
FONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE DES ARBRES FORESTIERS

H. COCHARD - A. GRANIER

Les forestiers le savent bien : les années sèches les arbres poussent moins, et les années très sèches des arbres meurent. La disponibilité en eau est, en effet, l'une des principales contraintes environnementales limitant la productivité de nos forêts. Les physiologistes ont depuis longtemps établi des relations directes ou indirectes entre croissance de l'arbre et ressource en eau. Par exemple, le grandissement des cellules dans les bourgeons ou le cambium dépend de leur état de turgescence. Un déficit en eau peut en effet conduire à une perte de turgescence cellulaire, ce qui ralentit ou inhibe leur croissance. De même, la photosynthèse est réduite en période de sécheresse. Ici, la relation avec la disponibilité en eau est plus indirecte : les stomates des feuilles se ferment en période de stress hydrique afin de limiter les pertes en eau de la plante. Or, l'entrée de carbone dans la plante (sous forme de CO₂) s'opère par les mêmes stomates. La fermeture stomatique préserve donc l'état hydrique de la plante mais au détriment de sa croissance.

Ce n'est que plus récemment que les physiologistes ont porté leur attention sur les effets potentiels d'une sécheresse sur le fonctionnement hydrique du tissu conducteur de sève brute de l'arbre, le xylème. Le xylème assure, seul, le transport de l'eau depuis le sol jusqu'aux feuilles. L'état de fonctionnalité de ce tissu conditionne donc directement la bonne alimentation en eau des feuilles et par conséquent l'ensemble des processus physiologiques qui s'y produisent.

L'objet de cet article est de faire le point sur les acquis du fonctionnement hydraulique de l'arbre, notamment en présence d'une sécheresse édaphique.

CIRCULATION DE L'EAU DANS L'ARBRE

La sève circule dans les conduits spécialisés du xylème des arbres : les vaisseaux et les trachéides. Ces conduits sont formés de cellules issues du cambium libéro-ligneux et subissent de profondes modifications lors de leur maturation : le cytoplasme disparaît et les parois se perforent ou se résorbent. Ce sont donc des cellules mortes et poreuses. Ces caractéristiques sont fondamentales car elles facilitent grandement le transfert de la sève et permettent d'établir des colonnes d'eau sans discontinuités hydrauliques depuis les feuilles jusqu'aux racines. Les trachéides sont issues d'une seule cellule cambiale, alors que les vaisseaux sont formés

par l'empilement d'un grand nombre de cellules dont les parois axiales ont disparu lors de la maturation.

Contrairement à ce qui a pu être énoncé dans le passé, le moteur principal de la circulation de l'eau dans l'arbre n'est pas la "poussée racinaire" mais l'évaporation foliaire (Cruziat et Tyree, 1990). L'énergie solaire arrivant sur les feuilles permet en effet de faire passer l'eau liquide sous forme vapeur à travers les stomates. La sève est donc tirée vers le haut et non poussée par le bas. La conséquence principale de ce mode de fonctionnement est que l'eau circulant dans le tissu conducteur se trouve sous tension et non sous pression.

Ces tensions ont une double origine, gravimétrique et hydrostatique. La tension gravimétrique est simplement proportionnelle à la hauteur de la colonne d'eau sous tension, soit environ 0,1 MPa⁽¹⁾ pour 10 m. Si on considère de l'eau libre dans le sol (tension nulle par convention), la tension gravimétrique de la sève au sommet d'un arbre de 30 m sera proche de - 0,3 MPa (- 3 bars). C'est donc déjà une tension inférieure à celle générée par le vide d'air (- 0,1 MPa). Mais la tension d'origine gravimétrique est souvent négligeable face à la tension hydrostatique induite par le flux de sève dans les vaisseaux. La circulation de la sève n'est pas libre dans le xylème car la présence de parois exerce des forces de frottement sur les molécules d'eau en mouvement. Le xylème forme donc une résistance hydraulique (R_h) au flux de sève (F), ce qui induit des pertes de charges tout le long du trajet. Ces résistances dépendent de la nature du tissu conducteur (taille et nombre des conduits) mais également de son degré de fonctionnalité. On peut faire une analogie entre le flux de sève dans le xylème et le flux d'électrons dans un circuit électrique : la différence de potentiel électrique U aux extrémités d'une résistance électrique R est égale au produit de cette résistance et de l'intensité I du courant qui la traverse (Loi d'Ohm, 1826). Le flux de sève dans l'arbre va donc s'opérer le long d'un gradient de potentiel hydrique décroissant, le potentiel le plus élevé se trouvant dans le sol (Ψ_{sol}) et le plus faible aux sites d'évaporation dans les feuilles ($\Psi_{feuille}$). La différence entre ces deux termes sera égale à la somme des tensions gravimétrique et hydrostatique :

$$\Psi_{sol} - \Psi_{feuille} = \rho gh + R_h * F$$

où ρ est la densité de la sève, g l'accélération du champ de pesanteur et h la hauteur de la colonne de sève.

Il résulte de ce mécanisme que les conduits du xylème les plus éloignés du sol peuvent se trouver sous de très fortes tensions, en particulier lorsque le taux d'évaporation des feuilles est élevé ou qu'une sécheresse édaphique se développe. Ainsi, pour les arbres des régions tempérées, le potentiel hydrique foliaire atteint fréquemment - 2 à - 3 MPa en milieu de journée, soit l'équivalent d'une colonne d'eau de 200 à 300 m sous tension !

La stabilité d'une telle colonne d'eau sous de si fortes tensions apparaît très précaire car le système peut en théorie brusquement évoluer vers un état physiquement stable où l'eau serait en phase vapeur et non plus liquide. La rupture de la colonne d'eau sous tension constitue le phénomène de cavitation et l'effet de cette rupture sur le blocage de la circulation de la sève, l'embolie. Les conséquences d'une perte de fonctionnalité d'une partie du tissu conducteur d'une plante sont potentiellement grandes car l'alimentation en eau des parties distales de ce tissu se fera dans de moins bonnes conditions, ce qui peut altérer leur physiologie (assimilation de carbone, croissance, etc.).

Nous présenterons tout d'abord les principales techniques pour mettre en évidence et quantifier les phénomènes de cavitation et d'embolie puis nous détaillerons l'embolie liée aux stress estivaux et hivernaux.

