



**HAL**  
open science

# Assimilation et répartition fonctionnelle du carbone en réponse à une contrainte oxydante

Anthony Gandin

► **To cite this version:**

Anthony Gandin. Assimilation et répartition fonctionnelle du carbone en réponse à une contrainte oxydante. Biologie végétale. Université de Lorraine, 2023. tel-04352865

**HAL Id: tel-04352865**

**<https://hal.science/tel-04352865>**

Submitted on 19 Dec 2023

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE

SIReNa



UMR  
Silva

Université de Lorraine

Ecole Doctorale SIReNa (Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelles)

## Mémoire

présenté et soutenu publiquement pour l'obtention de

## **l'Habilitation à Diriger des Recherches**

Mention « Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes »

par **Anthony Gandin**

Maître de Conférences - Université de Lorraine

UMR 1434 Silva - Université de Lorraine – AgroParisTech – INRAE

## **Assimilation et répartition fonctionnelle du carbone en réponse à une contrainte oxydante**

**Soutenu le 29 Novembre 2023**

### **Membres du jury :**

#### **Rapporteurs :**

Mme Juliette Leymarie

M Jean-Louis Julien

M Peter Streb

PR, Université Paris Est Créteil

PR, Université Clermont Auvergne

Maître de Conférences-HDR, Université Paris Saclay

#### **Examineurs :**

M Christophe Robin

M Jeremy Couturier

DR, Université de Lorraine

Maître de Conférences-HDR, Université de Lorraine

#### **Invités :**

Mme Mélanie Morel-Rouhier

M Yves Jolivet

PR, Université de Lorraine

PR, Université de Lorraine



# *Remerciements*

Je remercie en premier lieu Yves Jolivet de m'avoir accueilli au sein de son équipe de recherche et de m'avoir toujours impliqué et fait découvrir la thématique « ozone ». Ton support constant à mes projets, ta confiance et ta bienveillance furent importants dans ce début de carrière scientifique. Merci aussi à Marie Paule Sauder de m'avoir accueilli en enseignement Bota-Myco de Pharma et de m'avoir fait découvrir un monde fongique qui recèle bien des merveilles dont j'ignorais l'existence.

Je suis particulièrement reconnaissant aux membres du jury, Juliette Leymarie, Jean Louis Julien et Peter Streb, d'avoir pris de leur temps, que je sais compté, pour expertiser ce document et participer à mon jury de soutenance.

Un grand merci à tous les stagiaires que j'ai eu le plaisir d'encadrer. J'espère vous avoir donné un peu de cette envie d'aller plus loin, de cette curiosité d'en savoir plus. Un merci particulier à Ricardo, mon premier doctorant !, pour ton implication sans faille et ta résilience digne des arbres au cours de ce doctorat. Ces travaux sont forcément aussi le résultat de votre travail.

Ces travaux sont finalement le fruit d'interactions multiples, de réunions ou de simples échanges dans le couloir. Merci donc à vous que je côtoie, ou que j'ai apprécié côtoyer, tous les jours pour avoir enrichi ce travail. Et surtout, merci de garder cette bonne humeur qui égaye le labo au quotidien. Un merci particulier à Audrey de toujours me suivre dans mes différentes propositions « HPLC », et chaque fois avec le sourire et « sans vouloir te mettre la pression ». On aura le dernier mot avec ce « crashlynx » !

Finalement, le plus gros merci sera pour ma famille. Merci à toutes les trois pour votre soutien et le bonheur vécu au quotidien qui me rappelle que le plus important est là !

## TABLE DES MATIERES

<b>CURRICULUM VITAE</b>	<b>5</b>
1. Titres universitaires	5
2. Parcours professionnel	6
3. Expertises	6
<b>PROJETS SCIENTIFIQUES</b>	<b>7</b>
<b>ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT ET D'ADMINISTRATION</b>	<b>10</b>
1. Enseignements	10
2. Responsabilités pédagogiques	11
3. Responsabilités administratives	11
<b>ENCADREMENTS SCIENTIFIQUES</b>	<b>13</b>
1. Doctorant	13
2. Thèses d'exercice	13
3. Etudiants de master	14
4. Etudiants de Licence et SIR	16
<b>PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES</b>	<b>17</b>
1. Articles dans des revues internationales à comité de lecture	17
2. Communications orales dans des conférences internationales	19
3. Communications affichées	20
<b>ACTIVITES DE RECHERCHE</b>	<b>22</b>
1. Rôle des puits de pouvoir réducteur dans le maintien de la capacité photosynthétique	23
1.1 L'AOX, une enzyme clé de l'homéostasie énergétique	24
1.2 Une complémentarité métabolique entre respiration et assimilation Azotée	25
2. Efficacité de la photosynthèse chez les C4 en réponse aux contraintes Abiotiques	27
2.1 Réponse de la photosynthèse en C4 à la température	27
2.2 Réponse de la photosynthèse en C4 à la concentration en CO2	31
3. Réponse des arbres au stress oxydant induit par l'ozone	32
3.1 La défense cellulaire contre le stress oxydant	33
3.2 L'impact du stress oxydant sur l'assimilation carbonée	35
<b>PROJET DE RECHERCHE</b>	<b>39</b>
1. L'assimilation du carbone sous stress oxydant : quelles limitations ?	40
1.1 Les régulations de gm	30
1.2 L'altération des propriétés catalytiques de la Rubisco	42
1.3 La comparaison entre C3 et C4	43

2. L'utilisation du carbone sous stress oxydant : entre croissance et défense antioxydante	44
2.1 Défense cellulaire induite contre le stress oxydant	45
2.2 Modification des voies métaboliques sous contraintes oxydantes	45
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>48</b>
<b>PUBLICATIONS SIGNIFICATIVES</b>	<b>56</b>

# CURRICULUM VITAE

## **Gandin Anthony**

Né le 14 Avril 1981 à Amboise

Maître de conférences, HC  
Université de Lorraine,

Recherche :

Faculté des Sciences et Technologies  
UMR 1434 Silva - Université de Lorraine / AgroParisTech / INRAE

Enseignement :

Faculté de Pharmacie  
Campus Brabois Santé

## **1. Titres universitaires**

**2010 Doctorat** de biologie forestière à l'Université Henri Poincaré Nancy 1 et **doctorat** en biologie l'Université Laval (Canada). Thèse en cotutelle. Doctorat réalisé sous la direction de Pierre Dizengremel et Line Lapointe, portant sur le « Rôle du métabolisme carboné dans la modulation de l'activité de la source et du puits chez l'érythrone d'Amérique (Erythronium americanum).

**2005 DEA (M.Sc. 2)** de biologie forestière à l'Université Henri Poincaré Nancy 1. Stage effectué sous la direction du Pr. Daniel Epron au sein de l'UMR 1137 EEF et portant sur « l'impact de l'assimilation azotée sur l'acclimatation de la photosynthèse et de la photorespiration au fort CO<sub>2</sub> ».

**2004 Maîtrise** de biologie cellulaire et physiologie végétale à l'Université François Rabelais Tours. Stage ERASMUS sous la direction de Pr. Rishikesh Bhalerao au sein de l'Umeå Plant Science Centre (Suède) et portant sur « l'influence des phytohormones sur l'expression des gènes codant pour la S6-kinase chez *Arabidopsis thaliana* ».

**2003 Licence** de biologie cellulaire et physiologie végétale à l'Université François Rabelais Tours.

**2002 DEUG** de biologie à l'Université François Rabelais Tours.

## 2. Parcours professionnel

**Septembre 2014.** Nomination en tant que Maître de conférences en physiologie végétale à l'Université de Lorraine ; UMR 1434 SILVA (anciennement UMR 1137 EEF), Equipe Physiologie de l'Arbre en Réponse à l'Environnement), section CNU87. Titularisation le 1er septembre 2015.

**Mars 2013 – Aout 2014.** Associé de recherche, School of Biological Sciences, Washington State University, Pullman, USA.

**Mars 2010 – Mars 2013.** Post-doctorant, School of Biological Sciences, Washington State University, Pullman, USA.

## 3. Expertises

### 3.1. *Expertises d'articles pour différentes revues scientifiques*

Plant Physiology, Physiologia Plantarum, Plant Cell and Physiology, Forests, Frontiers in Plant Science, Planta, Journal of Experimental Botany, Science of the Total Environment, Plants, Annals of Botany, Plant Cell and Environment, Metabolites.

### 3.2 *Expertises scientifiques*

Participation à des jurys de thèse : 1

Participation à des comités de sélection MCF : 2

### 3.3 *Encadrements*

Thèse de doctorat : 1 soutenue

Thèse d'exercice : 3 soutenues et 2 en cours

Stage : 13 Master1, 1 Master2, 1 SIR et 4 Licence Pro

### 3.4 *Animations scientifiques*

Intervenant au cours public de la Société Lorraine de Mycologie

Membre du GDR Integrative Biology of CO<sub>2</sub> capture

### 3.5 *Responsabilités administratives*

Siège à la Commission Recherche de la faculté de Pharmacie de l'Université de Lorraine

Comité de direction de la plateforme Approches fonctionnelles et Structurales des InterActions cellulaires – Référent LCMS

Référent scientifique de la Plateforme Expérimentale Phytotronique de Lorraine – site FST (2019-2022)

Membre du GT Quadra du projet Aiguillettes Recherche

### ***3.6 Travaux et publications***

Communications orales : 4

Communications affichées : 16

Publications scientifiques : 21

*Facteur h : 14*

*Citations : 667*

*Impact factor moyen : 5.8*

## PROJETS SCIENTIFIQUES

- 2023 :** **Projet soumis à la Fondation de recherche de São Paulo (FAPESP). BIO3N :** A comprehensive assessment of ozone impact on C3 and C4 bioenergetic crops: from cell to field. Coordonateur du WP1: *Differential sensitivity to O3 and its physiological, anatomical and molecular bases*. Projet International regroupant UNICAMP (Brésil, Porteur), Université de Lorraine, National Research Council (Italie), Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (Suisse), University of Exeter (UK), James Cook University (Australie) et University of Nebraska (USA).
- 2023** **Projet Chaires franco-brésiliennes des universités de l'état de são paulo :** Teaching and research on photosynthesis and air pollution – fostering a collaboration between Unicamp and UL. Co-coordonateur. Appel d'offre collaboratif avec University of Campinas (Brésil).
- 2023-2024** **Projet soutenu par le pôle scientifique Agronomie, Agroalimentaire, Forêt. DyPerSO :** Dynamique de la persulfuration des protéines et stress oxydant chez le peuplier. Collaborateur.
- 2023-2024** **Projet soutenu par le Laboratoire d'Excellence Advanced Research on the Biology of Tree and Forest Ecosystems. PEROS :** Deciphering the relationships between protein persulfidation and oxidative stress. Collaborateur.
- 2019-2022** **Projet soutenu par le Laboratoire d'Excellence Advanced Research on the Biology of Tree and Forest Ecosystems. GmOX :** Mesophyll conductance response to oxidative stress. Coordonateur.
- 2017-2021** **Projet soutenu par le Laboratoire d'Excellence Advanced Research on the Biology of Tree and Forest Ecosystems. EFFECTO3-flux :** Deciphering ozone

diffusion in the leaf: involvement of cell anatomy and detoxification processes.

Collaborateur. Appel d'offre collaboratif avec WSL (Suisse).

**2018-2019** **Projet soutenu par le département Ecologie des Forêts, Prairies et Milieux**

**Aquatiques. OSMOPEPc** : Oxidative Stress MODulates PEPc function and regulation in poplar (OSMOPEPc). Coordonateur.

**2019** **Projet soutenu par le pôle scientifique Agronomie, Agroalimentaire, Forêt.**

**MASSpectr** : Amélioration d'une chaîne chromatographie par la détection de masse. Projet investissement structurant. Porteur.

**2018** **Projet d'acquisition intégré au sein Contrat Plan Etat-Région FORBOIS2 :**

Projet d'acquisition d'une chaîne d'analyse de chromatographie pour la plateforme ASIA. Porteur pour cet équipement.

**2015-2016** **Projet de recherche d'intérêt régional soutenu par la Région Lorraine.** Impact

de l'ozone sur la fixation *in vivo* du carbone chez le Peuplier : rôles et implications métaboliques de la phosphoenolpyruvate carboxylase.

Coordonateur.

# ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT ET D'ADMINISTRATION

## 1. Enseignements

Depuis ma nomination en septembre 2014, je suis intervenu, pour la grande majorité de mes enseignements, dans les différents niveaux (DFGSP2, DFGSP3, DFASP1, DFASP2, 6-SP) du **diplôme d'État de Docteur en Pharmacie**. J'interviens également depuis septembre 2018 dans deux masters de l'Université de Lorraine de biologie, le **master AETPF** (Agrosciences, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt ; parcours Interactions Plante Environnement) et le **master IS** (Ingénierie de la Santé ; parcours Innovations en Thérapeutique et Diagnostic). En outre, je suis intervenu, lors des années 2017 à 2020, dans les enseignements de l'UE7 L'homme et son environnement du PACES (devenu PASS en 2020). Au cours de chaque année universitaire, j'ai pleinement rempli et même dépassé mes obligations de service d'enseignement (253h eqTD en moyenne sur les cinq dernières années). Mes enseignements portent sur la botanique, la mycologie, la biologie végétale et la physiologie de la réponse au stress, dont une grande majorité de ces enseignements est effectuée au sein de la Faculté de Pharmacie de l'Université de Lorraine. Le détail de la répartition de mes différents enseignements est indiqué ci-dessous :

Niveau	Diplôme	Intitulé	Type de formation (1)	Nature (2)	Effectifs	Volume horaire annuel
DFGSP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Biodiversité et bioévolution des règnes végétal, animal et fongique	Initiale	TD	env. 140	18
DFGSP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Biodiversité et bioévolution des règnes végétal, animal et fongique	Initiale	TP	env. 140	43,5
DFGSP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Botanique pharmaceutique et pharmacognosie	Initiale	TP	env. 140	30
DFGSP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Respiration aérobie et stress oxydant	Initiale	CM	env. 140	4
DFGSP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Respiration aérobie et stress oxydant	Initiale	TP	env. 140	6
DFGSP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Sciences biologiques	Initiale	TP	env. 140	18
DFGSP3	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Plantes et champignons toxiques	Initiale	CM	env. 140	2
DFGSP3	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Plantes et champignons toxiques	Initiale	TP	env. 140	45
DFASP1	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Mycologie-Ecologie	Initiale	CM	env. 35	2
DFASP2	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Pharmacien et environnement (1)	Initiale	TP	env. 80	30
6-SP	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Pharmacien et environnement 2	Initiale	CM	env. 80	2
6-SP	Diplôme d'État de Docteur en Pharmacie.	Pharmacien et environnement 2	Initiale	TP	env. 80	45
Master	Master AETPF	Réponses des plantes à la sécheresse	Initiale	CM	env. 15	2
Master	Master AETPF	Réponses des plantes à la sécheresse	Initiale	TD	env. 15	1
Master	Master AETPF	Réponses des plantes aux polluants oxydants	Initiale	CM	env. 15	2
Master	Master Ingénierie de la Santé	Ateliers d'approches professionnelles	Initiale	TD	env. 20	1
Master	Master Ingénierie de la Santé	Bases moléculaires de la régulation cellulaire	Initiale	CM	env. 20	1,5
Master	Master Ingénierie de la Santé	Bases moléculaires de la régulation cellulaire	Initiale	TP	env. 20	9

## **2. Responsabilités pédagogiques**

Depuis septembre 2020, je suis responsable pédagogique de l'Unité d'Enseignement « Sciences biologiques » du diplôme d'État de Docteur en Pharmacie. Cette UE totalise 33 heures d'enseignements de biochimie générale et végétale. Les objectifs de cette UE sont de caractériser les différents constituants du métabolisme cellulaire (acides nucléiques, protéines, lipides et glucides) ainsi que leurs régulations. Depuis cette année, je suis responsable pédagogique de l'Unité d'Enseignement « Biodiversité et bio-évolution des règnes végétal, animal et fongique » du diplôme d'État de Docteur en Pharmacie. Cette UE totalise 40 heures dont l'objectif est d'acquérir des notions de base sur l'organisation et l'évolution du monde vivant.

Chaque année, je participe au jury de soutenance de mémoire de stage du Master AETPF (anciennement master FAGE) depuis janvier 2015. J'ai également participé à un jury de soutenance de recherche bibliographique du master AETPF en décembre 2019 et j'ai présidé un jury du Baccalauréat en juillet 2015. Finalement, j'ai participé au jury de thèse d'exercice de Mme Ségolène Helmstetter, soutenue le 14 juin 2018 et présidée par le Pr. Brigitte Leininger-Muller.

## **3. Responsabilités administratives**

Je siége, depuis 2015, à la Commission Recherche de la faculté de Pharmacie de l'Université de Lorraine dont la mission principale est de faire connaître et de promouvoir la recherche auprès des étudiants de la Faculté de pharmacie, notamment en valorisant la formation par la recherche. Dans le cadre de cette fonction, j'ai été référent de quatre Stages d'Initiation à la Recherche et rapporteur de huit thèses d'exercice ou thèses d'Université en vue de l'attribution d'un prix de thèse. Je contribue aussi, chaque année, à la Journée Pharma Recherche organisée par la commission à destination des étudiants de DFG-SP2 et DFG-SP3 de la Faculté de Pharmacie.

Je fais aussi partie du comité de direction de la plateforme Approches fonctionnelles et Structurales des InterActions cellulaires en tant que référent LC-MS. ASIA est une

plateforme technologique hébergée par le Pôle A2F, ayant pour but l'étude de la régulation des activités biologiques et physiologiques des protéines. J'ai aussi été référent scientifique de la Plateforme Expérimentale Phytotronique de Lorraine (site FST) jusqu'en 2022. PEPLor regroupe les dispositifs expérimentaux de culture de plantes en conditions climatiques contrôlées de l'ENSAIA, de la Faculté des Sciences et technologies, du Campus Bridoux et de l'INRAE-Champenoux. Les deux plateformes, PEPLor et ASIA, ont obtenu le label StAR-LUE (Structure d'appui à la recherche, Lorraine Université d'Excellence) en 2020 et 2021, respectivement.

J'ai participé à deux comités de sélection au poste de Maître de conférences, l'un en 2020 concernant un poste de MCF en Ecophysiologie végétale des systèmes anthropisés à l'Université Paris Est Créteil et l'autre en 2021, concernant un poste de MCF en Biologie Végétale à l'Université de Strasbourg.

## ENCADREMENTS SCIENTIFIQUES

Depuis ma nomination en septembre 2014, j'ai encadré ou encadre un doctorat, cinq thèses d'exercice, 14 stages de Master 1 et 2, un stage de Licence Pro et un Stage d'Initiation à la Recherche (SIR).

### 1. Doctorant

**Ricardo Joffe, doctorant (octobre 2018 – Décembre 2022 ; extension COVID de 8mois)**

The role of mesophyll conductance in the regulation of photosynthesis under ozone-induced oxidative stress in poplar: ecophysiological, anatomical and biochemical aspects

Co-encadrement (50 %) avec Yves Jolivet (Pr.)

### 2. Thèses d'exercice

**Florie-Anne Bortoluzzi, Thèse d'exercice (2016 – 2019)**

Étude expérimentale Pollin'Air, en région lorraine, sur la prise en charge pharmaceutique des patients présentant des symptômes de type rhinite allergique

Co-encadrement (50 %) avec Christophe Wilcke

**Charles Viard, Thèse d'exercice (2018 – 2021)**

Les principales espèces de Lamiaceae d'un point de vue historique, botanique et thérapeutique

Encadrement (100 %)

**Chloé-Jolaine Maameri, Thèse d'exercice (2019 – 2022)**

Les thérapies complémentaires possibles aux traitements des troubles anxieux

Co-encadrement (50 %) avec Vanessa Laurent

**Kada Charef, Thèse d'exercice (2020- *en cours*)**

Inventaire du droguier de la faculté de pharmacie, scénographie et organisation de celui du musée des cloîtres

Co-encadrement (50 %)

**Maela Le Perron Gourvil, Thèse d'exercice (2022- en cours)**

Algues marines : intérêts de leur usage en santé humaine

Encadrement (100 %)

**3. Etudiants de master**

**Heloise Lesage, M1 (avril – juin 2022)**

Analyse de métabolites antioxydants en réponse à un stress ozone : le cas de l'ascorbate

Co-encadrement (50 %) avec Audrey Berthe (AI)

**Emma Amodeo, M1 (avril – juin 2022)**

Dosage des formes oxydée et réduite du glutathion par spectrophotométrie et HPLC-MS dans les extraits foliaires de plusieurs espèces

Co-encadrement (50 %) avec Audrey Berthe (AI)

**Antoine Katalayi Muleli, M1 (avril – juin 2021)**

Analyse par spectrophotométrie et HPLC-MS du taux d'ascorbate dans des extraits foliaires de différentes espèces végétales

Co-encadrement (50 %) avec Audrey Berthe (AI)

**Tomás Gabriel Herrera, M1 (avril – juin 2020)**

Optimisation de la technique HPLC-MS pour la détection et la quantification des métabolites du cycle ascorbate-glutathion chez le peuplier.

Encadrement (50 %) avec Audrey Berthe (AI)

**Pierrick Arnault, M1 (avril – juin 2020)**

Détection et analyse de l'ascorbate et du glutathion dans des échantillons foliaires en présence d'ozone

Encadrement (100 %)

**Juliette Gabillard, M1 (avril – juin 2019)**

Variabilité intra-spécifique de la sensibilité à l'ozone chez le peuplier

Encadrement (100 %)

**Pierre-Hadrien Mortier, M1 (avril – juin 2019)**

Mise au point d'une technique de séparation d'antioxydants présents dans les feuilles de peuplier par la technique UHPLC-ESI/MS

Encadrement (100 %)

**Simon Berrar, M1 (avril – juin 2017)**

Variabilité intraspécifique de la sensibilité à l'ozone de peupliers euraméricains.

Encadrement (100 %)

**Raphael Heymes, M2 (janvier – juin 2016)**

Modifications qualitative et quantitative en composés phénoliques dans les feuilles de hêtre soumises à des contraintes abiotiques

Co-encadrement (50 %) avec Yves Jolivet (Pr.)

**Quentin Jecquel, M1 (avril – juin 2016)**

Variabilité intra-spécifique de la sensibilité à l'ozone chez dix peupliers euraméricains

(*Populus deltoides* x *Populus nigra*)

Encadrement (100 %)

**Emilie Aubry, M1 (avril – juin 2015)**

Analyses phénotypiques et biochimiques de mutants d'*Arabidopsis thaliana* sous contrainte ozone: contributions chloroplastique vs mitochondriale des voies alternatives de transport d'électrons

Encadrement (100 %)

**Andréa Davrinche, M1 (avril – juin 2015)**

Evaluation de la sensibilité à l'ozone de différents génotypes de peuplier.

Encadrement (100%)

#### **4. Etudiants de Licence et SIR**

##### **Aurelien Someil, Licence Pro (avril-juin 2023)**

Quantification de métabolites par HPLC-MS dans des extraits foliaires de peuplier

Encadrement (50%) avec Audrey Berthe (AI)

##### **Emma Amodeo, SIR (juin – juillet 2016)**

Sensibilité à l'ozone de dix génotypes de peupliers euraméricains

Encadrement (100 %)

## PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES

J'ai publié 21 articles dans des revues internationales à comité de lecture et communiqué lors de 20 conférences internationales. Depuis ma nomination, ma production scientifique est régulière. Mes publications ont été citées 667 fois, mon index *h* est de 14 et mon index *i10* est de 17 (Septembre 2023).

	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Publications				2		2	1		3	1	1	2	1	3	1	3	1
Communications (inter)nationales	1	1		3		1	1	4	2	1		1	2		1	2	

### 1. Articles dans des revues internationales à comité de lecture

- P21.** Joffe, R., Berthe, A., Jolivet, Y., **Gandin, A.**, 2022 The response of mesophyll conductance to ozone-induced oxidative stress is genotype-dependent in poplar, *J. Ex. Bot.* Vol. 73(14), 4850–4866. Doi: 10.1093/jxb/erac154.
- P20.** **Gandin, A.**, Dizengremel, P., Jolivet, Y. (2021). Integrative role of plant mitochondria facing oxidative stress: The case of ozone. *Plant Phys. And Bioch.*, 159(S1) 202-210. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.12.019
- P19.** Turc, B., Vollenweider, P., Le Thiec, D., **Gandin, A.**, Schaub, M., Cabané, M., Jolivet, Y. (2021). Dynamics of Foliar Responses to O<sub>3</sub> Stress as a Function of Phytotoxic O<sub>3</sub> Dose in Hybrid Poplar. *Front Plant Sci.*, 12: 679852. doi: 10.3389/fpls.2021.679852
- P18.** Feng, Z., Yuec, X., Oksanen, E., Paoletti, E., Agathokleous, E., Sase, H., **Gandin, A.**, Koike, T., et al. (2021). Emerging challenges of ozone impacts on Asian plants: Actions are needed to protect ecosystem health. *Ecosyst. Health and Sustain.*, 7: n°1. doi:/10.1080/20964129.2021.191160
- P17.** Thu, S. W., Lu, M. Z., Carter, A. M., Collier, R., **Gandin, A.**, Sitton, C. C., Tegeder, M. (2020). Role of ureides in source-to-sink transport of photoassimilates in non-fixing soybean. *J Exp Bot*, 71(15), 4495-4511.
- P16.** **Gandin, A.**, Davrinche, A., Jolivet, Y. (2019). Deciphering the main determinants of O<sub>3</sub>

tolerance in Euramerican poplar genotypes. STOTEN. 656, 681-690.

