

Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (Abies alba Miller, Picea abies (L.) Karsten et Pinus sylvestrisS L.) : effet de l'âge

Ping Lu

▶ **To cite this version:**

Ping Lu. Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (Abies alba Miller, Picea abies (L.) Karsten et Pinus sylvestrisS L.) : effet de l'âge. Biologie végétale. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 1992. Français. NNT : 1992NAN10339 . tel-01747385

HAL Id: tel-01747385
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01747385

Submitted on 29 Mar 2018

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.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

UNIVERSITE DE NANCY I
U.F.R.- S.T.B.
G.F.D. Sciences du Bois, Biologie Végétale & Forestière

INRA
Centre de Recherches Forestières de Nancy
Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière

Thèse

présentée à l'Université de Nancy I
pour obtenir le titre de

Docteur de l'Université de Nancy I

en Biologie Végétale & Forestière
par

Ping LU

Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (*Abies alba* Miller, *Picea abies* (L.) Karsten et *Pinus sylvestris* L.) ; effet de l'âge.

Soutenue le 16 Octobre 1992 devant la commission d'examen :

MM.	P. DIZENGREMEL	Président
	G. AUSSENAC	Examinateur
	A. GRANIER	Rapporteur
	P. CRUIZIAT	Rapporteur
	G. LANDMANN	Examinateur

A mes parents et à ma famille.

A ma femme.

AVANT PROPOS

Ce travail a été réalisé à l'Institut National de la Recherche Agronomique de Nancy.

Il m'est agréable d'abord d'exprimer mes remerciements et ma gratitude aux membres du jury,

A Monsieur DIZENGREMEL, Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy, qui a bien voulu examiner ce manuscrit et m'a fait l'honneur de présider la commission d'examen.

A Monsieur AUSSENAC, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production du centre INRA de Nancy, pour son accueil chaleureux, son appui et ses conseils très précieux tout au long de mon séjour dans son laboratoire d'Ecophysiologie Forestière.

A Monsieur GRANIER, Directeur de recherche dans ce même laboratoire d'Ecophysiologie Forestière, pour sa compétence, ses judicieux conseils et sa grande disponibilité dans l'encadrement de mes travaux, Qu'il est en soit amicalement remercié, car sans lui je n'aurai jamais réalisé ce travail.

A Monsieur CRUIZIAT, Directeur de recherche au Centre INRA de Clermont-Ferrand, pour avoir accepté avec sympathie d'examiner ce travail et d'en être rapporteur.

A Monsieur LANDMANN, Directeur du programme DEFORPA, pour avoir jugé ce travail et fait part de ses remarques.

Je tiens également à exprimer ma profonde reconnaissance,

A Messieurs DREYER et GUEHL pour leurs constructives remarques et leur sympathie quotidienne.

A Monsieur GROSS, pour son aide amicale, en particulier en électronique.

A l'équipe technique (Messieurs CLERC, DESJEUNES, GIORIA, MULLER, WILLM) et administrative (Mesdames BOHIN, GROSS, PARVE) du laboratoire d'Ecophysiologie, pour avoir facilité mon travail tant sur le terrain (dans les Vosges), au laboratoire, que dans la vie quotidienne.

A Monsieur DAMBRINE, pour sa sympathie quotidienne, en particulier lors de l'expérimentation dans les Vosges.

Aux Messieurs DUMAS et OTTORINI, pour leur précieux conseils en recherches documentaires et en informatique.

Aux sympathiques Hervé COCHARD, Daniel EPRON et Isabelle SCULLER pour leurs amitiés et conseils .

Aux Professeur Hsiong et ses collègues de l'Université Forestière de Nankin.

Je ne sais comment remercier Nathalie BREDA, pour sa gentillesse et son aide à dactylographier et à corriger une grande partie de ce travail ; sans son soutien, je n'aurais pu terminer ce manuscrit dans d'aussi bonnes conditions.

Je tiens particulièrement à exprimer mes remerciements à Philippe BIRON, pour son amitié et son aide incessante, en particulier lors des travaux de terrain dans les Vosges .

Mes pensées vont aussi à ma femme, grâce a son soutien et sa compréhension, elle a rendu tout possible.

Enfin, je n'oublie pas de remercier le Gouvernement Chinois (R.P. Chine) qui a financé mon séjour d'étude en France pendant quatre ans.

Il me reste un dernier devoir, celui de remercier simplement tous mes amis rencontrés en France, en Allemagne ou en Italie lors de ces quatre années.

SYMBOLES ET ABREVIATIONS

A : assimilation nette de CO_2 ($\mu mol.m^{-2}s^{-1}$)

ABA : acide abscissique

df : densité de flux de sève horaire ou journalière ($dm^3.dm^{-2}.h^{-1}$ ou $dm^3.dm^{-2}.j^{-1}$)

dP/dx : gradient de potentiel hydrique appliqué au segment de longueur x ($MPa.m^{-1}$)

DSAT : déficit de saturation de l'air (mb)

ETP : évapotranspiration potentielle de Penman ($mm.h^{-1}$, ou $mm.j^{-1}$)

F : flux ($mol.s^{-1}$)

gc : conductance du couvert du placeau ($cm.s^{-1}$)

gL : conductance hydraulique spécifique sur le trajet de l'interface sol-racine à la feuille ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$)

gL(base) : conductance hydraulique spécifique sur le trajet de l'interface sol-racine à la feuille ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$) calculée avec gL(base) = TRP/(Ψb-Ψm)

gL(sol) : conductance hydraulique spécifique du sol à la feuille ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$) calculée avec gL(sol) = TRP/(Ψs-Ψm)

gL(SA) : conductance hydraulique spécifique du trajet de l'interface sol-racine à la feuille par unité de surface d'aubier ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$)

gL(SF) : conductance hydraulique spécifique sur le trajet de l'interface sol-racine à la feuille par unité de surface foliaire ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$)

gLx : conductance hydraulique spécifique sur le trajet de l'interface sol-racine à l'insertion de la branche dans le tronc où on a mesuré le potentiel du xylème ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$)

gs : conductance stomatique ($cm.s^{-1}$, $mmol.m^{-2}.s^{-1}$ ou $mol.m^{-2}.s^{-1}$)

η : viscosité dynamique de l'eau (Pa.s)

k : conductivité relative ou perméabilité ($mol.m^{-1}$)

Kh : conductivité hydraulique ($Kg.m.s^{-1}.Pa^{-1}$)

Ki : conductivité hydraulique initiale ($Kg.m.s^{-1}.Pa^{-1}$)

Km : conductivité hydraulique maximale ($Kg.m.s^{-1}.Pa^{-1}$)

Ks : conductivité hydraulique spécifique ($Kg.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$)

LSC : "Leaf specific conductivity" (voir §3.2.2)

P : pression hydrostatique (MPa)

π : potentiel osmotique (MPa)

pF : notion de potentiel hydrique exprimé en logarithme d'une hauteur d'eau (cm)

R : résistance hydraulique ($s.Pa.mol^{-1}$) ou résistance électrique (Ω)

Rg : rayonnement global instantané ($W.m^{-2}$) ou cumulé ($J.cm^{-2}$)

R_L : résistance hydraulique spécifique, l'inverse de gL

R_n : rayonnement net ($W.m^{-2}$)

R_x : résistance hydraulique spécifique, l'inverse de gLx

R_{x-f} : résistance hydraulique spécifique du trajet entre l'insertion de la branche dans le tronc à la feuille.

SA : surface du bois d'aubier (cm2 ou m2)

SPAC : "soil-plant-atmosphere continuum"

TRP : transpiration ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$)

TRPsec : transpiration du placeau sec ($mm.h^{-1}$, ou $mm.j^{-1}$)

TRPtém : transpiration du placeau témoin ($mm.h^{-1}$, ou $mm.j^{-1}$)

Ψ : potentiel hydrique (MPa)

Ψb : potentiel hydrique de base (MPa)

Ψf : potentiel hydrique foliaire (MPa)

Ψm : potentiel hydrique minimum (MPa)

Ψo : potentiel hydrique (MPa) à flux transpiratoire nul, correspond à l'ordonnée à l'origine de la droite de régression linéaire $\Psi f = f(df)$.

Ψr : potentiel hydrique racinaire (MPa)

Ψs : potentiel hydrique du sol (MPa)

Ψsr : potentiel hydrique à l'interface sol-racine (MPa)

Ψx : potentiel hydrique du xylème (MPa)

ΔTm : écart de température maximum entre les deux sondes du fluxmètre à débit de sève nul (C°)

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION 1

PREMIERE PARTIE : LE FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DES ARBRES ET L'EVALUATION DES FLUX LIQUIDES : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE 3

CHAPITRE 1. Transfert de l'eau dans le système Sol-Arbre-Atmosphère .3

Introduction 3
1. Structure et propriétés du xylème 3
1.1. Les éléments conducteurs du xylème 3
1.2. Le transfert dans les éléments conducteurs du xylème 4
1.3. Les zones de passage de la sève dans le xylème 5
1.4. Conclusion 6
2. Aspect général de la circulation de l'eau dans la plante 6
2.1. Régimes de circulation de l'eau dans la plante 6
2.2. Réservoirs internes de la plante 8
2.2.1. Phénomène et localisation 8
2.2.2. Mécanismes et signification du réservoir d'eau 9
2.3. Conclusion 10
3. Evaluation du fonctionnement hydraulique des arbres 11
3.1. L'approche globale : conductance hydraulique 12
3.1.1. Calcules de la conductance hydraulique 12
3.1.2. Variabilité interspécifique de la conductance hydraulique 13
3.1.3. Variations spatiales de la conductance hydraulique 14
3.1.3.1. Répartition des résistances hydrauliques en phase liquide 14
3.1.3.2. Variabilité inter-arbres de la conductance hydraulique 16
3.1.4. Variations temporelles de conductance hydraulique 16
3.1.4.1. Variations journalières 16
3.1.4.2. Variations saisonnières 16
3.1.5. Variations de la conductance hydraulique en période de sécheresse 17
3.2. Fonctionnement et dysfonctionnement du xylème 17
3.2.1. Conductivité hydraulique du xylème 17
3.2.2. Architecture hydraulique de l'arbre 18
3.2.3. Le dysfonctionnement du xylème 19
3.2.3.1. Le phénomène de la cavitation et de l'embolie 19
3.2.3.2. Limitation de la cavitation et rétablissement de la conduction 21
3.2.3.3. Techniques de mesure 21
3.2.3.4. Evolution saisonnière de l'embolie 22

3.2.3.5. Les courbes de vulnérabilité 23
3.3. Discussion et conclusion 23
4. Effets de la sécheresse sur la conductance stomatique 26
4.1. Réponses stomatiques au déficit hydrique de l'air 26
4.2. Réponses stomatiques à la sécheresse édaphique 28
4.3. Conclusion 30
5. Le couplage entre la conductance stomatique et la conductance hydraulique 31
Conclusion du Chapitre 1 33

CHAPITRE 2. Mesure du flux de sève brute 34

1. Revue bibliographique des différentes méthodes de mesure du flux de sève 34
1.1. Méthodes des impulsions de chaleur 34
1.2. Méthodes du bilan thermique 35
1.2.1. Chauffage dans les tissus pour les arbres de gros diamètre 35
1.2.2. Chauffage à l'extérieur des tissus pour les arbres de petit diamètre 36
1.3. Conclusion 37
2. Fluxmètre radial : méthode utilisée dans cette étude 37
2.1. Description de la méthode 37
2.2. Sources d'erreurs 40
2.3. Critiques de la méthode 42
Conclusion du Chapitre 2 43