(1) Dans le Système international, l'unité de mesure des pressions est le Pascal (Pa) et ses multiples (hPa = 100 Pa, kPa = 1 000 Pa, MPa = 10⁶ Pa). 1 MPa équivaut à 10 bars ou environ 10 atmosphères.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Comme souvent en biologie, la mise en évidence de certains phénomènes est étroitement liée à la découverte de nouvelles techniques d'étude. Le risque de cavitation des colonnes d'eau dans le xylème a longtemps été considéré comme peu probable suite à des calculs théoriques sur les forces de liaison entre les molécules d'eau. Les tensions nécessaires pour rompre ces liaisons (plusieurs dizaines de MPa) sont très supérieures à celles rencontrées dans la sève des plantes. C'est Milburn (1973) qui le premier a eu l'idée d'utiliser des capteurs acoustiques pour détecter les émissions produites lors de la cavitation des colonnes d'eau et qui a démontré que ces phénomènes se produisaient à potentiels hydriques bien plus élevés (c'est-à-dire moins négatifs) que ceux prédits par les calculs. Mais ce n'est que depuis les travaux de Sperry (1987) que l'on dispose d'une technique fiable pour quantifier l'effet de l'embolie sur les capacités conductrices du xylème. Les deux techniques les plus utilisées actuellement sont directement issues de ces travaux. Il s'agit des détections ultrasoniques de la cavitation et hydrauliques de l'embolie.

Détection acoustique de la cavitation

Tout comme une colonne d'eau dans une canalisation émet un bruit lorsqu'elle cavite, un vaisseau ou une trachéide qui cavite émet également des ondes acoustiques. L'origine de ces émissions est encore assez mal définie ; elle serait peut-être liée aux vibrations produites par les parois au moment de la cavitation. Ces émissions présentent un très large spectre de fréquences, depuis le domaine audible jusqu'à l'ultrasonique. Milburn les détectait dans les fréquences audibles, ce qui l'obligeait théoriquement à réaliser toutes ses expériences dans des caissons insonorisés. Pour se soustraire à cette contrainte, Tyree *et al.* (1984) développèrent alors un appareillage qui détecte les ondes non plus dans le domaine de l'audible mais dans des fréquences ultrasoniques (100-300 kilo Hertz). C'est cet appareil, disponible dans le commerce, qui est utilisé aujourd'hui. Cette technique est attrayante pour diverses raisons. Elle est d'abord très simple d'emploi, il suffit de placer à demeure une sonde acoustique sur un tronc ou une branche et de laisser l'appareil compter le nombre d'émissions produites. Elle est de plus non destructive et peut être utilisée, même en conditions naturelles, sur des arbres en place. L'inconvénient majeur de cette technique est qu'en général, elle ne fournit que des informations ponctuelles et qualitatives sur l'état de fonctionnement hydraulique du xylème. Ainsi, les émissions acoustiques produites par une trachéide ou un vaisseau de bois de printemps ne peuvent se distinguer ; or, la perte de fonctionnement d'un vaisseau est bien plus grave que celle d'une trachéide car, de par ses dimensions, la capacité conductrice d'un vaisseau est plusieurs milliers de fois supérieure à celle d'une trachéide.

La technique hydraulique a, quant à elle, l'avantage d'estimer directement les capacités conductrices d'un tissu à un instant donné. Contrairement à la technique acoustique qui est instantanée, celle-ci va donc intégrer tout le passé de la branche et, par exemple, les effets d'une éventuelle sécheresse antérieure.

Historiquement, on peut reconnaître à la technique acoustique le grand mérite d'avoir sensibilisé la communauté scientifique au problème de la cavitation des conduits xylème chez les plantes. Le risque de cavitation avait été souligné dès la proposition de la théorie de la "tension-cohésion" par Dixon au début de ce siècle, mais ce n'est probablement qu'avec les premiers enregistrements acoustiques de Milburn que la réalité du phénomène est apparue.

Détection hydraulique de l'embolie

Le principe est simple : l'embolie bloque la circulation de la sève dans un certain nombre de vaisseaux et diminue donc la conductance hydraulique du tissu conducteur. Si l'on peut

mesurer une **perte de conductance hydraulique**, alors on pourra quantifier son degré d'embolie. C'est Sperry qui le premier a quantifié hydrauliquement l'embolie. Sa technique consiste à mesurer la conductance hydraulique de petits segments (quelques centimètres) puis de resaturer le tissu conducteur en perfusant l'échantillon avec de l'eau dégazée et sous pression. Cette perfusion va expulser l'air d'un certain nombre de conduits et dissoudre celle contenue dans les autres. C'est la différence entre la conductance initiale et la conductance à pleine saturation qui fournit une valeur quantitative du degré d'embolie. La réussite de cette technique réside d'abord dans la possibilité de mesurer correctement une conductance hydraulique, ce qui ne pose pas trop de problèmes (sauf pour les espèces à résine ou à latex), et surtout dans la possibilité de resaturer le tissu conducteur. Certaines espèces, les chênes en particulier, occluent leurs vaisseaux cavités par des thylles, d'autres, les conifères, obstruent irrémédiablement les ponctuations des trachéides embolisées. Dans ces deux cas, l'estimation de la conductance hydraulique à saturation sera biaisée et des corrections seront nécessaires. Les désavantages principaux de cette technique sont évidemment son caractère destructif mais également la lourdeur de sa réalisation technique.

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU FONCTIONNEMENT DU XYLÈME

Nous savons que le tissu conducteur d'un arbre est, du point de vue de la physique, potentiellement vulnérable et sujet à des phénomènes de cavitation. Nous disposons de plus d'une technique fiable pour les quantifier. Que se passe-t-il en réalité dans le xylème d'un arbre ?

Les risques de cavitation sont-ils réels pour la plante et à la faveur de quels phénomènes vont-ils se développer ? La meilleure façon d'apporter des éléments de réponse à ces questions est de suivre, au fil des saisons, l'évolution du degré d'embolie dans le tissu conducteur d'arbres en conditions naturelles de croissance. Un certain nombre de ces suivis ont été effectués pour différentes espèces de par le monde ; nous présentons ici le cas de Chênes sessiles en Lorraine, étudié dans notre laboratoire (cf. Cochard *et al.*, 1992, et Bréda *et al.*, 1993 pour plus de détails).