- P15.** Galati, G, **Gandin, A**, Jolivet, Y, Larbat, R, Hehn, A (2019). Untargeted Metabolomics Approach Reveals Diverse Responses of *Pastinaca Sativa* to Ozone and Wounding Stresses. *Metabolites*, 9(7), 153.
- P14.** Dusart, N, **Gandin, A**, Cabané, M, Joffe, R, Vaultier, MN, Dizengremel, P, Jolivet, Y. Importance of detoxification processes in ozone risk assessment: need to integrate the cellular partitioning of antioxidants into foliar organs? *Frontiers in Forests and Global Change* 2 (2019): 45.
- P13.** Ubierna N, **Gandin A**, Cousins AB (2018). The response of mesophyll conductance to short-term variation in CO<sub>2</sub> in the C<sub>4</sub> plants *Setaria viridis* and *Zea mays*. *J Ex Bot.* 69(5) : 1159-1170.
- P12.** Ubierna N, **Gandin A**, Boyd RA, Cousins AB (2017) Temperature response of mesophyll conductance in three C<sub>4</sub> species calculated with two methods: 18O discrimination and in vitro V<sub>pmax</sub>. *New Phytol.* 214: 66–80
- P11.** Ma J-Y, Sun W, Koteyeva NK, Voznesenskaya E, Stutz SS, **Gandin A**, Smith-Moritz AM, Heazlewood JL, Cousins AB (2017) Influence of light and nitrogen on the photosynthetic efficiency in the C<sub>4</sub> plant *Miscanthus* × *giganteus*. *Photosynth Res* 131: 1–13
- P10.** Jolivet Y, Bagard M, Cabané M, Vaultier M-N, **Gandin A**, Afif D, Dizengremel P, Le Thiec D (2016) Deciphering the ozone-induced changes in cellular processes: a prerequisite for ozone risk assessment at the tree and forest levels. *Annals of Forest Science* 73: 923– 943
- P9.** Boyd RA, **Gandin A**, Cousins AB (2015) Temperature responses of C<sub>4</sub> photosynthesis: biochemical analysis of Rubisco, phosphoenolpyruvate carboxylase, and carbonic anhydrase in *Setaria viridis*. *Plant Physiol.*, 169: 1850–1861
- P8.** **Gandin A**, Koteyeva NK, Voznesenskaya EV, Edwards GE, Cousins AB (2014) The acclimation of photosynthesis and respiration to temperature in the C<sub>3</sub>–C<sub>4</sub> intermediate *Salsola divaricata*: induction of high respiratory CO<sub>2</sub> release under low temperature. *Plant, Cell & Env.* 37: 2601–2612
- P7.** Studer AJ, **Gandin A**, Kolbe AR, Wang L, Cousins AB, Brutnell TP (2014) A limited role for carbonic anhydrase in C<sub>4</sub> photosynthesis as revealed by a calca2 double mutant

in maize. *Plant Physiol.* 165: 608–617

- P6. Gandin A, Denysyuk M, Cousins AB (2014)** Disruption of the mitochondrial alternative oxidase (AOX) and uncoupling protein (UCP) alters rates of foliar nitrate and carbon assimilation in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot* 158
- P5. Gandin A, Duffes C, Day DA, Cousins AB (2012)** The absence of alternative oxidase AOX1A results in altered response of photosynthetic carbon assimilation to increasing CO<sub>2</sub> in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 53: 1627–1637
- P4. Gandin A, Gutjahr S, Dizengremel P, Lapointe L (2011)** Source–sink imbalance increases with growth temperature in the spring geophyte *Erythronium americanum*. *J Exp Bot* 62: 3467–3479
- P3. Gandin A, Dizengremel P, Lapointe L (2011)** Photoperiod has a stronger impact than irradiance on the source–sink relationships in the sink-limited species *Erythronium americanum*. *Botany* 89: 763–770
- P2. Gandin A, Lapointe L, Dizengremel P (2009)** Alternative respiratory pathway: A way to reduce imbalance between source and sink activity in the sink-limited plant *Erythronium americanum*. *Acta Biol. Cracov. Series Botanica. Vol. 51 Supplement 2*
- P1. Gandin A, Lapointe L, Dizengremel P (2009)** The alternative respiratory pathway allows sink to cope with changes in carbon availability in the sink-limited plant *Erythronium americanum*. *J Exp Bot* 60: 4235–4248

## **2. Communications orales dans des conférences internationales**

- O4. Joffe R., Jolivet Y., Gandin A.** “Characterizing mesophyll conductance of *P.canadensis* after chronic exposure to ozone”. Air Pollution & Plants Conference, Chypre, Paphos September 11-15 2021.
- O3. Gandin A., Davrinche A., Gérard J., Jolivet Y.** "Multi-level responses to ozone in Euramerican poplars". International Conference on Ozone and Plant Ecosystems. Florence, Italy. May 21-25 2018.
- O2. Gandin A., Ubierna-Lopez N., Cousins A.B.** "The contribution of respiratory fractionation to leaf CO<sub>2</sub> isotope exchange in the C<sub>3</sub> plant *Nicotiana tabacum* ". The 21st Western Photosynthesis Conference. Pacific grove, CA, USA. January 5-8 2012.

**O1. Gandin A.**, Lapointe L., Dizengremel P. "Alternative respiratory pathway : A way to reduce imbalance between source and sink activity". The 4th Conference of Polish Society of Experimental Plant Biology. Krakow, Poland. September 21-25 2009.

### **3. Communications affichées**

*Le nom des personnes ayant présenté les posters est souligné.*

**A16. Gandin A.**, Berthe A., Jolivet Y. "Ascorbate and glutathione quantification by UHPLC-MS". Air Pollution & Plants Conference, Chypre, Paphos September 11-15 2021.

**A15. Joffe R.**, Jolivet Y., **Gandin A.** "Determining mesophyll conductance of *P.canadensis* after chronic exposure to ozone". Séminaire Ecole Doctorale SIRENa. February 13 2020

**A14. Gandin A.**, Davrinche A., Gérard J., Jolivet Y. "PEPc contribution to CO<sub>2</sub> assimilation in ozone-treated poplars". International Conference on Ozone and Plant Ecosystems. Florence, Italy. May 21-25 2018.

**A13. Gandin A.**, Paris C., Jolivet Y. "PEPc contribution to CO<sub>2</sub> assimilation in ozone-treated poplars". GRC conference: CO<sub>2</sub> Assimilation in Plants from Genome to Biome. Lucca, Italy. April 30-May 5 2017.

**A12. Gandin A.**, Davrinch A., Bestien M., Gérard J., Robin C., Paris C., Jolivet Y. "Ozone multi-level responses of nine Euramerican poplar clones". The 1st Asian Air Pollution Workshop, Tokyo, Japan. October 31-November 2 2015.

**A11. Gandin A.**, Cousins A.B. "The temperature response of bundle sheath CO<sub>2</sub> conductance". GRC conference: CO<sub>2</sub> assimilation in plants. Waterville Valley, NH, USA. June 8-13 2014

**A10. Kolbe A.R.**, **Gandin A.**, Studer A.J., Brutnell T.P., Cousins A.B. "Acclimation of photosynthetic enzymes to low CO<sub>2</sub> in maize carbonic anhydrase mutants". GRC conference: CO<sub>2</sub> assimilation in plants. Waterville Valley, NH, USA. June 8-13 2014

**A9. Gandin A.**, Denysyuk M, Cousins A.B. "Coordination between foliar nitrate assimilation, mitochondrial electron transport and photosynthetic carbon metabolism : Insights from *Arabidopsis thaliana* T-DNA insertional mutants disrupted in mitochondrial alternative oxidase (AOX1A) and uncoupling protein (UCP1)". The 16th International Congress on Photosynthesis. St. Louis, MO, USA. August 11-16 2013.

- A8.** **Gandin A.**, Nsubuga L., Studer A.J., Kolbe A.R., Brutnell T.P., Cousins A.B. " The importance of carbonic anhydrase for leaf photosynthesis and isotope exchange in the C<sub>4</sub> grass *Zea mays* ". CAM Plant Biology. Champaign-Urbana, IL, USA. August 6-9 2013.
- A7.** Serrano R., **Gandin A.**, Boyd R., Ubierna N., Cousins A.B. "The temperature response of C<sub>4</sub> photosynthetic efficiency in *Setaria viridis*". The 16th International Congress on Photosynthesis. St. Louis, MO, USA. August 11-16 2013 et C4 and CAM Plant Biology. Champaign-Urbana, IL, USA. August 6-9 2013.
- A6.** Boyd R., **Gandin A.**, Serrano R., Cousins A.B. "The *in vitro* temperature response of carbonic anhydrase, phosphoenolpyruvate carboxylase and Rubisco from *Setaria viridis*". The 16th International Congress on Photosynthesis. St. Louis, MO, USA. 11-16 Août 2013 et C4 and CAM Plant Biology. Champaign-Urbana, IL, USA. August 6-9 2013.
- A5.** **Gandin A.**, Duffes C., Barthet M., Smith P., Day D.A., Cousins A.B. "The role of the mitochondrial alternative oxidase pathway (AOX) and the nonphosphorylating NAD(P)H dehydrogenase in optimizing rates of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation". GRC : CO<sub>2</sub> Assimilation in Plants: Genome to Biome. Les diablerets, Switzerland. Mai 29-June 3 2011.
- A4.** **Gandin A.**, Dizengremel P. et Lapointe, L. "The role of sucrose-cleaving enzymes in controlling storage organ growth and development". Plant Biology 2009, Honolulu, HI, USA. July 18-22 2009.
- A3.** Lapointe L. et **Gandin A.** 2009. "Growth temperature modulates sucrose cleaving enzyme activities through time allowing for more starch to accumulate in the sink organ of trout lily at the lower temperature regime". 2009 Annual CSPP meeting, Vancouver (BC), Canada. June 12-15 2009.
- A2.** **Gandin A.**, Dizengremel P. et Lapointe, L. "Alternative respiratory pathway : A way to reduce imbalance between source and sink activity". Plant Canada 2007, Saskatoon (SK), Canada. June 10-14 2007.
- A1.** Gutjahr S., **Gandin A.** et Lapointe L. "Is leaf longevity of perennial spring ephemerals controlled by the growth of their belowground organ ? The case of *Erythronium americanum*". Plant Biology 2006, Boston (MA), USA. Auguts 5-9 2006.

## ACTIVITES DE RECHERCHE

Depuis le début de ma carrière en recherche, je m'intéresse au métabolisme carboné chez les végétaux, notamment soumis à des contraintes environnementales. J'ai, en effet, débuté mes recherches, alors doctorant, en m'intéressant aux relations source-puits de carbone chez une éphémère printanière, l'érythrone d'amérique. Ce doctorat (2006-2010) a été effectué dans le cadre d'une cotutelle de thèse entre l'UHP Nancy 1 et l'Université Laval à Québec, QC, Canada. Au sein d'un végétal, le sens dans lequel s'effectue le flux net de photoassimilats permet de différencier les organes sources des organes puits (Dickson, 1991). Ces relations entre source et puits qui régissent, en grande partie, l'allocation et la croissance des plantes, varient au cours du développement ou en réponse aux conditions environnementales.