DEUXIEME PARTIE : ETUDES EXPERIMENTALES 45

CHAPITRE 3. Etudes du comportement hydrique des semis et des jeunes plants en conditions contrôlées 46

1. Présentation du dispositif expérimental 46
1.1. Matériel végétal 46
1.2. Descriptions des techniques et méthodes de mesures 47
1.3. Protocole de mesures 51
2. Résultats 52
2.1 L'expérience préliminaire en 1988 sur les jeunes plants : effet d'une contrainte de transplantation et d'une sécheresse édaphique 52
2.1.1 Evolution dans le temps des paramètres mesurés 52
2.1.2. Comparaison entre espèces de l'effet de la sécheresse sur le fonctionnement hydrique (en 1988) 53
2.2 Comparaison du fonctionnement hydrique et des échanges gazeux des jeunes plants et semis au cours d'une sécheresse édaphique : cas des expériences de 1989. 56

2.2.1 Evolution dans le temps des paramètres hydriques et d'échanges gazeux ... 56
2.2.1.1 Cas des semis ... 56
2.2.1.2 Cas des jeunes plants ... 57
2.2.2 Comparaison entre espèces du comportement hydrique ... 58
2.2.2.1 Cas des semis. ... 58
2.2.2.2 Cas des jeunes plants ... 59
2.2.3 Effet de l'âge sur le comportement hydrique ... 59
2.3. Etude des arrières-effets de la sécheresse sur le fonctionnement et l'architecture hydrauliques des jeunes plants (5-6 ans) ... 60
2.3.1 Détection de l'embolie par mesure de conductivité hydraulique (Kh) ... 61
2.3.1.1 Mesure directe ... 61
2.3.1.2 Mesure par la méthode indirecte ... 61
2.3.2 Architecture hydraulique des jeunes plants. ... 61
2.3.2.1 Propriétés générales ... 61
2.3.2.2 Cartes hydrauliques ... 62
2.4. Croissance annuelle et la biomasse finale des jeunes plants ... 62
2.4.1 Croissance annuelle en diamètre et en hauteur ... 62
2.4.2 Comparaison de l'accroissement de biomasse ... 63

3. Discussion et conclusion ... 63

CHAPITRE 4. Comparaison du fonctionnement hydrique d'épicéas adultes irrigués ou soumis à une sécheresse édaphique en conditions naturelles . 66

1. Matériel et méthode ... 66
1.1. Présentation du site expérimental ... 66
1.2. Description du dispositif ... 67
1.3. Mesures dans le peuplement et sur les arbres ... 67
1.3.1. Mesures du flux de sève et de la transpiration du placeau ... 67
1.3.2. Mesures du potentiel hydrique des arbres, Ψ ... 68
1.3.3. Mesures de la conductance stomatique, gs ... 69
1.3.4. Estimations de la conductance hydraulique spécifique, gL et gLx ... 70
1.3.5. Mesures de la conductivité hydraulique (Kh) des rameaux et le suivi de la perte de conductivité hydraulique due à l'embolie ... 70
1.3.6. Mesures climatiques et calcul de paramètres climatiques ... 71

2. Résultats ... 72
2.1. Evolution saisonnière des potentiels de base moyens ... 72
2.2. Transpiration estimée par le flux de sève ... 73
2.2.1. Comparaison de la densité de flux des arbres ... 73
2.2.1.1. Variabilité de densité de flux entre arbres ... 73

2.2.1.2. Evolution journalière de la densité de flux 74
2.2.1.3. Evolution saisonnière de la densité de flux 76
2.2.2. Comparaison de la transpiration des deux placeaux 79
2.2.2.1. Evolution journalière de la transpiration de placeau 79
2.2.2.2. Evolution saisonnière de la transpiration de placeau..... 79
2.2.2.3. Relation entre transpiration et état hydrique du sol. 80
2.2.2.4. Relation entre transpiration et conditions climatiques. 81
2.3. Caractérisation de régulation de la transpiration par des arbres 82
2.3.1. Régulation en phase vapeur : conductances stomatique et du couvert 82
2.3.1.1. L'évolution saisonnière de la conductance stomatique. 82
2.3.1.2. gs et sécheresses édaphique et atmosphérique..... 83
2.3.1.3. Régulation de la conductance du couvert (gc)..... 83
2.3.2. En phase liquide : modification de la conductance hydraulique totale 84
2.3.2.1. Calcule de gL et gLx..... 84
2.3.2.2. Evolution saisonnière de gL 84
2.3.2.3. gL et sécheresse édaphique..... 85
2.3.3. Localisation des modifications du fonctionnement hydraulique induites par la sécheresse..... 86
2.3.3.1. Evolution et répartition de la résistance hydraulique 86
2.3.3.2. Détection des pertes de conductivité hydraulique (Kh) 87
2.3.4. Relation entre conductance stomatique et conductance hydraulique 87

3. Discussion et conclusion..... 88
3.1. Comparaison du fonctionnement hydrique des épicéas de différents peuplement 88
3.1.1. Comparaison des transpirations et ETP 88
3.1.2. Comparaison des caractéristiques hydriques 89
3.2. Caractérisation de modifications des transferts de l'eau..... 90

DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALE..... 92

A) Comparaison des fonctionnements hydriques et hydrauliques des épicéas entre les arbres adultes et les jeunes plants..... 92
B) Signification de Ψb en conditions contrôlées et naturelles..... 93

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 96

ANNEXES 106

INTRODUCTION

INTRODUCTION

L'eau est l'élément essentiel pour la vie des êtres vivants. Chez les plantes, l'assimilation du CO_2 par les chloroplastes *via* les stomates est inévitablement accompagnée d'une perte d'eau par la transpiration. Lorsque l'absorption de l'eau par des racines ne peut plus satisfaire la demande transpiratoire, une contrainte hydrique se développe. La contrainte hydrique est très souvent le facteur du milieu le plus important qui affecte la production forestière (Kramer, 1986).

La pérennité des espèces ligneuses, conjuguée à une grande variabilité climatique interannuelle dans les régions tempérées, obligent les gestionnaires des forêts à considérer la sécheresse comme une occurrence probable, et non pas exceptionnelle. Or, vis-à-vis de la sécheresse, les moyens d'action du praticien sont très limités, et la plupart du temps se résument à : - modifier la structure du peuplement forestier (éclaircies, contrôle du sous-étage herbacé ou ligneux), - choisir les espèces à planter ou à favoriser lors de la création des peuplements. Face à la contrainte hydrique, le comportement des espèces peut être très différent (Aussenac et Granier, 1978) et on distingue classiquement les espèces tolérantes et évitantes parmi celles qui sont adaptées à la sécheresse, et celles qui y sont sensibles. Par ailleurs, l'âge peut aussi représenter un facteur de variation dans la résistance à la sécheresse pour une espèce donnée, que ce soit grâce à l'acquisition de caractéristiques physiologiques lors du passage du stade juvénile à celui de l'individu adulte, ou à cause de la mise en place d'un système racinaire plus performant. Il est à noter que l'on ne dispose que de peu d'informations sur cet aspect-là.

Ce travail porte sur le fonctionnement hydrique de trois espèces résineuses tempérées : *Picea abies*, *Pinus sylvestris* et *Abies alba*, qui occupent une large place dans la forêt française et européenne, de la plaine à la moyenne montagne. Nous examinerons l'effet comparé de la sécheresse sur les relations hydriques et la croissance de ces trois espèces, ainsi que l'influence de l'âge.

Nous connaissons assez mal le comportement hydrique de ces espèces, en particulier en ce qui concerne les questions suivantes :

- quelles sont les similitudes et les différences de fonctionnement hydrique à trois stades essentiels de la vie de l'arbre : semis (0-1 ans), jeunes plants (3-6 ans) et arbres adultes (>15 ans) ?

- qu'est-ce qui distingue le fonctionnement hydrique et la sensibilité à la sécheresse, à ces différentes phases pour une espèce donnée, en particulier en ce qui concerne la régulation des échanges hydriques, et les seuils critiques agissant sur la croissance ?

D'autre part, si dans le schéma général du transfert de l'eau entre le sol et l'atmosphère *via* le végétal, les stomates jouent une rôle majeur, car ils exercent une régulation active du flux de vapeur d'eau, le dessèchement du sol influence aussi les propriétés du transfert hydrique en phase liquide, depuis le sol jusqu'au mésophylle des feuilles. Dans ce travail, nous tenterons aussi de répondre à trois autres questions :

- une diminution de conductance hydraulique au cours d'une phase de dessèchement du sol a été montrée par beaucoup d'études, mais à quel niveau cette modification se situe-t-elle ?

- depuis quelques années, un intérêt grandissant est porté sur les phénomènes de dysfonctionnement du système conducteur de la sève brute (cavitation et embolie) ; quelle est la vulnérabilité à la cavitation de ces trois espèces (jeune plant ou arbre adulte en conditions naturelles) ?

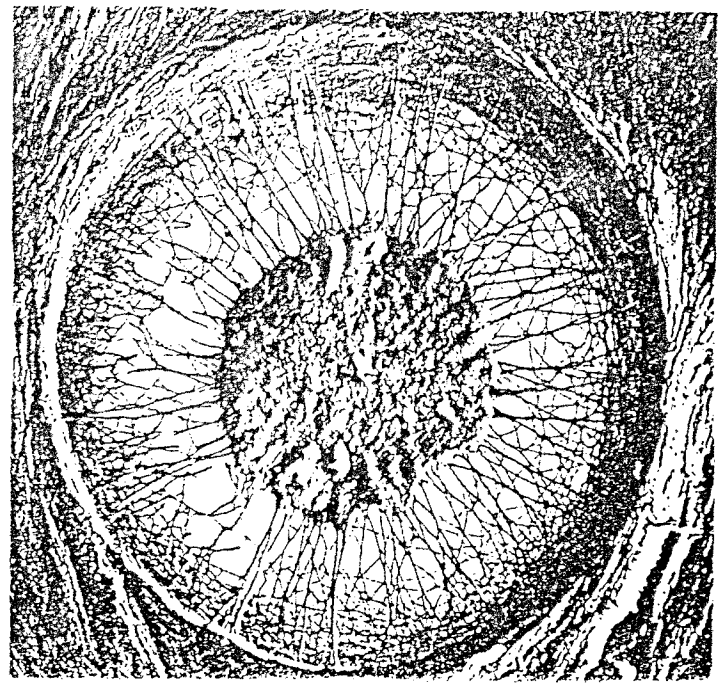
- quelles sont les interactions entre les modifications des propriétés hydrauliques des arbres (en phase liquide) et la conductance stomatique ?

Enfin, depuis les années 80, l'épicéa est apparu être une des espèces les plus menacées par le phénomène de dépérissement des forêts (Landmann & Bonneau, 1987). Parmi les causes susceptibles d'induire un dépérissement, la sécheresse a été considérée comme un facteur essentiel de déclenchement, souvent en liaison étroite avec une mauvaise alimentation minérale sur les sols pauvres aux altitudes moyennes. Dans un peuplement dépérissant, les systèmes racinaires sont souvent plus superficiels que ceux d'un peuplement sain, ce qui rend les arbres plus sensibles à la sécheresse (Schulze & Freer-Smith, 1991). Cependant, l'effet d'une sécheresse sur le fonctionnement hydrique d'un peuplement dépérissant a été très rarement étudié, et encore moins sur un tel peuplement en moyenne montagne.