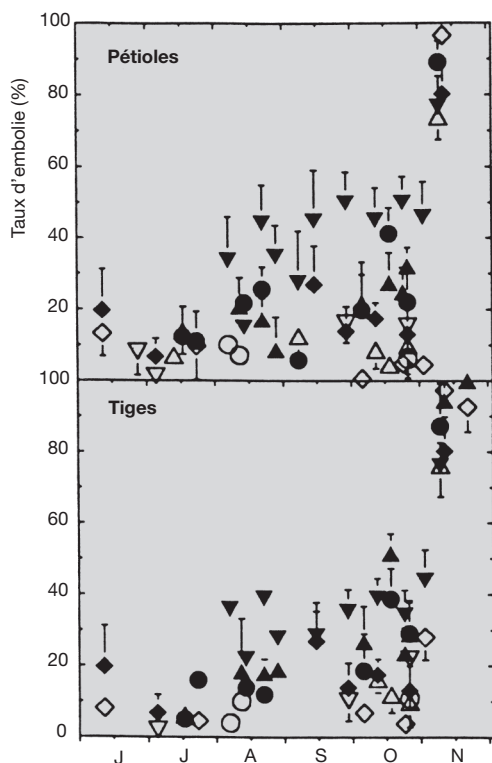


Figure 1

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'EMBOLIE DANS LES PÉTIOLLES (HAUT) ET LES TIGES (BAS) DE CHÊNES SESSILES ÂGÉS DE 30 ANS EN FORÊT DE CHAMPENOUX (PRÈS DE NANCY)

En été, les arbres bien alimentés en eau (symboles ouverts) montrent des taux d'embolie bien inférieurs à ceux des arbres déshydratés (symboles fermés). Début novembre, on observe une augmentation spectaculaire du taux d'embolie consécutive à une gelée (Cochard *et al.*, 1992)

Sur la figure 1 (p. 124) est représentée l'évolution de la perte de conductance hydraulique dans les pétioles et les rameaux de l'année pour des arbres bien irrigués ou pour des arbres soumis à une sécheresse édaphique. Le premier enseignement que nous avons tiré de cette étude est que le degré d'embolie n'est jamais exactement nul et que, même pour des arbres en parfaite condition d'alimentation en eau, un certain pourcentage de vaisseaux sont embolisés. Ce sont probablement des vaisseaux dont les parois étaient mal formées dès leur origine ou qui ont été blessés à la suite d'intempéries ou d'attaques de pathogènes.

Le second enseignement de ces mesures est qu'à la faveur d'une sécheresse estivale accusée, l'embolie se développe significativement dans le xylème des pétioles et des tiges qui les portent. Pour le Chêne sessile, il faut une sécheresse de plusieurs mois pour que cette embolie estivale puisse être observée. Il existe en fait des mécanismes de protection très efficaces sur lesquels nous reviendrons plus tard. Il est à noter qu'après réhydratation des arbres soumis à sécheresse, aucune restauration de l'embolie n'a été observée.

Enfin, le tissu conducteur de ces chênes s'est montré extrêmement vulnérable au gel. Dès le premier gel de l'automne ($-4\text{ }^{\circ}\text{C}$), l'embolie s'est brusquement développée à l'ensemble du tissu conducteur des pétioles et des rameaux.

Nous pouvons donc conclure que les phénomènes de cavitation et d'embolie existent réellement dans la nature et qu'ils peuvent être liés à des phénomènes estivaux (sécheresse) ou hivernaux (gel).

EMBOLIE HIVERNALE

L'effet du froid hivernal sur la conduction du xylème d'une espèce peut être apprécié en mesurant le degré d'embolie présent dans les tissus au sortir de l'hiver. Ainsi, on observe que les espèces dont le bois est à "zone poreuse" (exemple Chêne, Frêne) présentent de très forts taux d'embolie (plus de 90 %), les espèces à pores diffus (Érable, Hêtre) des taux plus faibles (50 % environ) et les espèces résineuses des degrés d'embolie quasi nuls. Il semble donc que la taille d'un conduit du xylème soit un facteur décisif prédisposant ou non à la formation d'embolie liée au froid. Le mécanisme de formation fait en effet intervenir la taille de ces conduits.

L'air est soluble dans l'eau liquide alors qu'il l'est très peu dans la glace. C'est la raison pour laquelle un cube de glace contient des bulles d'air piégées dans sa masse. Lorsque de l'eau (ou de la sève) saturée en air se solidifie (à une température légèrement négative due à une certaine surfusion), des bulles d'air vont se former dans les conduits du xylème. L'équilibre de ces bulles d'air dans la sève fondue va dépendre de leur taille initiale. Ainsi, plus la bulle sera grande, plus longue sera sa durée de vie avant une éventuelle dissolution et donc plus grand sera le risque pour la bulle de s'étendre à tout le lumen du conduit. La taille des bulles piégées dans la glace est évidemment bornée par le diamètre du conduit. Mais un second facteur important à prendre en compte est la structure des perforations entre deux cellulaires d'un vaisseau. Si celles-ci sont totalement résorbées, comme dans le cas du Chêne, alors les bulles d'air vont pouvoir migrer puis fusionner pour donner naissance à des bulles de grande taille.

La taille des conduits du xylème semble donc être un critère adaptatif marqué de la résistance du xylème au gel. C'est peut-être l'une des raisons pour lesquelles les espèces de conifères sont fréquentes à hautes latitudes ou hautes altitudes. Néanmoins, en plaine, les espèces à zones poreuses voient leur xylème s'emboliser régulièrement chaque hiver, ce qui signifie que ces événements font partie du cycle de vie "normal" de l'arbre. Ceci laisse supposer que des mécanismes sont mis en place au printemps pour faire face à ces taux élevés d'embolie.

EMBOLIE ESTIVALE

Une sécheresse estivale se traduit pour un arbre par une diminution de la disponibilité de l'eau dans le sol. Elle entraîne une chute du potentiel hydrique de l'eau dans le sol (et donc du potentiel de base) et surtout une forte augmentation des résistances hydrauliques au transfert de l'eau depuis le sol jusqu'aux racines. La sécheresse crée pour la plante un stress statique lié aux variations du potentiel de base et un stress dynamique lié aux résistances hydrauliques. Ces deux phénomènes vont contribuer à diminuer le potentiel hydrique dans les conduits du xylème. Une étude des relations entre la sécheresse et l'embolie estivale équivaut donc à analyser l'effet du potentiel hydrique du xylème sur la cavitation des conduits. C'est ce que traduisent les "**courbes de vulnérabilité**".

Les courbes de vulnérabilité relient directement l'état de tension de la sève dans les conduits du xylème (mesuré par le potentiel hydrique) à un degré d'embolie estimé de façon soit hydraulique, soit acoustique. Elles traduisent la potentialité intrinsèque de tels conduits à supporter des tensions de sève de plus en plus élevées.

De façon générale, une courbe de vulnérabilité est formée de trois parties plus ou moins distinctes successives dans le sens des potentiels décroissants. Pour les valeurs élevées du potentiel hydrique, le degré d'embolie est faible, voire nul. Cette valeur représente le degré naturel d'embolie dans les tissus conducteurs, et correspond aux valeurs de potentiels quotidiennement vécues par la plante (entre le potentiel de base et le potentiel minimum de milieu de journée). On observe ensuite une valeur critique, spécifique à l'espèce et à l'organe étudié, au-delà de laquelle le taux d'embolie devient significativement supérieur au taux naturel. Il suffit alors d'une chute supplémentaire de 1 à 2 MPa pour voir se développer une embolie totale dans le xylème. Une valeur fréquemment utilisée pour comparer les espèces est le 50PCH, égal au potentiel hydrique pour lequel 50 % de perte de conductivité est mesurée. Il existe enfin une troisième gamme de potentiels hydriques pour lesquels l'embolie est de 100 %.

