure 50A). En 2019 au Crieppam, le même schéma est observé : la PLC est restée stable au cours de la saison ($p = 0.471$ et $p = 0.312$ pour le couvert et sol nu, respectivement), n'a pas augmenté après la récolte et les valeurs étaient similaires entre les deux modalités ($p = 0.899$). En revanche, les valeurs de PLC étaient élevées (autour de 50%) et pourraient témoigner d'un stress hydrique antérieur, par exemple lors de l'année de la transplantation en 2017.

À l'Iteipmai, en 2018 (Figure 50B), les valeurs de PLC sont aussi restées identiques tout au long de la saison ($p = 0.639$ et $p = 0.079$ pour le couvert et le sol nu, respectivement) et n'ont pas dépassé

les 35% de PLC en moyenne (valeurs plus basses qu'au Criepmam la même année). De plus, les PLC n'ont pas été significativement différentes entre les deux modalités ($p = 0.620$).

En revanche, à l'Iteipmai en 2019, la PLC a augmenté au cours de la saison pour les deux modalités, mais elle a augmenté plus rapidement pour celle avec le couvert, avec une différence significative le 3 juillet avant la récolte ($p = 0.017$). Cela pourrait montrer un stress hydrique plus précoce pour les lavandins avec le couvert végétal. De plus, cela coïncidait avec la diminution importante du potentiel hydrique de base et minimum à la même date pour la modalité avec le couvert. Les valeurs atteintes au milieu de l'été sont de l'ordre de 50% et rejoignent donc les valeurs atteintes sur le site du Criepmam. Ces résultats renforcent l'hypothèse d'un stress hydrique avant les premières mesures au Criepmam.

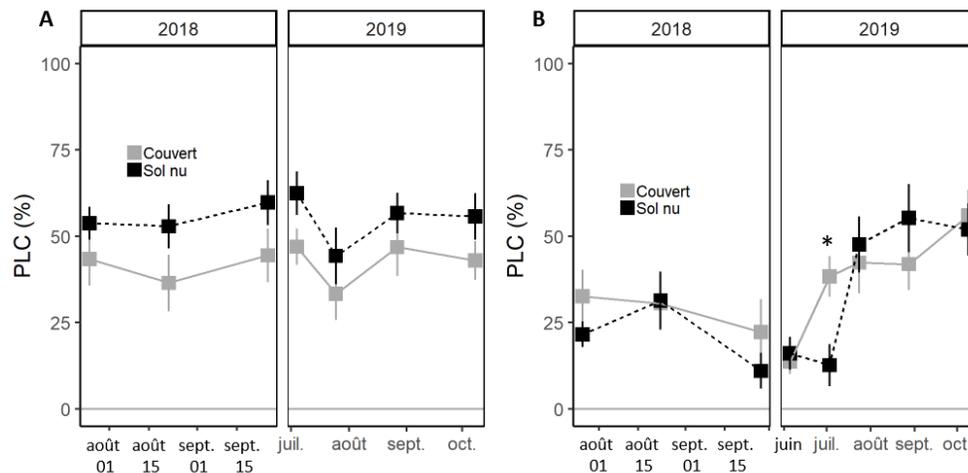


Figure 50. Perte de conductivité hydraulique (PLC) mesurée au Criepmam (A) et à l'Iteipmai (B), sur la modalité avec le sol nu (carrés noirs) et le couvert végétal (carrés gris) et sur les deux années 2018 et 2019.

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 10$). L'étoile (*) correspond à un $p < 0.05$ entre les deux modalités.

3.2.Indices extraits des variations de diamètre

Phénologie du Lavandin

Les variations de diamètre ont permis de mettre en évidence trois phases au cours d'une année d'enregistrement (Figure 51). La première est un important accroissement de diamètre entre le mois

d'avril et le mois de juin et où les précipitations sont fréquentes. Cette phase correspond à la croissance printanière, avec notamment la production des hampes florales. La deuxième phase met en évidence une diminution du diamètre pendant les mois de juin et juillet, une période où il n'y a presque plus de précipitations. Cette deuxième phase correspond à une déshydratation de la plante et donc à une période de sécheresse estivale. La troisième phase correspond de nouveau à un accroissement du diamètre, entre les mois de juillet et janvier, où les précipitations deviennent plus fréquentes et plus importantes. C'est lors de cette seconde phase annuelle de croissance que la plante met en place des nouvelles feuilles pour l'année suivante. Suite à la récolte, où les hampes florales sont coupées, les amplitudes de contraction journalières deviennent moins importantes puisqu'une surface transpirante est retirée. La date de la récolte est donc facilement identifiable sur une dynamique annuelle des variations de diamètre. Les précipitations induisent une rapide augmentation de diamètre et elles sont donc aussi bien identifiables.

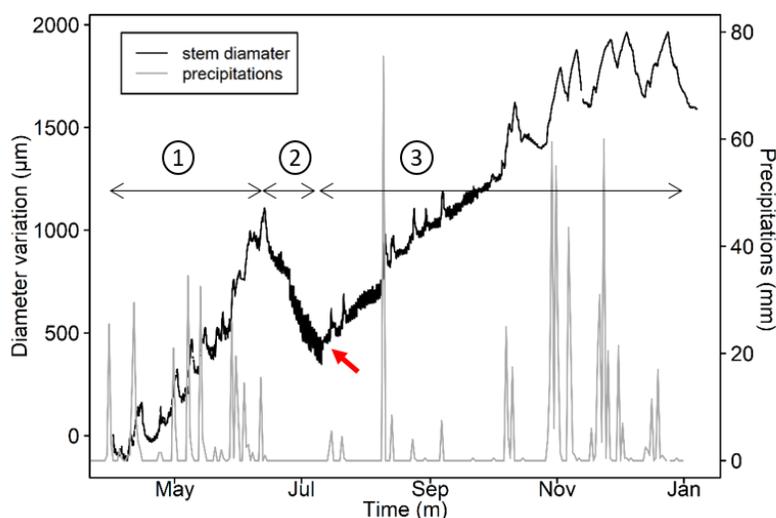


Figure 51. Variations de diamètre et précipitations au cours de l'année 2018.

Les variations de diamètre (en noir) ont été enregistrées sur un lavandin de la modalité couvert végétal au Crieppam. Trois phases sont visibles, (1) la croissance printanière, (2) la déshydratation estivale avec une diminution du diamètre et (3) la croissance automnale. La flèche rouge indique la date de la récolte des hampes florales pour l'huile essentielle. La ligne grise indique des quantités de précipitations.

Tous les individus, des deux sites et des deux modalités, présentent ces trois phases, avec des différences d'intensité dans les réponses (Figure 52). Les signaux enregistrés sont relativement homogènes entre les neuf individus de chaque modalité. Une quatrième phase peut être distinguée sur la période hivernale, entre le mois de janvier et la fin du mois de mars, où aucune croissance ou déshydratation majeure n'est visible. Seules des petites et brèves augmentations de diamètre sont perceptibles, indiquant les précipitations. Cette phase correspond au repos végétatif. L'année suivante, les phases de croissance, déshydratation et seconde croissance sont de nouveau identifiables. Grâce à ces courbes brutes, il est possible d'avoir une première approche sur la comparaison des années climatiques expérimentée par les lavandins. Sur la parcelle de l'Iteipmai, la déshydratation estivale en 2019 est plus forte qu'en 2018. Après la récolte de 2018 (bien visible comme sur la Figure 51), une reprise de croissance est observée, presque immédiate pour certains individus, et pour d'autres avec un petit temps de latence où le diamètre ne varie globalement pas avant de démarrer la seconde croissance. En 2019, l'effet de la récolte n'est pas observé à l'Iteipmai sur les deux modalités, et la reprise de croissance commence plus tardivement, au mois d'octobre, suite à une faible pluie du 1er octobre (5.5 mm). Sur la parcelle du Crieppam, la déshydratation est similaire pour les deux années de sécheresse estivale.

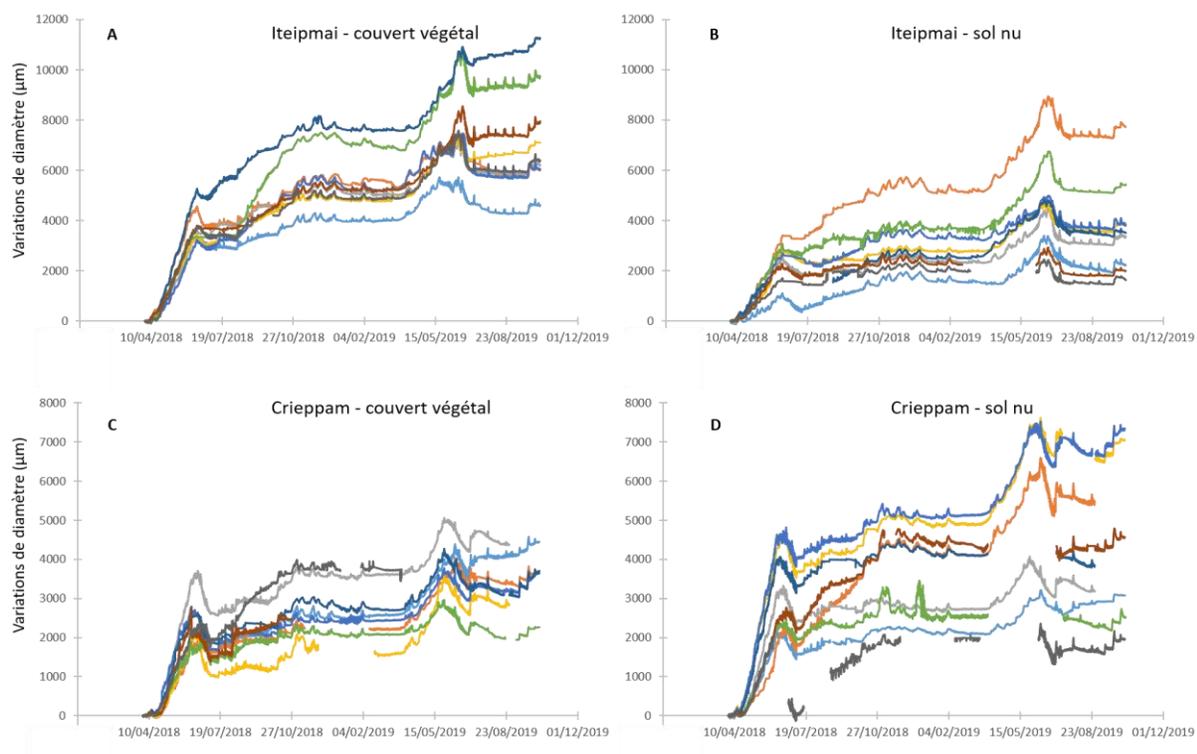


Figure 52. Variations de diamètre au cours des deux années d'enregistrement à l'Iteipmai (A et B) et au Criepmam (C et D), sur les individus équipés de PépiPIAFs ($n = 9$ par modalité).

A) Les variations de diamètre pour la modalité couvert végétal à l'Iteipmai. B) Les variations de diamètre pour la modalité sol nu à l'Iteipmai. C) Les variations de diamètre pour la modalité couvert végétal au Criepmam. D) Les variations de diamètre pour la modalité sol nu au Criepmam.

Croissance printanière

Le diamètre initial, estimé grâce aux variations de diamètre, n'était pas significativement différent entre les individus du Criepmam équipés de PépiPIAFs dans les deux modalités couvert et sol nu ($6084 \pm 614 \mu\text{m}$ et $7199 \pm 611 \mu\text{m}$ pour le couvert et le sol nu, respectivement ; $p = 0.124$). À l'Iteipmai, les diamètres initiaux étaient significativement différents entre les deux modalités ($5649 \pm 413 \mu\text{m}$ et $8496 \pm 691 \mu\text{m}$ pour le couvert et le sol nu, respectivement ; $p = 0.004$).

La croissance au printemps a été assez vigoureuse (Figure 52) et inclus un développement végétatif et un développement des hampes florales. L'accroissement relatif au printemps au Criepmam n'était pas significativement différent entre les deux modalités sur les deux années ($p = 0.66$ et $p = 0.43$, en 2018 et en 2019, respectivement ; Figure 53A). À l'Iteipmai (Figure 53B), l'accroissement

relatif en 2018 a été beaucoup plus important dans la modalité avec le couvert végétal ($p < 0.001$). En 2019, l'accroissement relatif a été la même entre les deux modalités ($p = 0.33$). Sur les deux sites, l'accroissement relatif printanier en 2018 a été plus importante qu'en 2019 pour chaque modalité (au Crieppam $p < 0.001$ pour le couvert et le sol nu, respectivement ; à l'Iteipmai $p < 0.001$ et $p = 0.04$ pour le couvert et le sol nu, respectivement).

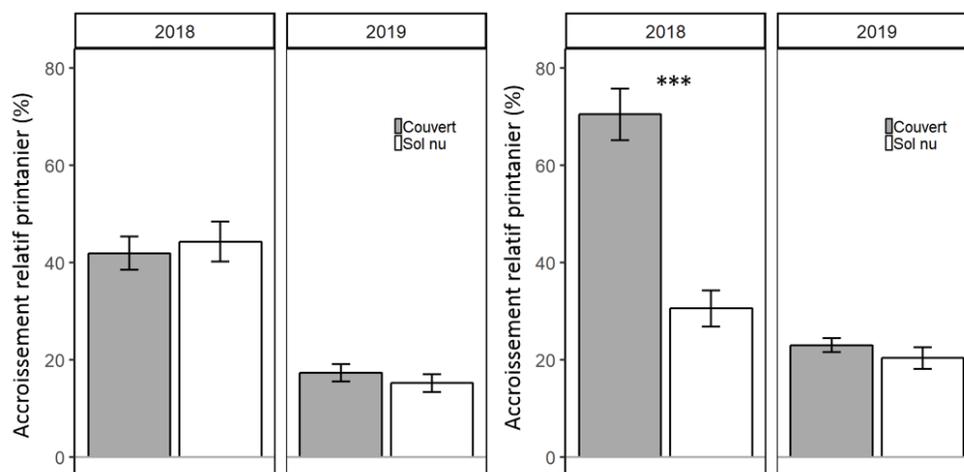


Figure 53. Accroissement relatif printanier au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B), pour les deux années de suivi (2018 et 2019) et pour les deux modalités sol nu (barres blanches) et couvert végétal (barres grises).

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 7$ au Crieppam en 2018 ; $n = 7$ et 5 au Crieppam en 2019 pour le couvert et sol nu, respectivement ; $n = 9$ et 7 à l'Iteipmai en 2018 pour le couvert et sol nu, respectivement ; $n = 9$ et 6 à l'Iteipmai en 2019 pour le couvert et sol nu, respectivement). Les étoiles (***) indiquent une $p < 0.001$.

Contrainte hydrique pendant la période de croissance printanière

L'amplitude maximale de contraction journalière (AMCj), moyennée sur la période de croissance printanière n'était pas significativement différente au Crieppam entre les deux modalités ($p = 0.17$ et $p = 0.64$, en 2018 et 2019, respectivement ; Figure 54A). À l'Iteipmai, l'AMCj a été plus forte dans la modalité avec le couvert, sur les deux années ($p = 0.49$ et 0.02 pour 2018 et 2019, respectivement ; Figure 54B).

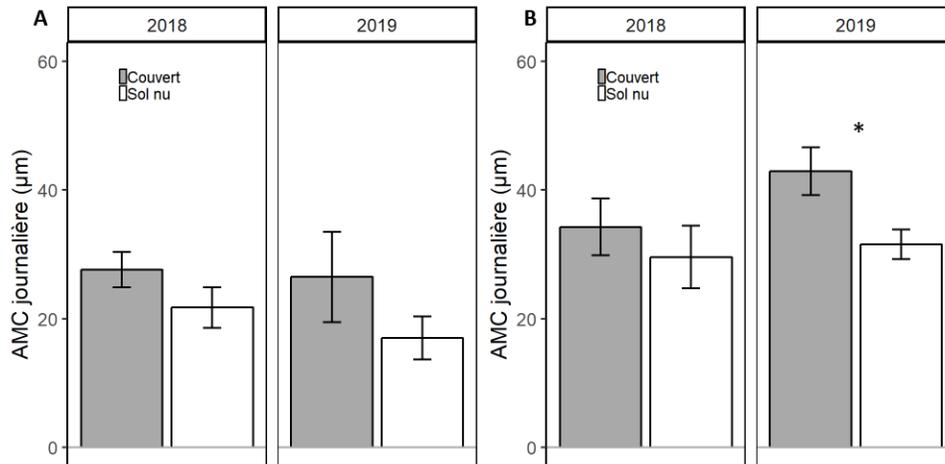


Figure 54. Amplitude maximale de contraction journalière sur la période de croissance au Crieppam (A) et à l’Iteipmai (B), pour la modalité sol nu (barres blanches) et la modalité avec le couvert végétal (barres grises) et pour les deux années 2018 et 2019.

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 9$ pour toutes les modalités sauf au Crieppam en 2019 où $n = 7$ et 5 pour le couvert et le sol nu, respectivement).

Effet des sécheresses estivales

De manière à évaluer les effets de la sécheresse estivale sur les deux modalités de culture (phase 2 de la Figure 51), la contraction maximale du diamètre sur toute la période de déshydratation a été calculée comme un pourcentage de perte de diamètre (ou Percentage Loss of Diameter, PLD). Au Crieppam, le PLD a été le même entre les deux modalités ($p = 0.16$ et $p = 0.36$ en 2018 et 2019, respectivement ; Figure 55A) et entre les années ($p = 0.493$ et $p = 0.571$ pour les inter-rangs avec couvert et sol nu, respectivement). Le PLD moyen n’a pas dépassé la valeur de 10.0 ± 1.7 %.

À l’Iteipmai, le PLD a aussi été similaire entre les deux modalités ($p = 0.47$ et $p = 0.65$ en 2018 et 2019, respectivement ; Figure 55B). Par contre, il a augmenté la deuxième année ($p < 0.001$ pour le couvert et le sol nu) et n’a pas dépassé la valeur de 10.5 ± 0.7 %.

Un effet site est observé où le PLD a été plus important dans les deux modalités au Crieppam en 2018 ($p = 0.009$ et $p = 0.03$ pour le couvert et le sol nu, respectivement). En 2019, le PLD de la modalité témoin a été plus important à l’Iteipmai ($p = 0.009$).

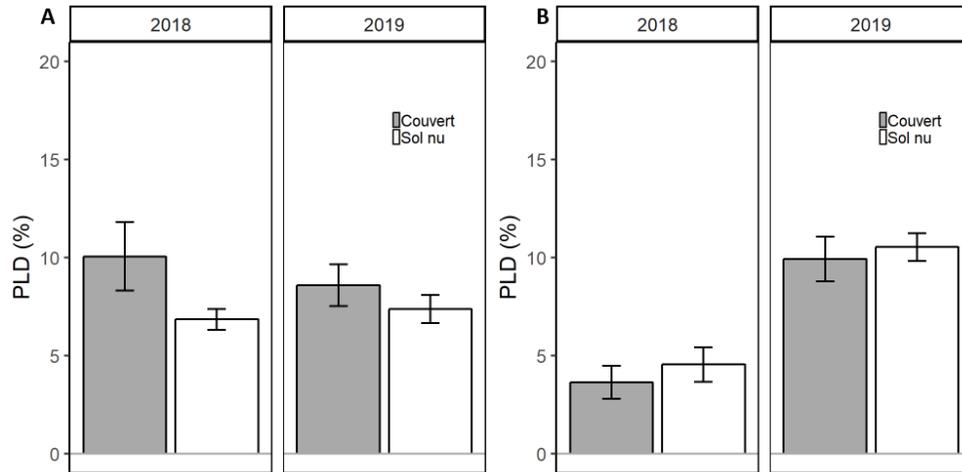


Figure 55. Percentage Loss of Rehydration sur la période de déshydratation estivale au Crieppam (A) et à l'Iteipmai (B) pour la modalité sol nu (barres blanches) et la modalité avec le couvert végétal (barres grises) et pour les deux années 2018 et 2019.

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 7$ au Crieppam en 2018, $n = 9$ et 7 à l'Iteipmai en 2018 pour le couvert et le sol nu, respectivement ; $n = 7$ et 6 au Crieppam en 2019 pour le couvert et le sol nu, respectivement ; $n = 8$ à l'Iteipmai en 2019).

Afin d'estimer les dégâts occasionnés par la sécheresse estivale et évaluer la capacité de récupération des Lavandins, la perte de capacité de réhydratation maximale (PLRC_{potentiel}) a été calculée grâce aux valeurs de PLD et à la courbe « modèle » des résultats du chapitre 2 (Figure 8). Au Crieppam, la PLRC_{potentiel} n'a pas présenté de différence significative entre les deux modalités ($p = 0.16$ et $p = 0.36$ en 2018 et 2019, respectivement ; Figure 56A). À l'Iteipmai les PLRC_{potentiel} ont aussi été similaires entre les deux modalités ($p = 0.53$ et $p = 0.79$ en 2018 et 2019, respectivement ; Figure 56B).

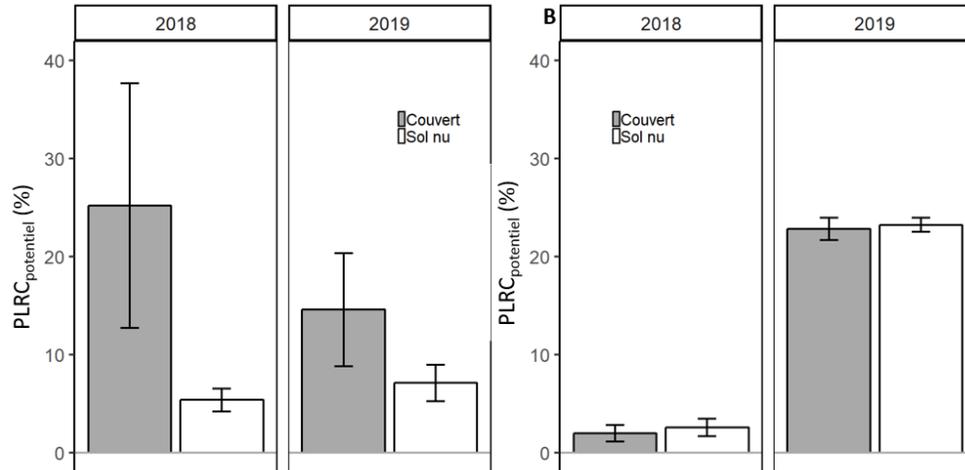


Figure 56. Perte de capacité de réhydratation potentielle au Criepmam (A) et à l'Iteipmai (B) pour la modalité sol nu (barres blanches) et la modalité avec le couvert végétal (barres grises) pour les deux années 2018 et 2019.