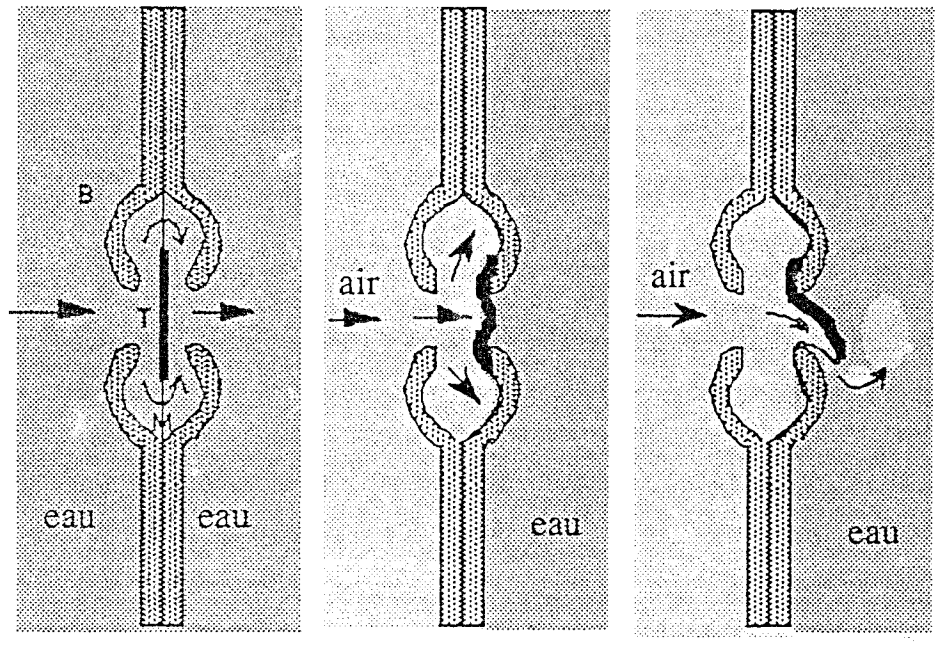
Dans le cadre du programme DEFORPA (Dépérissement des Forêts et Pollution Atmosphérique), nous avons effectué une étude dans les Vosges sur le fonctionnement hydrique d'un peuplement d'épicéa dépérissant soumis à une sécheresse édaphique. Les objectifs étaient : a) l'analyse du fonctionnement hydrique de l'épicéa en relation avec les facteurs du milieu (climat, sol) : l'évaluation des conductances hydrauliques et stomatiques, et de l'effet de la sécheresse édaphique en conditions naturelles en moyenne montagne ; b) l'évaluation de la transpiration d'un peuplement dépérissant, en relation avec les facteurs du milieu, et la comparaison avec un peuplement de plaine.

Ce mémoire se compose de deux grandes parties : après une étude bibliographique concernant le fonctionnement hydrique des arbres, nous présenterons les études expérimentales effectuées pendant quatre années, à Nancy en conditions contrôlées et dans le massif vosgien en conditions naturelles.

PREMIERE PARTIE



(a)



(b) (c) (d)

Figure 1. La structure de la ponctuation de trachéide chez les conifères.
(a) la structure de la membrane de la ponctuation (*margo*) et le *torus* (*Pinus sylvestris*, Gregory & Petty, 1973)
(b) vue d'une ponctuation lorsque le *torus* est en position normale. M : membrane de ponctuation, T : *torus*, B : bord aréolé
(c) vue d'une ponctuation lorsque la membrane est "aspirée" : le *torus* est "collé" sur le bord aréolé.
(d) la membrane se déplace et le *torus* "glisse" à l'extérieur du pore lorsque la trachéide est cavitée (selon le texte de Sperry & Tyree, 1990). Pour les détails, voir §3.

PREMIERE PARTIE

LE FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DES ARBRES ET L'EVALUATION DES FLUX LIQUIDES : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE 1. Transfert de l'eau dans le système Sol-Arbre-Atmosphère

Introduction

Cette partie présente d'abord un aperçu de la structure du système conducteur, afin de mieux comprendre les mécanismes de flux de sève et de transpiration.

Après une étude bibliographique sur le transfert hydrique en phase liquide, les discussions concerneront les modifications de conductance stomatique et hydraulique vis-à-vis de la sécheresse et enfin les liaisons entre les flux en phase liquide et en phase vapeur dans la circulation de l'eau.

1. Structure et propriétés du xylème

1.1. Les éléments conducteurs du xylème

Le xylème secondaire des dicotylédones et des conifères est composé de deux systèmes de tissus : un système radial et un système axial.

Le système radial se compose essentiellement des cellules parenchymateuses du rayon. Il est responsable du stockage et du transfert horizontal de l'eau. Le système axial se compose de plusieurs types de cellules parmi lesquels : les trachéides, les vaisseaux ligneux, les fibres et le parenchyme longitudinaux. Les trachéides forment 90% des éléments axiaux des conifères, tandis que les angiospermes dicotylédones (feuillus) ont peu de trachéides mais surtout des vaisseaux (Siau, 1984).

a. Trachéides (cas de gymnospermes)

Les cellules sont allongées, avec des extrémités effilées en biseau, et fermées aux deux bouts. Leurs parois sont lignifiées donc rigides, mais peu épaisses. Les trachéides communiquent entre elles et avec les cellules voisines par des ponctuations, souvent de type aréolé ; ce sont de petites ouvertures (1 à 10 µm de diamètre), limitées par une membrane

Tableau 1: Résumé des dimensions des éléments structuraux du xylème*

Eléments	Dimensions	
	Résineux	Feuillus
Longueur des trachéides ou des vaisseaux	1200-7500 (3500) µm**	quelques cm à quelques m
Diamètre des trachéides ou des vaisseaux (µm)	15 - 80 (35) µm	Bois à pores diffus : 20 à 100 µm Bois à zone poreuse : 50-400 µm (bois de printemps) 20-50 µm (bois d'été)
Diamètre de l'ouverture des ponctuations aréolées	6 - 30 µm	6 µm
Diamètre des pores des membrane des ponctuations aréolées	0,02 - 4,0 (0,3) µm	5-170 nm (30 nm)
Epaisseur de membrane	0,1- 0,5 (0,2) µm	0,1-0,3 µm

* données provenants de Siau (1984) et de Zimmermann (1983).
** les chiffres entre les parenthèses sont des valeurs moyennes logarithmiques.

fibrillaire, et chez de nombreuses espèces par un épaississement appelé tore (voir **Figure 1**). Les trachéides présentent une disposition spatiale plus complexe que celle des vaisseaux. Elles sont plus individualisées et la continuité de leur lumière ne se fait que par l'intermédiaire des ponctuations. Les éléments conducteurs forment ainsi une mosaïque tridimensionnelle complexe, les points de contact entre trachéides étant essentiellement latéraux (Granier, 1977).

b. Les vaisseaux (chez les angiospermes dicotylédones)

Ce sont des éléments conducteurs cylindriques dont le diamètre peut être important ; ils sont disposés bout à bout, leurs parois transversales ayant le plus souvent entièrement disparu. A la place, se trouvent une ou plusieurs ouvertures ou perforations leur permettant de communiquer directement entre eux. Les anastomoses des vaisseaux peuvent provoquer des communications latérales entre ces vaisseaux (Zimmermann, 1983).

Dans le **Tableau 1**, le résumé des dimensions des éléments structuraux est présenté.

1.2. Le transfert dans les éléments conducteurs du xylème

Les vaisseaux ont souvent de plus gros diamètres que les trachéides. Les trachéides ont un diamètre de 15 à 80 µm, tandis que les vaisseaux ont des diamètres variant de 20 à 400 µm (**Tableau 1**). La longueur de ces trachéides varie de 1200 à 7500 µm et celle des vaisseaux peut varier de quelques centimètres à plusieurs mètres (Zimmermann, 1983).

La loi de Hagen- Poiseuille implique une relation de puissance 4 entre le rayon d'un vaisseau et le flux (Zimmermann, 1983) :

$$q = (\pi r^4 / 8 \eta L) * \Delta P \qquad (1.1)$$

avec
- L: longueur du capillaire
- η: viscosité (dynamique) d'eau (Pa.s)
- ΔP: gradient de pression
- q: flux

La conséquence de cette relation de puissance 4 est très importante : par exemple, pour les rayons de 1, 2, 3, 4 unité(s) dimensionnelle(s), les influences sur la capacité du flux seront respectivement 1, 16, 81, 256. En d'autres termes, les plus petits éléments conducteurs pourraient véhiculer très peu de flux, sauf dans le cas où les plus grands éléments ne fonctionnent plus. Toutefois, les mesures directes de la conductivité des éléments conducteurs montrent souvent des écarts par rapport à cette loi (Schulte & Gibson, 1988).

En ce qui concerne la circulation de la sève entre les éléments conducteurs chez les gymnospermes, on constate que la sève brute chemine selon des itinéraires plus ou moins compliqués, avec beaucoup de passages dans les ponctuations étroites. L'abondance des coudes et la petitesse des voies de passage a pour conséquence une plus grande résistance au

transfert de l'eau. Au contraire, chez les angiospermes dicotylédones, les transferts se font dans des éléments de section importante, sans beaucoup de changements de direction (Granier, 1977).

D'autre part, la taille de l'ouverture des ponctuations et des pores des membranes est généralement plus grande chez les conifères que chez les feuillus (**Tableau 1**), ce qui peut favoriser les échanges liquides entre éléments conducteurs eux-mêmes, et avec les cellules voisines (Siau, 1984).

L'ouverture des ponctuations dans le bois de printemps est aussi plus grande que dans le bois d'été (Siau, 1984). Dans le bois d'été, les membranes sont plus épaisses et rigides que dans le bois de printemps ; ceci peut leur donner une meilleure résistance face aux forces capillaires. Cette variation peut produire des différences significatives dans les caractéristiques du flux. Dans les paragraphes suivants, nous verrons le rôle extrêmement important que jouent les ponctuations et leur membranes sur le fonctionnement hydrique de l'arbre.

1.3. Les zones de passage de la sève dans le xylème

Dans le cas des végétaux ligneux et des arbres en particulier, le xylème reste actif pendant plusieurs années. On distingue dans le bois du tronc et des branches de l'arbre deux zones différentes :

- la zone périphérique appelée le bois d'aubier, qui est la partie active du xylème : c'est celle qui est susceptible d'assurer la conduction de la sève brute ;

- la partie centrale appelée le bois de cœur, qui est un tissu mort dans lequel il n'y a pratiquement plus d'échanges hydriques.

On distingue chez les arbres :

- les espèces à zone poreuse, dont le bois d'aubier est formé de peu de cernes, avec des vaisseaux de très gros diamètres (mais aussi des petits vaisseaux) situés dans le bois de printemps du cerne, dans lesquels la sève circule à une vitesse élevée : de 10 à 50 $m.h^{-1}$. Exemples : chêne, châtaignier, orme, frêne.

- les espèces à pores diffus, dont les vaisseaux de plus petits diamètres sont abondants et bien répartis dans le cerne. La vitesse de circulation de la sève est de l'ordre de 1 à 5 $m.h^{-1}$. Exemples : hêtre, charme, bouleau, érable, peuplier, saule, tilleul, noyer.