Des courbes de vulnérabilité ont maintenant été établies pour un grand nombre d'espèces ligneuses. Chez les conifères par exemple (figure 2, p. 127), il existe une grande variabilité interspécifique de la vulnérabilité des conduits à la cavitation (Cochard, 1992). Le 50PCH se situe chez le Cèdre de l'Atlas à environ - 5 MPa alors qu'il n'est que de - 3 MPa chez le Pin sylvestre. Le Sapin occupe une position intermédiaire. Il est intéressant d'établir des relations entre la vulnérabilité du xylème et la stratégie de réponse d'une espèce à la sécheresse. Il existe deux stratégies totalement opposées : l'évitement et la tolérance. Le Cèdre est typiquement une espèce tolérante, ce qui se manifeste, entre autres, par une fermeture progressive des stomates lors du développement d'une sécheresse. En conséquence, les taux de transpiration et de photosynthèse sont encore importants alors que le potentiel hydrique foliaire est déjà fortement diminué par la sécheresse. Le Pin sylvestre montre quant à lui une réaction d'évitement. La fermeture des stomates est très rapide, dès les premiers jours de sécheresse, ce qui limite les pertes en eau et contribue à maintenir élevé le potentiel hydrique foliaire. La faible vulnérabilité des trachéides du Cèdre s'inscrit directement dans une stratégie de tolérance. Le système conducteur reste fonctionnel bien que le potentiel hydrique diminue fortement. La plus grande vulnérabilité du Pin peut être avantageuse pour cette espèce si elle correspond à une plus grande efficacité du xylème à la conduction. Ainsi, les courbes de vulnérabilité peuvent apporter des enseignements précieux sur les étendues de potentiels hydriques susceptibles d'être tolérées par une espèce, et donc de caractériser son type de réaction à la sécheresse.

À l'instar des conifères méditerranéens, le xylème du Chêne vert est bien plus résistant à l'embolie que celui des espèces tempérées (Cochard et Tyree, 1996). On note également une vul-

nérabilité légèrement supérieure du Chêne pédonculé par rapport au sessile mais on ne dispose pas de preuves expérimentales directes mettant en cause des problèmes de cavitation dans la moindre résistance à la sécheresse de cette espèce.

Il existe donc une forte variabilité interspécifique, mais également intraspécifique comme chez le Hêtre ou le Noyer. Si l'on compare la vulnérabilité des branches d'ombre à celle de lumière chez le Hêtre, on observe que les branches d'ombre sont bien plus vulnérables. Les branches de lumière sont soumises à des taux de transpiration élevés et à des potentiels hydriques bien plus faibles que ceux des branches d'ombre (environ $-2,2$ et $-1,7$ MPa respectivement). Il semble donc que les potentialités du tissu conducteur d'un arbre à résister aux tensions dans la sève soient corrélées aux conditions environnementales dans lesquelles se situe le tissu considéré. Dans le cas du Noyer, on observe que la vulnérabilité des pétioles est bien plus grande que celle des rameaux qui les portent (cf. Tyree *et al.*, 1993). La vulnérabilité à la cavitation peut aussi évoluer avec l'âge du tissu conducteur. Sperry *et al.* (1991) ont en effet montré que, chez le Peuplier, les vaisseaux devenaient de plus en plus vulnérables avec le temps, ce qui pourrait concourir à la perte de fonctionnalité progressive du xylème et donc à la formation du bois de cœur.

Les différences de potentialité des tissus conducteurs à résister aux fortes tensions hydriques posent évidemment la question du déterminisme de la formation de cette embolie et, dans un premier temps, l'effet de la taille des conduits.

Il a longtemps été supposé que la vulnérabilité à la cavitation liée au stress hydrique était fonction de la taille des conduits, les espèces à gros conduits étant plus vulnérables. Ces hypothèses ont été émises en général par des anatomistes du bois, tels Carlquist (1975), avant que des physiologistes aient directement quantifié la vulnérabilité du xylème. Depuis, nous savons qu'il n'existe aucune relation statistique entre la taille des conduits du xylème et leur résistance à la déshydratation. Par exemple, il existe de nombreuses espèces à zones poreuses (Chênes, Frênes) bien moins vulnérables que des espèces à petits vaisseaux (Peupliers, Bouleau), voire à trachéides (Pin sylvestre). La taille des conduits du tissu conducteur d'une

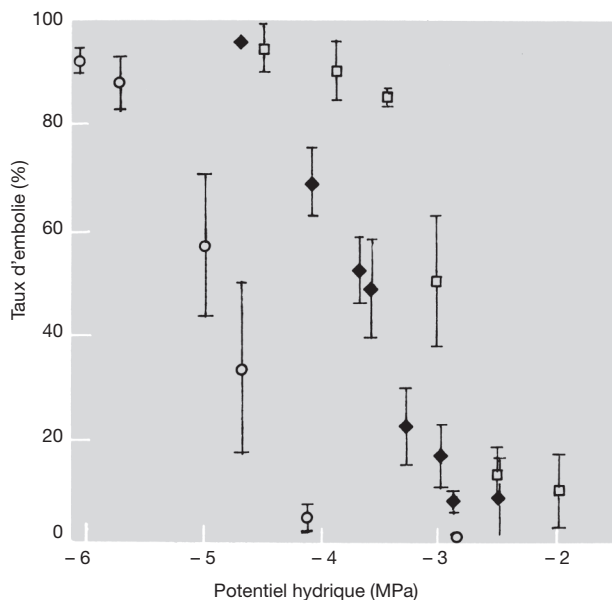


Figure 2
**COURBES DE VULNÉRABILITÉ
 DES TIGES DE TROIS ESPÈCES
 DE CONIFÈRES :**
Cedrus atlantica (cercles),
Pinus sylvestris (carrés)
 et *Abies alba* (losanges)

Malgré une structure anatomique du bois très comparable entre ces trois espèces, on note des capacités de résistance à la déshydratation contrastées. Le Cèdre, espèce méditerranéenne tolérant bien la sécheresse, possède un tissu conducteur plus résistant à la cavitation que celui des espèces plus tempérées (Cochard, 1992)

espèce ne préjuge donc en rien de sa vulnérabilité à la cavitation induite par stress hydrique. Il existe néanmoins certaines exceptions notables à cette règle que l'on doit considérer comme des cas très particuliers. Par exemple chez les conifères (Sperry et Tyree, 1990), au sein d'un même cerne, les trachéides formées au printemps sont à la fois plus grosses et plus vulnérables que celles du bois d'été. En revanche, les vaisseaux des pétioles du Noyer sont plus petits mais plus vulnérables que ceux des rameaux qui les portent. Si la vulnérabilité ne peut être mise en relation avec la taille des conduits, c'est que le mécanisme de formation de l'embolie estivale se situe à une tout autre échelle.