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 7$ au Criepmam en 2018, $n = 9$ et 7 à l'Iteipmai en 2018 pour le couvert et le sol nu, respectivement ; $n = 7$ et 6 au Criepmam en 2019 pour le couvert et le sol nu, respectivement ; $n = 8$ à l'Iteipmai en 2019).

Croissance automnale en 2018

L'accroissement relatif automnal permet d'appréhender la reprise des plants après la contrainte hydrique estivale. Au Criepmam, cet accroissement relatif n'a pas été significativement différent pour les deux modalités ($p = 0.64$, Figure 57A). À l'Iteipmai, l'accroissement relatif automnal a été plus important pour la modalité avec le couvert végétal ($p = 0.002$; Figure 57B).

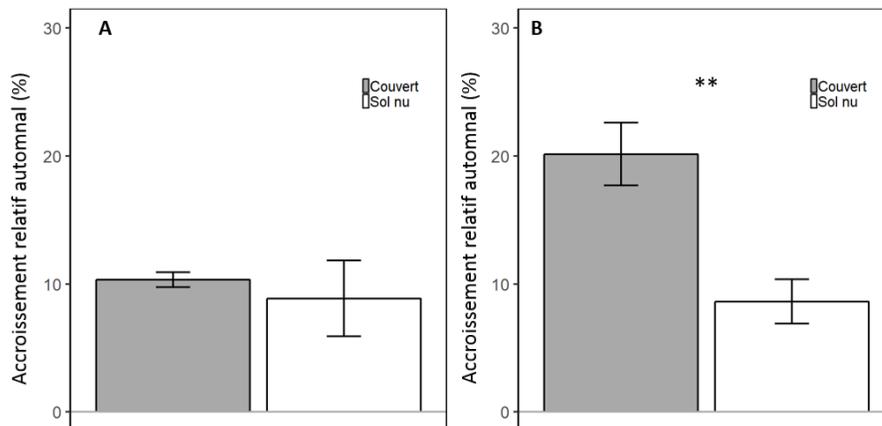


Figure 57. Accroissement relatif automnal au Criepmam (A) et à l'Iteipmai (B) en 2018 et pour les deux modalités sol nu (barres blanches) et couvert végétal (barres grises).

Les valeurs représentent les moyennes \pm SE ($n = 5$ et 7 au Criepmam pour la modalité couvert et sol nu, respectivement ; $n = 8$ et 7 à l'Iteipmai pour la modalité couvert et sol nu, respectivement). Les étoiles (**) indiquent une $p < 0.01$.

Croissance automnale en 2019

Le dernier enregistrement des variations de diamètre a eu lieu début octobre 2019, et l'accroissement relatif automnal (calculée jusqu'au mois de janvier) n'a pas pu être calculé. La sécheresse estivale de 2019 a causé des symptômes visibles sur les lavandins et une grille d'analyse a été élaborée pour évaluer visuellement l'état des plants sur le site de l'Iteipmai, fin novembre 2019 (Figure 58). Les tableaux 8 et 9 présentent les niveaux de croissance des individus équipés de PépiPIAFs au moment de l'analyse visuelle et l'état de tous les lavandins des deux modalités.

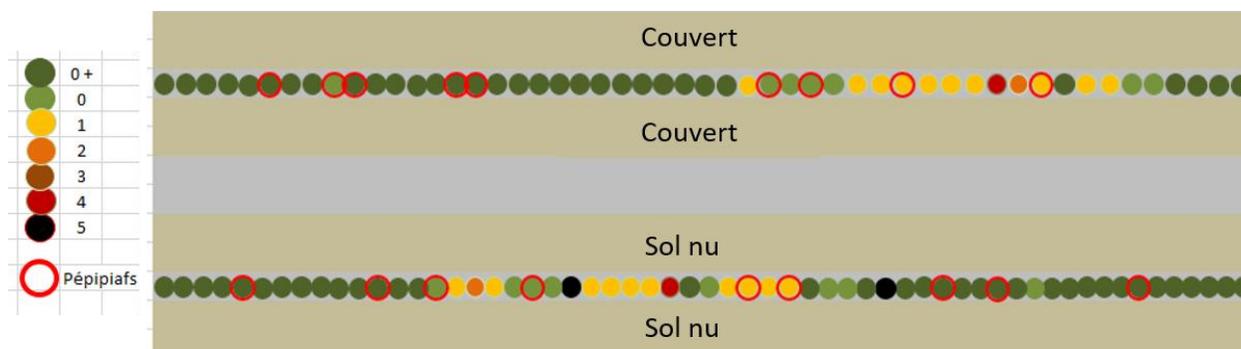


Figure 58. État des lieux de la parcelle de l'Iteipmai à l'automne 2019 pour la modalité sol nu ($n = 58$) et couvert végétal ($n = 51$).

Chaque plant est classé selon l'échelle de symptômes suivante : « 0+ » bonne reprise végétative et plante feuillue formant une belle boule (vert foncé), « 0 » bonne reprise végétative et plante feuillue (vert clair), « 1 » entre 99% et 75% des rameaux ont des feuilles vertes (jaune), « 2 » entre 50 et 75% des rameaux ont des feuilles vertes (orange), « 3 » entre 25 et 50% des rameaux ont des feuilles vertes (marron), « 4 » moins de 25% des rameaux ont des feuilles vertes et « 5 » plante considérée morte et n'ayant aucun rameau avec des feuilles vertes (noir). Les individus équipés de PèpiPIAFs sont encerclés en rouge.

Table 8. Symptômes des individus équipés de PèpiPIAFs (neuf par rang au total) sur la parcelle de l'Iteipmai, à l'automne 2019.

Symptômes	Modalité sol nu	Modalité
		couvert végétal
0+	5	4
0	2	3
1	2	2

Table 9. Symptômes de tous les individus sur les rangs des deux modalités (n = 58 et 51, pour le sol nu et le couvert, respectivement) sur la parcelle de l'Iteipmai, à l'automne 2019.

Symptômes	Modalité sol nu	Modalité couvert végétal
0+	62.07 %	62.75 %
0	13.79 %	13.73 %
1	17.24 %	19.61 %
2	1.72 %	1.96 %
3	0 %	0 %
4	1.72 %	1.96 %
5	3.45 %	0 %

Au Crieppam, cette analyse n'a pas été faite. En revanche, certains individus du Crieppam présentaient tout de même des signes de jaunissement et des nouvelles feuilles beaucoup moins développées (Figure 59A et B), dans les deux modalités. Les individus les plus atteints étaient ceux de l'Iteipmai, dans les deux modalités, et certains ne présentaient aucune nouvelle feuille (Figure 59C et D). Cependant, après le mois d'octobre, ces mêmes individus ont été capables de démarrer une nouvelle croissance, comme le montre la Figure 58. Par exemple, l'individu présenté en Figure 59C était au niveau « 1 » au mois de novembre au moment de l'état des lieux de la parcelle, donc entre 99 et 75% de ses rameaux avaient des feuilles vertes.

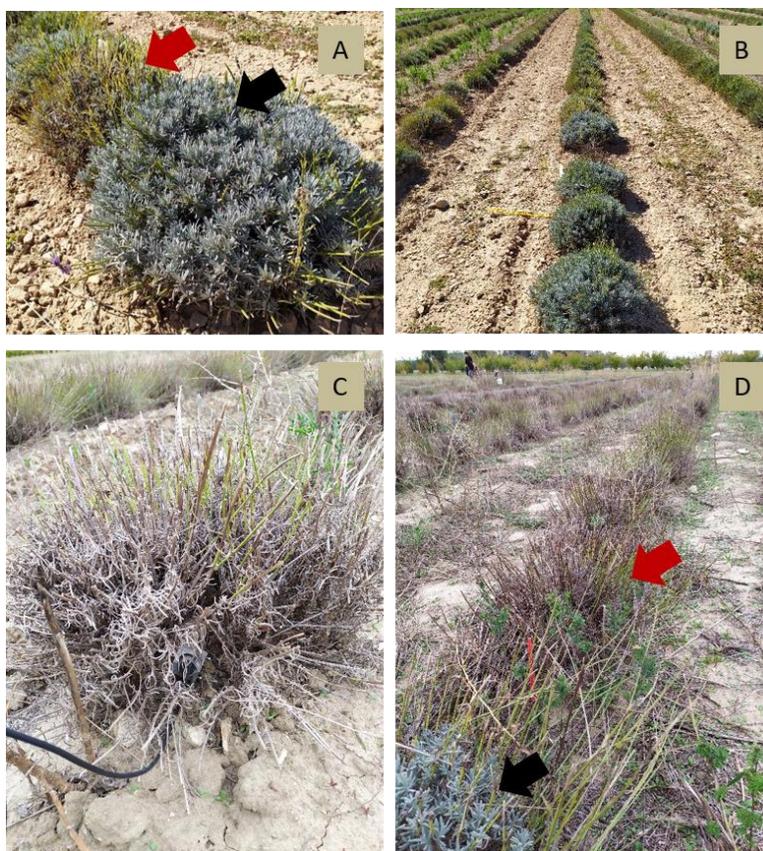


Figure 59. Photos de l'état des plants les 8 et 9 octobre 2019 au Crieppam (A et B) et à l'Iteipmai (C et D), respectivement.

A) Lavandins sur la modalité sol nu. La flèche rouge indique un individu présentant des symptômes de jaunissement et des feuilles peu développées, la flèche noire indique un individu avec une bonne reprise végétative, formant une belle boule. B) La modalité sol nu avec son rang de lavandins. C) Un lavandin équipé d'un PépiPIAF dans la modalité sol nu, présentant des symptômes sévères de détresse, sans nouvelles feuilles. Cet individu a repris sa croissance au mois de novembre. D) La modalité couvert végétal avec son rang de lavandins, la flèche rouge indique un individu avec des symptômes sévères, sans nouvelles feuilles et la flèche noire indique un individu avec une bonne reprise végétative.

4. Discussion

4.1.Évaluation de la pertinence des mesures de diamètre en conditions de plein champ

Informations apportées sur la phénologie du Lavandin

Quatre périodes distinctes d'activité physiologiques ont été mises en évidence par les enregistrements des variations de diamètre des tiges : la croissance printanière, la contraction estivale (et parfois une phase de stabilisation du diamètre suite à la phase de contraction estivale, qui n'a pas toujours été identifiée), la croissance automnale (qui correspond à une réhydratation et une croissance) et le repos hivernal. Ce cycle saisonnier des variations de diamètre a déjà été établi chez une autre espèce méditerranéenne, le Pin maritime (Vieira et al., 2013), mais sans caractérisation de la période de déshydratation. La croissance radiale printanière a été vigoureuse, depuis le mois d'avril jusqu'au mois de juin. Pendant la période estivale, la contraction des tiges a été très marquée et le diamètre atteint son minimum au mois de juillet, le mois le plus sec et chaud. Selon les années et les individus, après que le minimum a été atteint, une période où les variations de diamètre étaient minimales et relativement stables a été identifiable. Pour les individus où cette période n'a pas été présente, la croissance a repris immédiatement. Cette augmentation du diamètre des tiges coïncidait avec les précipitations devenues plus fréquentes et plus importantes. C'est lors de cette période que de nouvelles feuilles ont été produites. Le diamètre a commencé à se stabiliser au mois de janvier, témoignant d'une période de repos hivernal. L'homogénéité de la dynamique de variation des diamètres de tige entre tous les individus de lavandin d'un même rang montre la pertinence de l'utilisation des dendromètres sur cette culture. Ils permettent de diagnostiquer l'état physiologique des lavandins et de rendre compte de l'influence des conditions pédoclimatiques sur leur développement. Ils permettent aussi d'estimer les effets des couverts et de la sécheresse estivale subie, comme nous allons le voir ci-après.

Informations sur l'impact de la sécheresse estivale

Lors de la période estivale, les conditions hydriques, reflétées par les mesures de potentiel hydrique, n'ont pas été si sévères sur les deux parcelles, avec les valeurs les plus négatives autour de -2.5 MPa en moyenne alors qu'en conditions contrôlées de sécheresse extrême (chapitre 2) des potentiels hydriques de -9 MPa avaient été mesurés. Par ailleurs, la perte de conductivité

hydraulique atteinte a été de 50% au maximum. Sur le site du Crieppam, les 50% de PLC étaient déjà atteints dès les premières mesures, suggérant des conditions pédoclimatiques précédentes plus contraignantes (en 2017 lors de la plantation par exemple), ou bien des artefacts de mesures. Des artefacts de mesures peuvent exister lors de la coupe de l'échantillon si les tensions dans la tige sont importantes, en induisant la formation de cavitation (Wheeler et al., 2013). Dans notre étude, nous avons minimisé au maximum l'apparition d'artefacts en échantillonnant le matin, lorsque les tensions ne sont pas encore au maximum. Les PLC atteintes au milieu de l'été en 2019 sur le site de l'Iteipmai étaient du même ordre de grandeur que celles du Crieppam et appuient l'hypothèse d'un stress antérieur à nos mesures.

Le seuil de défaillance hydraulique entraînant la mort est situé à des taux élevés de conductance, comme 88% ou 99% (Barigah et al., 2013b; Urli et al., 2013; Li et al., 2015), il n'a donc pas été atteint par les lavandins dans les conditions expérimentales suivies. De plus, il est intéressant de noter que la P_{50} mesurée pour le Lavandin dans le chapitre 2 était de -2.41 ± 0.09 MPa, et concorde donc avec les résultats de potentiels hydriques (autour de -2.5 MPa en moyenne) et PLC mesurés au champ.

Pendant l'été, la teneur en eau du sol diminue et la température et la longueur des jours augmentent, ce qui diminue la capacité et la période de récupération (Vieira et al., 2013). La transpiration augmente de telle sorte que la tige se contracte progressivement d'un jour à l'autre (Devine and Harrington, 2011). C'est l'eau de stockage de la plante qui est alors mobilisée pour pallier les demandes de transpiration (Zweifel et al., 2001; Sevanto et al., 2002; De Schepper et al., 2012). Ces mécanismes permettent d'expliquer la contraction marquée du diamètre lors de la sécheresse estivale. Cette perte de diamètre a été calculée comme un PLD et la plus haute valeur atteinte a été légèrement inférieure à 10% en moyenne, une valeur assez faible par rapport au PLD_{max} de 21%, déterminé préalablement (chapitre 2) lors de sécheresse extrême en conditions contrôlées sur cette espèce, témoignant d'une intensité de sécheresse non létale.

L'arrêt de la diminution du diamètre, puis sa stabilité lors de la période estivale qui a parfois été observée (notamment à l'Iteipmai en 2019 ou chez certains individus du Crieppam), indique que les conditions de stress hydrique se sont stabilisées assez loin des conditions de sécheresse extrême et explique ainsi un PLD moins important. Les valeurs des potentiels hydriques, qui n'ont pas plus diminué au cours de la saison estivale, témoignent également de conditions climatiques qui se sont

stabilisées. L'indice PLD a donc bien fonctionné au champ et a permis d'appréhender et de caractériser l'effet des sécheresses estivales sur les lavandins.

La perte de capacité de réhydratation potentielle ($PLRC_{\text{potentiel}}$) a été estimée au maximum à 25%, laissant présager une récupération possible après une réhydratation par des précipitations suffisamment importantes.

Les plants ont en effet présenté en 2019 des symptômes de dégâts suite à la sécheresse tels qu'un jaunissement et des branches sans nouvelles feuilles. La récupération, bien que retardée par les conditions climatiques, a bien été observée au début de l'hiver et les Lavandins ont produit des nouvelles feuilles.

4.2. Impact d'un couvert végétal sur la physiologie et la réponse à la sécheresse du Lavandin

Impact d'un couvert végétal sur la croissance du Lavandin

La croissance printanière des deux modalités a été la même sur le site du Crieppam les deux années de mesures, et à l'Iteipmai la deuxième année. Contrairement à notre hypothèse de départ, la présence d'un couvert végétal n'a pas affecté la croissance radiale des lavandins. Par exemple, chez d'autres espèces, une diminution du diamètre de la plante d'intérêt est observée en présence d'une espèce compétitrice (Fernandez, 2019). De manière surprenante, la croissance radiale a été beaucoup plus importante pour les Lavandins en présence d'un couvert sur le site de l'Iteipmai lors de l'année 2018. Il faut noter que les diamètres, au moment de l'installation des dendromètres au printemps 2018, étaient beaucoup plus petits en moyenne dans la modalité avec le couvert que celle avec le sol nu. Une première explication à ce résultat serait une croissance radiale plus faible dans cette modalité, pour l'année 2017 à cause de la compétition par le couvert végétal. D'ailleurs, les lavandins en 2018 nous apparaissaient plus petits dans la modalité avec le couvert. Suite à ce retard de croissance, un développement plus vigoureux aurait pu se mettre en place durant l'année 2018. Malheureusement, les diamètres n'ont pas été mesurés en 2017 pour valider cette hypothèse. Une autre hypothèse serait une amélioration biologique du sol, apportée par les légumineuses dans le couvert végétal. En culture en inter-rang, la plante d'intérêt obtient de l'azote supplémentaire à partir de celui libéré dans le sol par les légumineuses (Li et al., 2013; White et al., 2013) ou par des champignons mycorhiziens (Wahbi et al., 2016). Ainsi, plusieurs aspects de la fertilité du sol sont améliorés, tels que la teneur en carbone organique et en humus, et la disponibilité en N et P (Jensen

et al., 2012). La présence de légumineuses permet d'apporter jusqu'à 15% d'azote dans certaines cultures (Li et al., 2009) et d'augmenter la production de biomasse (Pappa et al., 2012). Cette fertilisation supplémentaire fournie par les légumineuses pourrait avoir eu un effet positif sur leur croissance. En revanche, cet effet n'a pas été observé en 2019 et sur le site du Crieppam. Des mesures complémentaires, réalisées par les partenaires du projet, ont été faites sur la concentration en azote dans le sol et dans les feuilles des lavandins. Ces mesures pourront être mises en parallèle à ces résultats pour valider ces hypothèses sur l'intérêt des légumineuses en association avec le Lavandin.

Impact d'un couvert végétal sur la compétition hydrique

L'amplitude maximale de contraction journalière de la tige est considérée comme un bon indicateur de la contrainte hydrique subie par la plante, au moins lors d'un stress hydrique modéré, permettant à la plante de se réhydrater (Herzog et al., 1995; Ortuño et al., 2009). Généralement, les valeurs d'AMCj augmentent en réponse à une augmentation de la demande climatique, associée alors à une augmentation de la transpiration. Elles augmentent également en lien avec une diminution de la teneur en eau du sol (Klepper et al., 1971). Elles augmentent enfin, à demande climatique constante et en absence de toute contrainte édaphique, lorsque la surface transpirante se développe. Cet indice intégré sur la période de croissance a permis de mettre en évidence une plus forte contraction journalière pour les lavandins dans la modalité avec le couvert végétal sur le site de l'Iteipmai en 2019. Ces valeurs plus importantes sur un même site (même demande climatique) entre modalités, révèlent donc, soit une différence de surface transpirante (hétérogénéité de croissance entre les plants), soit une compétition hydrique variable selon les modalités. De plus, ces deux effets peuvent être corrélés. Ainsi à l'Iteipmai, cette augmentation retrouvée en 2019, entre les deux modalités, plaident pour des différences de contraintes hydriques, puisque la croissance n'a pas été significativement différente. Les valeurs de potentiels hydriques (de base et minimum) permettent d'affirmer que la compétition hydrique pour la modalité avec le couvert végétal est bien réelle, avec des valeurs plus négatives à certaines dates, mais pas sur toute la saison. À l'Iteipmai en 2019, suite à la période de croissance, le potentiel hydrique révèle une compétition hydrique au mois de juin, au début de la période de déshydratation. Cette compétition hydrique s'est poursuivie pendant la période de déshydratation jusqu'au mois de juillet, et s'est stoppée après

la récolte, au moins de manière ponctuelle aux dates de mesures des potentiels hydriques. La récolte supprime les hampes florales et diminue donc la transpiration (amplitudes de contractions journalières moins fortes, visibles sur certaines courbes des variations de diamètre).

Contrairement à d'autres études en inter-rang (Celette et al., 2005; Zegada-Lizarazu et al., 2006; Celette et al., 2009; Celette and Gary, 2013b), cette compétition hydrique n'a pas eu d'effet négatif sur la croissance radiale. Dans ces autres études, la compétition hydrique est en interaction avec une compétition azotée. Dans notre cas, une fertilisation azotée régulière a été apportée afin de s'affranchir de l'effet lié à la nutrition minérale des plantes. En revanche, sur le site du Crieppam, les mêmes indicateurs ne révèlent pas de compétition hydrique entre les lavandins et le couvert végétal, peut-être parce que le couvert était moins développé qu'à l'Iteipmai en raison de conditions pédoclimatiques plus contraignantes, dès l'installation de la culture, comme l'indique le taux d'embolie initiale mesuré, relativement élevé.

Impact d'un couvert végétal sur la réponse à la sécheresse

Le PLD a permis de caractériser l'intensité de la contrainte subie lors de la sécheresse estivale. Les PLD n'ont pas été significativement différents entre les deux modalités, au sein de chaque site et des deux années. Contrairement à notre hypothèse de départ, le couvert végétal n'aurait donc pas amélioré l'état hydrique des plants en période de sécheresse, mais il ne l'a pas non plus dégradé. Cette conclusion est aussi supportée par l'absence de différence dans les potentiels hydriques et dans les taux d'embolie entre les modalités (sauf à une date à l'Iteipmai en 2019). La compétition hydrique révélée à certaines dates n'a pas suffi à impacter la réponse à la sécheresse des lavandins. Les valeurs relativement modérées de PLD (autour de 10% au maximum), en plus des valeurs de potentiel hydrique et PLC, montrent bien que les sécheresses n'ont pas été sévères et n'ont pas été suffisantes pour engendrer de la mortalité. Toutefois, l'impact des sécheresses n'a pas été nul, puisqu'une perte de capacité de réhydratation potentielle (PLRCpotentiel) a bien été mise en évidence et des dégâts ne sont pas à exclure. L'intensité de la sécheresse a été plus importante en 2019 à l'Iteipmai qu'en 2018 dans les deux modalités, mais pas significativement différentes au Crieppam.

