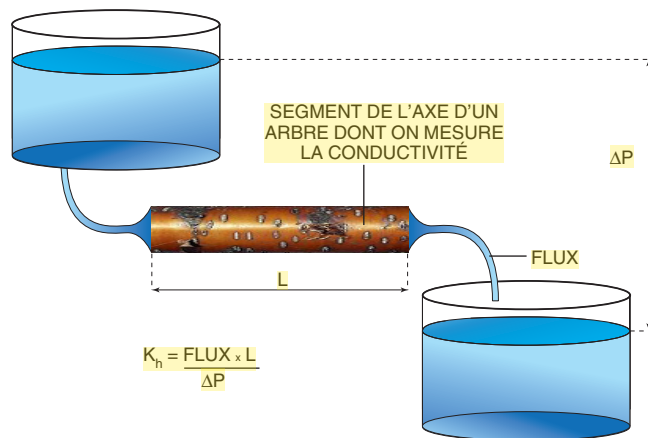


canicule, le taux d'embolie dans les pousses de l'année est faible, alors qu'il est plus élevé dans les pousses des années antérieures. Lors d'une forte sécheresse durable, l'embolie vasculaire s'installe progressivement et reste importante. Enfin, dès les premiers gels d'automne, l'embolie hivernale se développe de façon spectaculaire, notamment dans les pétioles entraînant rapidement la mort des feuilles. Ainsi, les années à été sec et à hiver froid sont éprouvantes pour les vaisseaux. Dans ces conditions, comment l'appareil vasculaire continue-t-il d'assurer ses fonctions ?

La réparation de l'embolie

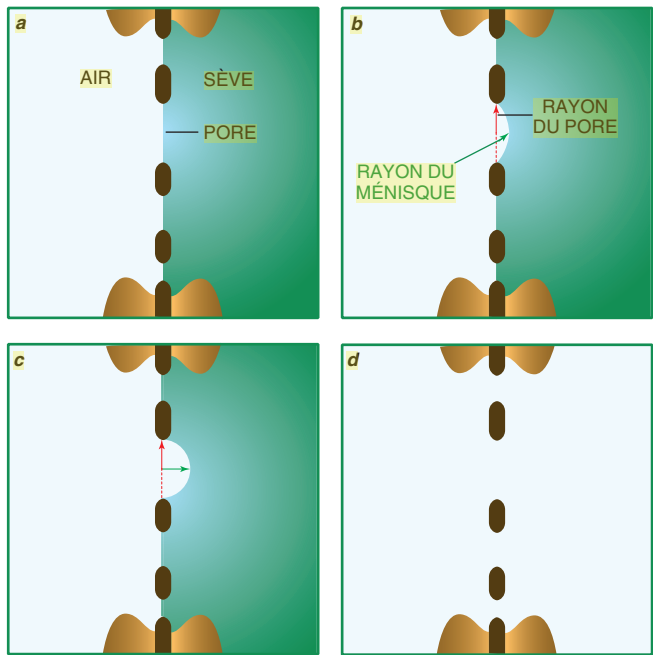
Des études ont montré qu'une augmentation de la pression de la sève est indispensable à la résorption de l'embolie, car l'augmentation de la pression favorise la dissolution des bulles. Une telle augmentation n'est possible qu'en l'absence des feuilles, quand la sève n'est pas tirée par le haut. L'origine de la mise sous pression de la sève dépend de la saison : au printemps et en automne, elle résulte de la pression racinaire, née de la différence de pression osmotique entre la solution du sol, peu concentrée, et celle de la sève brute qui ne l'est plus (l'eau est attirée vers le compartiment où la concentration en éléments non diffusibles est élevée). En l'absence de transpiration, un flux d'eau du sol vers les racines repousse l'eau dans l'appareil vasculaire, jusqu'aux branches (la pression est de l'ordre de quelques bars).

En hiver, le phénomène, étudié depuis une dizaine d'années sur le noyer, est tout autre. Dans cette essence, la sève des branches est en alternance sous pression ou sous tension, selon la température de l'air : lorsqu'elle est supérieure à 5 °C, la sève est sous tension ; quand elle est inférieure, la sève est sous pression. Cette pression hivernale résulte de l'hydrolyse des réserves d'amidon des branches en sucres solubles. Ces derniers passent dans la sève brute et créent un appel d'eau des tissus voisins vers les vaisseaux où la sève est alors mise sous pression, entraînant une dissolution au moins partielle de l'air des vaisseaux embolisés (voir la figure 7). Ainsi, chez le noyer, en l'absence de feuilles, la sève est le plus souvent sous une pression due soit à la poussée racinaire, soit à l'hydrolyse de l'amidon des branches.