Plusieurs mécanismes ont été proposés mais c'est celui du "germe d'air" (Zimmerman, 1983) qui semble faire l'unanimité et que nous allons exposer ici. Il convient de distinguer le cas des conifères (Gymnospermes) de celui des Angiospermes.

Chez les Angiospermes

Le phénomène se passe dans la paroi primaire d'une ponctuation bordée d'un vaisseau (figure 3, ci-dessous). Ces ponctuations sont les voies de passage obligées de la sève d'un vaisseau à l'autre, la paroi y est donc poreuse.

Si l'on suppose que l'une des faces de la paroi primaire de ces ponctuations est au contact de la sève et l'autre de l'air, alors des ménisques air/eau seront présents dans ces pores. Le cas peut se produire si l'un des vaisseaux est préalablement embolisé (le degré naturel d'embolie n'est pas nul en général) ou si la ponctuation a pour vis-à-vis un espace intercellulaire. Les ménisques sont en équilibre, ce qui signifie que la différence de pression entre les deux faces du ménisque est contrebalancée par la pression capillaire due au rayon de courbure du ménisque. À mesure que le potentiel hydrique diminue dans la phase liquide (devient plus négatif), le rayon de courbure diminue également de façon à ce que l'équilibre soit maintenu. Mais il arrive un point critique où le rayon de courbure d'équilibre devient inférieur au rayon du plus gros pore présent dans la paroi, il y aura donc rupture du ménisque, aspiration d'une bulle d'air dans le lumen du conduit puis cavitation de la colonne d'eau.

Si cette hypothèse est correcte, c'est donc la dimension des pores de la paroi primaire des ponctuations, et la différence de pression entre les deux phases des ménisques qui déterminent le risque de cavitation d'un vaisseau. Un ensemble concordant d'expérimentations confirment la validité de cette hypothèse.

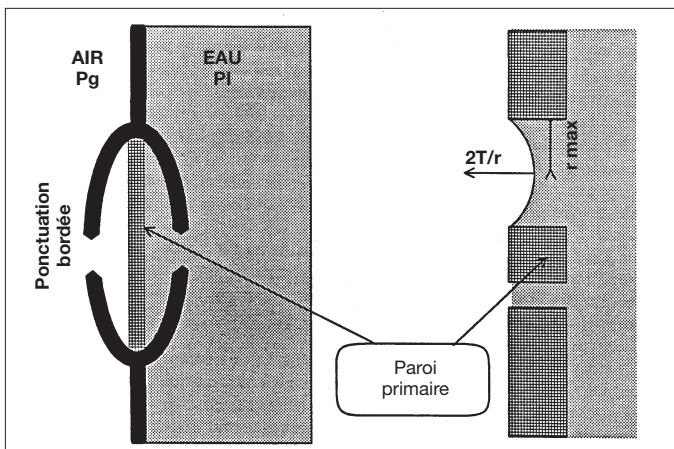


Figure 3
MÉCANISME DE FORMATION DE L'EMBOLIE

Il y a rupture d'un ménisque air/eau dans un pore de la paroi primaire d'une ponctuation lorsque la tension hydrostatique dans le liquide devient supérieure à la pression capillaire maximale du pore

L'hypothèse du germe d'air semble maintenant bien établie et c'est au niveau de la paroi des ponctuations que les études sur les relations entre l'anatomie et la vulnérabilité à la cavitation doivent se porter. Il n'existe, *a priori*, aucune relation entre la taille d'un vaisseau et la dimension de ses pores, ce qui explique pourquoi la taille d'un conduit n'intervient pas dans le déterminisme de la cavitation. Néanmoins, il demeure probable, qu'au sein d'une population de vaisseaux d'un même organe, les vaisseaux les plus gros soient plus vulnérables et ceci pour une simple raison statistique : plus le conduit est grand, plus le nombre de ponctuations est grand et donc le risque de trouver un pore de grande dimension est élevé.

Chez les Gymnospermes

Le phénomène se passe toujours dans la paroi primaire d'une ponctuation bordée d'une trachéide mais d'une façon différente. La paroi des ponctuations chez les conifères est très différente de celle des feuillus. Cette paroi est constituée de deux parties concentriques, un disque central épaissi non poreux qui reçoit le nom de tore, et une marge formée d'un réseau arachnéen de fibrilles. Les études anatomiques de la marge au microscope électronique à balayage révèlent l'existence de pores entre les fibrilles dont les dimensions sont telles qu'elles laissent supposer que les tensions supportables par ces pores sont largement supérieures (moins négatives) que celles entraînant la cavitation des trachéides. Ce n'est donc pas la rupture de ménisques présents dans les pores de la paroi des ponctuations qui est à l'origine de la cavitation des trachéides des conifères. Les anatomistes savent depuis longtemps que les trachéides cavitées (celles du bois de cœur par exemple) possèdent des ponctuations dont la paroi est aspirée contre l'un des orifices de la ponctuation. Le tore, appliqué contre cet orifice, obstrue totalement le passage. Sperry et Tyree (1990) ont démontré que l'entrée d'air dans une trachéide se faisait suite au déplacement d'un tore ainsi aspiré et que c'est donc l'élasticité et la rigidité des fibrilles de la marge qui sont déterminantes pour expliquer la vulnérabilité d'une trachéide de conifère à la cavitation. Les espèces les moins vulnérables ont un réseau de fibrilles bien plus dense et plus rigide que celui des espèces plus vulnérables. Ici aussi il n'existe aucune relation évidente entre les caractéristiques de la marge et la taille des trachéides.

MÉCANISMES DE PROTECTION CONTRE L'EMBOLIE

Nous avons vu que le risque de cavitation est certain pour les arbres ; le potentiel minimum atteint en milieu de journée peut être très proche du potentiel seuil de cavitation, mais l'embolie estivale ne se développe que de façon limitée en condition de sécheresse normale. Il existe en effet certains mécanismes de protection qui vont efficacement limiter le développement de l'embolie. Le premier, le plus important également, est la régulation du flux d'eau à travers la plante par les stomates. Une segmentation hydraulique peut aussi limiter ou confiner l'embolie.