Au cours de ces études, j'ai notamment démontré la présence d'un cycle futile de synthèse et de dégradation du saccharose en réponse à la température, cycle qui adapte alors la disponibilité en hexoses pour la synthèse d'amidon à la force du puits. La régulation de ce cycle est alors étroitement contrôlée par l'équilibre « hexoses/sucrose » (Gandin et al. 2011 (P4)). Par la suite, j'ai mis en évidence le rôle de la respiration cellulaire, et en particulier des voies alternatives de la chaîne mitochondriale de transport des électrons via l'alternative oxydase, qui consomme, à perte, l'excès de carbone. Ainsi, lors d'une stimulation de la source sous fort CO<sub>2</sub>, celle-ci évite une saturation hâtive en amidon des cellules du puits qui engendrerait à son tour une sénescence foliaire précoce (Gandin et al. 2009 (P1)(P2)). Ces premiers travaux ont ainsi mis en évidence plusieurs régulations du métabolisme carboné qui permettent d'ajuster l'activité du puits à la capacité de celui-ci, ainsi que le rétrocontrôle exercé par le puits sur la source chez *Erythronium americanum*. En outre, ces premières expériences doctorales m'ont, très tôt, permis de développer mes collaborations à l'international par la mise en place d'une cotutelle de thèse.

## 1. Rôle des puits de pouvoir réducteur dans le maintien de la capacité photosynthétique

Suite à mon doctorat, j'ai continué ma mobilité internationale lors d'une expérience postdoctorale aux États-Unis. J'ai intégré, en mars 2010, le laboratoire de recherche en physiologie végétale du Pr. Asaph Cousins au sein du département de biologie de la Washington State University (Pullman, WA, USA). J'ai alors commencé mes recherches sur le rôle de la respiration cellulaire au sein du métabolisme végétal et principalement sur le rôle des voies alternatives de la chaîne de transport des électrons. J'ai alors concentré mes études sur deux grands axes majeurs : i) le rôle des voies alternatives sur l'équilibre énergétique au sein du métabolisme cellulaire, puis ii) son rôle et son interaction avec le métabolisme azoté. Le modèle d'étude utilisé était l'arabette (*Arabidopsis thaliana*) cultivée en conditions contrôlées et/ou en culture hydroponique. Ces travaux ont été faits en collaboration avec le Pr. David Day de Flinders University et du Centre of Excellence in Plant Energy Biology (Adelaide, Australie).

### 1.1. L'AOX, une enzyme clé de l'homéostasie énergétique

Chez les végétaux supérieurs, la chaîne de transport des électrons mitochondriale possède différentes voies alternatives, dites non phosphorylantes (Figure 1.). Ces voies incluent l'oxydase terminale alternative (AOX)(Vanlerberghe 2013), plusieurs NAD(P)H déshydrogénases internes et externes (Michalecka et al. 2004) ou encore une protéine découplante (UCP)(Sweetlove et al. 2006). L'AOX est probablement la voie alternative de la respiration mitochondriale la plus étudiée à ce jour. Cette voie alternative a longtemps été suggérée comme une « soupape de sécurité » permettant de dissiper l'excès de pouvoir réducteur, de minimiser le stress oxydatif ou parfois, d'optimiser la photosynthèse en réponse à des conditions changeantes. En effet, cette voie permet de contourner les complexes III et IV de la chaîne de transport des électrons mitochondriale. Dans ces études, une douzaine de mutants d'*Arabidopsis thaliana* sous exprimant différentes isoformes de l'AOX, des déshydrogénases à NAD(P)H ou de l'UCP ont été obtenus en collaboration avec Pr. David Day et testés pour leur capacité photosynthétique.

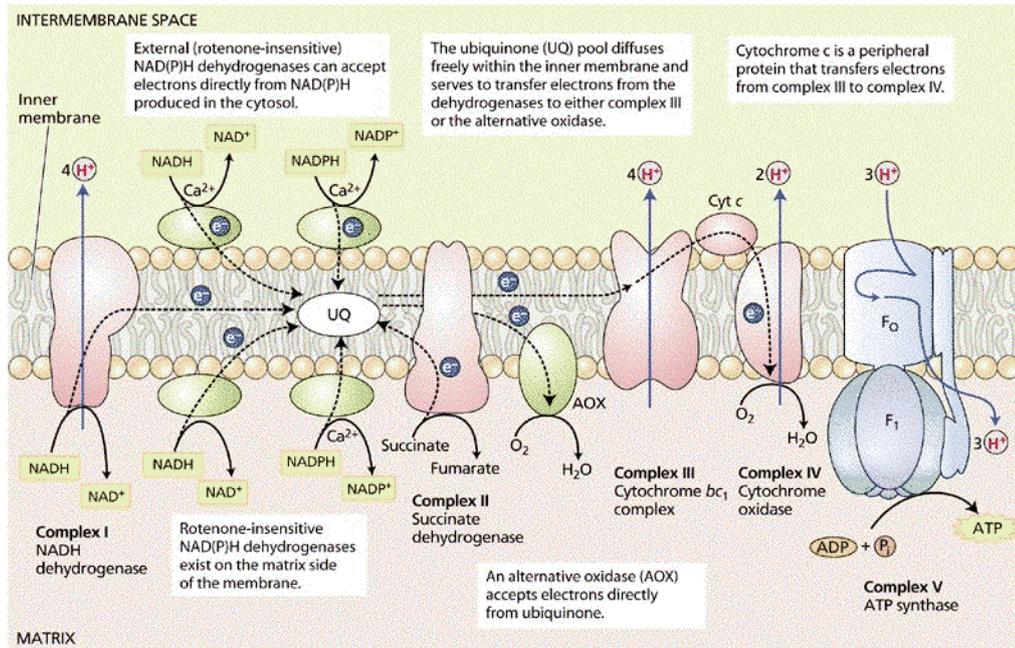


Figure 1. Illustration de la voie dite « classique » et des voies alternatives de la chaîne mitochondriale de transport des électrons. (Taiz & Zeiger 2006).

Un mutant sous exprimant l’AOX1A (SALK\_084897) a montré un taux d’assimilation net du CO<sub>2</sub> ( $A_{net}$ ) plus faible à des concentrations élevées et saturantes en CO<sub>2</sub> par rapport au génotype sauvage (Gandin et al. 2012 (P5)). Cette diminution de  $A_{net}$  s’accompagne d’une altération des capacités photochimiques caractérisée par une baisse du taux maximal de transport des électrons au sein du chloroplaste, une baisse du rendement quantique du PSII, ainsi qu’une augmentation du quenching non-photochimique. Le mutant *aox1a* a également montré une plus faible régénération du ribulose-1,5-bisphosphate (Figure 2.). Cette réduction induit alors une limitation du cycle de Calvin-Benson et de l’activité carboxylase de la Rubisco.

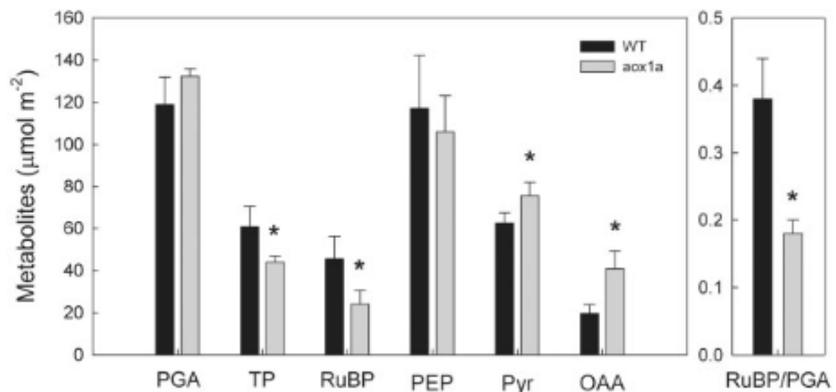


Figure 2. Quantification de métabolites chez le phénotype sauvage et le mutant *aox1a* d’*Arabidopsis thaliana* exposés à 184 ubar pO<sub>2</sub> using a rapid-kill system. n=7, \* indique une différence significative P < 0.05.

Cette altération de la capacité photosynthétique sous fort CO<sub>2</sub> serait alors liée à une baisse de la capacité de la mETC à réduire le pouvoir réducteur cellulaire et de l'activité associée de la navette malate-oxaloacétate en absence d'AOX1A. Ces résultats montrent le rôle clé de l'AOX dans l'équilibre énergétique cellulaire, notamment en agissant comme puits de pouvoir réducteur et en maintenant une capacité photosynthétique optimale sous fort CO<sub>2</sub>.

### 1.2. Une complémentarité métabolique entre respiration et assimilation azotée

Les premières analyses de mutants de la mETC ont mis en évidence le rôle clé de l'AOX dans l'équilibre énergétique de la cellule et son rôle dans les interactions entre le métabolisme respiratoire et photosynthétique. Le métabolisme de l'azote contribue aussi fortement à cet équilibre énergétique (Foyer et Noctor 2002). En effet, l'assimilation du nitrate constitue un puits de NAD(P)H important de la cellule en interaction avec la mETC (Figure 3.). L'assimilation du nitrate dépend en outre du pouvoir réducteur et des squelettes carbonés générés par le chloroplaste et la mitochondrie, nécessitant une coordination forte avec l'activité photosynthétique. Faisant suite à la première étude, il a donc semblé évident d'intégrer cette « composante azotée » afin de mieux caractériser le fonctionnement de ce triptyque énergétique.

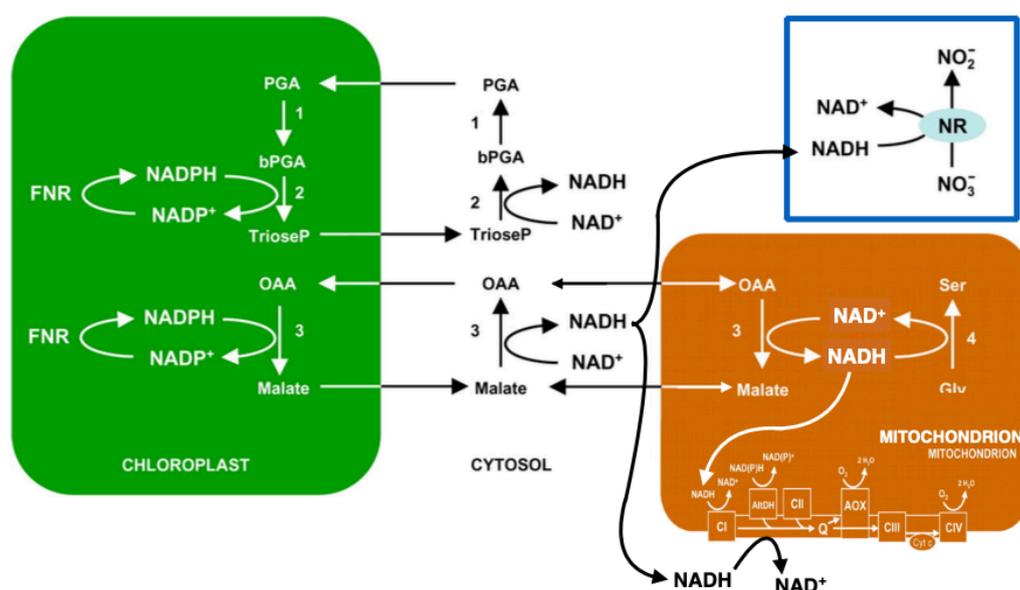


Figure 3. Schéma illustrant les échanges de pouvoir réducteur entre photosynthèse, respiration et nutrition azotée (Foyer et al. 2011).

Les mutants d'*Arabidopsis thaliana* précédemment cités, ont ainsi été cultivés en milieu hydroponique dans le but de les caractériser sous différentes qualités de nutrition azotée (i.e.  $\text{NO}_3^-$  vs.  $\text{NH}_4^+$ ). Pour ces expérimentations, j'ai eu besoin de développer un système de culture hydroponique pour *Arabidopsis thaliana* durant leur croissance, un système d'alimentation à flux continu contrôlé par électrovanne permettant de sélectionner en direct et en instantané, la forme de traitement azotée durant les mesures, ainsi qu'une méthode de marquage isotopique au  $^{15}\text{N}$  permettant de différencier les flux d'absorption vs. d'assimilation *de novo* de l'azote. Ainsi, il a été montré que l'assimilation foliaire du  $\text{NO}_3^-$  était plus élevée chez les mutants sous exprimant l'AOX1A

(SALK\_084897) et l'UCP1 (SAIL\_536G01) par rapport au génotype sauvage (Figure 4.), du fait d'une diminution de la capacité de la mETC à oxyder le pouvoir réducteur cellulaire (Gandin et al. 2014 (P6)). En outre, le taux d'assimilation net du  $\text{CO}_2$  et le rendement quantique du PSII des génotypes sauvages étaient plus élevés lorsque les plantes étaient alimentées en  $\text{NO}_3^-$ . Cependant, chez les mutants *aox1a* et *ucp1* alimentés en  $\text{NO}_3^-$ , Anet et  $\phi\text{PSII}$  étaient altérés par rapport au génotype sauvage. Ces résultats ont ainsi apporté les preuves du rôle de l'assimilation azotée de  $\text{NO}_3^-$  dans la capture du pouvoir réducteur en excès et ce, en compensation notamment d'une capacité restreinte de la mETC. La respiration et le métabolisme azoté

ont, en partie, une action complémentaire en régulant l'accumulation de pouvoir réducteur afin d'éviter une sur-réduction de la chaîne chloroplastique de transport des électrons et l'altération de la capacité photosynthétique.