Impact d'un couvert végétal sur la récupération suite à une déshydratation

Le PLRC, qui permet d'estimer les dégâts subis par la sécheresse et donc d'estimer la résilience des plants, n'a pas montré de différence entre les modalités des deux sites. Cependant, à l'Iteipmai la croissance automnale de la première année a été plus importante dans la modalité avec le couvert. Le couvert végétal a pu apporter une meilleure recharge hydrique du sol en hiver (Battany and Grismer, 2000; Celette et al., 2005; Celette et al., 2008). Il permet de limiter les ruissellements de surface et d'assurer une meilleure infiltration de l'eau dans le sol (Celette et al., 2008). L'augmentation de l'infiltration de l'eau peut permettre jusqu'à 80% d'absorption d'eau supplémentaire en présence d'un couvert végétal (Celette et al., 2008). Cette ressource hydrique bénéficie aussi aux espèces présentes dans le couvert (Celette et al., 2005). L'augmentation de la disponibilité en eau dans le sol impacte directement la disponibilité en azote (Löf and Welander, 2004) en augmentant la mobilité du nitrate et de l'ammonium (Löf, 2000; Rennenberg et al., 2009). De telles améliorations apportées par le couvert végétal ont pu améliorer la nutrition hydro-minérale et donc la croissance automnale des lavandins. Certes, le potentiel hydrique mesuré ponctuellement en octobre n'a pas été différent entre modalités, mais la croissance radiale automnale estimée par les variations de diamètre intègre l'ensemble des conditions pédoclimatiques jusqu'au mois de janvier, et intègre donc la période des précipitations hivernales. En revanche, ces effets positifs sur la croissance radiale des lavandins n'ont pas été visibles sur le site du Crieppam, où l'accroissement relatif automnal a été comparable. Cependant, le couvert au Crieppam était moins développé que celui à l'Iteipmai et des effets similaires en présence d'un couvert plus important ne sont pas à exclure.

Malgré des symptômes de dégâts visibles suite à la sécheresse (jaunissement, branches sans nouvelles feuilles), le taux de mortalité des individus équipés de dendromètres a été nul, et le taux de mortalité sur le rang des deux modalités a été extrêmement faible. Les individus suivis par les dendromètres ont bien représenté le rang, mais il n'y avait peut-être pas suffisamment de capteurs pour avoir une bonne représentativité de l'ensemble des niveaux de dégâts observés (les dégâts les plus sévères).

4.3.Conclusion

Cette étude au champ a permis de valider l'utilisation des dendromètres en lavanderaies et l'utilisation des indices développés dans le chapitre 2, le PLD et le PLRC. Une déshydratation estivale, caractérisée grâce au PLD, a été observée, quels que soient les années et le site étudié. Les conditions climatiques n'ont pas été assez extrêmes pour observer la mortalité des lavandins étudiés, mais des dégâts irréversibles ont tout de même été observés (et estimés grâce au PLRC) en relation avec des valeurs de PLD relativement modérées. Ces outils s'avèrent prometteurs sur le long terme pour anticiper le seuil de mortalité de 21% de PLD.

Les indices développés ont également permis d'étudier l'impact d'un couvert végétal en inter-rang sur la physiologie du Lavandin. Lors de la période de déshydratation estivale, l'état hydrique des lavandins n'a pas été amélioré par la présence du couvert. Une compétition hydrique entre le couvert et les lavandins a été révélée quand le couvert était très développé, à la fois pendant la période de croissance et durant la période de déshydratation. Des effets positifs sur la croissance radiale ont été supposés grâce à la nature du couvert (présence de légumineuses).

Il serait intéressant de poursuivre cette étude sur le long terme, à la fois pour enregistrer l'effet de sécheresses extrêmes et létales, mais aussi pour obtenir une reproductibilité des résultats obtenus sur les couverts. De plus, les mesures réalisées par les partenaires pourront être mises en lien avec ces résultats pour compléter les conclusions sur l'effet des couverts végétaux en inter-rang.

Discussion générale et perspectives

Afin d'adapter au mieux la gestion des lavanderaies aux changements climatiques annoncés, les objectifs de cette thèse ont été de i) mieux appréhender le changement climatique à l'échelle du territoire de la production française, ii) comprendre la réponse à la sécheresse des espèces les plus cultivées et en particulier identifier des indicateurs utilisables en champ pour diagnostiquer les risques de mortalité des plants en situation de sécheresse extrême et iii) mieux comprendre l'impact d'un couvert végétal en inter-rang, une méthode de gestion alternative de plus en plus utilisée, sur la physiologie de la Lavande et son impact sur sa réponse à la sécheresse. Les résultats obtenus sont discutés dans les différentes parties qui suivent.

1. Réponse de la Lavande et du Lavandin à la sécheresse et développement d'indicateurs pour diagnostiquer l'état physiologique au champ

1.1. Utilisation des PépiPIAFs pour la Lavande et sa culture

Les dendromètres et le Pépipiaf en particulier au champ, qui fonctionne en autonomie sur piles (LR34) et peut envoyer les données en temps réel sur un serveur consultable à distance, permettent d'enregistrer les variations de diamètre d'une tige ligneuse et donnent des informations sur la croissance secondaire et l'état hydrique de la plante (Herzog et al., 1995; Daudet et al., 2004; Zweifel, 2016). À notre connaissance, c'est la première fois qu'un tel outil de mesure a été utilisé sur une plante basse ligneuse et se révèle suffisamment sensible pour mesurer des variations de diamètres sur ce type de plants. Dans un premier temps, grâce aux expérimentations en conditions contrôlées, il a été possible d'appréhender la phénologie de la Lavande Maillette et du Lavandin Grosso : la croissance, la réponse à la sécheresse, la mortalité (pour la première fois avec des dendromètres en conditions de sécheresse extrême) et la récupération. L'objectif principal a été d'étudier la réponse à la sécheresse extrême. Dans un second temps, cet outil a été testé au champ et les étapes de la phénologie ont aussi été mises en évidence, sur deux sites différents et sur deux années de suite, témoignant qu'il s'agit d'un outil robuste qui révèle des événements récurrents, sur

lesquels la filière pourrait s'appuyer pour gérer les cultures. Les signaux enregistrés aident notamment à déceler un stress hydrique modéré et un stress hydrique sévère.

Intérêt en stress hydrique modéré

Au champ, l'utilisation du PépiPIAF a permis de comparer des lavandins dans des conditions de cultures différentes, notamment par rapport à leur croissance. Des taux de croissance différents sur une même période peuvent révéler des contraintes environnementales ou biotiques, telles qu'un stress hydrique léger (Fernandez and Cuevas, 2010) ou une contrainte exercée par un couvert végétal en inter-rang. Des arrêts de croissance peuvent aussi révéler des conditions qui ne sont plus optimales, par exemple observées lors de l'expérimentation en conditions contrôlées dans la modalité avec une contrainte hydrique, ou bien au champ à certaines courtes périodes lors de la croissance printanière. L'amplitude maximale de contraction journalière du diamètre (AMCj), rend compte d'une utilisation des réserves hydriques de l'écorce, associées à la demande climatique et la transpiration foliaire, mais aussi à la contrainte hydrique, même quand cette dernière ne bloque pas totalement la croissance. Ainsi, ces contraintes modérées peuvent être détectées même durant une période où les mesures de potentiel hydrique ne sont pas faites. En conditions climatiques identiques, cet indicateur révèle alors des différences de comportements entre différentes modalités. Elles ont été visibles sur toute la période d'enregistrement des variations de diamètre, mais se sont révélées plus faibles en hiver ou lors de jours pluvieux, et plus fortes lors des périodes de fortes transpirations. Par exemple en serre, pendant la période de croissance l'AMCj était autour de 40 μ m en moyenne chez les deux variétés, comme pour le Lavandin au champ. Les valeurs ont augmenté de manière ponctuelle, jusqu'à 200 μ m, pour les plantes bien irriguées en serre, ce qui témoigne d'une demande évaporative très forte et/ou un arrosage qui n'était pas parfaitement ajusté pour les besoins de la plante. Au champ, les valeurs d'AMCj étaient similaires entre les deux sites et les deux modalités sur la période de croissance et n'ont augmenté de manière significative qu'en 2019 dans la modalité du couvert à l'Iteipmai, témoignant d'une contrainte hydrique plus forte. Toutes les informations offertes par le PépiPIAF n'ont pas encore été exploitées, mais les données enregistrées permettraient d'avoir plusieurs perspectives. En conditions contrôlées, la croissance des deux espèces étudiées n'a pas été analysée en détail, car l'objectif premier était de comparer leur phase de déshydratation. Cependant, nous disposons des données pour comparer leur

croissance, leur vigueur et leur stratégie face aux conditions environnementales et de leur évolution dans le temps. De fait, il serait possible de retracer jour après jour les conditions expérimentales d'un essai, qui permettent d'être certain du bon déroulement de l'expérience (traçabilité et analyse de qualité) en termes de température de conditionnement (enregistrement continu de la température du boîtier) et d'alimentation hydrique des plants. Au champ, lors de la période de déshydratation (donc d'une contrainte hydrique forte), les contractions journalières étaient toujours présentes, mais n'ont pas été exploitées. Il aurait été possible de comparer leur amplitude entre les modalités (couvert végétal et sol nu en inter-rang) et de les relier aux valeurs de potentiels hydriques mesurés ponctuellement. Nous ne doutons pas qu'une relation aurait été trouvée entre ces deux paramètres, comme c'est le cas chez d'autres espèces (Noyer (Archer et al., 2001); Olivier (Moriani and Fereres, 2002), Vigne (Intrigliolo et al., 2011)), ce qui permettrait l'utilisation du PépiPIAF et l'AMCj pour suivre en continu le potentiel hydrique au champ sans utiliser (à l'exception de quelques premières mesures de calibrage) la chambre à pression au champ. Ainsi, les enregistrements des variations de diamètre permettent de rendre compte de la dynamique de l'état hydrique au cours d'une année. Ces enregistrements se font de manière continue et automatique, un avantage par rapport à d'autres mesures qui ne peuvent être faites que de manière ponctuelle et souvent invasives.

Intérêt en stress hydrique sévère

La forte contraction de la tige observée lorsque la contrainte hydrique s'est intensifiée en conditions contrôlées, jusqu'à provoquer une perte temporelle irréversible de diamètre, a été quantifiée comme un pourcentage de perte de diamètre (PLD). Ce PLD a permis de connaître l'ampleur de la contrainte hydrique et d'identifier une valeur seuil, au-delà de laquelle les lavandes ont atteint une perte de diamètre irréversible conduisant à l'absence de récupération : le PLD_{max} , atteint à 21 ± 0.6 % en moyenne, chez les deux espèces. Le PLD a été observé sur tous les lavandins étudiés au champ, et les valeurs ont varié d'une année à l'autre et d'un site à l'autre, montrant que cet indice est opérationnel dans différentes conditions pédoclimatiques. Même si le seuil du PLD_{max} n'a pas été atteint en champ sur les deux étés suivis, des pertes temporelles irréversibles de diamètre significatives ont été observées (PLD d'environ 10%) ; il est donc fort probable que le seuil du PLD_{max} le soit lors d'une année marquée par une sécheresse extrême. L'autre indicateur développé

en conditions contrôlées est le pourcentage de perte de capacité de réhydratation, PLRC, qui permet d'estimer les dommages suite à un stress hydrique et a été considéré de 100% lorsque le PLD_{max} était atteint. Au champ, les valeurs de PLRC ont concordé avec des dommages observés (mortalité de certains rameaux au sein d'une même plante), même après une réhydratation par les pluies au début de l'hiver. Bien que nous n'ayons pas mis en place au préalable d'outils particuliers pour quantifier les dégâts dans notre étude au champ, nos déterminations a posteriori du PLRC montrent que cet indicateur semble fonctionner pour quantifier des dommages.

La différence de dynamique de déshydratation entre les expérimentations en conditions contrôlées en pot, avec de faibles quantités d'eau disponibles et celles au champ, avec de plus grands volumes d'eau à disposition du plant, montre également l'intérêt du PLD comme indicateur en continu pour anticiper la mortalité des plants et contrôler les risques de dommages. Ainsi, une quinzaine de jours ont suffi pour atteindre le PLD_{max} en conditions contrôlées après l'arrêt d'irrigation, alors qu'au champ, il a fallu près d'un mois après le début de la déshydratation pour atteindre une valeur de 10%, encore loin du PLD_{max} . Ces valeurs de PLD ont été atteintes en majorité avant la date de la récolte en 2018 et après laquelle la croissance automnale a démarré. En 2019, les valeurs de PLD ont majoritairement été atteintes après la date de la récolte, après laquelle la déshydratation a continué chez certains individus, en raison des conditions climatiques plus marquées. Cette évolution plus graduelle au champ laisse le temps au producteur d'anticiper les dommages et la possibilité de réagir. Dans nos expériences sous serre, la contrainte hydrique très forte et courte a probablement induit une dynamique de réponse à la sécheresse très rapide, ce qui n'a pas permis de déceler des comportements différents entre les deux variétés étudiées. Au champ, seul le Lavandin a été étudié et les conditions de déshydratation plus graduelles pourraient mettre en évidence des différences entre la Lavande et le Lavandin et leurs différentes variétés.

1.2. Apport de l'étude sur les mécanismes de mortalités

Les sécheresses extrêmes appliquées en conditions contrôlées ont permis de mettre en évidence qu'un taux élevé d'embolie (aux environs de 90%, voire plus) n'était pas suffisant pour expliquer la mortalité chez la Lavande et le Lavandin, puisqu'au-delà de ce seuil, les plants ont été capables de se réhydrater puis de croître à nouveau. Malgré une surprenante vulnérabilité du xylème à l'embolie ($P_{50} = -2.46 \pm 0.14$ MPa et -2.41 ± 0.09 MPa pour la Lavande et le Lavandin,

respectivement), ces espèces peuvent être considérées comme résistantes à la sécheresse. En effet, lors des déshydratations, une contraction continue de la tige a été observée jusqu'à des potentiels hydriques très négatifs, de -0.5 MPa à -9MPa, jusqu'à atteindre le PLD_{max} . Ce n'est que lorsque le PLD_{max} a été atteint, lorsque les réservoirs élastiques d'eau ont été vidés, que les plantes n'étaient plus capables de récupérer. Cette observation souligne l'importance de la mobilisation des réservoirs d'eau dans les mécanismes de survie lors d'une déshydratation extrême. Dans la littérature, l'eau contenue dans le compartiment élastique est en général mobilisée jusqu'à -2MPa environ (Tyree and Yang, 1990). C'est donc la première fois qu'une étude considère les réservoirs élastiques d'eau montre une mobilisation tout au long de la déshydratation. Le fait que les événements de cavitations soient survenus rapidement au cours de la déshydratation pourrait aussi soutenir l'hypothèse que l'eau contenue dans les vaisseaux et libérée par cavitation (compartiment rigide) est importante dans la survie (Knipfer et al., 2019).

La contraction de la tige a été associée à deux mécanismes relativement dissociés dans le temps : l'apparition de l'embolie puis la mort cellulaire, grâce notamment à deux phases d'émissions acoustiques ultrasoniques enregistrées. La défaillance hydraulique est un précurseur de la mortalité, qui conduit à la dessiccation complète et entraîne la mort cellulaire (McDowell et al., 2008; Barigah et al., 2013b). Nos résultats montrent que ces deux mécanismes surviendraient de manière dissociée dans le temps chez la Lavande. Tout au long de la déshydratation, des dégâts irréversibles ont été occasionnés et estimés grâce au PLRC (100% à PLD_{max}). Après la première phase d'émission acoustique et à P_{88} , le PLD était d'environ 11% et indiquait une réhydratation de la tige toujours possible. Ce résultat est conforté par celui d'autres études pour lesquelles le P_{88} n'a pas été léthal chez les angiospermes (Nardini et al., 2013b; Li et al., 2015). Le seuil de défaillance hydraulique serait alors atteint plus tardivement. Après la seconde phase d'émission acoustique, les dégâts cellulaires ont augmenté de manière significative (>75%), le PLD_{max} atteint et la réhydratation n'était plus possible. Au champ, il n'y a pas eu de conditions létales, mais des PLD ont aussi été observés lors de la période estivale dans plusieurs conditions de cultures (10% environ et pour des potentiels hydriques de -2.5MPa), ce qui laisse présager que le PLD_{max} pourrait aussi être atteint lors d'années aux sécheresses intenses. Des dégâts ont aussi été observés suite à la sécheresse, en revanche ils n'ont pas été caractérisés, comme nous avons essayé de le faire en conditions contrôlées. Au champ, la PLC avait atteint 50% et le PLD 10% environ, alors qu'en conditions

contrôlées la PLC avait atteint des niveaux plus hauts, proches de 88%. La séquence des mécanismes a été différente puisque l'apparition de l'embolie a été plus tardive au champ. La dynamique de la sécheresse semble être un paramètre crucial dans l'implication des mécanismes de mortalité. Rappelons que sur des longues périodes, d'autres mécanismes peuvent interagir comme la famine carbonée (McDowell et al., 2008; Cochard et al., 2019). L'hypothèse de la famine carbonée repose sur une origine hydraulique (fermeture des stomates pour protéger le xylème de la cavitation) qui entraîne une mobilisation des réserves carbonées de la plante, surtout en situation de sécheresse longue et peu intense (McDowell et al., 2008). Dans quelle mesure les dégâts irréversibles observés au champ, comme des branches sans nouvelles feuilles, sont-ils la conséquence de ces mécanismes ? Les résultats de cette thèse ne permettent pas de répondre à cette question.

2. Impact des couverts végétaux en inter-rang sur le développement des lavandins

La présence d'un couvert végétal en inter-rang pourrait avoir deux effets sur les lavandins : apporter un confort hydrique et azoté, ou apporter une compétition pour les ressources. D'une part, le couvert permettrait de mieux retenir l'eau dans le sol lors de contraintes climatiques, par exemple en limitant l'évaporation du sol si les espèces sont peu consommatrices en eau ; le couvert permettrait également une accumulation de matière organique dans le sol qui est favorable à la rétention d'eau, et limiterait la hausse de la température du sol et donc la déshydratation du sol. Des premiers résultats du Criepam avaient en effet montré une baisse de la température du sol en présence d'un couvert. D'autre part, lorsque deux végétaux voisins partagent les mêmes ressources hydrique et azotée, celles-ci sont de fait moins disponibles pour les deux, et cela peut impacter négativement la croissance et le rendement (Celette et al., 2005; Celette et al., 2009; Fernandez, 2019). Le projet RECITAL vise à sélectionner des modes de gestion de l'inter-rang pour limiter le développement de ravageurs xérophiles liés au dépérissement, garantir un confort hydrique et azoté pour les plants dans le contexte du changement climatique et permettre une maîtrise durable des adventices. Le contexte actuel a réduit de moitié la durée de vie d'une plantation, qui est maintenant

de cinq ans environ. Des essais menés par les Chambres d'Agriculture et les producteurs ont montré qu'en présence d'un couvert végétal, les plants dépérissants étaient moins nombreux, et que le couvert pourrait de fait augmenter la durée de vie d'une parcelle. Cependant, aucune étude sur l'impact du couvert végétal sur le développement des plants n'a été réalisée. Le travail mené durant cette thèse a donc eu pour but d'évaluer l'effet d'un couvert végétal en inter-rang sur le développement et l'état hydrique du Lavandin Grosso, et son évolution sur deux années (2018 et 2019) et deux parcelles (à l'Iteipmai et au Crieppam).

Les couverts en inter-rang ne se sont pas développés de la même manière sur les deux parcelles en raison de leurs conditions pédoclimatiques différentes. À l'Iteipmai le couvert était très développé, dense et haut, alors qu'au Crieppam il était beaucoup plus bas et moins dense. L'avantage de ce couvert très développé sur une des deux parcelles a permis de voir un effet concurrentiel sur le développement du Lavandin. Malgré un bon développement de l'inter-rang à l'Iteipmai, la croissance radiale printanière (suivie grâce aux dendromètres) n'a pas été impactée négativement. En revanche, le volume des plants, mesuré par les partenaires, a été réduit en présence du couvert très développé sur les trois premières années de la plantation. Ce résultat témoigne d'une compétition entre le couvert et les lavandins. Tout comme en vigne, où une compétition hydrique entre le couvert et les lavandins a été mise en évidence, mais uniquement lorsque le couvert était très développé sur le site de l'Iteipmai et lorsque les conditions étaient plus contraignantes (en 2019). Cette compétition hydrique s'est installée sur toute la durée de la croissance printanière (cf. l'évolution de l'indicateur AMCj) et lors de la période de déshydratation (cf. les mesures de potentiel hydrique). Le stress hydrique s'est installé plus rapidement en présence du couvert végétal, mais l'impact final de la sécheresse a été similaire dans les deux modalités puisque les valeurs de PLD (10% environ) n'ont pas été significativement différentes. L'hypothèse du confort hydrique apporté par le couvert n'est donc pas validée par nos mesures. Pour aller plus loin, l'analyse de l'humidité du sol au niveau de chaque modalité, mesurée par les partenaires, pourrait être incorporée à cette analyse. Elle permettrait sans doute de voir l'installation des dynamiques de dessèchement du sol dans nos deux modalités. Pour les espèces du couvert végétal (légumineuses et herbacées), même si nous n'avons pas suivi spécifiquement leurs états hydriques, elles sont probablement plus sensibles aux conditions de sécheresse et sont de nouveau présentes en fin d'automne lorsque les précipitations deviennent plus fréquentes. C'est aussi au mois de juillet qu'a

lieu la récolte, et cette opération diminue fortement la surface transpirante (hampes florales coupées), ce qui est visible sur la réponse des dendromètres. À cette période, la contrainte hydrique pour les deux modalités de lavandins doit fortement diminuer, à la fois par l'opération de récolte (surface transpirante) et par le couvert en inter-rang qui sèche (évaporation peu différente de celle d'un sol nu sec). Les deux modalités doivent alors bénéficier des mêmes conditions pour leur développement et leur réponse à la sécheresse. Ces résultats indiquent que la phénologie du couvert choisi, son développement racinaire et aérien, a un impact direct sur la concurrence aux lavandins, tout comme la date de récolte des hampes florales qui pourrait aider à ralentir la déshydratation en jouant sur l'évapotranspiration globale de l'ensemble.