- les espèces non poreuses (les résineux), dont le xylème n'est formé que de trachéides, dans lesquelles la sève circule à une vitesse faible, de l'ordre de 1 à 2 $m.h^{-1}$.

Dans le bois d'aubier, les cernes présentent des capacités de conduction du flux différentes selon leur âge. Par exemple, chez *Ulmus americana* (espèce à zone poreuse), le cerne de la dernière année représente 90% du flux total. Dans les cernes des 2 à 4 années précédentes, seuls fonctionnent les vaisseaux de bois d'été (Ellmore & Ewers, 1986).

Dans un seul cerne, la vitesse de la sève peut être différente, suivant le diamètre du conduit qui peut modifier la résistance au transfert du flux (Hinckley *et al.*, 1978).

1.4. Conclusion

Pour assurer la circulation de l'eau, les arbres ont évolué de façons différentes : les uns possèdent peu de vaisseaux mais de dimension importante (feuillus) et les autres possèdent beaucoup de trachéides, de petite dimension (conifères).

La loi de Hagen-Poiseuille et les mesures de laboratoire montrent que plus le diamètre de l'élément conducteur est grand et plus la conductance hydraulique est importante. A priori, les vaisseaux (chez les feuillus) ont une capacité potentielle de conduction du flux plus importante que les trachéides (chez les conifères, par exemple).

Le système vasculaire d'un arbre est un système à la fois intégré et compartimenté. D'une part, grâce aux ponctuations, le réseau vasculaire forme un ensemble presque totalement intégré, la sève en provenance de n'importe quelle racine pouvant arriver en général à n'importe quel rameau. Mais d'autre part, ce sont ces mêmes ponctuations qui peuvent confiner la cavitation dans le "compartiment" - vaisseau ou trachéide, et limiter le dysfonctionnement du xylème (cf. §3).

2. Aspect général de la circulation de l'eau dans la plante

Dans ce paragraphe, nous étudions certains aspects généraux de la circulation de l'eau dans la plante, alors que les propriétés du transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère seront abordées dans §3 et §4.

2.1. Régimes de circulation de l'eau dans la plante

L'eau circule à travers la plante du sol jusque dans l'atmosphère, du fait de l'existence d'une chute continue du potentiel hydrique le long de ce trajet et d'une continuité hydraulique entre le sol et les feuilles (stomates) où s'effectue l'évaporation de l'eau. D'un point de vue physique, on distingue deux régimes de circulation de l'eau dans la plante : en flux conservatif et en flux non conservatif.

Un modèle, appelé analogie électrique, a été largement utilisé depuis une quarantaine d'années comme base théorique, aussi bien pour analyser et localiser les différentes résistances rencontrées par l'eau, que pour étudier la circulation de l'eau à l'échelle de la plante entière (Landsberg *et al.*, 1976 ; Jarvis, 1975 ; Granier *et al.*, 1989) ; la plante étant réduite à un système de résistances en série, on écrit :

$$F = \Delta\Psi / R \qquad (1.2)$$

F représentant le flux, $\Delta\Psi$ la chute de potentiel entre deux points et R la résistance correspondante.

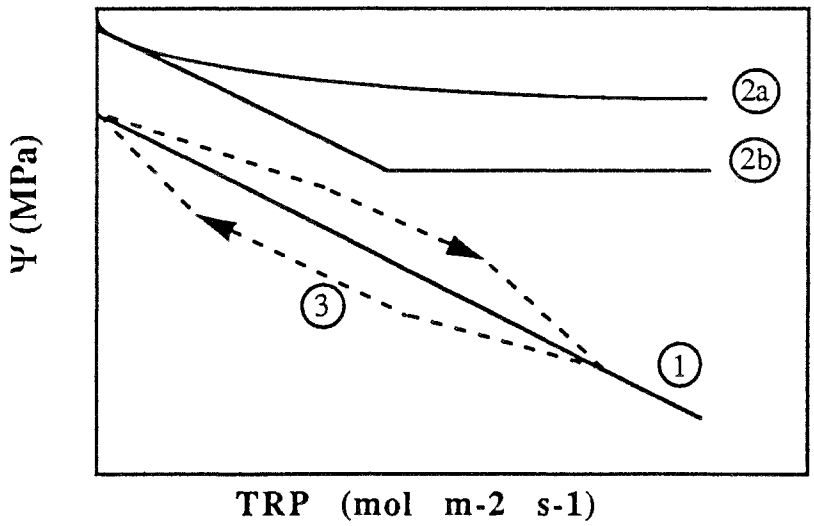


Figure 2. Quatre types de réponses fréquemment observées entre le potentiel hydrique foliaire (Ψ) et la transpiration (TRP).

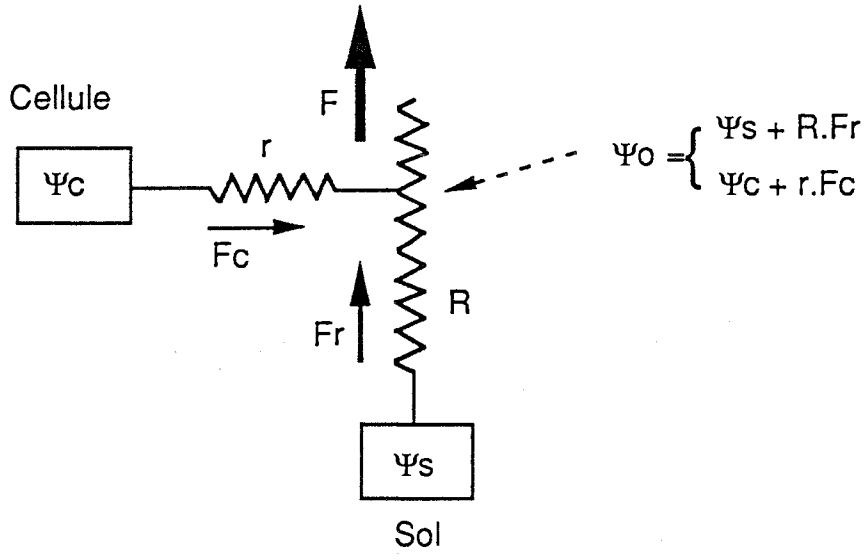


Figure 3. Représentation schématique des flux d'eau entre le sol et la plante, et entre les compartiments cellulaires et les voies de circulation. Ψs est le potentiel du sol, Ψc celui des cellules, et Ψo au point de jonction des deux trajets. Fr est le terme d'absorption racinaire, Fc, celui des flux d'entrée et de sortie des cellules. R est la résistance sol-plante, et r la résistance entre les cellules et les voies de circulation de l'eau (D'après Berger, 1978).

Malgré leur diversité, l'ensemble des résultats expérimentaux trouvés, exprimant la relation (**1.2**), peuvent être schématiquement regroupés en 3 classes représentées chacune par une courbe de la **Figure 2.** Malgré l'absence de linéarité entre flux et potentiels hydriques parfois observée chez les plantes herbacées (Berger, 1978), telles les courbes 2a et 2b, les mesures effectuées sur des arbres montrent des relations linéaires comme la courbe 1 (El Hadj Moussa, 1989), ou sensiblement curvilignes comme la courbe 3 au cours d'une journée de mesures (Hinckley *et al.*, 1978 ; Waring & Running, 1978 ; Granier *et al.*, 1989). Ainsi, dans certains cas, pour une même transpiration, le potentiel foliaire est un peu plus faible l'après-midi que le matin (Cruiziat, 1985). Les résultats de Schulze *et al.* (1985) obtenus après des expériences effectuées sur *Larix decidua* montrent que la transpiration mesurée sur la couronne donne une relation de TRP/Ψf dans le sens de la courbe 3, alors que sur le même arbre, la relation flux de sève/Ψf est en sens inverse (voir aussi Granier *et al.*, 1989), donc une réserve hydrique dans le tronc et les branches a probablement été mise en jeu.

Cependant cette dispersion de points est très souvent limitée, aussi peut-on considérer que la relation est linéaire dans la plupart des cas.

Plusieurs interprétations, non exclusives, de ces phénomènes de non-linéarité ont été proposées :

- la présence de résistances variables en phase liquide
- les variations réversibles de teneur en eau de certains organes "réservoirs",
- l'incorporation d'eau par les tissus en croissance (Cruiziat, 1985),
- l'effet de soluté lors de la pénétration de l'eau par les racines à travers les membranes (Passioura, 1984 ; Morizet *et al.*, 1988).

En fait, dans de nombreux cas, l'absorption n'est pas égale au même instant à la transpiration (périodes de réhydratation ou de dessèchement) : le flux est qualifié de **non conservatif.** Pour rendre compte de ces phénomènes, on doit faire intervenir en plus des résistances définies précédemment, des termes de stockage liés à l'existence de "réservoirs" qui se déshydratent ou se réhumectent. Ces réservoirs ne sont rien d'autre que les différents organes de la plante dont les cellules subissent des variations de teneur en eau (Jarvis, 1975 ; Cruiziat, 1978).

Ces phénomènes ne sont pas pris en compte dans la formule **1.2**, ce qui en limite la validité. Weatherley (1970) a décomposé le flux de transpiration F de l'équation **1.2** :

$$F = Fr + Fc \qquad (1.3)$$

où Fr est le flux d'eau absorbé par les racines, et Fc le flux provenant des divers tissus de la plante.

Ainsi, pendant une phase de déshydratation, le matin par exemple, Fc est positif ; la transpiration (F) est par conséquent supérieure à l'absorption. Il est à noter que ce fait se produit de façon courante et se trouve à l'origine du développement des déficits hydriques observés pendant la journée. Le soir (ou pendant la phase de réhydratation), Fc est négatif ; l'absorption excède le flux de transpiration F, et les tissus se rechargent en eau.

Certains auteurs ont présenté la circulation de l'eau dans un tel système par le schéma de la **Figure 3**, qui montre que les réservoirs de la plante (représentés ici à leur niveau élémentaire par les cellules) peuvent participer au courant de transpiration.

Cependant, Cruiziat (1978) a montré que lorsqu'on travaille sur des intervalles de temps de l'ordre de la journée, il semble que l'approximation du régime de flux conservatif soit acceptable.

2.2. Réservoirs internes de la plante

2.2.1. Phénomène et localisation

Des déphasages de l'ordre de l'heure dans les variations de Ψ entre la partie supérieure et la partie inférieure de l'arbre ont souvent été observées (Richards, 1973, cité par Whitehead & Jarvis, 1981 ; Nnyamah *et al.*, 1978).

La contraction des organes est un phénomène très courant. Huck *et al.* (1970) et Faiz & Weatherley (1982) ont observé la fluctuation de diamètre des racines sur le Coton et le Tournesol : à midi le diamètre des racines pour les deux espèces n'est que de 60% et 75% respectivement du diamètre maximum pour une journée sèche, ensoleillée. Des relations étroites entre l'évolution de la contraction et celle du potentiel hydrique ont été observées (Pereira & Kozlowski, 1976 ; Katerji *et al.*, 1990), mais avec un décalage dans le temps, ce qui permet de supposer que ce déphasage correspond au temps nécessaire à l'équilibre entre $\Psi_{feuille}$ et $\Psi_{tissu\ déformé}$.

La contraction du cambium et du phloème est plus importante dans la couronne qu'à la base du tronc, et commence quelques heures plus tôt dans la couronne qu'à la base de l'arbre le matin (Whitehead & Jarvis, 1981).