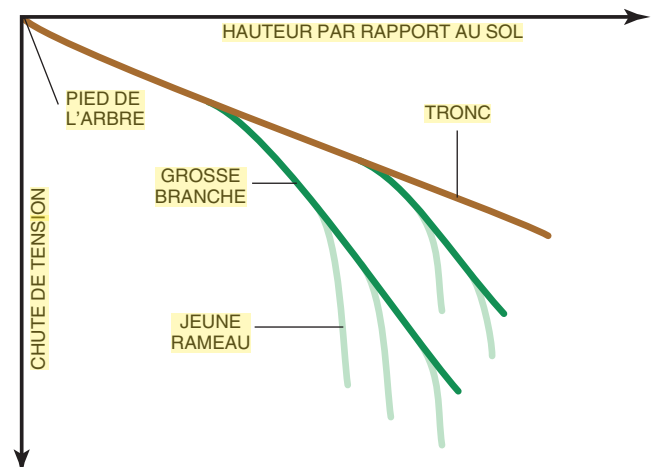


6. LA CONDUCTIVITÉ HYDRAULIQUE K_h (à gauche) est une caractéristique des différents axes d'un arbre (tronc, branche...). Elle se mesure à l'aide d'un dispositif où l'on détermine le flux d'eau (en masse par unité de temps) passant par une partie d'un axe de longueur L selon

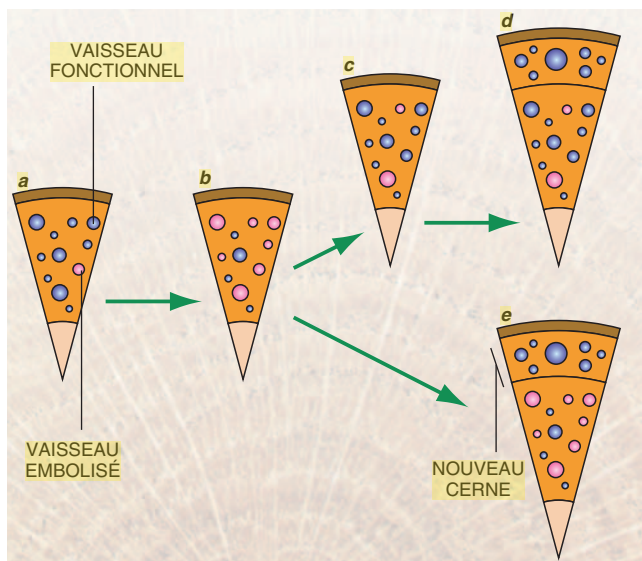
À l'inverse de l'embolie hivernale, l'embolie estivale n'est généralement pas résorbée. Quand la transpiration augmente, la tension dans les vaisseaux diminue. Lorsque cette augmentation est trop intense, la tension atteint le seuil de la cavitation. La perte de conduction, c'est-à-dire l'augmentation de résistance à la propagation de la sève, qui en résulte impose à la tension de diminuer encore pour maintenir la même transpiration : la cavitation s'emballe jusqu'à une embolie générale et donc, la mort de l'arbre ! Cependant, les arbres sont dotés de mécanismes qui empêchent ce scénario catastrophique : ils maintiennent la tension à des valeurs inférieures à celle du seuil de la cavitation. On a montré récemment que le seuil de tension pour lequel les stomates se ferment (la transpiration diminue) est relié au seuil de tension où commence la



5. L'EMBOLIE ESTIVALE résulte de la différence de pression entre l'air d'un vaisseau vide et la sève d'un vaisseau adjacent (a). Plus cet écart augmente, plus le rayon de courbure du ménisque au niveau des pores croît (b). Quand il est supérieur à celui du plus grand pore de la ponctuation (c), le ménisque se rompt et l'air envahit le vaisseau (d).



une pression ΔP (le poids de la colonne d'eau). Grâce à cette méthode, on trace le profil des tensions d'un arbre (à droite) qui révèle que plus ses axes sont jeunes, plus leur résistance au passage de la sève est grande (la chute de tension par unité de hauteur s'accroît).



7. L'EMBOLIE HIVERNALE résulte de la succession de périodes de gel et de dégel qui rendent des vaisseaux fonctionnels (a, en bleu) impropres au passage de la sève (b, en rose). Elle se résorbe de deux façons selon les essences. Chez le hêtre et le noyer, la sève est mise sous pression soit grâce à l'hydrolyse de l'amidon des branches, soit grâce à la poussée racinaire : les bulles se résorbent (c, le nombre de vaisseaux fonctionnels a augmenté) peu à peu avant la croissance d'un nouveau cerne (d) qui peut se former après l'apparition des feuilles. En revanche, chez le chêne, il n'y a pas de résorption de l'embolie, aussi, c'est surtout la croissance qui permet d'alimenter les nouvelles pousses.

cavitation. Ainsi, les stomates sont les garants de l'intégrité de l'appareil vasculaire des arbres.