Régulation stomatique

Les pertes en eau par la plante s'effectuent essentiellement par les orifices stomatiques des feuilles. Le degré d'ouverture des stomates constitue un mécanisme actif efficace de la régulation de la transpiration. En limitant le flux de sève dans le xylème, la régulation stomatique contrôle également le gradient de potentiel hydrique entre le sol et les feuilles. On observe en général une fermeture stomatique dans deux situations : en milieu de journée, lorsque la demande climatique est très élevée, et lors de l'établissement d'une sécheresse édaphique. Chez le Chêne, c'est surtout cette dernière qui est marquée et l'on constate que la fermeture stomatique est telle que le potentiel hydrique minimum induit par la transpiration est maintenu en deçà du potentiel seuil de cavitation (figure 4, p. 130).

Il semble donc y avoir contrôle du développement de l'embolie par les stomates. Des modèles (Tyree et Sperry, 1988 ; Jones et Sutherland, 1991 ; Cochard *et al.*, 1996) montrent clairement que, si les pertes en eau n'étaient pas régulées au cours d'une sécheresse, les potentiels hydriques atteints en milieu de journée induiraient une perte totale de la fonctionnalité du xylème. On assisterait également à un phénomène d'emballage de l'embolie. En absence de régulation stomatique, une perte de conductivité hydrique par cavitation augmente le gradient de potentiel hydrique pour une même transpiration, ce qui induit à nouveau de l'embolie et diminue encore plus la conductivité. Les relations entre le fonctionnement hydraulique et le fonctionnement stomatique restent encore largement inexplorées, et on peut penser que les études menées sur ce sujet en ce moment apporteront beaucoup à la compréhension du fonctionnement hydrique des arbres en période de stress hydrique.

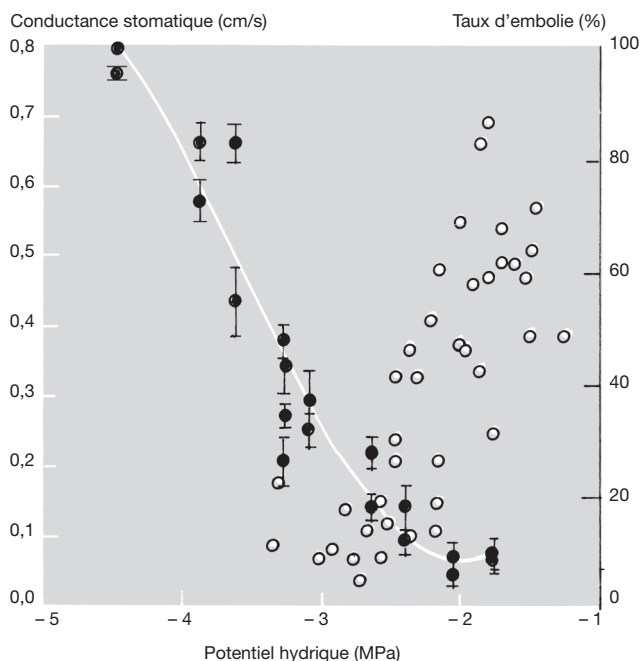


Figure 4
**COURBE DE VULNÉRABILITÉ
À LA CAVITATION DU CHÊNE SESSILE
(cercles pleins) ET ÉVOLUTION
DE LA CONDUCTANCE STOMATIQUE
FOLIAIRE (cercles vides)
EN FONCTION DU POTENTIEL HYDRIQUE
FOLIAIRE**

On constate que les stomates sont pratiquement clos lorsque le risque de cavitation apparaît. Ceci met en évidence le rôle primordial des stomates dans le contrôle du risque de cavitation : la diminution de leur ouverture (conductance stomatique plus faible) réduit la transpiration et maintient le potentiel hydrique en deçà du seuil de cavitation (Bréda, 1994)

Segmentation hydraulique

Nous devons l'idée de segmentation hydraulique du tissu conducteur à Martin Zimmerman. Il a remarqué que l'architecture hydraulique des arbres est telle que les gradients de potentiels hydriques sont bien plus importants dans les parties distales (rameaux, feuilles) que dans le tronc. Il voit, dans cette construction du système conducteur, une adaptation qui aurait pour effet de confiner l'embolie dans les parties les plus distales de la plante, c'est-à-dire où s'effectuent les pertes en eau. En "sacrifiant" ses organes jeunes et facilement renouvelables, l'arbre protégerait les organes tels le tronc ou les racines qui représentent des années d'investissement en énergie. L'hypothèse de segmentation hydraulique a été démontrée chez un Palmier (Sperry, 1985) dont le système vasculaire est fortement réduit à la base des feuilles au niveau de leur insertion sur le stipe. On peut douter de l'efficacité d'un tel mécanisme de protection pour la plupart des espèces ligneuses car, en conditions de sécheresse poussée, la transpiration étant fortement réduite, les gradients de potentiels sont faibles entre les différents organes de l'arbre.

Le fonctionnement hydraulique du Noyer est différent (Tyree *et al.*, 1993). On observe en effet chez cette espèce une segmentation hydraulique entre les pétioles et les branches mais également une segmentation de vulnérabilité entre ces organes.

La vulnérabilité des pétioles est bien plus grande que celle des rameaux qui les portent. Les pétioles étant à la fois à un potentiel hydrique plus faible que les rameaux et plus vulnérables, l'embolie doit affecter les pétioles avant ces derniers. C'est effectivement ce que l'on observe sur des Noyers soumis à une sécheresse. La première réaction du Noyer face à une contrainte hydrique est d'abord de fermer ses stomates, ce qui limite considérablement les pertes en eau et protège les pétioles de l'embolie. Si la sécheresse se poursuit, l'embolie se développe dans les pétioles, les feuilles jaunissent et tombent, il ne reste alors que les rameaux dont le potentiel est encore supérieur à leur seuil de cavitation. Les surfaces évaporantes ayant disparu, les pertes en eau sont extrêmement réduites et il faut alors des semaines de sécheresse avant que l'embolie se développe dans les rameaux. Si les conditions hydriques deviennent à nouveau favorables, le Noyer forme rapidement de nouvelles feuilles et peut finir normalement son cycle végétatif. Les segmentations hydrauliques et de vulnérabilité du Noyer constituent donc ensemble un mécanisme très efficace de protection des parties ligneuses difficilement renouvelables de l'arbre face à la sécheresse.

Malgré l'existence de mécanismes de protection, l'embolie peut se développer en condition de sécheresse extrême ; il se pose alors la question de la restauration du système conducteur.