Plusieurs études portant sur la comparaison entre la transpiration foliaire mesurée au moyen de poromètres, et le flux de sève mesuré à la base du tronc ont montré un déphasage (Swanson, 1972 ; Schulze *et al.*, 1985). Par exemple, sur *Pinus halepensis*, Swanson (1972) a constaté que le flux de sève commence (ou s'arrête) 2 heures après la transpiration le matin (ou le soir).

Bref, tous ces phénomènes peuvent être interprétés par les variations du stock d'eau dans les réservoirs de l'arbre au fur et à mesure que le potentiel hydrique varie. Pour modéliser le flux d'eau en tenant compte du changement de réservoir, il est nécessaire de connaître la capacitance des différents tissus. Selon Landsberg *et al.* (1976), la **capacitance** du tissu peut être définie comme le changement de teneur en eau par unité du changement de son potentiel hydrique. Schulze *et al.* (1985) ont mesuré la transpiration dans la couronne et le flux de sève à la base du tronc, et simultanément, l'évolution du potentiel hydrique sur l'épicéa et le mélèze. Ils ont évalué ainsi les capacitances ($kg.kg^{-1}.Pa^{-1}$) : 5,5 à 6,3 $*10^{-8}$ pour l'épicéa, et $1,8*10^{-8}$ pour le mélèze. La quantité d'eau relative provenant des réservoirs est de 14% (épicéa) et de

24% (mélèze) de la transpiration totale journalière. Waring *et al.* (1979) ont avancé des valeurs de 30% à 50% pour le pin.

Deux zones de stockage d'eau peuvent être distinguées dans les racines, les branches et le tronc : les tissus corticaux et le xylème.

Les tissus externes (cambium et phloème) constitueraient un réservoir de faible volume mais facilement accessible. C'est ce réservoir d'eau qui est responsable de la fluctuation journalière du diamètre du tronc ou des branches. Au contraire, le bois d'aubier ne subit presque pas de contraction grâce à des parois lignifiées et rigides.

Le bois d'aubier a une très forte capacité de stockage d'eau mais dont l'accessibilité est beaucoup plus difficile. Ce volume d'eau ne s'échange que lentement pendant une période de plusieurs jours ou semaines voire même quelques mois (Ewers & Cruiziat, 1990), surtout pendant une période de sécheresse (Granier & Claustres, 1989). Waring & Running (1978) ont montré sur Douglas que la contribution de stockage d'eau dans l'aubier au flux de transpiration dépend de la période de l'année et des conditions climatiques (l'évapotranspiration et la pluie).

2.2.2. Mécanismes et signification du réservoir d'eau

Mécanismes :

D'après Zimmermann (1983), l'utilisation de l'eau dans les réservoirs de l'arbre se fait selon trois mécanismes : pour les tissus élastiques , la contraction ; pour les tissus non élastiques : la capillarité et la cavitation.

- L'élasticité de tissu (contraction de tissu élastique) : les cellules vivantes de racines, troncs et feuilles peuvent être considérées comme de petits réservoirs d'eau ayant une capacitance spécifique. Les tissus élastiques se contractent et cèdent de l'eau au flux transpiratoire lorsqu'une tension hydrostatique se développe, et se rechargent quand le potentiel hydrique remonte (Kozlowski, 1965, cité par Hinckley *et al.*, 1978).

- La capillarité : l'espace intercellulaire et l'espace intérieur des cellules lignifiées embolisées (fibres, trachéides et vaisseaux) peuvent représenter des zones de stockage d'eau importantes dans l'arbre (Tyree & Yang, 1990). Ces mini-espaces peuvent être remplis d'eau par capillarité lorsque le potentiel hydrique est relativement élevé (par exemple, après que les feuillages soient mouillés), ou bien remplis d'air lorsque le potentiel hydrique est très bas (par exemple, journée sèche d'été).

Cependant, ce réservoir n'existe probablement que dans le cas où le xylème contient une forte proportion de cellules fibreuses, et pas dans le cas d'un xylème comportant une prépondérance de trachéides comme chez les pins (Pena & Grace, 1986).

- La cavitation : peu de résultats montrent le rétablissement de la conduction des tissus conducteurs cavités, et la cavitation provoque une perte de la conductance hydraulique. Bien que l'eau cédée par la "vidange" du xylème allège le stress hydrique pendant la période de sécheresse, la perte de conductance peut diminuer le transport d'eau dans l'avenir, et par conséquent elle peut augmenter la susceptibilité au stress pour le reste de la saison.

Pour certaines espèces, par exemple vigne et érable, le mécanisme de rétablissement de conduction peut exister. Pour ces espèces, l'eau peut être exploitée par la cavitation sans être fatal pour la plante ; mais pour la plupart des arbres, le rétablissement est très difficile voire même impossible.

Quoiqu'il en soit, le xylème ne se dessèche que pendant une période de sécheresse très forte (Granier & Claustres, 1989). Pour de nombreuses espèces, la fermeture des stomates peut diminuer la transpiration et le gradient de potentiel hydrique avant qu'une "cavitation en cascade, catastrophique" (une embolie généralisée) ne se produise (cf.§3, même chapitre).

L'ordre de mobilisation de ces réservoirs est le suivant : d'abord les tissus élastiques ou la capillarité, puis à la fin la cavitation.

Pour avoir plus d'informations sur la contribution de l'eau de capillarité et de la cavitation, voir Tyree & Yang (1990).

Significations écophysiologiques

La signification écophysiologique de la capacité de stockage d'eau est importante, car elle influence la capacité à poursuivre la photosynthèse et la croissance de la plante qui subit un stress hydrique temporaire. L'hypothèse que l'on peut avancer est que l'arbre ayant une plus grande capacité de stockage d'eau peut mieux supporter les fluctuations de la disponibilité d'eau dans le sol (Ewers & Cruiziat, 1990).

D'autre part, la contraction des organes, particulièrement des racines, peut fortement diminuer la surface de contact sol-racine, et pourrait par conséquent augmenter la résistance hydraulique de l'interface sol-racine (Huck *et al.*, 1970)

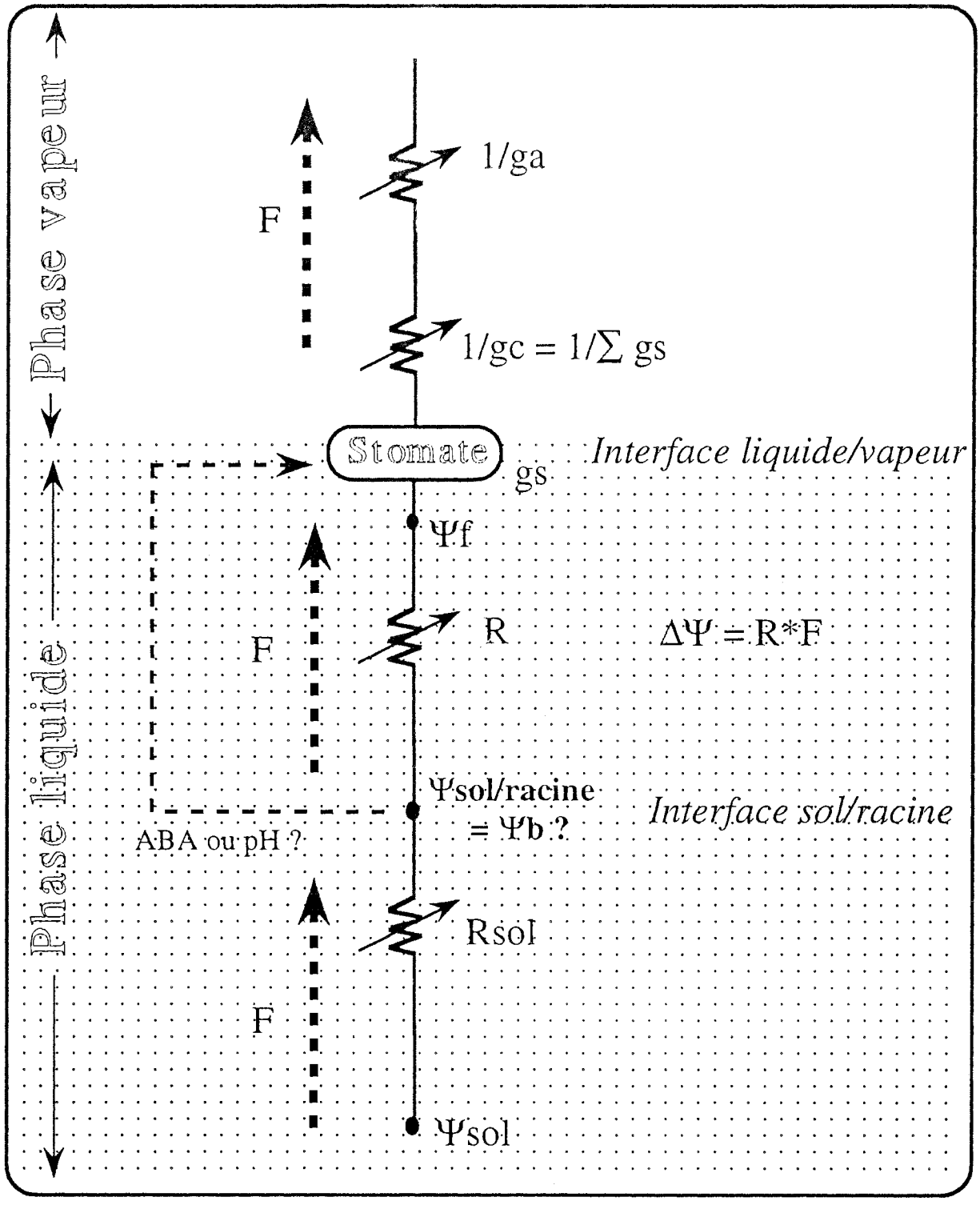
2.3. Conclusion

L'analogie électrique permet d'unifier l'expression des transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère et montre l'interdépendance des flux dans les différentes parties du système.

L'analogie électrique est très utile lorsque les facteurs comme les stockages, la croissance et l'effet de soluté peuvent être ignorés. Par exemple : pendant la phase de transpiration rapide, l'effet de solution absorbée avec le flux d'eau traversant la racine est minimum (Ewers & Cruiziat, 1990). Pour une journée ou quelques heures, l'absorption peut presque égaler la transpiration (Schulze *et al.*, 1985) ou bien la partie mobilisée du réservoir ne représente qu'une petite partie du flux total.

Les développements consacrés au phénomène de flux non conservatif ont permis de montrer qu'il existait des réservoirs d'eau dans la plante. Ces variations de teneur en eau du végétal sont extrêmement importantes d'un point de vue qualitatif, notamment pour la régulation des pertes d'eau. Du point de vue des quantités, la participation des réserves de l'arbre reste faible par rapport au flux total qui le traverse.

Schéma simplifié du transfert d'eau dans SPAC



ga : conductance aérodynamique du couvert ; gc : conductance du couvert
gs : conductance stomatique; R : résistance hydraulique totale
Rsol : résistance hydraulique du sol; ABA : acide abscissique;
Ψ : potentiel hydrique F : flux d'eau

Figure 4. Schéma simplifié du transfert d'eau dans SPAC.