Lorsque le développement des lavandins a repris en automne, la compétition hydrique n'était plus présente avec le couvert, probablement car celui-ci n'était plus aussi dense et haut qu'au printemps. En 2018 à l'Iteipmai, la croissance automnale des lavandins a été plus importante en présence du couvert, par rapport au sol nu et l'hypothèse principale est une amélioration de la nutrition azotée apportée par les légumineuses du couvert (Duchene et al., 2017). La concentration en azote dans le sol, mesurée par les partenaires du projet, a été plus importante en présence du couvert en fin d'été 2018, et ces résultats vont dans le sens d'une nutrition azotée améliorée pour les lavandins. Cependant, il serait nécessaire d'analyser aussi la teneur en azote dans les feuilles des plants, afin de s'assurer que cette libération d'azote par les légumineuses est bien assimilée par les lavandins (une donnée également mesurée par les partenaires). En 2019, la concentration en azote du sol en présence du couvert a aussi été plus importante en automne, il faudra donc analyser la croissance automnale des lavandins de cette année-ci pour confirmer si cet effet se maintient. Il est important de souligner que le volume des plants avec le couvert végétal était moins important et suggère une compétition pour les ressources, malgré un effet de confort azoté à certaines périodes. L'hypothèse d'une meilleure recharge hydrique du sol à l'automne en présence du couvert reste à démontrer, puisque les mesures de potentiel hydrique ne mettent pas en évidence une récupération plus rapide pour la modalité avec le couvert. Cependant, une cinétique précise de l'évolution du potentiel hydrique en automne n'a pas été réalisée, et les mesures d'humidité du sol, réalisées par les partenaires mais actuellement non analysées, pourront aussi aider à vérifier cette hypothèse.

Lorsque le couvert végétal était moins dense et moins développé (sur la parcelle du Crieppam), il n'y a eu aucun impact sur les lavandins, selon nos indicateurs. Le volume des plants était similaire

dans les deux modalités, laissant supposer qu'aucune compétition n'avait eu lieu. Toutefois, en présence du couvert végétal, le rendement en huile essentielle, la teneur en huile, le poids frais des hampes et la matière sèche des épis, exprimés par 10 mètres linéaires, ont été réduits sur les deux parcelles et lors des deux années suivies par rapport à la modalité avec le sol nu. La contrainte hydrique ne semble pas expliquer à elle seule la diminution du rendement, puisqu'elle n'a pas été mise en évidence en 2018 à l'Iteipmai, ni au Crieppam. D'autres mécanismes que nos mesures ne peuvent révéler doivent être présents. On pourrait penser à l'allélopathie, qui est un mécanisme de compétition avec des effets négatifs (Fernandez, 2019). Certaines espèces peuvent par exemple diminuer la masse sèche totale des racines ou d'autres organes de la plantation d'intérêt (Smith et al., 2001) et ces espèces pourraient être présentes dans les adventices du couvert. La lumière est aussi une ressource limitante, notamment dans les forêts (Gaudio et al., 2011). Une compétition pour la lumière pourrait donc aussi exister entre les lavandins et le couvert, en particulier lorsque ce dernier est haut. Une ressource lumineuse réduite impacte directement la photosynthèse et pourrait être à l'origine des diminutions de rendement.

La chambre d'Agriculture de la Drôme avait déjà montré une chute du rendement lié à la concurrence pour la culture lors des trois premières années, puis un rééquilibrage du rendement lié à des taux de dépérissement moins importants la cinquième année. L'étude de plantation plus vieille au-delà de la cinquième année de culture n'a pas été réalisée, à notre connaissance. Ce sont précisément ces trois premières années d'implantation qui ont été étudiées ici et il serait alors intéressant de suivre l'ensemble des années de production d'une culture avec un inter-rang. En vigne, une complémentarité spatiale des systèmes racinaires entre le couvert végétal et la culture avait été montrée sur des associations de quatre ans et des vignes âgées d'une dizaine d'années, lorsque l'architecture des systèmes racinaires avait atteint une stabilité (Celette et al., 2005). Même si cette complémentarité spatiale des systèmes racinaires n'avait pas permis d'éviter la compétition hydrique (Celette et al., 2005), il est possible que la dynamique des différents mécanismes de compétitions évolue avec le temps, l'âge des plantes, leur densité et les conditions environnementales dans les cultures de Lavande et Lavandin. La culture inter-rang pourrait même favoriser la croissance des racines en profondeur des lavandins, ce qui réduirait la concurrence entre les racines des deux cultures, permettant aux lavandins d'accéder à une ressource hydrique plus profonde et non disponible pour l'inter-rang, comme montré en agroforesterie entre une

culture de Noyer et Blé (Cardinael et al., 2015) ou encore en forêt lorsque plusieurs espèces sont présentes sur une même placette (Zapater et al., 2013).

3. Le changement climatique sur la zone de production : risques et enjeux

3.1. Quels sont les risques pour les lavanderaies ?

Les résultats du chapitre 1 permettent de prédire qu'à l'horizon proche (2021-2050), il y aura une augmentation généralisée de la température estivale sur les quatre départements majeurs de la production de la Lavande et du Lavandin (la Drôme, les Alpes-de-Haute-Provence, les Hautes-Alpes et le Vaucluse) entre 1 et 2°C quel que soit le scénario d'émission de gaz à effet de serre considéré (RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5), ce qui rejoint d'autres études (Giorgi and Lionello, 2008). Il est plus difficile de prédire avec certitude l'évolution des précipitations sur ces départements en raison de leur grande variabilité naturelle et de la grande variabilité du relief au sein de chaque département. Toutefois, en été, la tendance (deux scénarios sur trois) est à une augmentation généralisée des précipitations estivales et pourrait aller jusqu'à 40% au maximum, mais sur une quantité déjà faible de précipitations pour la période de référence. Il est difficile de conclure sur une augmentation de l'aridité en été, mais il est possible de s'interroger sur l'efficacité des pluies supplémentaires. La hausse de la température favorisera l'évaporation et les pluies, même plus importantes, pourraient être délivrées sous forme d'orage en augmentant les ruissellements. Les phénomènes de précipitations extrêmes sont de plus en plus fréquents dans la région méditerranéenne (Alpert et al., 2002). En 2018 et 2019, sur les deux parcelles suivies, la contraction des tiges de lavandin évaluée par le PLD a atteint des valeurs autour de 10%, témoignant de conditions estivales contraignantes. Les lavandins étudiés par cet indice n'ont pas présenté de mortalité, ce qui est cohérent avec l'étude en conditions contrôlées du chapitre 2, montrant que la mortalité survient dès lors que le PLD atteint 21% environ. Avec des conditions climatiques en période estivale plus fortes, des valeurs de PLD supérieures à 10% seront atteintes, voire atteindraient sa valeur maximale et donc engendreraient des taux de mortalité importants. Sur les deux années suivies au champ, une perte de capacité de réhydratation potentielle relative au PLD

(PLRC_{potentiel}) a été assez conséquente et indique des dégâts irréversibles d'environ 25% au maximum sur les lavandins. Au début de l'automne, sur une période où les pluies n'ont pas été importantes, des lavandins ont présenté des signes alarmants comme des branches sans nouvelles feuilles. Lorsque les précipitations sont redevenues plus fréquentes et importantes, au début de l'hiver, ces individus ont pu se réhydrater et entamer leur seconde croissance. Cependant, la récupération n'a pas été totale pour tous les individus : entre 1 et 25% de dégâts irréversibles ont été observés, comme des rameaux sans feuilles vertes. Quelques individus n'ont pas récupéré du tout au début de l'hiver. Les prédictions climatiques concernant l'automne indiquent une augmentation généralisée de la température, entre 1 et 2°C sur les départements de la zone de production et une baisse très probable des précipitations (deux scénarios sur trois). L'automne est une saison importante pour la culture de la Lavande et du Lavandin, car c'est la période durant laquelle les précipitations sont à leur maximum (en général 40 à 50% du cumul annuel) et sont nécessaires pour une reprise de croissance et une recharge hydrique des sols. Avec de telles prédictions, les dégâts engendrés par les sécheresses estivales seront beaucoup plus importants (augmentation du PLD et donc du PLRC) et la récupération sera fortement compromise. Déjà, sur certaines parcelles de producteurs, une mortalité très rapide (d'une année à l'autre) et totale a été observée au printemps et alerte sur l'impact fort qu'un manque d'eau peut avoir ; ce résultat pourra être de plus en plus fréquent. Cependant, cette étude climatique n'a pas encore abouti, car nous avons privilégié les parties expérimentales en conditions contrôlées (2017 et 2018) et en champ (2018 et 2019). La suite de ce travail est de recentrer l'analyse sur les zones de production plus précises, au sein de chaque département et de rendre compte du niveau d'aridité attendu en intégrant les données de température et de précipitations. Les indices d'aridité pourront ensuite être cartographiés. Les cartes climatiques pour le printemps et l'hiver ainsi que pour l'horizon moyen (2051-2070) et l'horizon lointain (2071-2100) ont été réalisées mais pas analysées. Il serait également intéressant de rendre compte de ces prédictions attendues à plus long terme.

3.2. Enjeux pour la culture face au changement climatique

L'enjeu pour la filière française est de maintenir la production des cultures de lavandes pour son intérêt social, économique et touristique dans son territoire, dans un contexte de dépérissement et de changement climatique. Pour cela, des nouvelles stratégies d'adaptation des cultures peuvent

être mises en place, comme l'amélioration du matériel végétal (sur la réponse à la sécheresse et/ou au phytoplasme) ou l'amélioration des pratiques culturales.

Dans le but d'améliorer le matériel végétal, un des objectifs initiaux du projet RECITAL et de la thèse était de sélectionner les variétés les plus tolérantes aux sécheresses extrêmes, en se basant sur le critère de la vulnérabilité à la cavitation. Nous devions réaliser un phénotypage de la vulnérabilité du xylème à la cavitation de plusieurs espèces de Lavande et Lavandin, pour les comparer entre elles et éventuellement avoir une piste de sélection variétale sur la résistance à la sécheresse et de pouvoir les croiser avec les données de résistance à la maladie du dépérissement. Malheureusement, ce phénotypage n'a pas pu être mené à son terme notamment en raison de problèmes méthodologiques (taille des échantillons, difficulté pour trouver des échantillons rectilignes). Nous l'avons vu, les résultats ont montré une surprenante vulnérabilité du xylème à la cavitation chez la Lavande Maillette et le Lavandin Grosso. Néanmoins, plusieurs techniques semblent confirmer ces valeurs de P_{50} . Les différentes mesures de potentiel hydrique et de PLC réalisées lors des sécheresses appliquées en conditions contrôlées ont donné des mêmes valeurs que celles obtenues au Cavitron. Les mesures réalisées au champ semblent également confirmer ces valeurs de P_{50} , où des valeurs de 50% de PLC ont été atteintes en moyenne, pour des potentiels hydriques de -2.5MPa. Quelques plants ont été analysés au synchrotron Soleil et ces résultats semblent également aller dans le sens d'une certaine vulnérabilité, même si les répétitions n'ont pas été suffisantes. La question de la variabilité environnementale s'était aussi posée par rapport à la vulnérabilité du xylème à la cavitation. Les différentes variétés sélectionnées devaient être comparées sur leur provenance (trois sites différents selon un axe Nord-Sud), mais malheureusement elles n'étaient pas toutes présentes sur les trois sites. Les premiers résultats en conditions contrôlées ont suggéré que ce trait ne serait pas forcément le plus pertinent chez ces espèces. En effet, les deux variétés étudiées ont montré une certaine résistance à la sécheresse grâce à la mobilisation de leurs réservoirs d'eau. Toutefois, ces résultats n'excluent pas de sélectionner les variétés sur ce trait puisque quelques échantillons prélevés au champ ont présenté des P_{50} autour de -5MPa (méthode du Cavitron). Il serait intéressant de savoir comment sont mobilisés les réservoirs d'eau sur de tels individus, et comment surviennent les différents mécanismes liés à la mortalité étudiés ici. Avec une telle valeur de P_{50} , le point de défaillance hydraulique surviendrait de fait, plus tardivement, et tout comme les dommages aux cellules puisque ces mécanismes

semblent relativement dissociés dans le temps chez nos espèces. D'autres traits pourraient aussi être impliqués dans la résistance à la sécheresse, comme l'enracinement qui n'a pas été évalué ou encore le fait que les lavandins ont montré un certain contrôle du potentiel hydrique au champ (potentiel hydrique de base et minimum très proches).

Des nouvelles stratégies d'adaptation des cultures peuvent aussi être mises en place, comme nous l'avons vu avec les objectifs du projet RECITAL, ou l'utilisation de nouveaux outils pour diagnostiquer l'état des parcelles avec le PépiPIAF et les différents avantages qu'il peut offrir (anticipation de la mortalité, irrigation, évaluation de l'état physiologique des plants). Une couverture végétale permet de résoudre plusieurs problèmes dans les lavanderaies et les résultats de cette thèse ont participé à mieux connaître l'impact qu'elle peut avoir sur le développement des lavandins. La différence de P_{50} entre les résultats au champ et les individus élevés en serre suggèrent une plasticité assez importante de la vulnérabilité à la cavitation. Pour confirmer ces résultats de plasticité, les plants issus de l'expérimentation en serre avec des conditions différentes de régime hydrique ont aussi été analysés via une méthode non invasive de détection des événements de cavitation. Par manque de temps, les résultats n'ont pas encore été analysés, mais les données sont acquises. En pépinière, les jeunes boutures de lavandes sont irriguées, mais une fois implantées elles ne le sont généralement plus. Sur la base de résultats de plasticité de trait impliqués dans la résistance à la sécheresse, il serait possible par exemple de tester différents niveaux d'irrigations en pépinière puis d'analyser les taux de reprise et mortalité des plants en situation de sécheresse au champ.

4. Perspectives

Perspectives fondamentales sur les mécanismes de mortalité

Les résultats obtenus ont montré l'importance des réservoirs élastiques d'eau dans la réponse à la sécheresse chez une variété de Lavande et une variété de Lavandin. Toutefois, notre étude ne s'est pas intéressée à la dynamique spatiotemporelle de la libération d'eau des différents compartiments de stockage (« élastiques » et « rigides »), mais ce pourrait être une perspective à ce travail. La variation de potentiel hydrique est grande, mais nous ne savons pas quelle quantité d'eau est mobilisée au sein de chaque compartiment. Il serait donc intéressant de comprendre dans quelle

mesure ils sont impliqués dans la survie des arbres en situation de sécheresse et s'ils le sont également chez d'autres espèces ligneuses.

Les dégâts engendrés par la sécheresse au champ n'ont été appréhendés que par le calcul du PLRCpotentiel, les valeurs de PLC et des observations visuelles. Pour mieux comprendre et quantifier les dommages au champ et les risques de mortalité, il serait intéressant en plus de nos indicateurs issus de mesures dendrométriques, d'évaluer plus directement les dommages en effectuant les mesures de fuites d'électrolytes pour quantifier les dommages cellulaires, puisque les expériences en conditions contrôlées ont montré que c'était un paramètre relié à l'absence de récupération. Ainsi, il serait possible d'analyser la capacité de récupération en fonction de notre indicateur PLRC, en termes de dynamique de reprise de croissance, de dommages faits aux feuilles, ou encore au niveau des cellules du cambium et de l'écorce. Les résultats montrant que l'absence de récupération est associée à des dommages cellulaires importants rejoignent les conclusions d'une autre étude qui propose de définir des seuils de mortalité basés sur les dommages cellulaires (Guadagno et al., 2017).

Il faut aussi souligner que les attaques des agents biotiques amplifient le risque de mortalité (McDowell et al., 2008) et d'autant plus chez les espèces de lavandes, pour qui des pathogènes entraînant un fort dépérissement sont clairement identifiés. L'impact des ravageurs doit donc aussi être pris en compte dans les mécanismes de mortalité au champ. L'hypothèse des pathogènes en tant que facteur aggravant souligne l'importance de sélectionner des génotypes plus résistants à la sécheresse ou d'utiliser des pratiques qui limitent l'impact de la sécheresse et le développement des pathogènes, afin de limiter l'interaction de tous ces mécanismes de mortalité et donc augmenter les chances de survie de la culture dans le contexte de changement climatique.

Perspectives pour la filière

Comme nous l'avons vu, l'utilisation des PépiPIAFs offre de nombreuses informations sur lesquelles la filière pourrait s'appuyer pour gérer les cultures. Par exemple, l'identification des périodes de stress de la plante permettrait de faire le lien avec la production d'huiles essentielles, pour connaître quel niveau de stress est bénéfique pour leur production, tant sur la qualité que la quantité. Il a été montré que le stress hydrique modifie la quantité et la qualité des huiles essentielles chez les plantes aromatiques (Charles et al., 1990; Nowak et al., 2010; Kleinwächter et al., 2015).

Chez la Lavande, le stress hydrique modifie les profils chimiques des huiles essentielles (Despinasse, 2015). L'identification de l'état de stress hydrique de la plante permettrait aussi de comprendre à quel moment survient une baisse de rendement, lorsqu'il y a une compétition avec un couvert végétal.

Un arrosage de sauvetage peut aussi être envisagé, basé sur un seuil de PLD et permettre l'utilisation parcimonieuse de l'eau aux périodes les plus critiques. Là où le producteur ne peut irriguer, le PépiPIAF pourra alerter ce dernier sur l'état des dommages dans sa parcelle et lui permettre d'anticiper une nouvelle plantation. Ainsi, outre l'aspect de la mortalité des parcelles, le PépiPIAF pourrait servir à piloter l'irrigation pour les exploitations qui peuvent se permettre d'irriguer (eau disponible, équipement disponible et intérêts économiques pour les producteurs). L'avantage de cette technologie, dans ce dernier cas, serait de pouvoir délivrer la quantité d'eau nécessaire au bon moment et sans gaspillage, à des étapes clés de la croissance printanière pour assurer un bon développement des inflorescences et un bon rendement en huile essentielle. Chez de nombreuses espèces fruitières, ce type d'irrigation a été mis en place de manière automatisée, grâce à des indicateurs dérivés des variations de diamètre, comme l'AMCj (Goldhamer and Fereres, 2001; Ortuño et al., 2004; Intrigliolo et al., 2011).

Par l'identification de la phénologie des plantes, l'utilisation du PépiPIAF fournirait une aide dans la comparaison de dynamiques de croissance ou de capacité de réhydratation suite à une sécheresse entre différents individus ou espèces au champ. Ainsi, il pourrait aider à choisir des variétés sur des critères de vigueur, de déshydratation plus tardive ou de reprise de croissance plus précoce et donc aider à identifier les espèces ou individus plus tolérants au stress hydrique.

Les effets de compétition et de confort azoté apportés par le couvert végétal en inter-rang semblent être en interaction, et plus ou moins forts selon le type de couvert (effet différent entre les deux sites, en dehors de la baisse de rendement). Cela justifie le fait de tester différents couverts végétaux, comme le prévoyait initialement le projet RECITAL. Cette thèse ne s'est focalisée que sur deux modalités : présence et absence d'un couvert. Il serait maintenant intéressant de comparer le développement des lavandins en fonction de plusieurs types de couverts, d'espèces végétales différentes, de densité différente ou encore de différence de cycle végétatif. Les résultats observés ici sur la deuxième et troisième année de développement du Lavandin restent toutefois très encourageants, car le couvert végétal n'a pas eu un effet négatif extrême sur le développement des

Lavandins et leur réponse à la sécheresse. Pour replacer ces effets de compétition sur le développement du Lavandin, la prochaine étape est de lier tous les résultats obtenus dans le projet RECITAL, qui permettront une vue d'ensemble des bénéfices apportés par l'implantation des couverts (gestion des adventices, conclure sur l'apport azoté des légumineuses, lien avec les symptômes de dépérissement à phytoplasme). Il serait aussi intéressant de pouvoir analyser ces effets à plus long terme, sur l'ensemble des années de plantation d'une culture.

5. Conclusion

Pour la première fois, l'absence de récupération de plantes ligneuses suite à une sécheresse intense a été mise en évidence via des variations de diamètres des tiges. La contraction maximale lors de ces sécheresses a été utilisée comme un nouveau seuil d'absence de récupération, le PLD_{max} . Ces résultats mettent en avant l'importance des réservoirs élastiques d'eau des plantes dans les mécanismes de survie en situation de sécheresse, et invitent à déterminer plus précisément leurs rôles et leurs origines dans les mécanismes de survie.

Ces résultats montrés chez les espèces de Lavandes prouvent que les dendromètres sont des outils intégrateurs et que leur utilisation pourrait se révéler informative pour la filière. Ils nous ont permis de distinguer des états hydriques différents entre deux modalités de culture, d'appréhender la dynamique d'installation des contraintes (apportées par les conditions climatiques et/ou le couvert végétal) au champ ainsi que la phénologie globale de la culture. Les réponses à la sécheresse, modérées et sévères, ont aussi été mises en évidence et permettent en particulier d'anticiper la mortalité des plants en situation de sécheresse. Des premiers résultats sur l'impact des couverts végétaux en inter-rang sur le développement du Lavandin en plein champ ont été apportés. Ils montrent que les couverts végétaux étudiés n'ont pas apporté de confort hydrique dans les conditions testées, mais une compétition hydrique. Le stress hydrique s'est installé plus rapidement chez les lavandins en présence d'un couvert lorsque ce dernier était bien développé et que les conditions étaient plus contraignantes, mais l'intensité maximale de la sécheresse estivale a été la même pour les lavandins avec le couvert et avec un sol nu.