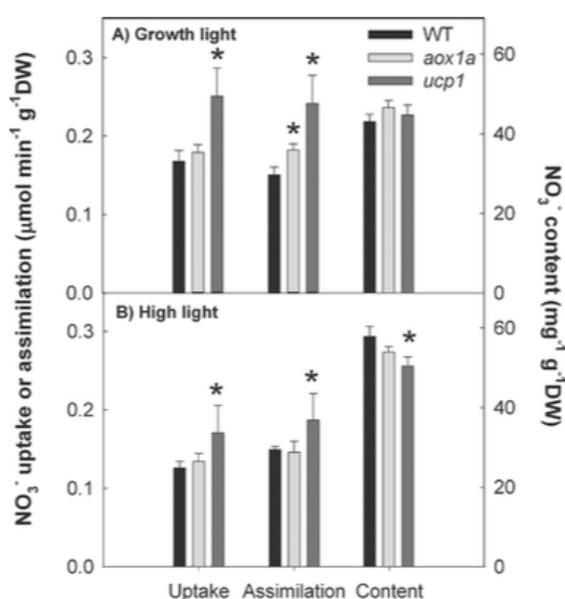


Figure 4. Taux de fixation et d'assimilation du nitrate et teneur en nitrate libre chez le phénotype sauvage et les mutants *aox1a* et *ucp1* d'*Arabidopsis thaliana* exposé au  $^{15}\text{NO}_3^-$  pendant 6h. Les plants ont été exposés à une irradiance de croissance (A) ou sturante (B) lors du traitement.  $n=5$ , \* indique une différence significative  $P < 0.05$ .

Ces premiers travaux postdoctoraux ont permis de faire progresser nos connaissances de la répartition du flux énergétique entre photosynthèse, respiration et nutrition azotée et de la contribution de ces derniers au maintien de la capacité photosynthétique. D'un point de vue plus personnel, ces travaux ont demandé beaucoup de développement de nouvelles techniques et de méthodes d'analyses. Ce fut un réel défi, mais cela m'a aussi permis de comprendre l'importance d'innover dans mes recherches. Ces travaux ont aussi été une première expérience dans l'utilisation et la connaissance des isotopes stables, notamment le  $^{15}\text{N}$  et le  $^{18}\text{O}$ , outils d'intérêt que j'ai continué (voir section suivante) et que je continue à utiliser dans mes recherches. Finalement, ces travaux ont aussi été une première étape dans l'encadrement et l'initiation d'étudiants à la recherche. Ainsi, deux étudiants, alors en Licence professionnelle, ont grandement contribué à ces résultats et sont chacun coauteur des articles associés (Gandin et al. 2012 (P5), 2014 (P6)).

## **2. Efficacité de la photosynthèse chez les C4 en réponse aux contraintes abiotiques**

Dans cette seconde partie de mon expérience postdoctorale, j'ai changé de modèle d'étude en travaillant principalement sur des plantes ayant une photosynthèse de type C4. J'ai aussi centré et spécialisé mes recherches sur l'appareil photosynthétique strict. Ces travaux ont également eu lieu au sein du laboratoire du Pr. Asaph Cousins (WSU, Pullman, E-U) mais avec le statut d'associé de recherche et ont nécessité l'utilisation et la mesure des échanges isotopiques du  $\text{CO}_2$  et de l' $\text{H}_2\text{O}$  dans les feuilles. Plusieurs contraintes abiotiques ont été considérées dans ces études, incluant la température, la concentration atmosphérique en  $\text{CO}_2$  et l'irradiance.

### **2.1. Réponse de la photosynthèse en C4 à la température**

La photosynthèse en C4 diffère de celle en C3 par le fait que la fixation du  $\text{CO}_2$  est catalysée par un couple d'enzymes impliquant l'anhydrase carbonique (CA) et la phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPc). Le composé en C4 formé est alors transporté vers les cellules de la gaine, où le  $\text{CO}_2$  est libéré au profit de la Rubisco. Ce système constitue un mécanisme de concentration du  $\text{CO}_2$  augmentant la concentration au sein des cellules de la gaine à plus de 5 fois celle de l'air ambiant (Leegood 2002). Cela permet de minimiser la photorespiration et

d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau des plantes en C4, leurs offrant souvent un avantage adaptatif dans les environnements chauds et arides. Cependant, une partie du CO<sub>2</sub> transporté vers les cellules de la gaine « fuit » en retour vers les cellules du mésophylle avant d'être assimilé par la Rubisco. Cette fuite contribue à la perte d'efficacité photosynthétique des C4 (Kromdijk et al 2014). Le développement récent des modèles de discrimination photosynthétique et de l'utilisation des isotopes stables dans ces modèles permet maintenant de caractériser cette efficacité photosynthétique. Une première étude a constitué une transition dans le développement de ces nouvelles recherches dans ma carrière en travaillant d'une part sur une plante ayant une photosynthèse intermédiaire en C3-C4 (type I) (Figure 5.), *Salsola divaricata*, et d'autre part sur la réponse de la photosynthèse mais aussi de la respiration à la température.

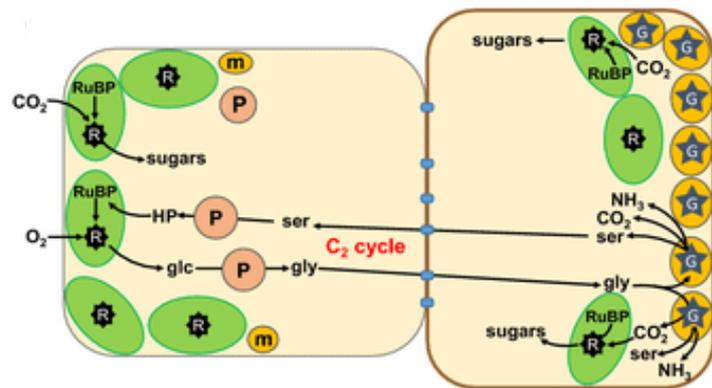


Figure 5. Diagramme illustrant la structure et la physiologie d'une photosynthèse intermédiaire C3-C4 de type I.

Les plantes cultivées sous des températures jour/nuit froides (15/10 °C) présentait un point de compensation du CO<sub>2</sub> beaucoup plus élevé à forte température (35°C) que les plantes cultivées à des températures modérées (25/18 °C) ou chaudes (35/25 °C) (Gandin et al. 2014 (P8)). En outre, le taux d'assimilation net du CO<sub>2</sub> dans les plantes cultivées à températures froides, était beaucoup plus faible à forte température. Ces différences n'étaient dues ni à des modifications anatomiques ni structurelles des feuilles de *Salsola divaricata*, qui auraient pu montrer une transition de la photosynthèse en C3-C4 vers une photosynthèse en C3 à des températures froides, mais plutôt à une augmentation très forte de la respiration mitochondriale caractérisée par une acclimatation de type II. Ce type d'acclimatation, a été caractérisé chez les plantes C3 (Atkin et al. 2005), mais rarement ou jamais chez les plantes en C4 ou les intermédiaires C3-C4, respectivement.

Suite à ces travaux, j'ai concentré mes études sur la photosynthèse en C4 strict, en commençant par *Setaria viridis*, et développé mes compétences dans l'utilisation de modèles

mathématiques permettant notamment de caractériser la discrimination photosynthétique contre le  $^{13}\text{CO}_2$  (Ubierna et al. 2011). Ce modèle, ici présenté en incluant le « ternary effect », implique de nombreux paramètres obtenus lors de la mesure des échanges gazeux foliaires.

$$\Delta_{\text{theo}}^{13} = \frac{1}{1-t} \left[ a_b \frac{C_a - C_L}{C_a} + a_s \frac{C_L - C_i}{C_a} \right] + \frac{1+t}{1-t} \left[ a_w \frac{C_i - C_m}{C_a} + \frac{b_4 + \phi \left( \frac{b_3 C_{bs}}{C_{bs} - C_m} - s \right) C_m}{1 + \frac{\phi C_m}{C_{bs} - C_m}} \frac{C_m}{C_a} \right]$$

Il nécessite aussi plusieurs postulats de la littérature, notamment liés aux propriétés des enzymes responsables de l'assimilation du  $\text{CO}_2$ . Afin de répondre à cette contrainte, j'ai, en collaboration avec Ryan Boyd alors en doctorat, caractérisé les activités et propriétés cinétiques des trois enzymes majeures de la photosynthèse en C4 : la Rubisco, la phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPc) et l'anhydrase carbonique (CA), en réponse à la disponibilité en  $\text{CO}_2$  et à la température (Boyd et al. 2015 (P9)). Ces informations étaient alors, en très grande partie, absentes de la

littérature en raison des contraintes techniques posées par ces mesures, mais que nous avons pu lever par l'utilisation d'un Membrane Inlet Mass Spectrometer (Figure 6.) (Beckmann et al. 2009). Ces travaux ont principalement montré que la cinétique de réponse à la température de la Rubisco était très similaire chez *Setaria viridis* (C4) à celle obtenue chez les C3. En revanche, la réponse de la CA semblait limiter la disponibilité en  $\text{HCO}_3^-$  pour la PEPc, bien que cela n'affecte pas *in fine* le taux

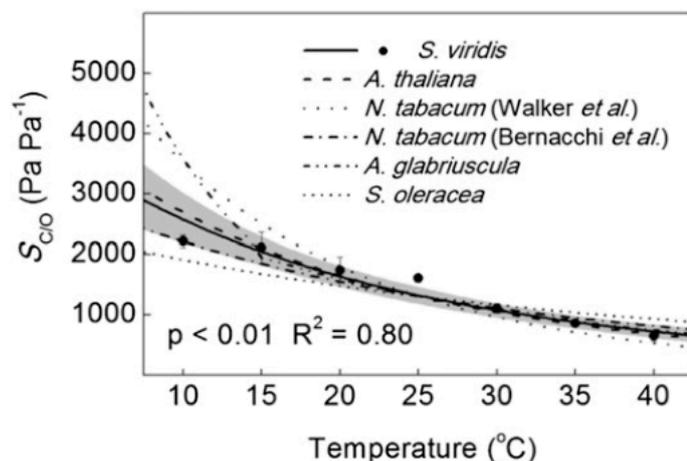


Figure 6. Exemple de résultats obtenus à l'aide du Membrane Inlet Mass Spectrometer et montrant la réponse à la température du coefficient de spécificité de la Rubisco chez *Setaria viridis*. Cette réponse est comparée aux réponses de la littérature. Les valeurs ont été normalisées à *S. viridis* à 25 °C. La ligne continue est la réponse à la température modélisée avec un intervalle de confiance à 95 % en gris. n=5.

d'assimilation net de  $\text{CO}_2$ . Ces résultats font progresser notre compréhension de la réponse à la température de l'assimilation du  $\text{CO}_2$  chez les plantes C4, mais constitue surtout une (et la seule à ma connaissance) référence utilisée dans les publications pour paramétrer les modèles de photosynthèse en C4.

Un autre facteur limitant de la photosynthèse est la conductance mésophyllienne ( $g_m$ ) (Evans et von Caemmerer 1996).  $G_m$  caractérise la facilité avec laquelle le  $\text{CO}_2$  diffuse de l'espace intercellulaire jusqu'au site de carboxylation dans le chloroplaste (Figure 6.). Bien que

le développement de nouvelles méthodologies, à l'aide de la fluorescence chlorophyllienne ou de la discrimination photosynthétique, aient facilité l'étude de  $g_m$  chez les plantes en C3, cela est un véritable défi chez les plantes en C4.