MÉCANISMES DE RESTAURATION DU XYLÈME

Quelles sont les possibilités offertes à un arbre face à la cavitation des conduits de son tissu conducteur ? Une première possibilité est de limiter l'effet de cette cavitation sur le blocage du flux de sève (limiter l'embolie donc). Il peut également exister des mécanismes pour restaurer la fonction du conduit. Une dernière alternative est de remplacer les conduits embolisés par de nouveaux conduits fonctionnels. Ce sont ces trois mécanismes que nous allons développer dans ce paragraphe.

Limitation de l'embolie

Certaines particularités anatomiques contribuent à limiter l'effet de la cavitation sur la perte de conductance du tissu conducteur. Ces particularités augmentent la "redondance" du xylème. Un tissu conducteur sera dit "redondant" lorsqu'il sera peu diminué hydrauliquement par la cavitation d'un certain nombre de ses conduits.

La redondance d'un tissu conducteur dépend tout d'abord de la taille et du nombre de conduits. Plus les conduits sont petits et nombreux, plus la redondance est grande. Le tissu conducteur des conifères est en ce sens bien plus redondant que celui des feuillus à zone poreuse. L'effet de la cavitation d'une trachéide sur la conductivité d'une branche est bien moindre que celle d'un vaisseau. Mais il y a un coût à cette redondance. Le premier est fonctionnel : la conductivité hydraulique d'un conduit est proportionnelle à la puissance 4 de son rayon (loi de Poiseuille). Pour maintenir la même efficacité hydraulique, le nombre de conduits doit être multiplié par 16 lorsque le rayon de chaque conduit est diminué de moitié. Le second coût est d'ordre énergétique : pour une même conductivité hydraulique, la quantité de biomasse et d'énergie nécessaire à la construction d'un tissu conducteur est d'autant plus grande que la dimension des conduits est petite (augmentation du rapport volume paroi/volume total). On peut néanmoins remarquer que la durée de vie d'un conduit semble inversement liée à sa taille, ce qui relativise largement l'affirmation précédente.

Indépendamment du nombre et de la taille des conduits, certains paramètres anatomiques vont également contribuer de façon importante à l'augmentation de la redondance d'un tissu. C'est grâce à une modélisation fine du flux d'eau dans une structure tridimensionnelle composée de conduits dont les caractéristiques sont variables que l'on comprend mieux le rôle fonctionnel de l'anatomie du xylème (Tyree *et al.*, 1994). Ces simulations soulignent l'importance de l'agencement des conduits entre eux et des résistances latérales aux flux d'eau. En effet, la perte de conductivité dans une colonne formée de conduits successifs en réseau "série-parallèle" est d'autant plus faible que les possibilités de déviation du flux de sève sont grandes. Si les résistances latérales entre deux conduits sont faibles, la sève pourra aisément contourner le conduit embolisé. De même, une disposition en quinconce des conduits limite de façon importante l'effet de la cavitation sur la perte de fonctionnalité du xylème. Il est à noter que la conductance maximale (sans cavitation) d'une structure simple, telle celle utilisée dans nos simulations, dépend uniquement des résistances dans la direction axiale mais ne dépend ni des résistances latérales ni de l'agencement des conduits. Les trachéides des conifères sont agencées en quinconce et présentent des conductances latérales non négligeables. Il est probable que ces particularités contribuent à augmenter la redondance du xylème puisque leur rôle dans l'efficacité du transport de la sève est limité en l'absence de cavitation.

Restauration de la fonctionnalité

Du point de vue de la physique, la résorption d'une bulle d'air dans un liquide saturé en air à pression atmosphérique ne peut avoir lieu que si la pression dans la bulle est supérieure à la pression atmosphérique ambiante. La mise en équation de cette règle montre que cette condition est vérifiée seulement lorsque la pression hydrostatique dans la phase liquide devient supérieure (moins négative) à l'opposée de la pression capillaire due au diamètre des conduits (la bulle d'air occupant tout le lumen des conduits, le plus petit rayon du ménisque air-eau est égal au rayon des conduits). Par exemple pour des vaisseaux de diamètre 60 μm , le potentiel hydrique critique sera de -5 kPa, soit l'équivalent d'une colonne d'eau renversée de 50 cm. Ceci veut dire que, pour un tel arbre, en l'absence de toute transpiration et dans un sol à pleine saturation en eau, une restauration passive de l'embolie ne pourra s'effectuer que dans les racines et jusqu'à 50 cm au-dessus du sol. Au-delà, la pression gravimétrique est déjà inférieure au potentiel hydrique critique. Une restauration effective du xylème ne peut donc s'observer qu'en l'absence de toute transpiration et à la faveur d'une pressurisation active de la sève dans le xylème. La mise en pression de la sève ne s'observe qu'en hiver ou au printemps, avant que les feuilles ne se développent. Ce sont les pleurs de la vigne par exemple. Les exsudations de sève au printemps sont bien connues pour l'Érable à sucre (c'est la sève qui est récoltée puis condensée pour former le sirop d'Érable), le Bouleau, le Charme, le Noyer, certains peupliers, etc. Des pressions jusqu'à 0,2 - 0,3 MPa ont pu ainsi être mesurées. En revanche, de nombreuses espèces semblent incapables de générer des pressions positives de sève au printemps. C'est le cas des Chênes, du Frêne et des conifères en général. Le mécanisme de restauration active n'existe donc pas pour ces espèces. Le mécanisme de pressurisation de la sève est assez complexe ; il peut être d'origine osmotique ou lié à des phénomènes de solidification de la sève par le gel comme chez l'Érable.

Formation de nouveaux vaisseaux

Pour les espèces qui ne sont pas en mesure de restaurer activement la fonctionnalité de leur xylème après des épisodes de cavitation, la seule alternative est de produire à nouveau des conduits. C'est le cas par exemple des Chênes tempérés dont les gros vaisseaux s'embolisent en hiver et qui produisent de nouveaux vaisseaux au printemps avant le débourrement des bourgeons. Le tissu conducteur est alors en place et fonctionnel lorsque les feuilles apparaissent et que la transpiration recommence.

CONCLUSIONS

Deux phénomènes principaux semblent affecter le fonctionnement hydraulique du xylème : le gel et la déshydratation des tissus.

Le risque d'embolie hivernale pour les arbres des régions tempérées est grand et est étroitement dépendant de la taille des conduits du xylème. Les conifères semblent totalement insensibles alors que les espèces à zone poreuse s'embolisent totalement en hiver. L'embolie hivernale semble donc faire partie du cycle végétatif "normal" des arbres ; elle n'affecte pas leur survie mais est probablement la cause de certaines particularités qui vont caractériser la physiologie de l'arbre au moment de la reprise de végétation au printemps. Ce peut être une mise sous pression de la sève pour résorber l'embolie hivernale, ou une production de nouveaux vaisseaux avant le débourrement pour remplacer les conduits inactivés pendant l'hiver. Néanmoins, on peut supposer que ce type de dysfonctionnement du xylème puisse avoir des conséquences graves sur la physiologie d'une espèce lors de gelées tardives au printemps.