Les courbes de vulnérabilité indiquent les gammes de tensions pour lesquelles les échanges gazeux sont assurés. Aujourd'hui, on dispose de telles courbes pour plusieurs dizaines d'espèces et on constate des disparités en fonction des zones d'habitat de ces essences. Certaines sont très vulnérables, tels les peupliers, les saules et les noyers, avec des seuils de cavitation compris entre 0 et -20×10^5 pascals. D'autres sont résistantes, tels les chênes méditerranéens, les cèdres et un pin corse, avec des seuils de cavitation inférieurs à -40×10^5 pascals. Entre les deux, on trouve un grand nombre d'espèces vivant en régions tempérées, tels le hêtre, le frêne et des conifères, tel le pin sylvestre.

De l'importance de l'architecture

Par ailleurs, la vulnérabilité varie selon les différents axes d'un même arbre, en fonction de leur diamètre ou de leur nature. Enfin, une autre source de sensibilité à l'embolie est liée aux conditions de croissance : chez le hêtre, les branches qui se développent à la lumière sont notablement moins vulnérables que celles qui poussent à l'ombre, sans doute parce que leurs vaisseaux sont soit plus nombreux, soit plus larges, soit plus longs ; chez le frêne, la sensibilité des pétioles varie selon leur position dans le houppier (le sommet de l'arbre) ou selon l'âge des branches.

La croissance du diamètre participe également au contrôle de l'embolie (voir la figure 7). À chaque printemps, un tissu périphérique, nommé cambium, ajoute un cerne et, par conséquent, de nouveaux vaisseaux alimentant les pousses de l'année. Chez les espèces qui ne réparent pas l'embolie estivale, cette croissance n'est efficace que lorsqu'elle a lieu avant le débourrement, c'est-à-dire

l'éclosion des bourgeons. Dans ces conditions, les nouvelles feuilles sont correctement alimentées une fois la période de gel révolue. Les conduits embolisés le restent et sont parfois envahis par des thylls, des excroissances cellulaires des vaisseaux qui les bouchent définitivement.

L'étude de l'architecture hydraulique a aussi mis en évidence les relations entre l'état hydrique d'un arbre, mesuré par la tension de la sève brute, et sa croissance. L'enjeu est d'importance, car il concerne le déterminisme de la ramification et donc l'acquisition de la forme de la partie aérienne de l'arbre. Le fonctionnement physiologique des plantes vasculaires est perturbé dès que l'état hydrique diminue de plus de 15 à 25 pour cent de sa valeur optimale : bien plus que la photosynthèse, c'est la croissance, c'est-à-dire l'augmentation des dimensions d'un organe, qui est sensible au dessèchement.

Chez le hêtre, on a montré que plus la résistance des éléments conducteurs qui alimentent les bourgeons est faible (la conductivité est grande), plus le nombre d'ébauches foliaires dans les bourgeons est élevé. Les variations de la résistance hydraulique résultent des différences de diamètre des vaisseaux et de leur nombre. Or, chez le hêtre, le nombre d'ébauches dans le bourgeon détermine non seulement le nombre de feuilles de la pousse, mais également sa morphologie : lorsqu'il y a moins de quatre ébauches, la pousse est courte et ne se ramifie pas l'année suivante ; quand il y a plus de quatre ébauches, la pousse est longue et se ramifie. Au cours d'une année, la mise en place des ébauches foliaires est fonction du diamètre des pousses : plus il est grand, plus il y a d'ébauches. L'année suivante, la croissance en longueur et la ramification des pousses dépendent du nombre d'ébauches. Ainsi, en partie grâce à ses effets sur l'appareil vasculaire alimentant les bourgeons, les pousses et le nombre de feuilles mises en place une année dépendent des conditions de croissance de l'année précédente.

Les arbres ont une architecture hydraulique fondée sur deux propriétés de l'appareil conducteur : d'une part, sa vulnérabilité à l'embolie et sa conductivité hydraulique, d'autre part, la répartition de ces conductivités dans l'arbre. Leur étude a élucidé nombre de mécanismes, jusqu'alors inconnus, grâce auxquels on comprendra mieux l'évolution des caractéristiques au cours du vieillissement des arbres. Enfin, les botanistes mesurent désormais l'importance des périodes automnale et hivernale pendant lesquelles les arbres n'ont pas de feuilles et, par conséquent, ne transpirent pas. Bien qu'il ne se passe rien de visible, les nombreuses relations entre l'état de l'eau dans le système vasculaire, la physiologie et le développement de l'arbre font de cette période une étape clef indispensable au bon développement de la végétation quand la belle saison est venue.

Pierre CRUIZIAT, Hervé COCHARD et Thierry AMÉGLIO travaillent à l'unité mixte de recherches INRA-Université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand « Physiologie intégrée de l'arbre fruitier et forestier ».

Pierre CRUIZIAT et al, *Hydraulic architecture of trees : main concepts and results*, in *Annals of forest science*, 2002.

De la graine à la plante, Bibliothèque scientifique Belin-Pour la Science, 2002.

M. TYREE et M. ZIMMERMANN, *Xylem structure and the ascent of sap*, Springer series in wood science, 2002.