3. Evaluation du fonctionnement hydraulique des arbres

Introduction

Le système sol-**p**lant-**a**tmosphère (ou **SPAC** : soil-plant-atmosphere continuum) se compose de deux phases : la phase liquide et la phase vapeur (voir **Figure 4**). Si l'on peut mesurer le flux et le gradient de potentiel traversant un segment donné sur le **SPAC**, alors il est possible de définir une résistance au niveau de chaque compartiment en utilisant la formule :

$$F = \frac{\Delta\Psi sol-racine}{Rsol-racine} = \frac{\Delta\Psi racine-feuille}{Rracine-feuille} = \frac{\Delta\Psi feuille-air}{Rfeuille-air}$$

F désigne le flux, R la résistance hydraulique sur chaque trajet, et $\Delta\Psi$ le gradient de potentiel hydrique .

Dans ce paragraphe, nous discuterons du fonctionnement hydraulique en phase liquide, et dans le paragraphe suivant, nous parlerons de la régulation stomatique en phase vapeur.

Dans le paragraphe précédent, nous avons présenté l'analogie électrique, et nous avons conclu que ce modèle était le plus utilisé pour décrire le fonctionnement hydraulique des plantes, malgré ses limites. La résistance au transfert d'eau, ou son inverse, la conductance hydraulique, sont les paramètres qui caractérisent les propriétés de transfert en phase liquide de la plante entre le sol et la feuille.

D'après Jarvis (1975), plusieurs formulations sont souvent utilisées :

Conductance : $C = F / \Delta\Psi$	$(mol.Pa^{-1}.s^{-1})$
Conductance spécifique : $gL = F / (\Delta\Psi.A)$	$(mol.m^{-2}.Pa^{-1}.s^{-1})$
Conductivité spécifique $Ks = F.L / (\Delta\Psi.A)$	$(mol.m^{-1}.Pa^{-1}.s^{-1})$
Conductivité relative (Perméabilité) : $k = F.L.\eta / (\Delta\Psi.A)$	$(mol.m^{-1})$

avec F : flux hydrique $(mol{\cdot}s^{-1})$, $\Delta\Psi$: gradient de potentiel hydrique (Pa), A: surface de transfert (m^2), L : longueur du trajet (m), η : viscosité dynamique de l'eau (Pa.s).

Dans le cas des arbres forestiers, l'incertitude sur l'estimation de la distance (L) entre les deux extrémités limite l'utilisation de la notion de conductivité, et pour faciliter la comparaison des résultats entre les différentes espèces, ou situations de milieux ou de peuplements, on préfère utiliser une notion relative : la **conductance spécifique**. Dans la formule donnant gL, le paramètre A peut être soit la surface foliaire, soit la surface d'aubier, soit la surface au sol.

L'objectif principal de notre recherche est de déterminer quels sont les mécanismes de régulation de l'arbre et où se situe le niveau d'action de la contrainte hydrique sur le trajet sol-plante-atmosphère.

Deux approches complémentaires sont utilisées actuellement pour étudier le fonctionnement hydraulique de l'arbre vis-à-vis de la contrainte hydrique : l'une appelée approche globale qui est non destructive (Granier & Cochard, 1991), et l'autre est la mesure du fonctionnement et dysfonctionnement du xylème, qui est souvent destructive.

3.1. L'approche globale : conductance hydraulique

3.1.1. Calcules de la conductance hydraulique

Pour calculer la résistance hydraulique au transfert de l'eau de l'interface sol-racine à la feuille, on utilise l'équation :

$$R = (\Psi_{sr} - \Psi f) / F \qquad (1.4)$$

avec : Ψ_{sr} : potentiel hydrique à l'interface sol-racine
F : flux d'eau en régime conservatif qui traverse la plante
Ψf : potentiel hydrique foliaire à un Ft donné.

Cependant Ψ_{sr} est très souvent difficile à mesurer in situ, des méthodes indirectes ont été utilisées.

Quand le stockage d'eau est négligeable, nous avons les résistances hydrauliques du temps t1 au temps t2 :

$$R_{t1} = \frac{\Psi_{sr(t1)} - \Psi_{f(t1)}}{F_{t1}} \quad \text{et} \quad R_{t2} = \frac{\Psi_{sr(t2)} - \Psi_{f(t2)}}{F_{t2}}$$

En supposant que R et Ψ_{sr} sont constants du temps t1 au temps t2, on a :

$$R = \frac{\Psi_{f(t2)} - \Psi_{f(t1)}}{F_{t1} - F_{t2}} \qquad (1.5)$$

Deux mesures successives des potentiels et le flux permettraient donc à calculer la conductance R.

B) Selon équation **1.4**, lors que Ft = 0, $\Psi f = \Psi sr$, c-à-d, une mesure de Ψf sous cette condition peut donc considérée comme l'estimation de Ψsr. Dans le pratique, on mesure ce Ψf juste avant l'aube, en supposant le flux nul. Ce potentiel foliaire s'appelle le potentiel de base (Ψb, Aussenac *et al*, 1984). Dans ce cas, l'équation 1.5 devient :

Tableau 2 : Références relatives à la conductance hydraulique spécifique : $g_L(SA)$ (10^{-5}mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1})*

Espèce	Ψb(MPa)	g_L	Remarques	
*Picea abies***	-0,10 à -0,20	0,31 0,33 0,33 0,33	dominant codominant et intermédiaire	non stressé
		0,15 0,07	dominé	non stressé
	-0,40 à -0,70	0,16 0,17 0,22	dominant codominant	stressé
Picea abies	-0,30 à -0,40	0,30	non stressé	peuplement (cette étude)
	-1,20	0,06	stressé	
	-0,4	0,48	peuplement (OTC, air filtré) (Lu & Granier, 1992)	
*Abies bommulleriana***	-0,18	0,37		non stress
	-0,64 -0,97 -1,14	0,27 0,14 0,11	dominant	stress croissant
Pinus pinaster	-0,37 à -0,52	0,41-0,52	non stressé	peuplement (El Hadj Moussa, 1989)
	-0,40	0,40	Granier et al., 1989	
Pinus contorta		0,02-0,13	Running, 1980***	
Quercus petraea	-0,10 à -0,20	0,40	non stressé	Peuplement
	-1,90	0,10	stressé	(Bréda, 1990)

* : $g_L(SA)$ conductance hydraulique rapportée à la surface d'aubier

** : Granier *et al.*, 1989

*** : Calculé en utilisant la formule $gL = TRP/\Psi_f$

$$R = \frac{\Psi_b - \Psi_f}{F} \qquad (1.6)$$

Rappelons que dans ces calcules nous avons supposé certain conditions qui sont pas toujours réalisées. Due aux capacitances des organes, aux erreurs de mesure sur Ψ et TRP, ou aux variations de Ψsr, la utilisation de deux points particuliers (comme l'équation **1.5** et **1.6**), peut entraîner une mauvaise estimation de la résistance hydraulique.

Donc, dans la pratique, si les conditions le permettent, la résistance (R) est estimée par la régression linéaire entre les mesures simultanées de potentiel et de flux au cours d'une journée ; dans ce cas, la droite de régression corresponds à la valeur négative de la résistance hydraulique (R) et l'ordonnée à l'origine de régression est appelée Ψ_0.

Chez les arbres en conditions naturelles, la droite de régression passe très souvent par le point de 12 heures T.U. (A. Granier, communication personnelle). Cela permet de calculer la résistance avec seulement 2 points de mesure : $R = (\Psi_b - \Psi_m)/Fm$, avec le potentiel minimum (Ψm) et le flux (Fm) mesurés à midi T.U.

La difficulté majeure de cette approche est liée à la variabilité spatiale du potentiel hydrique foliaire dans la couronne de l'arbre, due essentiellement à celle des conditions microclimatiques (Granier & Claustres, 1989). La fiabilité de l'estimation de la conductance hydraulique spécifique dépend de la qualité de l'échantillonnage de feuilles effectué pour la mesure du potentiel hydrique dans la couronne.

Il est intéressant de noter que le potentiel de base et la valeur calculée (Ψ_0) sont considérés tout les deux comme une estimation d'un même paramètre (Ψsr). Ces valeurs sont identiques ou différentes, la comparaison entre ces valeurs peut fournir des informations intéressantes. Nous reviendrons sur ce point dans §3.3.

3.1.2. Variabilité interspécifique de la conductance hydraulique

Pour comparer la conductance hydraulique de divers arbres de tailles différentes, on utilise souvent la conductance hydraulique spécifique, rapportée soit à la surface foliaire, soit à la section conductrice de l'eau (bois d'aubier). D'ailleurs, une relation entre la surface foliaire et la surface de bois d'aubier permet de relier ces deux paramètres (Annexe 1).

Les éléments conducteurs des diverses espèces présentent des propriétés variables suivant les circonstances et les étapes de leur développement, engendrant ainsi des variations possibles de conductance hydraulique.

Dans le **Tableau 2**, les données de conductance hydraulique rapportée à la surface d'aubier des espèces d'arbre sont récapitulées ; tous les résultats (sauf celui de Running, 1980) sont obtenus par la même méthode, c'est-à-dire que la transpiration est estimée par le fluxmètre de Granier (1985). Notons que : 1) les arbres non stressés présentent les valeurs relativement identiques de 0,3 à 0,4 $.10^{-5}$ $mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$, quels que soient l'espèce et le rang social sauf

Tableau 3 : Références relatives à la conductance hydraulique spécifique: $g_L(SF)$ (10^{-10}mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1})

Espèce	g_L	Remarques
Conifères		
Picea sitchensis	2,6	Peuplement (Hellkvist *et al.*,1974)
P. abies	3,0	Peupl. (Granier et Claustres,1989)
	20,0-30,0	Jeunes plants (Présent travail)
	3,6	Peupl. (Schulze *et al.*,1985)
Pinus sylvestris	8,4	(Roberts *et al.*, non publié)[a]
	2,5	(Roberts,1977)[b]
	20,0-30,0	Jeunes plants (Présent travail)
	7,8-13,7	Jeunes plants (Örlander et Due,1986)
	17,0-31,0	Peupl.(Whitehead et al., non publié)[c]
P. resinosa	9,3	Peupl. (Waggoner et Turner,1971)[c]
p. contorta	0,6-5,6	Peupl. (Running,1980)[c]
Pseudotsuga menziesii	5,7	Nnyamah et al.,1978
Abies alba	15,0	Jeunes plants (Présent travail)
Larix decidua	4,5	Peupl. (Schulze *et al.*,1985)
Junoperus virginiana	11,8	(Ginter-Whitehouse *et al.*,1983)[c]
Feuillus		
Castanea sativa	53,0	(Collicard,1982)[e]
Fraxinus excelsior	108,0	Peupl. Besnard et Carlier, 1990
Populus sp	40,0 - 53,0	(Pallardy et Kozlowski,1981)[e]
Quercus robur	14,0	Peupl. (Cermak *et al.*,1980)
Quercus alba	65,6	(Ginter-Whitehouse *et al.*,1983)[c]
	15,4	(Hinckley et Bruckerhoff, 1975)[e]
Betula sp.	126,0	Peupl. (Cermak *et al.*,1980)
Malus pumila	7,2-32,7	J. plant (Landsberg *et al.*,1976)[d]
	15,0-17,4	(Landsberg *et al.*,1975)[c]
Citrus sinensis	25,0	Lloyd et Howie,1989
Plantes herbacées		
Helianthus annuus	93,0	(Boyer,1971)[a]
Gossypium	43,0	(Stocker,1968)[a]
Glycine max	39,7	(Boyer,1971)[c]

[a] : Cité par Hellkvist *et al.*,1974
[b] : Cité par Whitehead et Jarvis,1981
[c] : Cité par Steinberg *et al.*,1990a
[d] : Cité par Schulze *et al.*,1985
[e] : Cité par Besnard et Calier, 1990

pour les arbres dominés. Cependant, il apparaît que des épicéas ont des valeurs sensiblement plus faibles que les autres espèces ; 2) les arbres stressés montrent une diminution de gL(SA) avec la sécheresse (cf. §3.1).