L'embolie estivale est quant à elle indépendante de la taille des conduits. Elle est déterminée par la dimension des pores au niveau de la paroi primaire des ponctuations. L'observation d'arbres en conditions naturelles montre que l'embolie estivale ne se développe qu'à la faveur de sécheresses prolongées et ne semble qu'exceptionnelle pour les espèces forestières étudiées jusqu'à présent. Les conséquences d'une perte de fonctionnalité du xylème sont graves pour l'arbre car elles peuvent conduire au dessèchement des branches. Lors de l'établissement d'une sécheresse, une régulation stomatique s'observe dont l'effet est de limiter les pertes en eau et de réduire la chute du potentiel hydrique foliaire. L'hypothèse que nous formulons actuellement est que cette régulation stomatique a également pour effet de maintenir le potentiel hydrique en deçà d'un potentiel seuil de cavitation. On peut mettre en évidence des liens étroits entre les flux d'eau en phases liquides et gazeuses dans l'arbre. Il semble exister une régulation stomatique de l'embolie. En d'autres termes, les performances des arbres soumis à une sécheresse édaphique peuvent être corrélées aux caractéristiques hydrauliques de leur système vasculaire.

H. COCHARD
INRA-PIAF
Domaine de Crouël
F-63039 CLERMONT-FERRAND

A. GRANIER
Unité d'Écophysiologie forestière
INRA - Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

BIBLIOGRAPHIE

- BRÉDA (N.), COCHARD (H.), DREYER (E.), GRANIER (A.). — Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 50, 1993, pp. 571-582.
- CARLQUIST (S.). — Ecological strategies of xylem evolution. — Berkeley : University of California Press, 1975. — 259 p.

- COCHARD (H.). — Vulnerability of several conifers to air embolism. — *Tree Physiology*, 11, 1992, pp. 73-83.
- COCHARD (H.), BRÉDA (N.), GRANIER (A.), AUSSENAC (G.). — Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 49, 1992, pp. 225-233.
- COCHARD (H.), BRÉDA (N.), GRANIER (A.). — Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation : evidence for stomatal control of embolism ? — *Annales des Sciences forestières*, vol. 53, 1996, pp. 197-206.
- CRUIZIAT (P.), TYREE (M.T.). — La Montée de la sève dans les arbres. — *La Recherche*, 21, 1990, pp. 406-414.
- JONES (H.G.), SUTHERLAND (R.A.). — Stomatal control of xylem embolism. — *Plant Cell Environnement*, 14, 1991, pp. 607-612.
- MILBURN (J.A.). — Cavitation studies on whole *Ricinus* plants by acoustic detection. — *Planta*, 112, 1973, pp. 333-342.
- SPERRY (J.S.), TYREE (M.T.). — Water-stress-induced xylem embolism in 3 species of conifers. — *Plant Cell Environnement*, 13, 1990, pp. 427-436.
- SPERRY (J.S.). — Xylem embolism in the palm *Raphis excelsa*. — *IAWA Bulletin*, 6, 1985, pp. 283-292.
- SPERRY (J.S.), TYREE (M.T.). — Mechanism of water stress-induced xylem embolism. — *Plant Physiol.*, 88, 1988, pp. 581-587.
- SPERRY (J.S.), DONNELLY (J.R.), TYREE (M.T.). — A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. — *Plant Cell Environnement*, 11, 1987, pp. 35-40.
- SPERRY (J.S.), PERRY (A.H.), SULLIVAN (J.E.M.). — Pit membrane degradation and air-embolism formation in ageing xylem vessels of *Populus tremuloides* Michx. — *J. Exp. Bot.*, 42, 1991, pp. 1399-1406.
- TYREE (M.T.), DAVIES (D.D.), COCHARD (H.). — Biophysical perspectives of xylem evolution : Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction ? — *IAWA Journal*, 15, 1994, pp. 335-360.
- TYREE (M.T.), COCHARD (H.), CRUIZIAT (P.), SINCLAIR (B.), AMEGLIO (T.). — Drought induced leaf shedding in Walnut : Evidence for vulnerability segmentation. — *Plant Cell Environnement*, 16, 1993, pp. 879-882.
- TYREE (M.T.), DIXON (M.A.), TYREE (E.L.), JOHNSON (R.). — Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood of cedar and hemlock : an examination of three hypotheses regarding cavitations. — *Plant Physiol.*, 75, 1984, pp. 988-992.
- ZIMMERMAN (M.H.). — Xylem structure and the ascent of sap. — Berlin : Springer Verlag, 1983. — 143 p.

FOCTIONNEMENT HYDRAULIQUE DES ARBRES FORESTIERS (Résumé)

Dans cet article, nous faisons une synthèse des connaissances acquises récemment sur le fonctionnement hydraulique des arbres forestiers, en particulier sur les phénomènes de cavitations dans les vaisseaux du bois d'aubier. Ces phénomènes se produisent en période de sécheresse, ou après des gelées, et sont liés à la formation de bulles d'air dans les tissus conducteurs de sève brute. Leurs conséquences physiologiques sont graves pour l'arbre car les vaisseaux cavités deviennent impropres à la conduction. Ceci peut, à terme, provoquer des dessèchements de cimes. Les essences forestières présentent des degrés de vulnérabilité à la cavitation très variés. L'aubier des espèces à gros vaisseaux (Chêne, Frêne) est très sensible au gel alors que celui des espèces à petits pores (Érables, Hêtre, conifères) l'est beaucoup moins. La vulnérabilité au stress hydrique n'est pas liée à la taille des vaisseaux mais est bien corrélée à la réponse des espèces à la sécheresse.

THE WATER FUNCTION OF FOREST TREES (Abstract)

The article provides an overview of recently acquired knowledge on the water function of forest trees and, in particular, cavitation of sapwood tubes. This phenomenon occurs during droughts or following frosts and is connected with the formation of air bubbles in the raw sap conducting tissues. This has severe physiological consequences on the tree as the cavitared tubes are unable to conduct which, in time, can lead to withering of the crown. Forest species present a highly variable degree of susceptibility to cavitation. Sapwood in species with large tubes (oak, ash) is highly sensitive to frost whereas species with finer pores (maples, beech, conifers) are far less vulnerable. Susceptibility to water stress is not related to the size of the tubes but does correlate well with the species' response to drought.