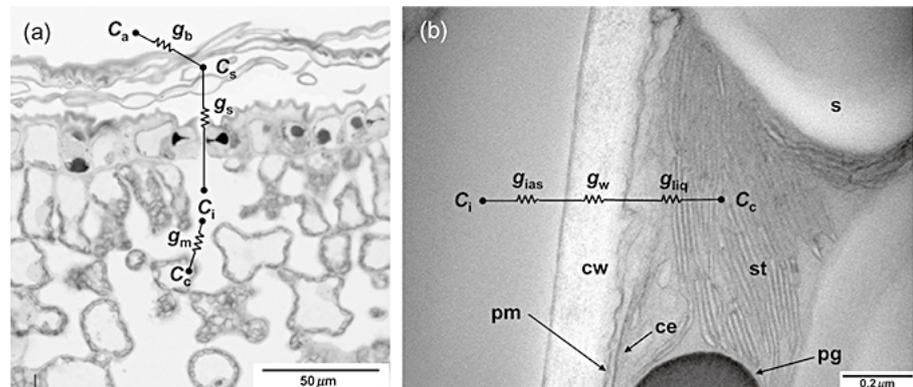


Figure 6. Micrographie de la surface abaxiale d'une feuille soulignant le trajet du  $\text{CO}_2$  depuis l'environnement ( $C_a$ ) jusqu'au chloroplaste ( $C_c$ ) et montrant les différentes conductances : de la couche limite ( $g_b$ ), stomatique ( $g_s$ ) et du mésophylle ( $g_m$ ) (A). La diffusion du  $\text{CO}_2$  de  $C_i$  à  $C_c$  est caractérisée par la conductance à travers l'espace intercellulaire ( $g_{ias}$ ), à travers la paroi ( $g_w$ ) et à travers la phase liquide à l'intérieur de la cellule ( $g_{liq}$ ). (Flexas et al. 2007)

Nos recherches ont alors eu pour but d'établir et de tester deux méthodes pour estimer  $g_m$  chez les espèces C4, puis d'en caractériser la réponse à la température. La première méthode combine des mesures d'échange gazeux avec des modèles et des mesures de discrimination photosynthétique contre le  $^{13}\text{C}$  et le  $^{18}\text{O}$ . La seconde méthode estime  $g_m$  en liant des modèles de photosynthèse et de discrimination du  $^{13}\text{C}$  aux échanges gazeux, aux constantes cinétiques et aux mesures de  $V_{p_{max}}$  *in vitro*. Les deux méthodes ont permis d'obtenir des valeurs de  $g_m$  similaires, confirmant leurs exactitudes respectives et oscillant entre 2,90 et 7,85  $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$  selon l'espèce (Ubierna et al. 2017 (P12)). Ces valeurs sont proches des valeurs les plus élevées obtenues dans la littérature pour des espèces en C3. En

outre,  $g_m$  augmentait avec la température chez les trois espèces en C4 testées, bien que chez *Setaria viridis*,  $g_m$  ait fini par diminuer à la température la plus extrême (40°C).

## 2.2 Réponse de la photosynthèse en C4 à la concentration en CO<sub>2</sub>

Grâce à cette méthode de mesure de  $g_m$  chez les plantes en C4, il a été évident d'en mesurer la réponse sous d'autres contraintes environnementales et le choix s'est naturellement porté sur la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> afin de déterminer si  $g_m$  limite la photosynthèse en C4 seulement aux faibles teneurs en CO<sub>2</sub> ( $pCO_2$ ) où son rôle serait accru. En parallèle, j'ai été sollicité par Pr. Thomas Brutnell et Pr. Anthony Studer du Donald Danforth Plant Science Center (Saint-Louis, Missouri, E-U) pour caractériser un mutant sous-exprimant l'anhydrase carbonique chez le maïs (*ca1ca2*). L'anhydrase carbonique catalyse la première étape biochimique du mécanisme de concentration du carbone des plantes en C4 et est souvent suggérée limitante chez les monocotylédones en C4. Son rôle dans le maintien de l'assimilation photosynthétique à faible  $pCO_2$  semblait donc d'intérêt.

Chez *Setaria viridis* et *Zea mays*,  $g_m$  augmente avec la diminution de la  $pCO_2$  et cette augmentation est d'autant plus forte lorsque l'activité de l'anhydrase carbonique est limitante (Ubierna et al. 2018 (P13)). En outre, les études de limitations ont montré, qu'à une  $pCO_2$  inférieure à la valeur ambiante, le taux de photosynthèse était limité par la disponibilité du CO<sub>2</sub> due, en partie, à la conductance mésophyllienne. Cependant, l'assimilation photosynthétique est similaire chez le mutant *ca1ca2* du maïs comparé au génotype sauvage, alors même que la teneur en anhydrase carbonique est réduite de près de 97% (Studer et al. 2014 (P7)). En revanche, ce mutant *ca1ca2* montre une plus faible  $A_{net}$  à une  $pCO_2$  inférieure aux valeurs ambiantes et une croissance altérée lorsqu'il était cultivé à faible  $pCO_2$  (9.3 Pa) (Figure 7.). Ces résultats

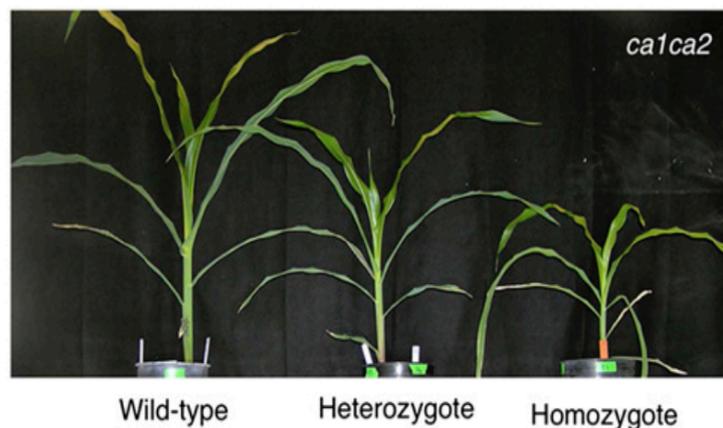


Figure 7. Croissance du phénotype sauvage et du double mutant *ca1ca2* de *Zea mays* cultivés à 9.3 Pa  $pCO_2$ .

suggèrent qu'un  $g_m$  élevé pourrait être un élément clé de l'assimilation du  $CO_2$  chez les plantes en C4, notamment lorsque la  $pCO_2$  est faible sous certaines contraintes du fait de la fermeture des stomates ou d'une activité CA réduite.

Ces travaux, combinant principalement des approches de modélisation, d'enzymologie et d'isotopie, ont fourni des informations majeures sur la photosynthèse en C4 et ses limitations en réponse à la température ou à la  $pCO_2$ . Ils ont en outre permis de briser certains plafonds de verre i) en apportant l'ensemble des paramètres cinétiques des principales enzymes impliquées dans les modèles et ii) en développant et testant deux méthodes pour estimer  $g_m$  chez les plantes en C4. Ces nouveautés, absentes de la littérature à ce moment, demeurent à ce jour, des outils essentiels. Ces travaux ont contribué au développement de ma jeune carrière en recherche en élargissant mon réseau de collaborateurs et en me permettant les premières supervisions d'étudiants en thèse. Ils m'ont aussi permis d'acquérir une solide expertise dans l'étude de la photosynthèse et la manipulation d'outils isotopiques ou mathématiques de modélisation de l'assimilation et de la discrimination photosynthétique.

### **3. Réponse des arbres au stress oxydant induit par l'ozone**

Depuis ma nomination en tant que Maître de Conférences à l'Université de Lorraine en septembre 2014, mes activités de recherche se sont recentrées sur les espèces en C3 et principalement sur les espèces ligneuses avec comme modèle d'étude le peuplier (Bradshaw et al. 2000). En particulier, mes recherches s'intéressent à la réponse des arbres au stress oxydant et s'organisent sous deux axes principaux : i) la caractérisation de la défense cellulaire et ii) la réponse du métabolisme carboné. Ces activités se sont inscrites dans la thématique principale du laboratoire, le stress ozone. L'ozone est considéré comme le troisième gaz à effet de serre le plus important, un polluant secondaire majeur phytotoxique et un agent oxydant fort (Sicard 2017). En outre, l'ozone constitue un outil d'étude simple et performant pour induire un stress oxydant (Noctor et al. 2016) et l'accumulation de ERO dans les tissus foliaires.

### 3.1. La défense cellulaire contre le stress oxydant

Lors d'un stress oxydant, les espèces réactives de l'oxygène (ou de l'azote) (ERO) s'accumulent en excès et peuvent endommager les constituants cellulaires tels que les membranes cellulaires, les enzymes ou encore l'ADN (Apel et Hirt 2004). Ces effets délétères entraînent ainsi une réduction de la croissance et des rendements chez les végétaux. La cellule possède cependant tout à un arsenal métabolique lui permettant de piéger ces ERO, incluant plusieurs enzymes ou métabolites I<sub>r</sub> et I<sub>lr</sub> ayant des propriétés antioxydantes (Mittler 2002). Dans une première étude, j'ai passé au crible une dizaine de génotypes de peuplier Euraméricain (*Populus deltoides* × *nigra*) dans le but de tester leur tolérance/sensibilité à un stress chronique ozone (120ppb pendant 3 semaines). Ces travaux ont montré une allocation des différents génotypes parmi trois stratégies de réponse au stress ozone, i.e. soit par une sensibilité accrue, soit par une stratégie d'évitement en réduisant la conductance stomatique et donc l'influx d'ozone ou bien encore, en activant le métabolisme de défense. L'ascorbate peroxydase et la capacité associée de la monodéhydroascorbate réductase à régénérer l'ascorbate réduit (ASA) ont été nettement corrélées au maintien de la capacité photosynthétique lors du stress ozone (Gandin et al. 2019 (P16)), suggérant que ces dernières sont déterminantes dans la tolérance à l'O<sub>3</sub> chez le peuplier euraméricain, en protégeant du stress oxydatif la capacité de la photosynthèse. Ce couple APX/MDHAR semble donc être le principal déterminant de la tolérance à l'O<sub>3</sub> chez les génotypes de peuplier testés et pourrait constituer un élément clé dans la sélection de cultivars tolérant au stress oxydant.

Le glutathion n'était en revanche pas déterminant dans cette étude et au travers des différents génotypes. Néanmoins, mes travaux récents ont montré que certaines modifications métaboliques impliquant la PEPC, permettrait de soutenir la biosynthèse du glutathion et donc son rôle dans la défense antioxydante (Gandin et al., *in prep*) (Figure 8.). Ces résultats contrastés illustrent la complexité de réponses de cet arsenal de défense. Une autre barrière de défense contre l'ozone, abondamment décrite dans la littérature, est constituée par les stomates. En effet, certaines espèces peuvent mettre en place une stratégie dite d'évitement et inhérente à la fermeture des stomates. Certains génotypes ont

présenté une fermeture stomatique sous ozone, mais celle-ci s'est avérée plutôt préjudiciable puisque présente principalement chez les génotypes sensibles et montrant une perte photosynthétique forte. Finalement, la sénescence précoce induite par l'O<sub>3</sub> s'est révélée essentielle lors de l'extrapolation de la réponse mécaniste au niveau de la feuille à la productivité de la plante entière, en ajustant avec précision la réaffectation des ressources et la zone de photosynthèse (Gandin et al. 2019 (P16)).

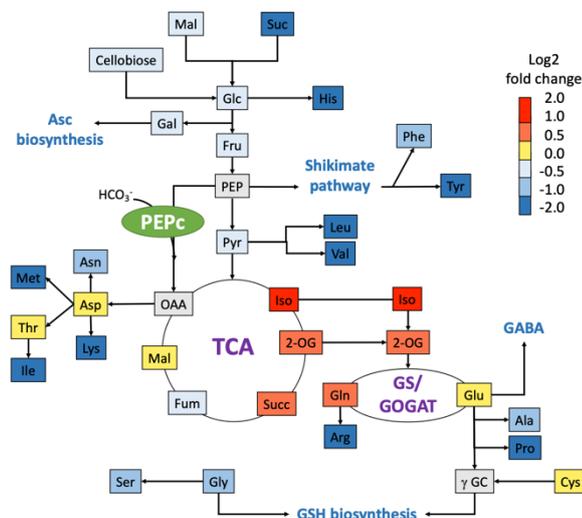


Figure 8. Modulation du métabolisme primaire observée chez le peuplier sousmi à 120ppb d'ozone pendant 21 jours.