Bibliographie

- Adams HD, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford GA, Villegas JC, Breshears DD, Zou CB, Troch PA, Huxman TE** (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proc Natl Acad Sci U S A* **106**: 7063–7066
- Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD** (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat Ecol Evol* **1**: 1285
- Alder NN, Sperry JS, Pockman WT** (1996) Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* **105**: 293–301
- Allen CD, Breshears DD, McDowell NG** (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* **6**: 1–55
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EHT** (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manage* **259**: 660–684
- Alm eras T, Yoshida M, Okuyama T** (2006) Strains inside xylem and inner bark of a stem submitted to a change in hydrostatic pressure. *Trees* **20**: 460
- Alpert P, Ben-Gai T, Baharad A, Benjamini Y, Yekutieli D, Colacino M, Diodato L, Ramis C, Homar V, Romero R, et al** (2002) The paradoxical increase of Mediterranean extreme daily rainfall in spite of decrease in total values. *Geophys Res Lett* **29**: 31-1-31–4
- Ameglio T, Archer P, Cruiziat P, Daudet FA, Valancogne C, Dayau S, Cohen M** (1999) Significance and limits in the use of predawn leaf water potential for tree irrigation. *Plant Soil* **449**: 431–437
- Am eglio T, Cochard H, Ewers FW** (2002) Gelista: a new tool for testing frost hardiness by stem diameter variations on walnut. XXVI Int. Hortic. Congr. Environ. Stress Hortic. Crop. 618. pp 509–514
- Ameglio T, Cruiziat P** (1992) Daily Variations of Stem and Branch Diameter: Short Overview from a Developed Example. *Mech. Swelling*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 193–204
- Am eglio T, Cruiziat P** (1992) Tension/pressure alternation in walnut xylem sap during winter: the role of temperatures [French]. *CR Acad mie des Sci S rie III* **315**: 429–435
- Am eglio T, Morandi B, Corelli-Grappadelli L, Naor A** (2015) Observer l’arbre plut t que le sol. *R ussir Fruits et L gumes* **355**: 4–5

- Anderegg WRL, Berry JA, Field CB** (2012a) Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends Plant Sci* **17**: 693–700
- Anderegg WRL, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LDL, Field CB** (2012b) The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proc Natl Acad Sci U S A* **109**: 233–237
- Anderegg WRL, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, Hood S, Lichstein JW, Macalady AK, McDowell N** (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytol* **208**: 674–683
- Archer P, Améglio T, Valancogne C, Anton A** (2001) Trunk Diameter Variations in Relation to Walnut Water Potential. *Acta Hort* **562**: 47–53
- Avolio E, Pasqualoni L, Federico S, Fornaciari M, Bonofiglio T, Orlandi F, Bellecci C, Romano B** (2008) Correlation between large-scale atmospheric fields and the olive pollen season in Central Italy. *Int J Biometeorol* **52**: 787–796
- Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S** (2010) Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiol Plant* **139**: 280–288
- Bajji M, Kinet J-M, Lutts S** (2002) The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul* **36**: 61–70
- Barigah TS, Bonhomme M, Lopez D, Traore A, Douris M, Venisse J-S, Cochard H, Badel E** (2013a) Modulation of bud survival in *Populus nigra* sprouts in response to water stress-induced embolism. *Tree Physiol* **33**: 261–274
- Barigah TS, Charrier O, Douris M, Bonhomme M, Herbette S, Améglio T, Fichot R, Brignolas F, Cochard H** (2013b) Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Ann Bot* **112**: 1431–1437
- Battany MC, Grismer ME** (2000) Rainfall runoff and erosion in Napa Valley vineyards: effects of slope, cover and surface roughness. *Hydrol Process* **14**: 1289–1304
- Beizhou S, Jie Z, Wiggins NL, Yuncong Y, Guangbo T, Xusheng S** (2012) Intercropping With Aromatic Plants Decreases Herbivore Abundance, Species Richness, and Shifts Arthropod Community Trophic Structure. *Environ Entomol* **41**: 872–879
- Bhaskar R, Ackerly DD** (2006) Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiol Plant* **127**: 353–359
- Biondi F, Rossi S** (2015) Plant-water relationships in the Great Basin Desert of North America derived from *Pinus monophylla* hourly dendrometer records. *Int J Biometeorol* **59**: 939–953
- Blackman CJ, Pfautsch S, Choat B, Delzon S, Gleason SM, Duursma RA** (2016) Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. *Plant Cell Environ* **39**: 2342–2345

- Boudon-Padieu E, Maixner M** (2007) Potential effects of climate change on distribution and activity of insect vectors of grapevine pathogens. Colloq. Int. Pluridiscip. sous l'égide la chaire UNESCO Vin Cult. Dijon 23:
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E** (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* **63**: 625–644
- Brisson N, Levrault F** (2010) Changement Climatique, agriculture et forêt en France : simulation d'impacts sur les principales espèces. Livre Vert du Proj Clim 297–304
- Bristiel P** (2017) Variabilité intraspécifique des stratégies adaptatives à la sécheresse d'une graminée pérenne (*Dactylis glomerata* L.): les compromis fonctionnels des traits aériens et souterrains peuvent-ils expliciter le compromis entre potentiel de croissance et survie au stress ?
- Brodribb TJ** (2009) Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci* **177**: 245–251
- Brodribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S, Burlett R** (2010) Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytol* **188**: 533–542
- Brodribb TJ, Cochard H** (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiol* **149**: 575–584
- Brodribb TJ, Holbrook NM** (2003) Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiol* **132**: 2166–73
- Brodribb TJ, McAdam SAM, Jordan GJ, Martins SCV** (2014) Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proc Natl Acad Sci U S A* **111**: 14489–14493
- Brookshire ENJ, Weaver T** (2015) Long-term decline in grassland productivity driven by increasing dryness. *Nat Commun.* doi: 10.1038/ncomms8148
- Brough DW, Jones HG, Grace J** (1986) Diurnal changes in water content of the stems of apple trees, as influenced by irrigation. *Plant Cell Environ* **9**: 1–7
- Candaele B, Taquin S, Fraty D, Coët J, Gomme A, Bringer** (2019) Le bulletin technique et économique de la filière plantes à parfum. L'essentiel
- Cardinael R, Mao Z, Prieto I, Stokes A, Dupraz C, Kim JH, Jourdan C** (2015) Competition with winter crops induces deeper rooting of walnut trees in a Mediterranean alley cropping agroforestry system. *Plant Soil* **391**: 219–235
- Cavanagh HMA, Wilkinson JM** (2002) Biological activities of Lavender essential oil. *Phyther Res* **16**: 301–308

- Celette F, Findeling A, Gary C** (2009) Competition for nitrogen in an unfertilized intercropping system: The case of an association of grapevine and grass cover in a Mediterranean climate. *Eur J Agron* **30**: 41–51
- Celette F, Gary C** (2013a) Dynamics of water and nitrogen stress along the grapevine cycle as affected by cover cropping. *Eur J Agron* **45**: 142–152
- Celette F, Gary C** (2013b) Dynamics of water and nitrogen stress along the grapevine cycle as affected by cover cropping. *Eur J Agron* **45**: 142–152
- Celette F, Gaudin R, Gary C** (2008) Spatial and temporal changes to the water regime of a Mediterranean vineyard due to the adoption of cover cropping. *Eur J Agron* **29**: 153–162
- Celette F, Wery J, Chantelot E, Celette J, Gary C** (2005) Belowground interactions in a vine (*Vitis vinifera* L.)-tall fescue (*Festuca arundinacea* Shreb.) intercropping system: water relations and growth. *Plant Soil* **276**: 205–217
- Čermák J, Kučera J, Bauerle WL, Phillips N, Hinckley TM** (2007) Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiol* **27**: 181–198
- Čermák J, Palát M, Penka M** (1976) Transpiration flow rate in a full-grown tree of *Prunus avium* L. estimated by the method of heat balance in connection with some meteorological factors. *Biol Plant* **18**: 111–118
- Čermák J, Úlehla J, Kučera J, Penka M** (1982) Sap flow rate and transpiration dynamics in the full-grown oak (*Quercus robur* L.) in floodplain forest exposed to seasonal floods as related to potential evapotranspiration and tree dimensions. *Biol Plant* **24**: 446–460
- Chailan** (2013) Production et marchés des huiles essentielles de lavandes et lavandins. 1–14
- Chaisse E** (2012) Lavande et lavandins en France. 1–31
- Chaisse E, Candaele B, Taquin S, Perrot S, Gomme A** (2013) Le bulletin technique et économique de la filière plantes à parfum. *L'essentiel n°72* 1–8
- Chaisse E, Fontaine M, Candaele B, Sauvaire Y, Gomme A** (2014a) Le bulletin technique et économique de la filière plantes à parfum. *L'essentiel n°78* 1–8
- Chaisse E, Fontaine M, Candaele B, Taquin S, Vial G, Perrot S** (2014b) Le bulletin technique et économique de la filière plantes à parfum. *L'essentiel n°75*
- Chaisse E, Fontaine M, Costes T, Taquin S, Vial G, Perrot S, Bringer-Guerin C** (2017) Chiffres du cihef – campagne 2017. *L'essentiel n°90* 1–8
- Charles DJ, Joly RJ, Simon JE** (1990) Effects of osmotic stress on the essential oil content and composition of peppermint. *Phytochemistry* **29**: 2837–2840
- Charrier G, Améglio T** (2011) The timing of leaf fall affects cold acclimation by interactions with air temperature through water and carbohydrate contents. *Environ Exp Bot* **72**: 351–357

- Charrier G, Delzon S, Domec J-C, Zhang L, Delmas CEL, Merlin I, Corso D, King A, Ojeda H, Ollat N** (2018) Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Sci Adv* **4**: eaa06969
- Choat B** (2013) Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiol* **33**: 669–671
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE** (2018) Triggers of tree mortality under drought. *Nature* **558**: 531
- Choat B, Cobb AR, Jansen S** (2008) Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytol* **177**: 608–626
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG** (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**: 752
- Choat B, Sack L, Holbrook NM** (2007) Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytol* **175**: 686–698
- Chuche J, Danet J-L, Rivoal J-B, Arricau-Bouvery N, Thiéry D** (2018) Minor cultures as hosts for vectors of extensive crop diseases: Does *Salvia sclarea* act as a pathogen and vector reservoir for lavender decline? *J Pest Sci* (2004) **91**: 145–155
- CIHEF CENSO - Un peu d'histoire - Filière des huiles essentielles françaises de lavande et lavandin.**
<http://www.censo-lavande.fr/une-filiere-essentielle/une-filiere-essentielle-114.html>
- Cochard H** (2019) A new mechanism for tree mortality due to drought and heatwaves. *bioRxiv* 531632
- Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S** (2013) Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *J Exp Bot* **64**: 4779–4791
- Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, Eshel A** (2008) Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *J Plant Physiol* **165**: 976–982
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T** (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol Plant* **124**: 410–418
- Cochard H, Peiffer M, Le Gall K, Andre G** (1997) Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations. *J Exp Bot* **48**: 655–663
- Cochard H, Petit G, Torres-Ruiz JM, Delzon S** (2019) XIM4 meeting report, Sept. 25-27 2019, Padua (Italy). *J Plant Hydraul* **6**: e002–e002
- Cong WF, Hoffland E, Li L, Janssen BH, van der Werf W** (2015) Intercropping affects the rate of

- decomposition of soil organic matter and root litter. *Plant Soil* **391**: 399–411
- Cousin MT, Moreau JP, STARON HT, Faivre-Amiot A** (1970) Le Déperissement jaune du lavandin, nouvelle maladie à mycoplasme. *Ann Phytopathol* **2**: 227–237
- Coutagne A** (1939) A la recherche d'une méthode et d'une formule pour mesurer et exprimer le pouvoir évaporant de l'atmosphère. *La Météorologie* 288–292
- Cowan IR** (1965) Transport of Water in the Soil-Plant-Atmosphere System. *J Appl Ecol* **2**: 221
- Crieppam** Lavande-Présentation générale - CRIEPPAM. <http://www.crieppam.fr/centre-regionalise-experimentation-ppam/agronomie-machinisme-transformation-communication/recherche-agronomique/item/40-lavande-presentation-generale>
- Crieppam** Plants sains certifiés - CRIEPPAM. <http://www.crieppam.fr/centre-regionalise-experimentation-ppam/agronomie-machinisme-transformation-communication/plants-sains>
- Cruziat P, Améglio T, Cochard H** (2001) La cavitation : un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. *Mécanique Ind* **2**: 289–298
- Čunderlik I, Moliński W, Raczkowski J** (1996) The monitoring of drying cracks in the tension and opposite wood by acoustic emission and scanning electron microscopy methods. *Holzforschung-International J Biol Chem Phys Technol Wood* **50**: 258–262
- Daudet F-A, Améglio T, Cochard H, Archilla O, Lacoïnte A** (2004) Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *J Exp Bot* **56**: 135–144
- Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H** (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant Cell Environ* **33**: 2101–11
- Despinasse Y** (2015) Diversité chimique et caractérisation de l'impact du stress hydrique chez les lavandes. Université Jean Monnet-Saint-Etienne
- Devine WD, Harrington CA** (2011) Factors affecting diurnal stem contraction in young Douglas-fir. *Agric For Meteorol* **151**: 414–419
- Dixon HH, Joly J** (1895) XII. On the ascent of sap. *Philos Trans R Soc London(B)* 563–576
- Dobbs RC, Scott DRM** (1971) Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas-fir. *Can J For Res* **1**: 80–83
- Domec J-C, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G, Villalbosa-vega R** (2006) Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell Environ* **29**: 26–35
- Downes GM, Drew D, Battaglia M, Schulze D** (2009) Measuring and modelling stem growth and wood formation: An overview. *Dendrochronologia* **27**: 147–157

- Drain M** (2002) Eau et agriculture dans l'espace méditerranéen. *Inf Geogr* **66**: 53–69
- Duchene O, Vian JF, Celette F** (2017) Intercropping with legume for agroecological cropping systems: Complementarity and facilitation processes and the importance of soil microorganisms. A review. *Agric Ecosyst Environ* **240**: 148–161
- Durán Zuazo VH, Martínez JRF, Pleguezuelo CRR, Martínez Raya A, Rodríguez BC** (2006) Soil-erosion and runoff prevention by plant covers in a mountainous area (SE Spain): Implications for sustainable agriculture. *Environmentalist* **26**: 309–319
- Durán Zuazo VH, Rodríguez Pleguezuelo CR, Francia Martínez JR, Cárcelos Rodríguez B, Martínez Raya A, Pérez Galindo P** (2008) Harvest intensity of aromatic shrubs vs. soil erosion: An equilibrium for sustainable agriculture (SE Spain). *CATENA* **73**: 107–116
- Duursma RA, Blackman CJ, López R, Martin-StPaul NK, Cochard H, Medlyn BE** (2019) On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytol* **221**: 693–705
- Fernández JE, Cuevas M V** (2010) Irrigation scheduling from stem diameter variations: a review. *Agric For Meteorol* **150**: 135–151
- Fernandez M** (2019) Mécanismes écophysiological impliqués dans les interactions antagonistes entre le jeune chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et la molinie bleue (*Molinia caerulea* (Moench) L.): rôles des transferts d'azote, des mycorhizes et des rhizodépôts allélochimiques.
- Fichot R, Brignolas F, Cochard H, Ceulemans R** (2015) Vulnerability to drought-induced cavitation in poplars: Synthesis and future opportunities. *Plant, Cell Environ* **38**: 1233–1251
- FranceAgriMer** (2019) Point sur la conjoncture PPAM - Bilan 1er semestre 2019. Plantes à Parfum Aromat médicinales 1–4
- FranceAgriMer** (2018) Note de conjoncture. Plantes à Parfum Aromat médicinales 1–2
- Galán C, García-Mozo H, Vázquez L, Ruiz L, De La Guardia CD, Trigo MM** (2005) Heat requirement for the onset of the *Olea europaea* L. pollen season in several sites in Andalusia and the effect of the expected future climate change. *Int J Biometeorol* **49**: 184–188
- Gaudio N, Balandier P, Dumas Y, Ginisty C** (2011) Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For Ecol Manage* **261**: 489–498
- Genard M, Fishman S, Vercambre G, Huguet J-G, Bussi C, Besset J, Habib R** (2001) A biophysical analysis of stem and root diameter variations in woody plants. *Plant Physiol* **126**: 188–202
- Giorgi F** (2006) Climate change hot-spots. *Geophys Res Lett* **33**: 1–4
- Giorgi F, Lionello P** (2008) Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob Planet Change* **63**: 90–104

- Goldhamer DA, Fereres E** (2001) Irrigation scheduling protocols using continuously recorded trunk diameter measurements. *Irrig Sci* **20**: 115–125
- Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Celis A** (1998) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ* **21**: 397–406
- Goldstein G, Meinzer F, Monasterio M** (1984) The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell Environ* **7**: 179–186
- Guadagno CR, Ewers BE, Speckman HN, Aston TL, Huhn BJ, DeVore SB, Ladwig JT, Strawn RN, Weinig C** (2017) Dead or alive? Using membrane failure and chlorophyll a fluorescence to predict plant mortality from drought. *Plant Physiol* **175**: 223–234
- Lo Gullo MA, Salleo S** (1993) Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze- and summer drought-induced xylem embolism: an ecological interpretation. *Plant Cell Environ* **16**: 511–519
- Gutierrez AP, Ponti L, Cossu QA** (2009) Effects of climate warming on Olive and olive fly (*Bactrocera oleae* (Gmelin)) in California and Italy. *Clim Change* **95**: 195–217
- Hammond WM, Yu KL, Wilson LA, Will RE, Anderegg WRL, Adams HD** (2019) Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. *New Phytol* **223**: 1834–1843
- Hartmann H** (2011) Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Glob Chang Biol* **17**: 642–655
- Hartmann H, Ziegler W, Kolle O, Trumbore S** (2013) Thirst beats hunger—declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytol* **200**: 340–349
- Herbette S, Le Menn A, Rousselle P, Ameglio T, Faltin Z, Branlard G, Eshdat Y, Julien J-L, Drevet JR, Roedel-Drevet P** (2005) Modification of photosynthetic regulation in tomato overexpressing glutathione peroxidase. *Biochim Biophys Acta (BBA)-General Subj* **1724**: 108–118
- Herbette S, Wortemann R, Awad H, Huc R, Cochard H, Barigah TS** (2010) Insights into xylem vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* L.: phenotypic and environmental sources of variability. *Tree Physiol* **30**: 1448–1455
- Hertig E, Jacobeit J** (2008) Downscaling future climate change: Temperature scenarios for the Mediterranean area. *Glob Planet Change* **63**: 127–131
- Herzog KM, Häslner R, Thum R** (1995) Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees* **10**: 94–101
- Hinckley TM, Bruckerhoff DN** (1975) The effects of drought on water relations and stem

shrinkage of *Quercus alba*. Can J Bot **53**: 62–72

Hochberg U, Windt CW, Ponomarenko A, Zhang Y-J, Gersony J, Rockwell FE, Holbrook NM (2017) Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems. Plant Physiol **174**: 764–775

Holbrook N (1995) Stem water storage, In BL Gart. Academic Press, San Diego

Holbrook NM, Sinclair TR (1992) Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem water storage. Plant, Cell Environ **15**: 401–409

Hölttä T, Cochard H, Nikinmaa E, Mencuccini M (2009) Capacitive effect of cavitation in xylem conduits: results from a dynamic model. Plant Cell Environ **32**: 10–21

Hölttä T, Vesala T, Nikinmaa E, Perämäki M, Siivola E, Mencuccini M (2005) Field measurements of ultrasonic acoustic emissions and stem diameter variations. New insight into the relationship between xylem tensions and embolism. Tree Physiol **25**: 237–243

Huck MG, Klepper B (1977) Water Relations of Cotton. II. Continuous Estimates of Plant Water Potential from Stem Diameter Measurements 1. Agron J **69**: 593–597

Huguet J-G, Jaussely B, Orlando P (1985) Appréciation de l'état hydrique d'une plante à partir des variations micrométriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. Agronomie **5**: 733–741

Iglesias A, Garrote L, Flores F, Moneo M (2007) Challenges to manage the risk of water scarcity and climate change in the Mediterranean. Water Resour Manag **21**: 775–788

Intrigliolo DS, Puerto H, Bonet L, Alarcón JJ, Nicolas E, Bartual J (2011) Usefulness of trunk diameter variations as continuous water stress indicators of pomegranate (*Punica granatum*) trees. Agric Water Manag **98**: 1462–1468

IPCC (2014) Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Field CB, Barros VR, Dokken DJ, Mach KJ, Mastrandrea MD, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC, Girma B, Kissel ES, Levy AN, MacCracken S, Mastrandrea PR, White LL, eds. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press.

Irvine J, Grace J (1997) Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. Planta **202**: 455–461

Iteipmai (2017) Compte rendu technique 2016.

- Iteipmai** (1993) Bibliographie dépérissement lavandes et lavandins.
- Jensen ES, Peoples MB, Boddey RM, Gresshoff PM, Henrik HN, Alves BJR, Morrison MJ** (2012) Legumes for mitigation of climate change and the provision of feedstock for biofuels and biorefineries. A review. *Agron Sustain Dev* **32**: 329–364
- John GP, Henry C, Sack L** (2018) Leaf rehydration capacity: Associations with other indices of drought tolerance and environment. *Plant Cell Environ* **41**: 2638–2653
- Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR, McCulloh KA** (2009) Leaf xylem embolism, detected acoustically and by cryo-SEM, corresponds to decreases in leaf hydraulic conductance in four evergreen species. *Plant Cell Environ* **32**: 828–836
- Johnson KM, Jordan GJ, Brodribb TJ** (2018) Wheat leaves embolised by water stress do not recover function upon rewatering. *Plant Cell Environ* **41**: 2704–2714
- Jupa R, Plavcová L, Gloser V, Jansen S** (2016) Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiol* **36**: 756–769
- Kehrli P, Schaerer S, Delabays N, Kessler S** (2010) *Hyalesthes obsoletus*, vecteur du boi noir de la vigne : répartition et biologie. *Rev Suisse Vitic Arboric Hortic* **42**: 190–196
- Kerstiens G** (1996) Cuticular water permeability and its physiological significance. *J Exp Bot* **47**: 1813–1832
- Klein T** (2014) The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct Ecol* **28**: 1313–1320
- Kleinwächter M, Paulsen J, Bloem E, Schnug E, Selmar D** (2015) Moderate drought and signal transducer induced biosynthesis of relevant secondary metabolites in thyme (*Thymus vulgaris*), greater celandine (*Chelidonium majus*) and parsley (*Petroselinum crispum*). *Ind Crops Prod* **64**: 158–166
- Klepper B** (1968) Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiol* **43**: 1931–4
- Klepper B, Browning VD, Taylor HM** (1971) Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiol* **48**: 683–685
- Knipfer T, Cuneo IF, Earles JM, Reyes C, Brodersen CR, McElrone AJ** (2017) Storage compartments for capillary water rarely refill in an intact woody plant. *Plant Physiol* **175**: 1649–1660
- Knipfer T, Reyes C, Earles JM, Berry ZC, Johnson DM, Brodersen CR, McElrone AJ** (2019) Spatiotemporal coupling of vessel cavitation and discharge of stored xylem water in a tree sapling. *Plant Physiol* **179**: 1658–1668
- Kramer PJ** (1988) Changing concepts regarding plant water relations. *Plant, Cell Environ* **11**: 565–568