Le **Tableau 3** rassemble des données relatives à la conductance hydraulique spécifique rapportée à la surface foliaire. Les données proviennent d'origines et de méthodes de mesure différentes ; néanmoins, elles offrent l'avantage de présenter une tendance générale et des ordres de grandeur pouvant servir de référence. Malgré la diversité de ces données, la comparaison de gL(SF) montre que : a) les gL(SF) des conifères sont généralement beaucoup plus faibles que celles des feuillus ou des plantes herbacées, probablement à cause de leur surface foliaire plus importante ; b) parmi les conifères les gL(SF) des épicéas sont encore plus faibles.

3.1.3. Variations spatiales de la conductance hydraulique

3.1.3.1. Répartition des résistances hydrauliques en phase liquide

A) Comparaison des résistances hydrauliques du xylème

La résistance du xylème a été beaucoup étudiée en laboratoire sur des segments en conditions de "flux permanent". Stone & Stone (1975) ont fait des mesures sur des segments de racines et ont constaté que la conductivité du xylème dans la racine était jusqu'à 50 fois plus élevée que celle d'un tronc ou d'une branche de même diamètre. L'hypothèse est que ces racines ont peu ou pas de fonction de support mécanique. Leur adaptation a tendance à favoriser des modifications anatomiques qui réduisent la $R_{xylème}$.

Huber (1956) cité par Katerji (1982) a calculé la conductance hydraulique dans les vaisseaux des arbres à feuilles caduques. Il a constaté que la conductance dans les vaisseaux du bois de printemps était généralement plus élevée que celle du bois d'été dont le diamètre est plus petit.

B) Variations de conductance hydraulique *in situ*

De nombreux travaux comparent la conductivité du xylème dans différentes parties des plantes (Tyree *et al.*, 1975). Des informations quantitatives concernant le gradient hydrique sur différentes parties d'arbres, qui reflètent la conductance (Hellkvist *et al.*, 1974 ; Richter, 1976), ou encore des mesures de conductivité spécifique foliaire (**LSC**, *Leaf Specific Conductivity*, voir §3.2.2) (Zimmermann, 1978) sont disponibles. Cependant, très peu de résultats peuvent fournir des informations sur les variations intra-arbre de gL *in situ*.

Granier & Claustres (1989) ont étudié la variation spatiale des conductances hydrauliques exprimées par unité de section conductrice de bois d'aubier (gL(SA)) *in situ*. dans le houppier d'un arbre. Sur l'épicéa, ils ont calculé gL(SA) ($mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$) : $0,2*10^{-5}$ pour

le trajet sol-feuille, $0,5*10^{-5}$ pour une branche du verticille 7 (partie basse de la couronne) et $1,5*10^{-5}$ pour une branche du verticille 5 (dans la partie supérieure du houppier).

Ils fournissent les explications suivantes : en premier lieu, les entre-noeuds des branches supérieures de l'arbre présentent une conductivité hydraulique spécifique d'environ 50% plus élevée que celle des entre-noeuds des branches les plus basses ; de plus, les branches des niveaux supérieurs ont une architecture moins ramifiée que celles des verticilles inférieurs. Des travaux, réalisés par Tyree *et al.* (1983) sur *Thuya occidentalis* L., ont montré que la présence de noeuds sur les tiges et les branches réduisait de façon importante leur **LSC** (cf. §3.2).

Les études faites par Ikeda & Suzaki (1987) sur la variation radiale de la résistance hydraulique ont montré que la résistance est forte à proximité du cambium, plus faible à une certaine profondeur, et augmente enfin fortement vers le centre ; cette variation radiale est liée étroitement à l'anatomie des tissus conducteurs.

D'autres auteurs ont évalué la variation de conductance hydraulique en décomposant la résistance totale du système sol-arbre. Certains d'entre eux (Roberts, 1977 ; Running, 1980 ; Moreshet *et al.*, 1990) ont montré que la conductance du système racinaire et la conductance de la partie supérieure de l'arbre sont du même ordre de grandeur.

En comparant la résistance hydraulique avant et après abattage d'arbres, Jarvis (1975) et Landsberg *et al.* (1976), ont montré que sur *Pinus sylvestris*, le rapport entre la résistance racinaire et la résistance de la partie supérieure de l'arbre était respectivement de 4:1 et 2:1.

Tenant compte du compartiment du sol (l'interface sol-racine comprise), certains auteurs (Running, 1980 ; Örlange & Due, 1986 ; Zur & al.,1982) ont constaté que pour des plantes intactes en conditions naturelles, la plus forte résistance se situe dans le sol. Par exemple, Örlange & Due (1986) ont conclu que chez des jeunes plants de *Pinus sylvestris*, une importante résistance au débit de l'eau dans le continuum sol-plante est située dans le sol à l'extérieur des racines, représentant ainsi probablement la plus importante résistance dans l'interface racine-sol (Ψ_S était compris entre -0,2 et -0,4 MPa). Au contraire, sur *Pseudotsuga menziesii*, Nnyamah *et al.* (1978) ont montré que la résistance du sol n'est pas très élevée par rapport à la résistance du xylème. Après une sécheresse, la cavitation a conduit Schultz & Matthews (1988 et 1989) à conclure que la résistance dominante se situe dans les tiges pour des jeunes plants de *Vitis vinifera*.

Il semble que la résistance dans le tronc représente une faible partie de la résistance totale, et que la résistance de l'interface sol-racine joue un rôle important (par exemple, mauvais contact sol-racine, Huck *et al.*, 1970).

Les études de répartition de la conductance hydraulique *in situ* demandent des techniques de mesure très précises, incluant la mesure du flux de sève traversant un segment, le gradient de potentiel hydrique et la surface foliaire ou la surface conductrice correspondante. La mesure de flux de sève (cf. Chapitre 2) donne une possibilité très intéressante pour estimer précisément le flux. S'agissant de gradient de potentiel hydrique, il existe la méthode du "sac

noir humidifié" (Hellkvist *et al.*, 1974, cf. Chapitre 4) et la méthode hygrométrique (Nnyamah *et al.*, 1978). Cette dernière demande des précautions très importantes, particulièrement sur des arbres résineux ou gommeux. La fiabilité de cette méthode reste encore à démontrer, surtout en conditions naturelles.

3.1.3.2. Variabilité inter-arbres de la conductance hydraulique

Dans un peuplement équienne et fermé d'épicéa, Granier *et al.* (1989) ont montré que pour la même espèce (Voir. **Tableau 2**), la variabilité inter-arbres de gL(SA) dépend du rang social de l'arbre : gL est relativement identique pour les arbres dominants, codominants, intermédiaires et les arbres isolés, mais beaucoup plus faible pour les arbres dominés (de l'ordre de 2 à 3 fois).

L'hypothèse pouvant être avancée est que la formation de trachéides est influencée par les conditions d'environnement (lumière, température, sécheresse, Whitehead et Jarvis, 1981). Dans un peuplement équienne, les arbres ayant un petit ou un gros diamètre ont le même nombre de cernes. Une différence importante entre arbres provient des proportions de bois d'été et de printemps. Les propriétés hydrauliques des arbres sont aussi probablement différentes.

3.1.4. Variations temporelles de conductance hydraulique

3.1.4.1. Variations journalières

Certains auteurs ont calculé la conductance hydraulique à l'échelle de l'heure. Pour certains auteurs, la résistance a tendance à augmenter dans l'après-midi (Nnyamah *et al.*, 1978), à diminuer pour d'autres (Yahata, 1989).

Les échanges d'eau entre différents tissus "réservoir" peuvent modifier considérablement les relations Ψ(TRP), donc la conductance hydraulique. Toutefois, quelques faits (par exemple, la fluctuation du diamètre des racines, le mauvais contact sol-racine) montrent qu'il y a des modifications hydrauliques sur le trajet de **SPAC**.

Cependant, l'existence de variations de gL reste encore controversée. Nous pensons que les moyens techniques que nous possédons à l'heure actuelle ne permettent pas encore de donner une estimation de la conductance hydraulique assez précise et raisonnable pour en évaluer les variations journalières.

3.1.4.2. Variations saisonnières

A notre connaissance, très peu de résultats sont disponibles sur ce sujet. En conditions naturelles, la variation saisonnière fait souvent intervenir l'effet de la sécheresse dont nous allons parler dans le paragraphe suivant.

3.1.5. Variations de la conductance hydraulique en période de sécheresse

Le déficit hydrique édaphique provoque généralement une modification des caractéristiques hydrauliques du système SPAC (Cohen *et al.*, 1987 ; Granier *et al.*, 1989). En ce qui concerne la conductance hydraulique spécifique calculée à partir des évolutions journalières des potentiels hydriques et des densités de flux de sève, des comportements différents sont observés malgré le peu de données disponibles.

Sur *Quercus petraea*, Bréda *et al.* (1992) ont constaté que la sécheresse édaphique ($-0,5 < \Psi b < -2,5$ MPa) a provoqué une faible baisse de la conductance hydraulique. Sur *Citrus sinensis*, Cohen *et al.* (1983) ont montré que pendant une période de sécheresse, le potentiel de base ainsi que la conductance hydraulique entre le sol et les feuilles ont diminué nettement, mais que la conductance hydraulique entre les feuilles et l'interface sol-racine reste sensiblement constante : ceci traduit une augmentation de résistance du sol vers les racines.

Chez certains résineux (l'épicéa et le sapin, par exemple), gL diminue progressivement avec le potentiel hydrique de base, et cela dès -0,2 à -0,3 MPa. Ce niveau-seuil de sécheresse peut sembler relativement élevé (Granier & Cochard, 1991).

Ces résultats semblent indiquer un comportement différent des feuillus par rapport aux résineux, avec apparemment des possibilités d'extraction de l'eau importantes pendant les périodes de sécheresse grâce à un système racinaire profond.

L'analyse des effets du stress rend nécessaire la décomposition de la résistance au transfert de l'eau pour localiser le niveau d'action. L'approche globale permet d'évaluer les effets globaux du stress hydrique chez différentes espèces dans diverses conditions de milieu, mais elle est incapable d'indiquer ce qui se passe à des endroits précis (dans les rameaux ou même dans les pétioles), malgré des tentatives de décomposer la résistance.

3.2. Fonctionnement et dysfonctionnement du xylème

Dans ce paragraphe nous présenterons des résultats concernant le fonctionnement et le dysfonctionnement du xylème obtenus au laboratoire sur des segments excisés.

3.2.1. Conductivité hydraulique du xylème

Pour une comparaison entre espèces, la conductivité relative k faisant intervenir la surface conductrice, est très souvent utilisée (Whitehead et Jarvis, 1981).

De nombreux travaux (rapportés par Whitehead et Jarvis, 1981) nous permettent de tirer les conclusions suivantes :

1) la k des conifères est de 3 à 5 fois plus faible que celle de feuillus.

2) elle augmente de bas en haut de l'arbre et diminue de la périphérie du bois d'aubier vers le bois du coeur.