En parallèle et dans le cadre de la thèse de Gianni Galati, j'ai collaboré avec Romain Larbat du Laboratoire Agronomie et Environnement (UMR 1121 UL-INRAE, Nancy) dans une étude de l'impact d'un stress aigu (250ppb pendant 3 jours) à l'ozone sur le profil métabolique du panais. Nous avons utilisé une approche de métabolomique non ciblée par LC-MS afin de déterminer les métabolites d'intérêt dans la réponse et la tolérance du panais au stress oxydant induit par l'ozone. Le stress ozone a induit une augmentation des produits du catabolisme de la chlorophylle, probablement lié à la dégradation de la chlorophylle (Galati et al. 2019 (P15)). Certains de ces catabolites ont montré des propriétés antioxydantes et pourraient ainsi contribuer à la défense cellulaire du panais lors d'un épisode de pollution à l'ozone. Suite à cela, j'ai œuvré pour acquérir, en 2019, une chaîne de chromatographie équipée d'un détecteur de masse dans l'idée de pouvoir développer davantage les analyses de métabolites d'intérêt contre le stress oxydant. Ainsi, j'ai développé avec l'aide d'Audrey Berthe, assistante ingénieure dans notre étude depuis 2019, une méthode de quantification des pools d'ascorbate et de glutathion oxydés et réduits. Ces analyses étaient auparavant employées au sein du laboratoire mais à travers des étapes de réduction des échantillons et une mesure indirecte des formes oxydées. En outre, chaque métabolite nécessitait une

analyse différente. Cette nouvelle méthode permet la quantification des deux métabolites et de chacune des formes oxydées et réduites lors d'une seule analyse. Cette méthode est donc plus efficace mais aussi plus précise en évitant les étapes à risques. Cette méthode a maintenant été testée sur plusieurs espèces différentes et fait l'objet d'un article méthodologique en cours de rédaction.

Ces dernières années, le laboratoire a été sollicité à de nombreuses reprises, du fait de son expertise sur le stress oxydant et sur l'ozone, pour la rédaction d'articles de revue. J'ai ainsi contribué à la rédaction de trois articles de revue, plus particulièrement sur i) le rôle de la détoxification cellulaire et l'impact sur l'assimilation carbonée (Jolivet et al. 2016 (P10)), ii) la compartimentation des antioxydants au sein de la vacuole et de la mitochondrie (Dusart et al. 2019 (P14)) et iii) l'effet de l'ozone sur le métabolisme (Feng et al. 2021 (P18)). Ce dernier article de revue a été particulièrement important puisqu'il a été l'occasion de faire partie d'un large consortium international de chercheurs sur l'ozone et la végétation. Finalement, j'ai aussi coordonné un quatrième article de revue sur le rôle du métabolisme mitochondrial dans la réponse au stress oxydant (Gandin et al. 2021 (P20)).

### 3.2 L'impact du stress oxydant sur l'assimilation carbonée

Un des impacts majeurs du stress oxydant concerne l'appareil photosynthétique, expliquant en partie les pertes de croissance et de rendement observées lors des épisodes de pollution à l'ozone. La littérature rapporte des altérations à la fois de la photochimie, avec notamment une dégradation des chlorophylles, mais aussi de la biochimie, avec une baisse de l'activité de la Rubisco (Pelloux et al 2001). La production native d'ERO au sein des chloroplastes est pourtant commune et tempérée par les systèmes antioxydants intrinsèques, mais ces derniers peuvent être rapidement submergés lors d'un stress oxydant et aboutir à l'accumulation excessive d'ERO.

Nos travaux ont montré une baisse significative de l'assimilation photosynthétique chez le peuplier Euraméricain (*Populus deltoides* × *nigra*) mais dont l'amplitude varie de 7 à 36% selon le génotype étudié (Gandin et al. 2019 (P16), Turc et al. 2021 (P19), Joffe et al. 2022 (P21))(Figure 9.). Cette baisse s'accompagne d'une diminution du flux d'électrons au sein de

la chaîne chloroplastique de transport des électrons. Chez le peuplier hybride *Populus tremula x alba* 717-1b4, plusieurs étages foliaires ont été testés et la baisse de l'assimilation carbonée était plus prononcée dans la feuille mature que dans la jeune feuille et présentait un minimum bien inférieur malgré une dose effective d'ozone (POD) inférieure (Turc et al. 2021 (P19)). L'activité photosynthétique semble donc moins sensible à la dose d'O<sub>3</sub> absorbée dans le feuillage jeune que dans le feuillage mature. Finalement, lorsque l'on tente d'intégrer à l'échelle de la plante entière ces résultats, les génotypes qui présentent une senescence accélérée plus marquée présentent en revanche une meilleure tolérance de l'appareil photosynthétique des jeunes feuilles (Gandin et al. 2019 (P16)).

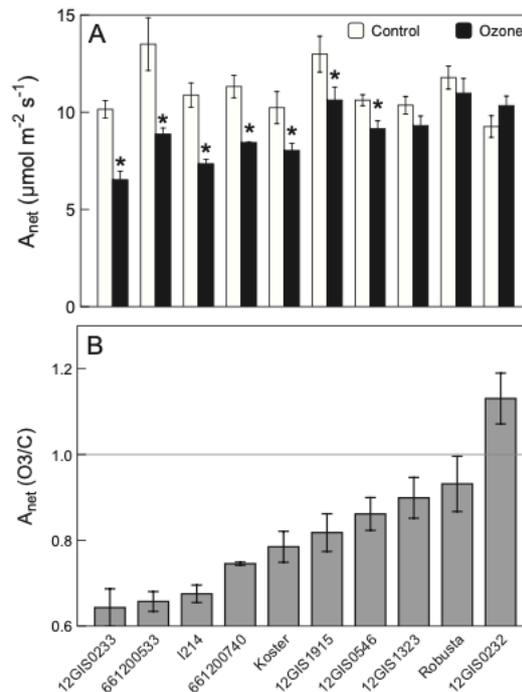


Figure 9. Diversité génotypique de réponse de l'assimilation nette chez 10 peupliers Euraméricain (*Populus deltoides* × *nigra*) soumis à 120 ppb d'ozone pendant 21 jours

Les études sur l'impact de l'ozone et du stress oxydant sur la photosynthèse se sont concentrées sur deux facteurs limitants principaux : la capacité catalytique de la Rubisco et la fermeture stomatique. Chacun constitue un facteur limitant de la photosynthèse. Néanmoins, très peu de travaux se sont intéressés à un troisième facteur limitant de la photosynthèse, la conductance mésophyllienne au CO<sub>2</sub> (g<sub>m</sub>). Mes recherches les plus récentes se sont donc portées sur l'étude de la réponse de g<sub>m</sub> au stress oxydant chez le peuplier. Pour ces travaux, j'ai co-encadré, avec Yves Jolivet, la thèse de doctorat de Ricardo Joffe entre 2018 et 2022.

Lors de ces recherches, g<sub>m</sub> a montré une baisse très significative sous ozone, de 31 à 72% selon les génotypes de peuplier considérés (Joffe et al. 2022 (P21)). Cette baisse de g<sub>m</sub> limitait alors l'approvisionnement en CO<sub>2</sub> de la Rubisco et représentait, pour une grande partie des génotypes, le principal facteur limitant l'assimilation carbonée sous ozone, loin devant la Rubisco ou la fermeture stomatique. Ces travaux ont aussi montré que la baisse d'activité

catalytique de la Rubisco sous ozone, souvent énoncée dans la littérature, était plutôt due à une limitation de l'approvisionnement en CO<sub>2</sub> par  $g_m$  qu'à une altération du site actif de l'enzyme. Suite à ces premiers résultats, j'ai développé une collaboration avec Tiina Tosens et Ülo Niinemets de Estonian University of Life Sciences (EMU, Tartu, Estonie) afin de caractériser les déterminants anatomiques et structuraux responsables de la baisse de  $g_m$  sous ozone.

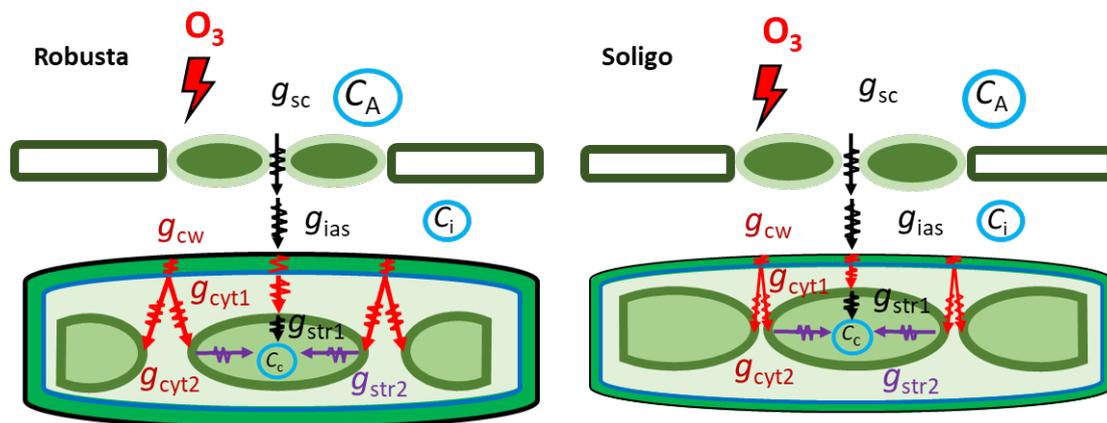


Figure 10. Illustration synthétique de l'effet de l'ozone sur les composants anatomiques et structuraux du mésophylle chez deux génotypes de peupliers Euraméricain, Robusta et Soligo. La taille et l'épaisseur des lignes représentent l'ampleur de la résistance à la diffusion du CO<sub>2</sub> (rouge = augmentation, violet = diminution, noir = non affecté). La taille des points bleus représente les pressions partielles respectives de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère ou C<sub>A</sub>, dans l'espace aérien intercellulaire ou C<sub>i</sub> et au niveau du chloroplaste ou C<sub>c</sub>.

Ainsi, l'épaisseur des parois et la distance du cytoplasme des cellules étaient nettement augmentées sous ozone, alors que les chloroplastes se repositionnaient vers le centre de la cellule et donc à plus grande distance de l'espace intercellulaire (Figure 10.). La baisse de  $g_m$  observée sous ozone est donc due à une diffusion plus contrainte à travers la paroi et à un allongement de la diffusion inter-chloroplastique du CO<sub>2</sub>.

Finalement, ces derniers travaux m'ont permis d'intégrer les thématiques et les activités du laboratoire dans lequel je fais, aujourd'hui, mes recherches. Cela m'a permis d'acquérir des connaissances et des compétences pour l'étude du stress oxydant induit par

## BIBLIOGRAPHIE

Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **55**, 373-399.

Aroca, A., Benito, J. M., Gotor, C., & Romero, L. C. (2017). Persulfidation proteome reveals the regulation of protein function by hydrogen sulfide in diverse biological processes in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, **68**(17), pp 4915-4927.

Atkin, O. K., Bruhn, D., Hurry, V. M., & Tjoelker, M. G. (2005). The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology* **32**, pp 87–105.

Bagard, M., Jolivet, Y., Hasenfratz-Sauder, M. P., Gérard, J., Dizengremel, P., & Le Thiec, D. (2015). Ozone exposure and flux-based response functions for photosynthetic traits in wheat, maize and poplar. *Environmental Pollution*, **206**, pp 411-420.

Beckmann, K., Messinger, J., Badger, M. R., Wydrzynski, T., & Hillier, W. (2009). On-line mass spectrometry: membrane inlet sampling. *Photosynthesis research*, **102**, pp 511-522.

Boyd, R. A., Gandin, A., & Cousins, A. B. (2015). Temperature responses of C4 photosynthesis: biochemical analysis of rubisco, phosphoenolpyruvate carboxylase, and carbonic anhydrase in *Setaria viridis*. *Plant Physiology*, **169**(3), pp 1850-1861.

Bradshaw, H. D., Ceulemans, R., Davis, J., & Stettler, R. (2000). Emerging model systems in plant biology: poplar (*Populus*) as a model forest tree. *Journal of Plant Growth Regulation*, **19**(3), 306-313.

Dickson, R. E., (1991) Assimilate distribution and storage. In: Raghavendra AS, ed. *Physiology of trees*. John Wiley & Sons, New York, USA, pp 51-85.

Dizengremel, P. (2001). Effects of ozone on the carbon metabolism of forest trees. *Plant Physiology and Biochemistry*, **39**(9), pp 729-742.

Dusart, N., Gandin, A., Vaultier, M. N., Joffe, R., Cabané, M., Dizengremel, P., & Jolivet, Y. (2019). Importance of detoxification processes in ozone risk assessment: need to integrate the cellular compartmentation of antioxidants?. *Frontiers in Forests and Global Change*, **2**, pp 45-58.