- Laaidi K** (1997) Bioclimatologie d'une plante xérophile du Sud de la France : le Chêne kermès. *Sécheresse* **1**: 21–28
- Lamont BB, Lamont HC** (2000) Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiol Plant* **110**: 64–71
- Larter M, Brodribb TJ, Pfautsch S, Burlett R, Cochard H, Delzon S** (2015) Extreme aridity pushes trees to their physical limits. *Plant Physiol* **168**: 804–807
- Lebourgeois F, Piedallu C** (2005) Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Rev For Française* **57**: 331–356
- Lelièvre F, Sala S, Ruget F, Volaire F** (2011) Evolution climatique du Sud de la France 1950-2009. Proj. CLIMFOUREL PSDR-3, Régions LR, MP, RA, Série Les Focus PSDR3
- Lens F, Picon-Cochard C, Delmas CEL, Signarbieux C, Buttler A, Cochard H, Jansen S, Chauvin T, Doria LC, Del Arco M, et al** (2016) Herbaceous Angiosperms Are Not More Vulnerable to Drought-Induced Embolism Than Angiosperm Trees. *Plant Physiol* **172**: 661–667
- Lens F, Tixier A, Cochard H, Sperry JS, Jansen S, Herbette S** (2013) Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Curr Opin Plant Biol* **16**: 287–292
- Lewis AM** (1988) A Test of the Air-Seeding Hypothesis Using Sphagnum Hyalocysts . *Plant Physiol* **87**: 577–582
- Li L, Zhang L, Zhang F** (2013) Crop Mixtures and the Mechanisms of Overyielding. *Encycl Biodivers* **2**: 382–395
- Li S, Feifel M, Karimi Z, Schuldt B, Choat B, Jansen S** (2015) Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. *Tree Physiol* **36**: 179–192
- Li Y, Ran W, Zhang R, Sun S, Xu G** (2009) Facilitated legume nodulation, phosphate uptake and nitrogen transfer by arbuscular inoculation in an upland rice and mung bean intercropping system. *Plant Soil* **315**: 285–296
- Liebman M, Dyck E** (1993) Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecol Appl* **3**: 92–122
- Lintunen A, Paljakka T, Riikonen A, Lindén L, Lindfors L, Nikinmaa E, Hölttä T** (2015) Irreversible diameter change of wood segments correlates with other methods for estimating frost tolerance of living cells in freeze-thaw experiment: a case study with seven urban tree species in Helsinki. *Ann For Sci* **72**: 1089–1098
- Lionello P, Malanotte-Rizzoli P, Boscolo R, Alpert P, Artale V, Li L, Luterbacher J, May W, Trigo R, Tsimplis M, et al** (2006) The Mediterranean climate: An overview of the main characteristics and issues. *Dev Earth Environ Sci* **4**: 1–26
- Lockhart JA** (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation. *J Theor Biol* **8**: 264–275

- Löf M** (2000) Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Can J For Res* **30**: 855–864
- Löf M, Welander NT** (2004) Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Ann For Sci* **64**: 781–788
- Loustau D, Berbigier P, Roumagnac P, Arruda-Pacheco C, David JS, Ferreira MI, Pereira JS, Tavares R** (1996) Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. *Oecologia* **107**: 33–42
- Maherali H, DeLucia EH** (2001) Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia* **129**: 481–491
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB** (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* **85**: 2184–2199
- Martin-StPaul N, Delzon S, Cochard H** (2017) Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecol Lett* **20**: 1437–1447
- Martínez-Vilalta J, Piñol J, Beven K** (2002) A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: An application to climate change in the Mediterranean. *Ecol Modell* **155**: 127–147
- Martínez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J, Mencuccini M** (2014) A new look at water transport regulation in plants. *New Phytol* **204**: 105–115
- De Martonne E** (1926) Aréisme et indice d'aridité. *Comptes rendus Académie des Sci* **181**: 1395–1398
- Mayr S, Rosner S** (2011) Cavitation in dehydrating xylem of *Picea abies*: Energy properties of ultrasonic emissions reflect tracheid dimensions. *Tree Physiol* **31**: 59–67
- McCutchan H, Shackel KA** (1992) Stem-water Potential as a Sensitive Indicator of Water Stress in Prune Trees (*Prunus domestica* L. cv. French). *J Am Soc Hortic Sci* **117**: 607–611
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG** (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* **178**: 719–739
- McDowell NG** (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol* **155**: 1051–1059
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M** (2011) The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol Evol* **26**: 523–532
- McDowell NG, Fisher RA, Xu C, Domec JC, Hölttä T, Mackay DS, Sperry JS, Boutz A, Dickman L, Gehres N** (2013) Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel–experiment framework. *New Phytol* **200**: 304–321

- McDowell NG, Sevanto S** (2010) The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? *New Phytol* **186**: 264–266
- McElrone AJ, Choat B, Gambetta GA, Brodersen CR** (2013) Water Uptake and Transport in Vascular Plants | Learn Science at Scitable. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/water-uptake-and-transport-in-vascular-plants-103016037/>
- Meinzer FC, Clearwater MJ, Goldstein G** (2001) Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environ Exp Bot* **45**: 239–262
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G, Woodruff D** (2003) Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ* **26**: 1147–1155
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR** (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Funct Ecol* **23**: 922–930
- Meinzer FC, Woodruff DR, Marias DE, Smith DD, McCulloh KA, Howard AR, Magedman AL** (2016) Mapping ‘hydroscares’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecol Lett* **19**: 1343–1352
- Milburn JA, Johnson RPC** (1966) The conduction of sap. *Planta* **69**: 43–52
- Molz FJ, Klepper B** (1973) On the mechanism of water-stress-induced stem deformation. *Agron J* **65**: 304–306
- Moriana A, Fereres E** (2002) Plant indicators for scheduling irrigation of young olive trees. *Irrig Sci* **21**: 83–90
- Moss RH, Edmonds JA, Hibbard KA, Manning MR, Rose SK, van Vuuren DP, Carter TR, Emori S, Kainuma M, Kram T, et al** (2010) The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* **463**: 747–756
- Nardini A, Battistuzzo M, Savi T** (2013) Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytol* **200**: 322–329
- Nardini A, Salleo S, Lo Gullo MA, Pitt F** (2000) Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecol* **148**: 139–147
- Nardini A, Tyree MT, Salleo S** (2001) Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiol* **125**: 1700–1709
- Naumann G, Alfieri L, Wyser K, Mentaschi L, Betts RA, Carrao H, Spinoni J, Vogt J, Feyen L** (2018) Global Changes in Drought Conditions Under Different Levels of Warming. *Geophys Res Lett* **45**: 3285–3296
- Naviner B** (2002) Routes et paysages de la lavande : essai d'économie politique du paysage.
- Niez B, Dlouha J, Moulia B, Badel E** (2019) Water-stressed or not, the mechanical acclimation is

a priority requirement for trees. *Trees* **33**: 279–291

- Nowak M, Kleinwachter M, Manderscheid R, Weigel H-J, Selmar D** (2010) Drought stress increases the accumulation of monoterpenes in sage (*Salvia officinalis*), an effect that is compensated by elevated carbon dioxide concentration. *J Appl Bot Food Qual* **83**: 133–136
- O'Brien MJ, Leuzinger S, Philipson CD, Tay J, Hector A** (2014) Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nat Clim Chang* **4**: 710–714
- Offenthaler I, Hietz P, Richter H** (2001) Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. *Trees* **15**: 215–221
- Oppenheimer HR, Leshem B** (1966) Critical thresholds of dehydration in leaves of *Nerium oleander* L. *Protoplasma* **61**: 302–321
- Oren R, Pataki DE** (2001) Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. *Oecologia* **127**: 549–559
- Ortuño MF, Alarcón JJ, Nicolás E, Torrecillas A** (2004) Comparison of continuously recorded plant-based water stress indicators for young lemon trees. *Plant Soil* **267**: 263–270
- Ortuño MF, Brito JJ, Conejero W, García-Orellana Y, Torrecillas A** (2009) Using continuously recorded trunk diameter fluctuations for estimating water requirements of lemon trees. *Irrig Sci* **27**: 271
- Ortuño MF, Conejero W, Moreno F, Moriana A, Intrigliolo DS, Biel C, Mellisho CD, Pérez-Pastor A, Domingo R, Ruiz-Sánchez MC** (2010) Could trunk diameter sensors be used in woody crops for irrigation scheduling? A review of current knowledge and future perspectives. *Agric Water Manag* **97**: 1–11
- Panassiti B, Breuer M, Marquardt S, Biedermann R** (2013) Influence of environment and climate on occurrence of the cixiid planthopper *Hyalesthes obsoletus*, the vector of the grapevine disease 'bois noir.' *Bull Entomol Res* **103**: 621–633
- Pappa VA, Rees RM, Walker RL, Baddeley JA, Watson CA** (2012) Legumes intercropped with spring barley contribute to increased biomass production and carry-over effects. *J Agric Sci* **150**: 584–594
- Peñuelas J, Munné-Bosch S** (2010) Potentially immortal? *New Phytol* **187**: 564–567
- Perämäki M, Nikinmaa E, Sevanto S, Ilvesniemi H, Siivola E, Hari P, Vesala T** (2001) Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: an analysis using a dynamic sap flow model. *Tree Physiol* **21**: 889–897
- Petrov V, Hille J, Mueller-Roeber B, Gechev TS** (2015) ROS-mediated abiotic stress-induced programmed cell death in plants. *Front Plant Sci* **6**: 69
- Pfautsch S, Hölttä T, Mencuccini M** (2015) Hydraulic functioning of tree stems—fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. *Tree Physiol* **35**: 706–722

- Pockman WT, Sperry JS** (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *Am J Bot* **87**: 1287–1299
- Ponomarenko A, Vincent O, Pietriga A, Cochard H, Badel É, Marmottant P** (2014) Ultrasonic emissions reveal individual cavitation bubbles in water-stressed wood. *J R Soc Interface* **11**: 20140480
- PPAM de France** Les plantes à parfum - PPAM de France. <https://www.ppamdefrance.com/les-plantes-a-parfum/>
- Pratt RB, Jacobsen AL** (2017) Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant Cell Environ* **40**: 897–913
- Quaglino F, Zhao Y, Casati P, Bulgari D, Bianco PA, Wei W, Davis RE** (2013) “Candidatus *Phytoplasma solani*”, a novel taxon associated with stolbur- and bois noir-related diseases of plants. *Int J Syst Evol Microbiol* **63**: 2879–2894
- Ratzmann G, Meinzer FC, Tietjen B** (2019) Iso / Anisohdry : Still a Useful Concept. *Trends Plant Sci* **24**: 191–194
- Rennenberg H, Dannenmann M, Gessler A, Kreuzwieser J, Simon J, Papen H** (2009) Nitrogen balance in forest soils: Nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biol* **11**: 4–23
- Rodriguez-Lovelle B, Soyer J, Molot C** (2000) Incidence of permanent grass cover on grapevine phenological evolution and grape berry ripening. *Acta Hort* 241–248
- De Roo L, Vergeynst LL, De Baerdemaeker NJF, Steppe K** (2016) Acoustic emissions to measure drought-induced cavitation in plants. *Appl Sci* **6**: 1–15
- Rosner S, Klein A, Wimmer R, Karlsson B** (2006) Extraction of features from ultrasound acoustic emissions: a tool to assess the hydraulic vulnerability of Norway spruce trunkwood? *New Phytol* **171**: 105–116
- Rossi S, Deslauriers A, Griçar J, Seo JW, Rathgeber CBK, Anfodillo T, Morin H, Levanic T, Oven P, Jalkanen R** (2008) Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Glob Ecol Biogeogr* **17**: 696–707
- Rowland L, Da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, et al** (2015) Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* **528**: 119–122
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM** (2003) The “hydrology” of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell Environ* **26**: 1343–1356
- Sala A** (2009) Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. *Proc Natl Acad Sci U S A* **106**: 2009
- Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC** (2012) Carbon dynamics in trees: Feast or famine? *Tree Physiol*

32: 764–775

- Sánchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Swetnam TW, Zavala MA** (2012) Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case of southern Iberian pine plantations. *For Ecol Manage* **271**: 158–169
- De Schepper V, van Dusschoten D, Copini P, Jahnke S, Steppe K** (2012) MRI links stem water content to stem diameter variations in transpiring trees. *J Exp Bot* **63**: 2645–2653
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA, Hammel HT** (1965) Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* (80-) **148**: 339–346
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-wilhelm F** (2007) Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell Environ* **30**: 236–248
- Scholz FG, Phillips NG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G** (2011) Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size. **4**: 341–361
- Schulze E-D, Čermák J, Matyssek M, Penka M, Zimmermann R, Vasíček F, Gries W, Kučera J** (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees — a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia* **66**: 475–483
- Schuster AC, Burghardt M, Riederer M** (2017) The ecophysiology of leaf cuticular transpiration: are cuticular water permeabilities adapted to ecological conditions? *J Exp Bot* **68**: 5271–5279
- Schwinnig S, Ehleringer JR** (2001) Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *J Ecol* **89**: 464–480
- Sémétey O, Gaudin J, Danet J-L, Salar P, Theil S, Fontaine M, Krausz M, Chaisse E, Eveillard S, Verdin E** (2018) Lavender Decline in France Is Associated with Chronic Infection by Lavender-Specific Strains of “*Candidatus Phytoplasma solani*.” *Appl Environ Microbiol* **84**: e01507-18
- Sevanto S, Vesala T, Peramaki M, Nikinmaa E** (2002) Time lags for xylem and stem diameter variations in a Scots pine tree. *Plant, Cell Environ* **25**: 1071–1077
- Sforza R, Bourgoïn T, Wilson SW, Boudon-Padieu E** (1999) Field observations, laboratory rearing and descriptions of immatures of the planthopper *Hyalesthes obsoletus* (Hemiptera : Cixiidae). *Eur J Entomol* **96**: 409–418
- Sharma P, Jha AB, Dubey RS, Pessaraki M** (2012) Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J Bot* **2012**: 1–26
- Skelton R** (2019) Of Storage and Stems: Examining the Role of Stem Water Storage in Plant Water Balance. *Plant Physiol* **179**: 1433–1434
- Skelton RP, West AG, Dawson TE** (2015) Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse

- regions using functional traits. *Proc Natl Acad Sci U S A* **112**: 5744–5749
- Smith MW, Wolf ME, Cheary BS, Carroll BL** (2001) Allelopathy of bermudagrass, tall fescue, redroot pigweed, and cutleaf evening primrose on pecan. *HortScience* **36**: 1047–1048
- Sperry JS, Adler FR, Campbell GS, Comstock JP** (1998) Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell Environ* **21**: 347–359
- Sperry JS, Hacke UG** (2002) Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Funct Ecol* **16**: 367–378
- Steppe K, Lemeur R** (2004) An experimental system for analysis of the dynamic sap-flow characteristics in young trees: results of a beech tree. *Funct Plant Biol* **31**: 83–92
- Steppe K, De Pauw DJW, Lemeur R, Vanrolleghem PA** (2006a) A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiol* **26**: 257–273
- Steppe K, Saveyn A, Vermeulen K, Lemeur R** (2006b) A comprehensive model for simulating stem diameter fluctuations and radial stem growth. III Int. Symp. Model. Plant Growth, Environ. Control Farm Manag. Prot. Cultiv. 718. pp 35–42
- Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler RON, Miller GAD** (2012) ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant Cell Environ* **35**: 259–270
- Taiz L, Zeiger E** (2010) *Plant Physiology* fifth edition. Sunderland, Massachusetts, USA Sinauer Assoc inc, publishers. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Tanasijevic L, Todorovic M, Pereira LS, Pizzigalli C, Lionello P** (2014) Impacts of climate change on olive crop evapotranspiration and irrigation requirements in the Mediterranean region. *Agric Water Manag* **144**: 54–68
- Tardieu F, Simonneau T** (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J Exp Bot* **49**: 419–432
- Thomas H** (2002) Ageing in plants. *Mech Ageing Dev.* doi: 10.1016/S0047-6374(01)00420-1
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC** (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc Natl Acad Sci U S A* **102**: 8245–8250
- Trenbath BR** (1993) Intercropping for the management of pests and diseases. *F Crop Res* **34**: 381–405
- Trueba S, Pan R, Scoffoni C, John GP, Davis SD, Sack L** (2019) Thresholds for leaf damage due to dehydration: declines of hydraulic function, stomatal conductance and cellular integrity precede those for photochemistry. *New Phytol* **223**: 134–149
- Tubiello FN, Soussana J-F, Howden SM** (2007) Crop and pasture response to climate change. *Proc Natl Acad Sci U S A* **104**: 19686–19690

- Tyree MT, Cochard H, Cruiziat P, Sinclair B, Ameglio T** (1993) Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. *Plant Cell Environ* **16**: 879–882
- Tyree MT, Dixon MA** (1983) Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.?: Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiol* **72**: 1094–1099
- Tyree MT, Sperry JS** (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Biol* **40**: 19–36
- Tyree MT, Yang S** (1990) Water-storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms. *Planta* **182**: 420–426
- Upton T, Andrews S** (2004) The genus *Lavandula*, Royal Bota.
- Urli M, Porté AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S** (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol* **33**: 672–683
- Valdés-Gómez H, Fermaud M, Roudet J, Calon nec A, Gary C** (2008) Grey mould incidence is reduced on grapevines with lower vegetative and reproductive growth. *Crop Prot* **27**: 1174–1186
- Valdès Gomez H** (2007) Relations entre états de croissance de la vigne et maladies cryptogamiques sous différentes modalités d'entretien du sol en région méditerranéenne. École nationale supérieure agronomique (Montpellier)
- Vergeynst LL, Dierick M, Bogaerts JAN, Cnudde V, Steppe K** (2014) Cavitation: a blessing in disguise? New method to establish vulnerability curves and assess hydraulic capacitance of woody tissues. *Tree Physiol* **35**: 400–409
- Vergeynst LL, Sause MGR, De Baerdemaeker NJF, De Roo L, Steppe K** (2016) Clustering reveals cavitation-related acoustic emission signals from dehydrating branches. *Tree Physiol* **36**: 786–796
- Vieira J, Rossi S, Campelo F, Freitas H, Nabais C** (2013) Seasonal and daily cycles of stem radial variation of *Pinus pinaster* in a drought-prone environment. *Agric For Meteorol* **180**: 173–181
- Wahbi S, Maghraoui T, Hafidi M, Sanguin H, Oufdou K, Prin Y, Duponnois R, Galiana A** (2016) Enhanced transfer of biologically fixed N from faba bean to intercropped wheat through mycorrhizal symbiosis. *Appl Soil Ecol* **107**: 91–98
- Waring RH, Running SW** (1978) Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant Cell Environ* **1**: 131–140
- Waring RH, Whitehead D, Jarvis PG** (1979) The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant Cell Environ* **2**: 309–317
- Wheeler JK, Huggett BA, Tofte AN, Rockwell FE, Holbrook NM** (2013) Cutting xylem under

tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant Cell Environ* **36**: 1938–1949

White PJ, George TS, Gregory PJ, Bengough AG, Hallett PD, McKenzie BM (2013) Matching roots to their environment. *Ann Bot* **112**: 207–222

Wolkerstorfer S V, Rosner S, Hietz P (2012) An improved method and data analysis for ultrasound acoustic emissions and xylem vulnerability in conifer wood. *Physiol Plant* **146**: 184–191

Yvin C (2010) Synthèse des recherches conduites depuis 1994 sur les dépérissements des lavandes et lavandins. iteipmai.

Yvin C, Chaisse E, Fontaine M, Rivoal JB, Verdin E, Nicolè F, Jourdan P, Savarit P, Gallois I (2017) Dépérissement de la lavande et du lavandin : mise en œuvre d'un programme de recherches appliquées afin d'apporter des solutions de lutte aux producteurs. *Innov Agron* **55**: 107–120

Zapater M, Bréda N, Bonal D, Pardonnet S, Granier A (2013) Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15- to 25-year-old mixed stand. *Ann For Sci* **70**: 31–39

Zegada-Lizarazu W, Izumi Y, Iijima M (2006) Water competition of intercropped pearl millet with cowpea under drought and soil compaction stresses. *Plant Prod Sci* **9**: 123–132

Zweifel R (2016) Radial stem variations - a source of tree physiological information not fully exploited yet. *Plant, Cell Environ* **39**: 231–232

Zweifel R, Haeni M, Buchmann N, Eugster W (2016) Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytol* **211**: 839–849

Zweifel R, Item H, Häslér R (2001) Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiol* **21**: 869–877

Zweifel R, Item H, Häslér R (2000) Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* **15**: 50–57

Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ (2007) Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: Interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *J Exp Bot* **58**: 2113–2131

Zweifel R, Zeugin F (2008) Ultrasonic acoustic emissions in drought-stressed trees - More than signals from cavitation? *New Phytol* **179**: 1070–1079

Zweifel R, Zimmermann L, Newbery DM (2005) Modeling tree water deficit from microclimate: An approach to quantifying drought stress. *Tree Physiol* **25**: 147–156

Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006) Intra-annual radial growth and water relations of trees: Implications towards a growth mechanism. *J Exp Bot* **57**: 1445–1459

Annexes 1 - Valorisations

Article académique soumis

Lamacque L, Charrier G, Farnese F dos S, Lemaire B, Améglio T, Herbette S (2020) Drought-induced mortality: stem diameter variation reveals a point of no recovery in lavender species. [Plant Physiology, février 2020]

Posters

Lamacque, L., Lemaire, B., Costes, T., Améglio, T. (2018). *Evaluation de l'impact du stress hydrique et de la culture inter-rang sur la physiologie des lavandes et des lavandins cultivés*. Presented at 10. Les Rencontres du Végétal, Angers, FRA (2018-12-04 - 2018-12-05).

Lamacque, L., Sabin, F., Améglio, T., Charrier, G., Herbette, S. (2019). Variations of the stem diameter as an indicator of plant mortality under extreme drought in lavender. In: *XIM4 - Fourth Xylem International Meeting* (p. 81). Presented at 4th Xylem International Meeting, Padoue, ITA (2019-09-25 - 2019-09-27). ITA : Univ. Degli Studi Di Padova. 85 p.

Communications orales

Herbette, S., Améglio, T., Lemaire, B., Lamacque, L. (2018). *Adaptation aux changements climatiques : exemples de travaux de recherche et focus sur le programme RECITAL*. Presented at Les rendez-vous d'herbalia, Chemillé-en-Anjou, FRA (2018-01-17 - 2018-01-18). Chemillé, FRA : ITEIPMAI. 19 p.

Lamacque, L (2018). *Journée RECITAL – présentation des premiers résultats de la thèse*, à la Station Sud-Est de l'Iteipmai, Montboucher-sur-Jabron, FRA (2018-05-28).