Evans, J. R., & von Caemmerer, S. (1996). Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology* **110**, pp 339–346.

Evans, J. R. (2021). Mesophyll conductance: walls, membranes and spatial complexity. *New Phytologist*, **229**(4), pp 1864-1876.

Feng, Z., Agathokleous, E., Yue, X., Oksanen, E., Paoletti, E., Sase, H., ... & Kobayashi, K. (2021). Emerging challenges of ozone impacts on asian plants: actions are needed to protect ecosystem health. *Ecosystem Health and Sustainability*, **7**(1), pp 1911602.

Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Diaz-espejo, A., Galmes, J., & Medrano, H. (2007). Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell & Environment*, **31**(5), pp 602-621.

Flexas, J., Barbour, M. M., Brendel, O., Cabrera, H. M., Carriquí, M., Díaz-Espejo, A., ... & Gallé, A. (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: an unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, **193**, pp 70-84.

Flexas, J., Niinemets, Ü., Gallé, A., Barbour, M. M., Centritto, M., Diaz-Espejo, A., ... & Medrano, H. (2013). Diffusional conductances to CO<sub>2</sub> as a target for increasing

photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynthesis research*, **117**, pp 45-59.

Fontaine, V., Pelloux, J., Podor, M., Afif, D., Gerant, D., Grieu, P., & Dizengremel, P. (1999). Carbon fixation in *Pinus halepensis* submitted to ozone. Opposite response of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and phosphoenolpyruvate carboxylase. *Physiologia Plantarum*, **105**(2), pp 187-192.

Foyer, C. H., & Noctor, G. (2002). Photosynthetic nitrogen assimilation: inter-pathway control and signaling. *Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism*, pp 1-22.

Foyer, C. H., & Noctor, G. (2011). Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant physiology*, **155**(1), 2-18.

Foyer, C. H., Noctor, G., & Hodges, M. (2011). Respiration and nitrogen assimilation: targeting mitochondria-associated metabolism as a means to enhance nitrogen use efficiency. *Journal of Experimental Botany* **62**(4), pp 1467–1482.

Foyer, C. H., Ruban, A. V., & Noctor, G. (2017). Viewing oxidative stress through the lens of oxidative signalling rather than damage. *Biochemical Journal*, **474**(6), pp 877-883.

Galati, G., Gandin, A., Jolivet, Y., Larbat, R., & Hehn, A. (2019). Untargeted Metabolomics Approach Reveals Diverse Responses of *Pastinaca Sativa* to Ozone and Wounding Stresses. *Metabolites*, **9**(7), pp 153-166.

Galmés, J., Medrano, H., & Flexas, J. (2007). Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist*, **175**(1), pp 81-93.

Gandin, A., Lapointe, L., & Dizengremel, P. (2009). The alternative respiratory pathway allows sink to cope with changes in carbon availability in the sink-limited plant *Erythronium americanum*. *Journal of experimental botany*, **60**(15), pp 4235-4248.

Gandin, A., Gutjahr, S., Dizengremel, P., & Lapointe, L. (2011). Source–sink imbalance increases with growth temperature in the spring geophyte *Erythronium americanum*. *Journal of Experimental Botany*, **62**(10), pp 3467-3479.

Gandin, A., Dizengremel, P., & Lapointe, L. (2011). Photoperiod has a stronger impact than irradiance on the source–sink relationships in the sink-limited species *Erythronium americanum*. *Botany*, **89**(11), pp 763-770.

Gandin, A., Duffes, C., Day, D. A., & Cousins, A. B. (2012). The absence of alternative oxidase AOX1A results in altered response of photosynthetic carbon assimilation to increasing CO<sub>2</sub> in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, **53**(9), pp 1627-1637.

Gandin, A., Denysyuk, M., & Cousins, A. B. (2014). Disruption of the mitochondrial alternative oxidase (AOX) and uncoupling protein (UCP) alters rates of foliar nitrate and carbon assimilation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of experimental botany*, **65**(12), pp 3133-3142.

Gandin, A., Koteyeva, N. K., Voznesenskaya, E. V., Edwards, G. E., & Cousins, A. B. (2014). The acclimation of photosynthesis and respiration to temperature in the C<sub>3</sub>–C<sub>4</sub> intermediate *Salsola divaricata*: induction of high respiratory CO<sub>2</sub> release under low temperature. *Plant, cell & environment*, **37**(11), pp 2601-2612.

Gandin, A., Davrinche, A., & Jolivet, Y. (2019). Deciphering the main determinants of O<sub>3</sub> tolerance in Euramerican poplar genotypes. *Science of the Total Environment*, **656**, pp 681-690.

Gandin, A., Dizengremel, P., & Jolivet, Y. (2021). Integrative role of plant mitochondria facing oxidative stress: The case of ozone. *Plant Physiology and Biochemistry*, **159**, pp 202-210.

Guo, Q., Major, I. T., & Howe, G. A. (2018). Resolution of growth–defense conflict: mechanistic insights from jasmonate signaling. *Current opinion in plant biology*, **44**, pp 72-81.

Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Anee, T. I., & Fujita, M. (2017). Glutathione in plants: biosynthesis and physiological role in environmental stress tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, **23**, pp 249-268.

Heckwolf, M., Pater, D., Hanson, D. T., & Kaldenhoff, R. (2011). The Arabidopsis thaliana aquaporin AtPIP1; 2 is a physiologically relevant CO<sub>2</sub> transport facilitator. *The Plant Journal*, **67**(5), pp 795-804.

Henzler, T. Q. Y. E., Ye, Q., & Steudle, E. (2004). Oxidative gating of water channels (aquaporins) in Chara by hydroxyl radicals. *Plant, Cell & Environment*, **27**(9), pp 1184-1195.

Joffe, R., Berthe, A., Jolivet, Y., & Gandin, A. (2022). The response of mesophyll conductance to ozone-induced oxidative stress is genotype-dependent in poplar. *Journal of Experimental Botany*, **73**(14), pp 4850-4866.

Jolivet, Y., Bagard, M., Cabané, M., Vaultier, M. N., Gandin, A., Afif, D., ... & Le Thiec, D. (2016). Deciphering the ozone-induced changes in cellular processes: a prerequisite for ozone risk assessment at the tree and forest levels. *Annals of forest science*, **73**, pp 923-943.

Karasov, T. L., Chae, E., Herman, J. J., & Bergelson, J. (2017). Mechanisms to mitigate the trade-off between growth and defense. *The Plant Cell*, **29**(4), pp 666-680.

Knauer, J., Cuntz, M., Evans, J. R., Niinemets, Ü., Tosens, T., Veromann-Jürgenson, L. L., ... & Zaehle, S. (2022). Contrasting anatomical and biochemical controls on mesophyll conductance across plant functional types. *New Phytologist*, **236**(2), pp 357-368.

Kromdijk, J., Ubierna, N., Cousins, A. B., & Griffiths, H. (2014). Bundle-sheath leakiness in C4 photosynthesis: a careful balancing act between CO<sub>2</sub> concentration and assimilation. *Journal of experimental botany*, **65**(13), pp 3443-3457.

Leegood, R. C. (2002). C4 photosynthesis: principles of CO<sub>2</sub> concentration and prospects for its introduction into C3 plants. *Journal of experimental botany*, **53**(369), pp 581-590.

Montes, C. M., Demler, H. J., Li, S., Martin, D. G., & Ainsworth, E. A. (2022). Approaches to investigate crop responses to ozone pollution: from O<sub>3</sub>-FACE to satellite-enabled modeling. *The Plant Journal*, **109**(2), pp 432-446.

Michalecka, A. M., Agius, S. C., Møller, I. M., & Rasmusson, A. G. (2004). Identification of a mitochondrial external NADPH dehydrogenase by overexpression in transgenic *Nicotiana sylvestris*. *The Plant Journal*, **37**(3), pp 415-425.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, **7**(9), pp 405-410.

Noctor, G., Mhamdi, A., & Foyer, C. H. (2016). Oxidative stress and antioxidative systems: recipes for successful data collection and interpretation. *Plant Cell & Environment* **39**(5), pp 1140–1160.

Pelloux, J., Jolivet, Y., Fontaine, V., Banvoy, J., & Dizengremel, P. (2001). Changes in Rubisco and Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Pinus halepensis* M. subjected to ozone and drought. *Plant, Cell & Environment*, **24**(1), pp 123-131.

Sicard, P., Anav, A., De Marco, A., & Paoletti, E. (2017). Projected global ground-level ozone impacts on vegetation under different emission and climate scenarios. *Atmospheric Chemistry and Physics* **17**, pp 12177-12196.

Studer, A. J., Gandin, A., Kolbe, A. R., Wang, L., Cousins, A. B., & Brutnell, T. P. (2014). A limited role for carbonic anhydrase in C<sub>4</sub> photosynthesis as revealed by a ca1ca2 double mutant in maize. *Plant physiology*, **165**(2), pp 608-617.

Sweetlove, L. J., Lytovchenko, A., Morgan, M., Nunes-Nesi, A., Taylor, N. L., Baxter, C. J., ... & Fernie, A. R. (2006). Mitochondrial uncoupling protein is required for efficient photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**(51), pp 19587–19592.

Tomás, M., Flexas, J., Copolovici, L., Galmés, J., Hallik, L., Medrano, H., ... & Niinemets, Ü. (2013). Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub> across species: quantitative limitations and scaling up by models. *Journal of experimental botany*, **64**(8), pp 2269-2281.

Turc, B., Vollenweider, P., Le Thiec, D., Gandin, A., Schaub, M., Cabané, M., & Jolivet, Y. (2021). Dynamics of foliar responses to O<sub>3</sub> stress as a function of phytotoxic O<sub>3</sub> dose in hybrid poplar. *Frontiers in Plant Science*, **12**, pp 679-852.

Ubierna, N., Sun, W., & Cousins, A. B. (2011). The efficiency of C<sub>4</sub> photosynthesis under low light conditions: assumptions and calculations with CO<sub>2</sub> isotope discrimination. *Journal of experimental botany*, **62**(9), pp 3119-3134.

Ubierna, N., Gandin, A., Boyd, R. A., & Cousins, A. B. (2017). Temperature response of mesophyll conductance in three C<sub>4</sub> species calculated with two methods: <sup>18</sup>O discrimination and in vitro V<sub>pmax</sub>. *New Phytologist*, **214**(1), pp 66-80.

Ubierna, N., Gandin, A., & Cousins, A. B. (2018). The response of mesophyll conductance to short-term variation in CO<sub>2</sub> in the C<sub>4</sub> plants *Setaria viridis* and *Zea mays*. *Journal of experimental botany*, **69**(5), pp 1159-1170.

Uehlein, N., Otto, B., Hanson, D. T., Fischer, M., McDowell, N., & Kaldenhoff, R. (2008). Function of *Nicotiana tabacum* aquaporins as chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO<sub>2</sub> permeability. *The Plant Cell*, **20**(3), pp 648-657.

Vanlerberghe, G. C. (2013). Alternative oxidase: a mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants. *International journal of molecular sciences*, **14**(4), pp 6805-6847.

## RÉSUMÉ

Les changements climatiques actuels et futurs obligent les plantes à faire face à des contraintes environnementales de plus en plus fréquentes et sévères, qui menacent leur croissance et leur survie. Les arbres possèdent néanmoins une riche plasticité métabolique, leur conférant une capacité variable à s'acclimater à ces contraintes. La compréhension des acteurs et des mécanismes sous-jacents de cette acclimatation reste essentielle afin de caractériser les éléments clés pour une meilleure tolérance. Mes travaux récents portent sur la réponse des arbres au stress oxydant, très fréquent dans un environnement changeant, induit par l'ozone. Ainsi, une forte variabilité inter- et intra-spécifique a été démontrée en réponse à un stress ozone chronique. Certaines enzymes et certains métabolites du cycle Halliwell-Asada et ainsi que certains acteurs du métabolisme secondaire semblent contribuer à cette variabilité et pourraient être responsables d'une meilleure tolérance au stress oxydant. En outre, mes travaux les plus récents ont montré une limitation de l'assimilation photosynthétique sous ozone, principalement due à une altération de la conductance mésophyllienne. Mon projet de recherche continuera à élucider les mécanismes permettant aux plantes de répondre au stress oxydant et, plus spécifiquement, les limitations, induites par ce stress, sur la capacité à fixer le carbone, ainsi que le devenir métabolique de ce carbone, assimilé en conditions limitantes, entre croissance et défense.