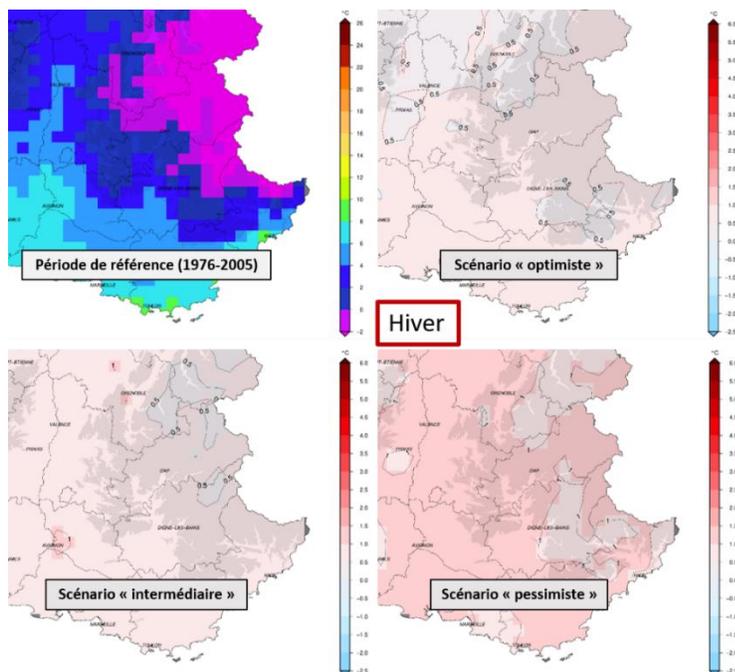
Lamacque, L (2018). *RECITAL – résistance à la sécheresse des lavandes et des lavandins*, Matinée technique, Monieux, FRA (2018-09-28).

Lamacque, L (2019). *RECITAL – résultats sur la résistance à la sécheresse des lavandes et des lavandins*, Matinée technique, Station du Crieppam à Manosque, FRA (2019-03-06).

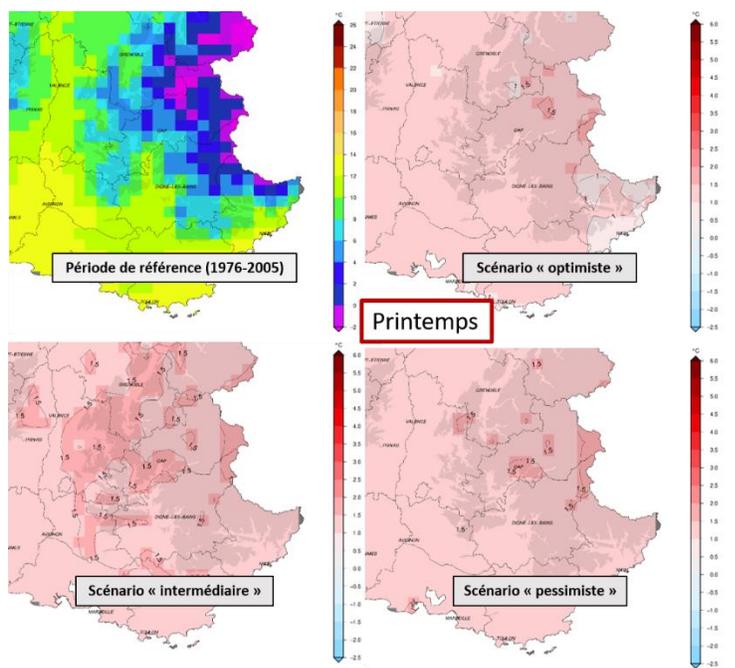
Lamacque, L. (2019). *Réponses aux sécheresses extrêmes de la lavande fine et du lavandin cultivés : impact de la culture inter-rang..* Presented at JED de l'ED SVSAE, Clermont-Fd, FRA (2019-05-23 - 2019-05-24). UCA. 1 p.

Annexe 2 - Cartes climatiques du Chapitre 1

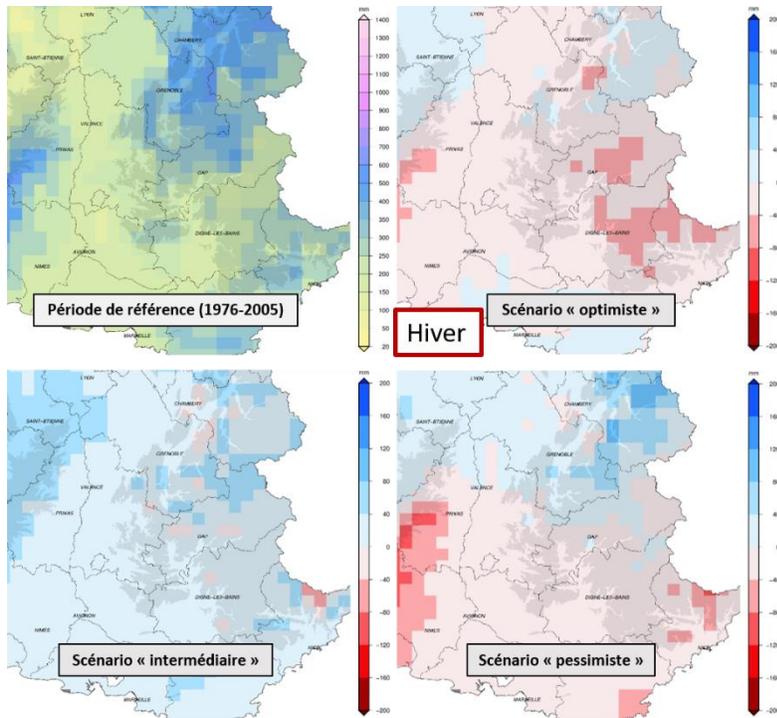
Horizon proche



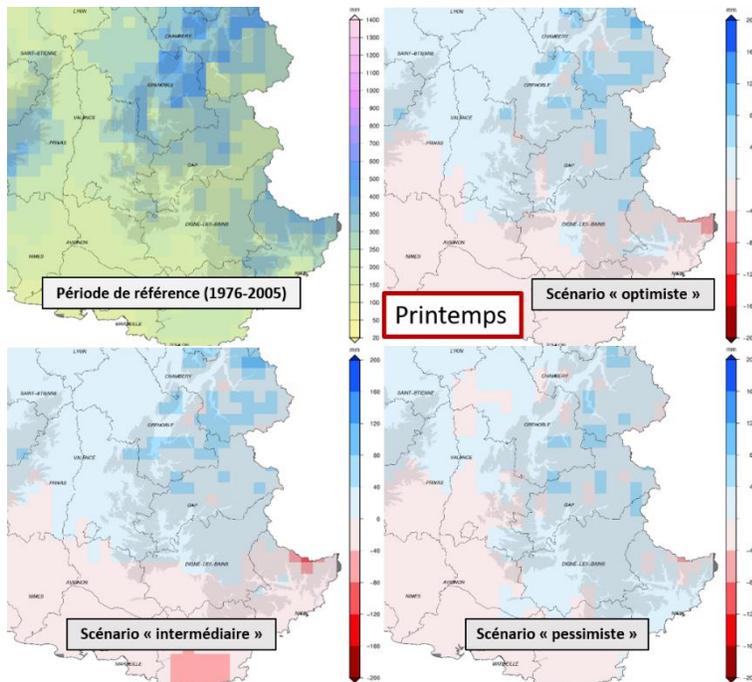
Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en hiver entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) au printemps entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

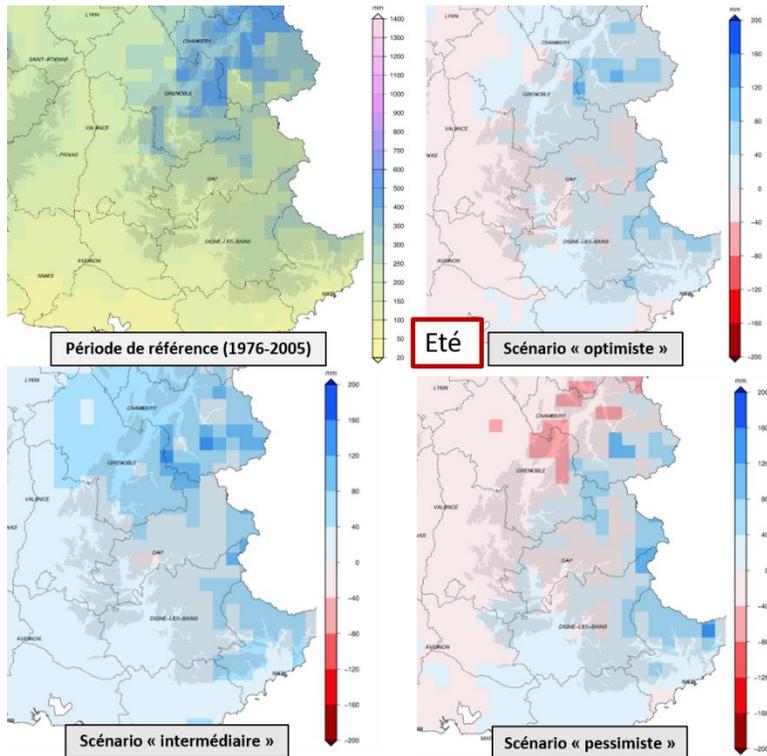


Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en hiver entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

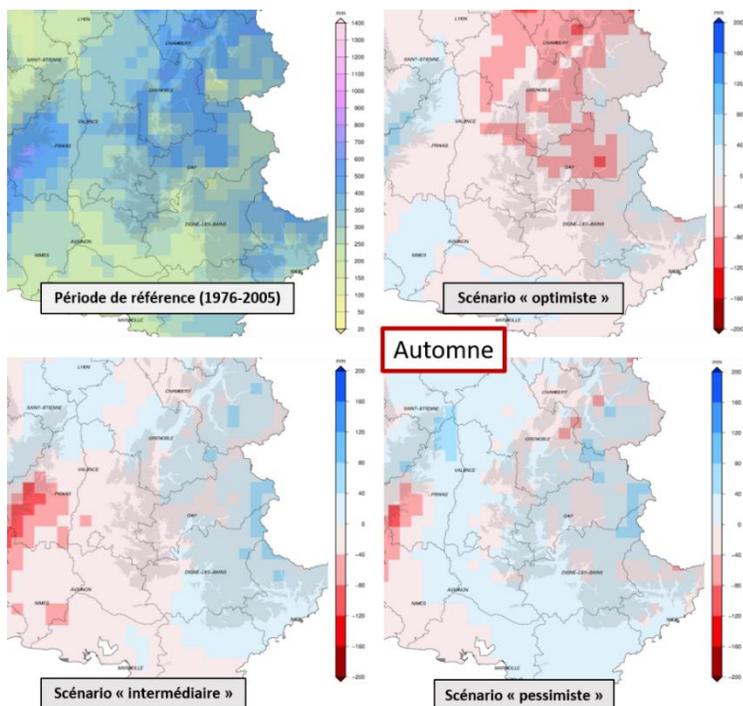


Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) au printemps entre la période de référence (1976-2005) et le futur proche (2021-2050), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

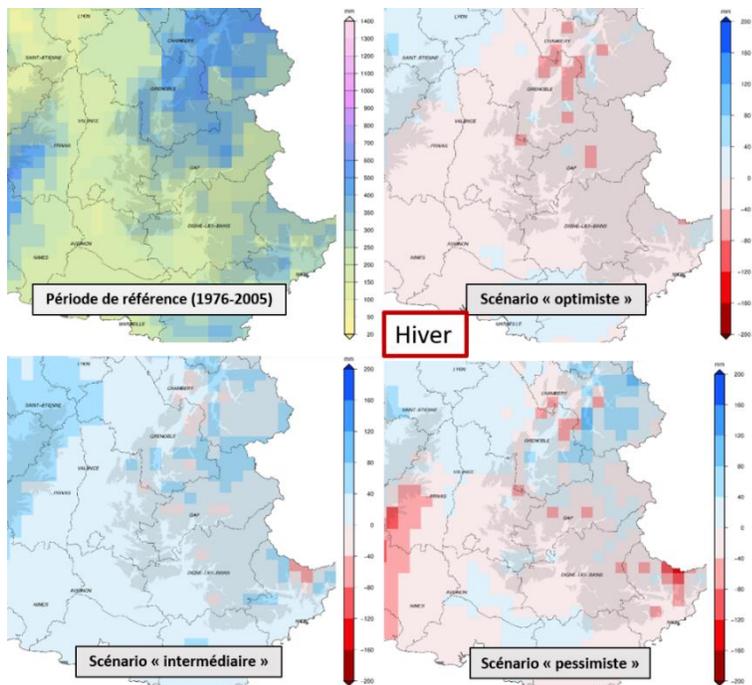
Horizon moyen



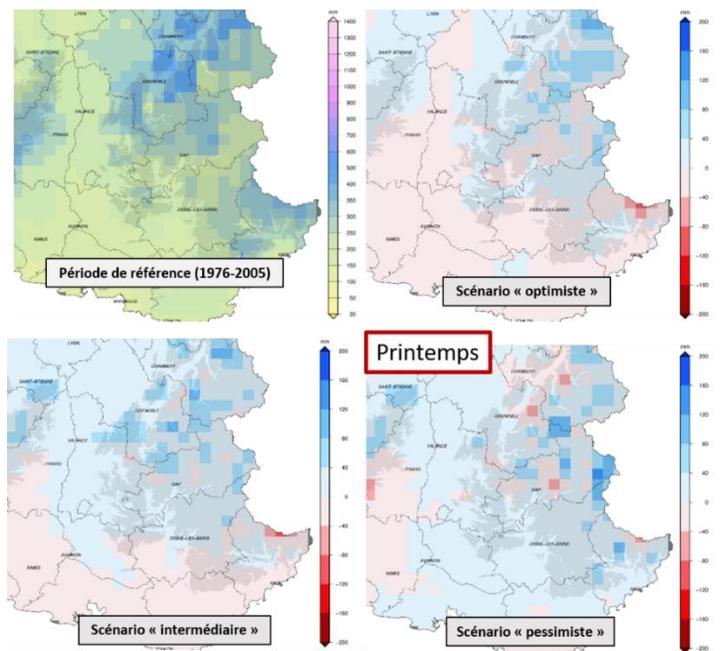
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



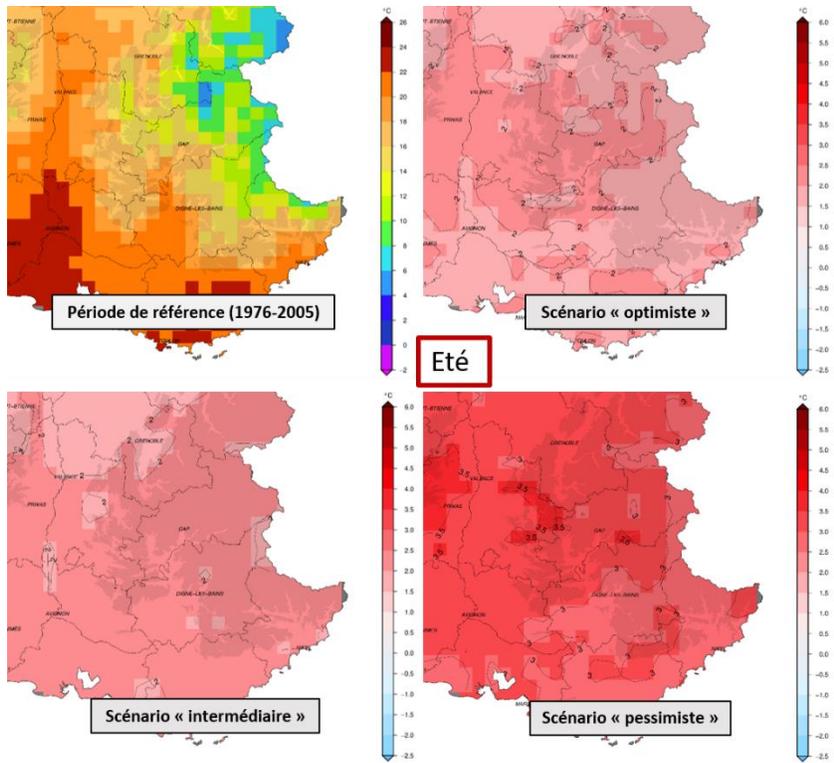
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



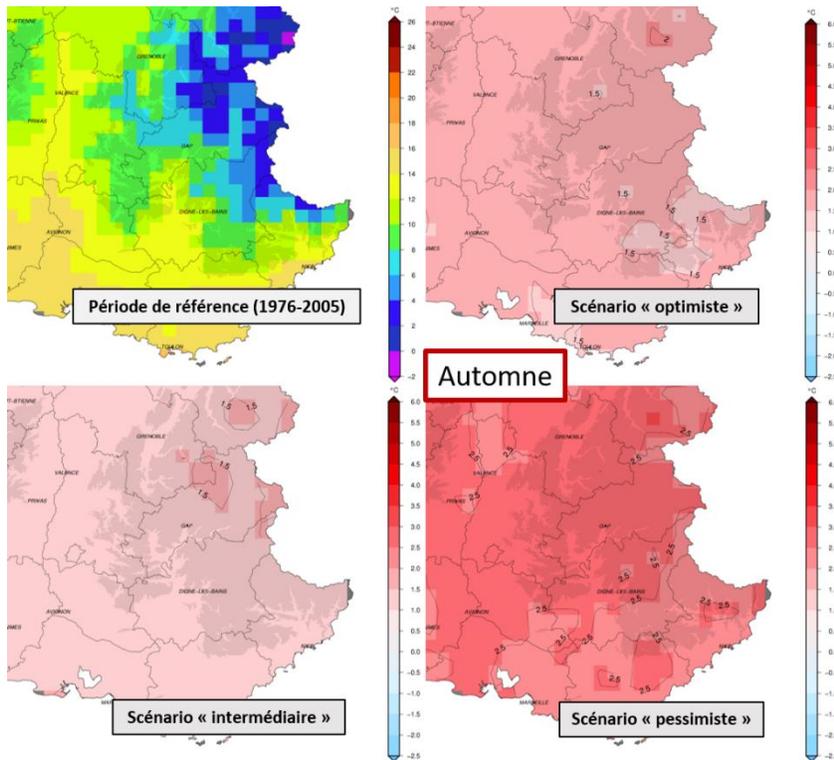
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en hiver entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat



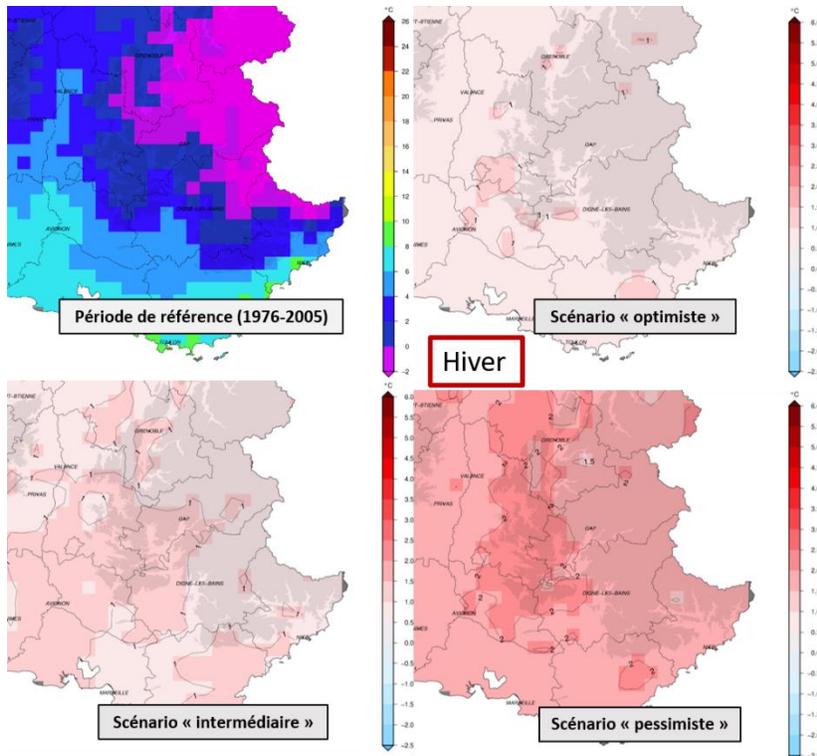
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) au printemps entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



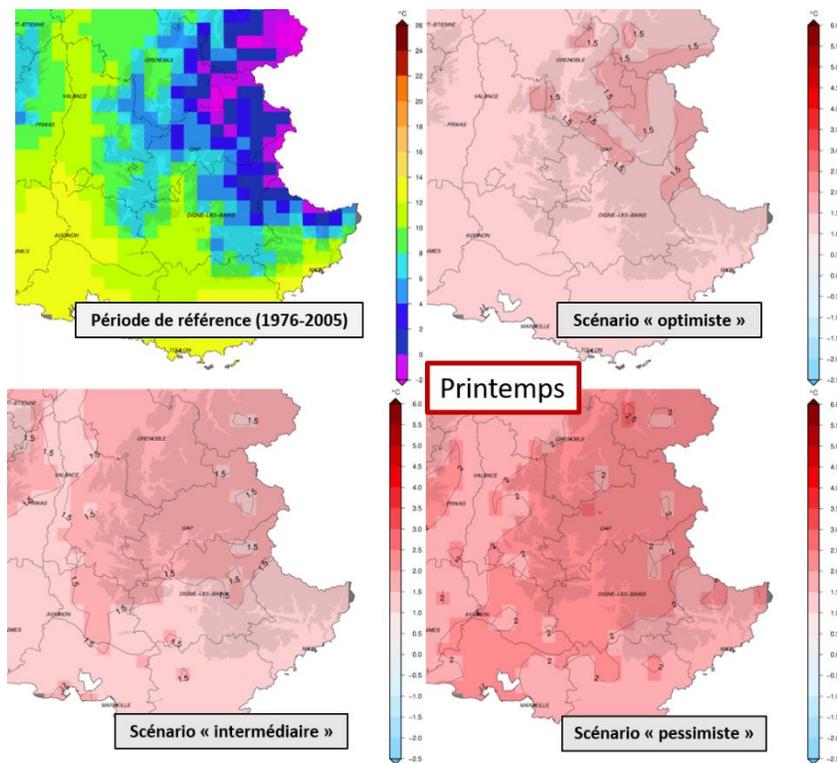
Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

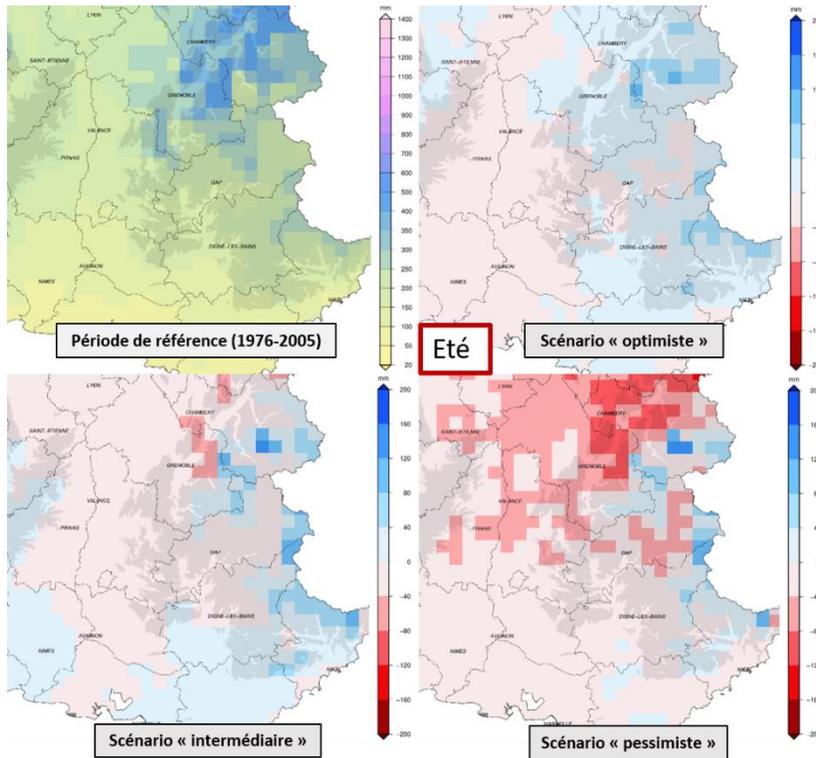


Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en hiver entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

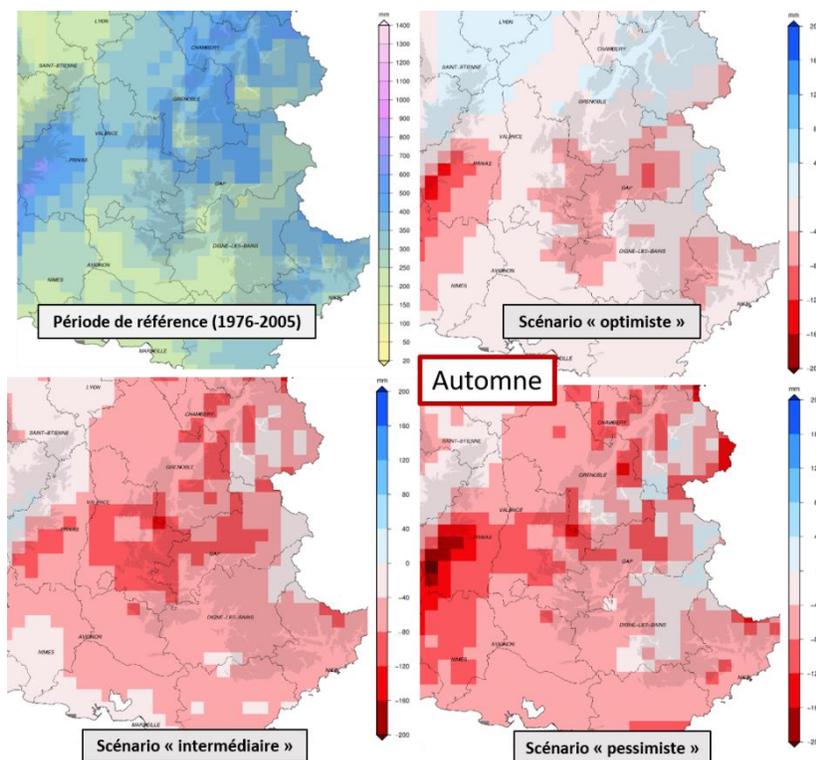


Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) au printemps entre la période de référence (1976-2005) et le futur moyen (2051-2070), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

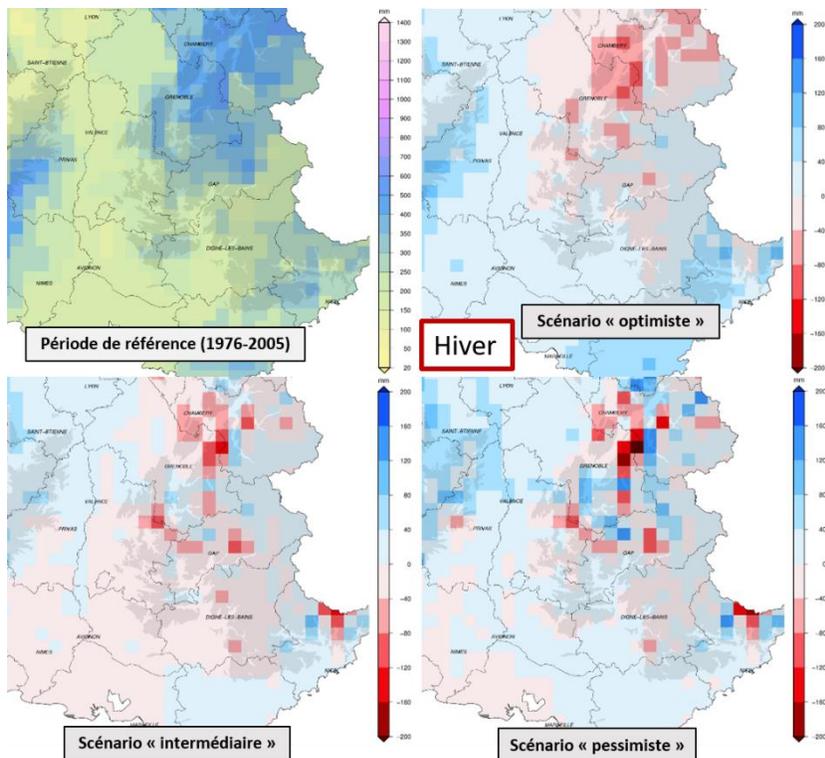
Horizon lointain



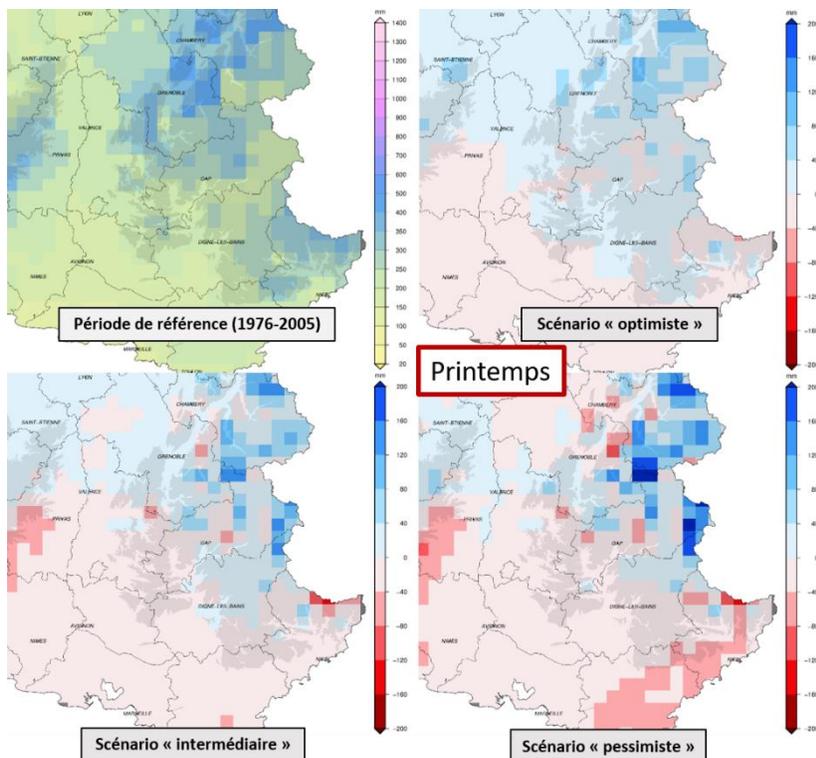
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



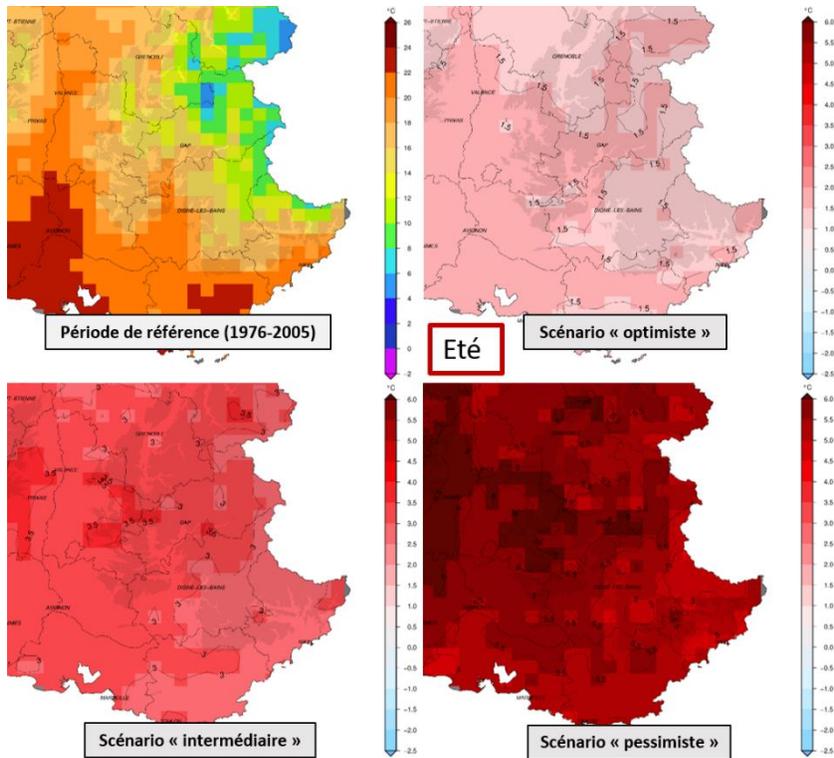
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



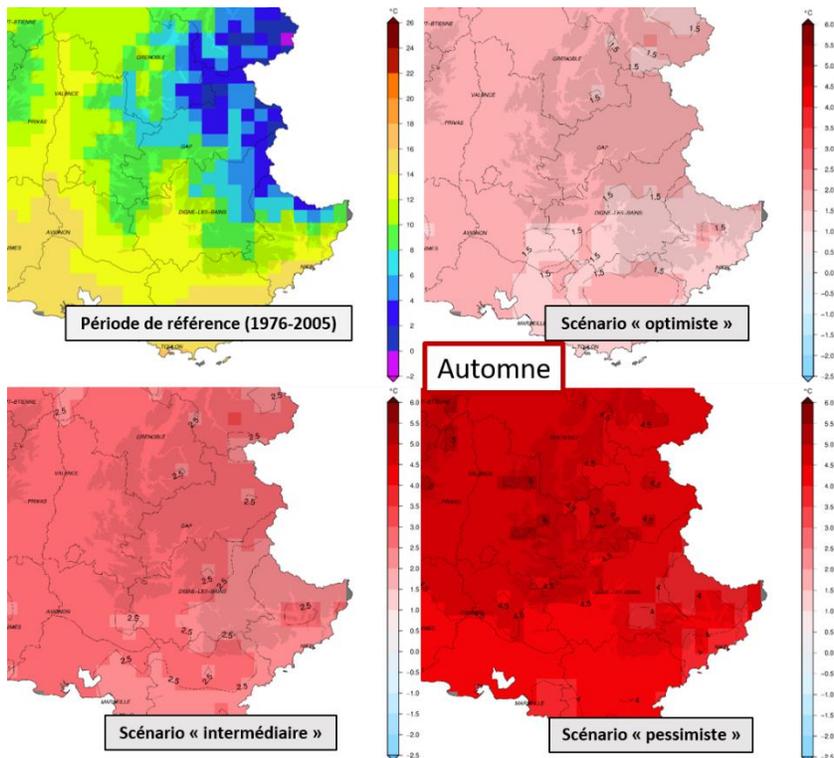
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) en hiver entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



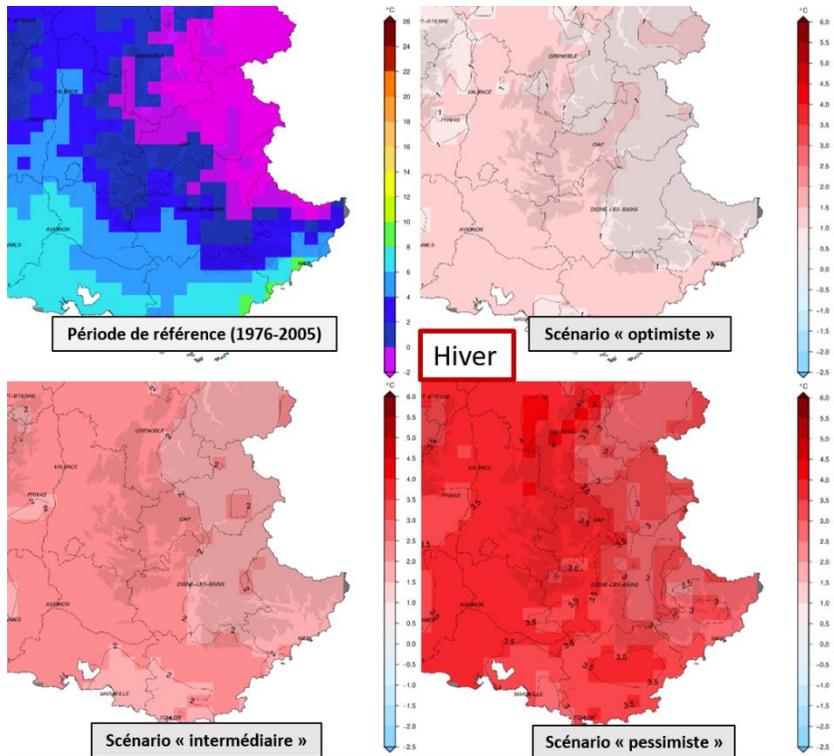
Evolution du cumul des précipitations moyennes (mm) au printemps entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



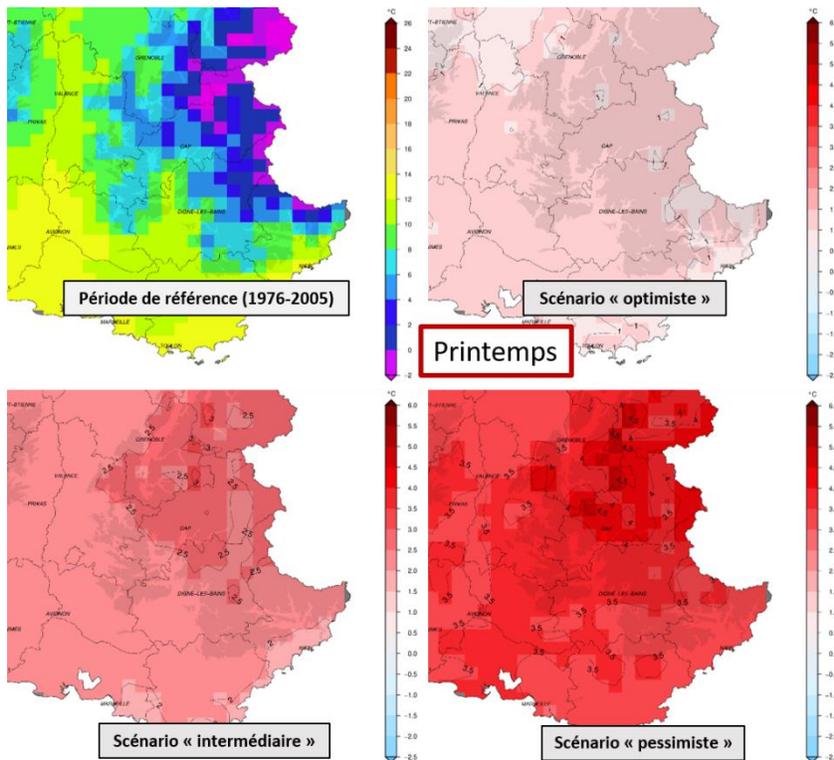
Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en été entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en automne entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



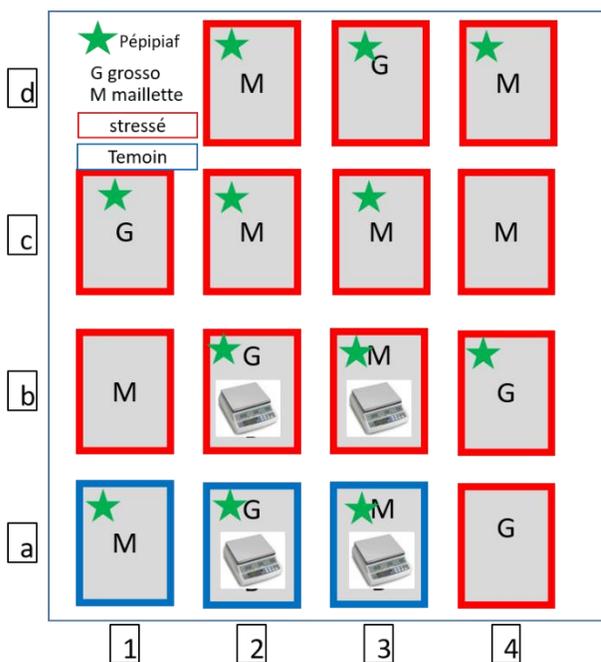
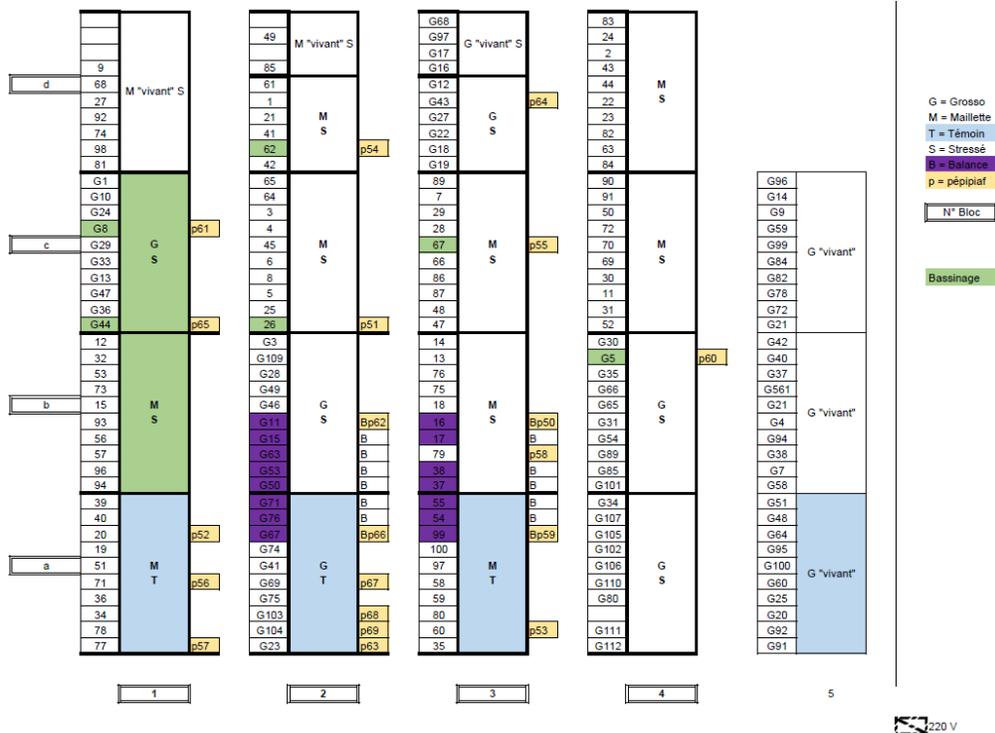
Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) en hiver entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.



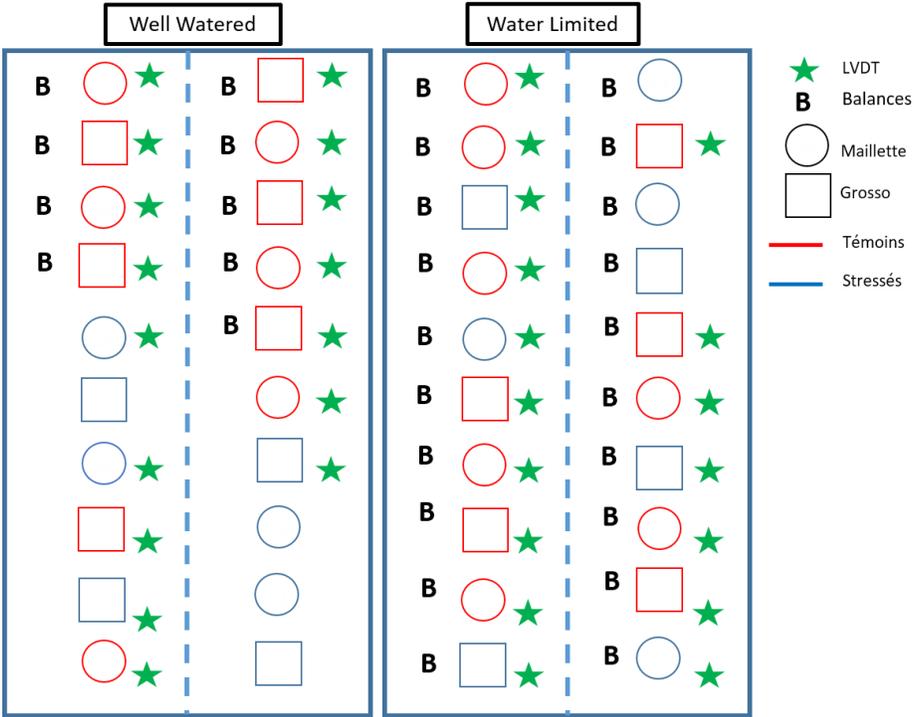
Evolution de la température moyenne quotidienne (°C) au printemps entre la période de référence (1976-2005) et le futur lointain (2071-2100), pour trois scénarios RCP sur les départements majeurs de la zone de production lavande/lavandin. Cartes issues des simulations CNRM2014 du modèle Aladin-Climat.

Annexe 3 – Dispositifs expérimentaux du chapitre 2

Expérimentation au lycée horticole Terre d'horizon, Romans-sur-Isère 2017



Expérimentation à l'UMR PIAF INRAE 2018



Annexe 4 – Liste des mesures réalisées au champ par les partenaires dans le cadre du projet RECITAL

Développement des modalités et gestion des adventices

- Recouvrement du sol par les couverts et les adventices, trois fois par an (avril, juillet et novembre)

Impact sur la physiologie du Lavandin

- Température du sol, suivi en continu
- Humidité du sol, suivi en continu
- Concentration en azote du sol, tous les mois
- Concentration en azote des feuilles, évaluée tous les trois mois
- Volume des plants, une fois par an
- Rendement en huile essentielle, en 2018 et 2019
- Teneur en huile essentielle
- Biomasse fraîche récoltée

Lutte contre le dépérissement

- Piégeage de *H. obsoletus*, suivi hebdomadaire
- Notation du taux de dépérissement