3) pour beaucoup d'espèces, k diminue lorsque la densité du bois augmente.

Des mesures de conductivité réalisées sur différents segments d'un arbre complètent aussi nos connaissances concernant le "poids relatif" des différentes résistances dans l'arbre.

Sperry *et al.* (1988a) ont développé une méthode hydraulique pour quantifier l'embolie (voir plus loin). Non seulement cette méthode permet d'obtenir la conductivité maximale (ceci permet d'étudier la structure hydraulique et de comparer les arbres) mais aussi de quantifier l'embolie.

3.2.2. Architecture hydraulique de l'arbre

Zimmermann (1978) a proposé un nouveau concept pour étudier l'architecture hydraulique de l'arbre : la "*Leaf Specific Conductivity* " (**LSC**).

LSC est définie comme la quantité d'eau s'écoulant à travers la section d'une pièce de tronc ou de branche dans des conditions d'écoulement par gravité, exprimée en microlitres par heure, et par gramme de poids frais des feuilles alimentées par cette section.

$LSC = (F/W) / (dP/dx)$

avec F : le flux ($ml.h^{-1}$) à travers la section qui approvisionne la quantité de feuilles fraîches (W)

dP/dx : le gradient de potentiel hydrique appliqué au segment de longueur x ($MPa.m^{-1}$)

D'après Zimmermann (1983), deux conclusions sont tirées :

a) D'une espèce à l'autre et même d'un individu à l'autre d'une même espèce, l'évolution de la LSC est différente.

b) Par contre LSC des branches latérales est environ deux fois plus faible que celle du tronc principal. Il en résulte que les gradients de potentiel sont plus importants le long des branches que le long du tronc. La base anatomique de ce fait est l'existence d'un rétrécissement des vaisseaux des branches juste quelques centimètres au-dessus de leur point d'insertion au tronc.

Il semble d'ailleurs que cette constatation ait une valeur générale et que toutes les jonctions tronc-branche, branche-rameau, rameau-pétiole, pétiole-feuille puissent être considérées comme des goulots d'étranglement. Cette particularité s'explique par le fait que le diamètre des éléments conducteurs décroît de façon continue depuis les racines jusqu'aux rameaux. Ce schéma serait valable, au moins dans ses grandes lignes, aussi bien chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones (Aloni & Zimmermann, 1983 , cité par Cruiziat, 1985).

LSC est une mesure intéressante car elle peut être utilisée pour prédire le gradient hydrique dans le tronc ou les branches. Quand LSC est exprimée en terme de surface foliaire, alors, dP / dx = TRP / LSC. Si la transpiration (TRP) reste constante, le segment qui a une faible LSC aura un gradient de potentiel hydrique plus fort.

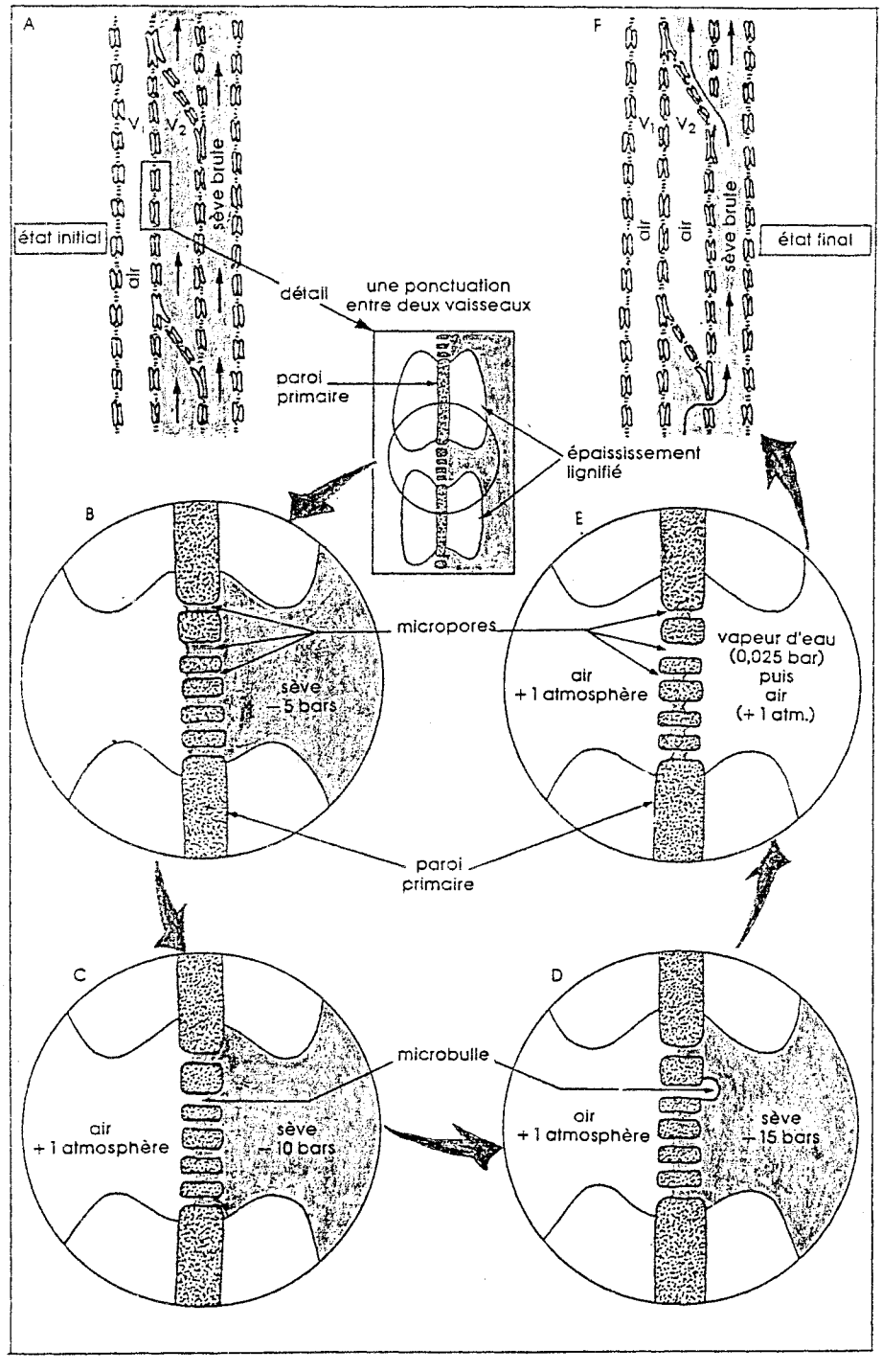


Figure 5.
Plusieurs théories ont été avancées pour expliquer l'apparition des bulles d'air dans les colonnes de sève.
L'hypothèse du "**germe d'air**" rend compte du mécanisme le plus vraisemblable à l'origine de la cavatation dans l'appareil conducteur. Lor de la situation initiale, le vaisseau V1 est embolisé et le vaisseau V2 est fonctionnel (en A). Supposons que la tension de la sève dans V2 soit de -5 bars.

Au niveau des ponctuations, voies de passage de la sève d'un élément conducteur à un autre, existent des pores très fins (« 1 µm à quelques µm). C'est à leur niveau, dans la paroi mitoyenne de V1 et de V2, que des ménisques air-sève se forment (en B). Au fur et à mesure que la tension de la sève devient plus né-gative, passant par exemple de -5 à -10 bars, quand la transpiration augmente ou que le rameau tend à se dessécher, les ménisques se creusent de plus en plus (en C). Lorsque la limite de résistance de ces ménisques, déterminée par le rayon du pore le plus large, est atteinte, une microbulle apparaît en quelques microsecondes, enfle et envahit tout le vaisseau (en D et E). Celui-ci est alors rempli de vapeur d'eau ; la pression y est alors celle de la vapeur saturante de l'eau (0,025 bar). Comme la pression dans V1 est celle de l'air (1 atmosphère), de l'air pénètre dans V2 dont la pression va s'établir elle aussi à 1 atmosphère. Le vaisseau V2 est ainsi embolisé à son tour en F). (Criuziat & Tyree, 1990)

Généralement LSC des petites branches ou des pétioles est de 10 à 1000 fois plus faible que celle des grandes branches. Par conséquent, la chute la plus importante de potentiel hydrique a lieu dans les petites branches et les pétioles.

3.2.3. Le dysfonctionnement du xylème

3.2.3.1. Le phénomène de la cavitation et de l'embolie

On appelle dysfonctionnement du xylème la perte partielle ou totale de son aptitude à la conduction de la sève. Ce dysfonctionnement peut être provoqué par un stress mécanique (vent cassant le vaisseau, par exemple), l'entrée d'air, des gommes, des thylles....

Une des formes les plus fréquentes de dysfonctionnement est l'**embolie gazeuse** qui est le remplacement de la sève par une phase gazeuse dans les éléments conducteurs. Les causes les plus importantes en sont : le **stress hydrique**, la **congélation** de la sève et les **agents pathogènes** (Zimmermann, 1983 ; Tyree & Sperry, 1989a ; Cochard, 1991).

La cavitation a été reconnue comme une cause de dysfonctionnement du xylème dès l'introduction de la "théorie de la tension-cohésion" (Dixon, 1914, cité par Cochard & Tyree, 1990). La théorie de la tension-cohésion qui est reconnue comme l'explication de loin la plus probable de la montée de la sève, précise que, dans les éléments conducteurs, la sève est sous tension. Il s'agit donc d'un état métastable dans lequel peut se produire des phénomènes de cavitation.

Quand les forces de traction ou de "tension" sont telles qu'en un point donné du liquide, un grande nombre de liaisons hydrogène entre molécules d'eau se rompent au même moment ou lorsqu'une bulle d'air est aspirée (cf. l'hypothèse de "**germe d'air**"), des microbulles gazeuses apparaissent alors : c'est la **cavitation** (Zimmermann, 1983 ; Cruiziat & Tyree, 1990). Associée à la cavitation, une partie de l'énergie est libérée sous forme d'émissions acoustiques.

La cavitation elle-même est très rapide, de l'ordre de la microseconde. Elle correspond à la croissance d'une microbulle qui grossit très vite et envahit tout le conduit. Quelques millisecondes après, ce dernier est plein de vapeur d'eau (+0,0025 MPa), puis du fait de la différence de pression, le conduit "cavité" se remplit progressivement d'air provenant du dégazage de la sève environnante (+ 0,1 MPa). A cette étape, on peut dire que le conduit est **embolisé** (Cruiziat & Tyree, 1990).

Parmi les hypothèses expliquant la cavitation, celle qui parait à l'heure actuelle de loin la plus probable est l'hypothèse dit du germe d'air (Zimmermann, 1983 ; Tyree & Sperry, 1989a). Selon elle, l'embolie se déclenche lorsque la tension de la sève atteint la valeur maximale (en valeur absolue) que peut supporter le plus gros ménisque air-sève des pores de la paroi mitoyenne séparant un conduit embolisé d'un conduit fonctionnel (**Figure 5**). Ici, quand la différence de pression entre les deux côtés du ménisque a dépassé l'équivalent de cette

hauteur capillaire[1], une bulle d'air est aspirée dans le conduit (dite cavitation d'origine extra-conduit), en provenance par exemple d'un conduit déjà embolisé ou d'une blessure des tissus adjacents (Cruiziat & Tyree, 1990). Dans ce mécanisme, le **diamètre des pores des ponctuations** inter-conduit est prépondérant, puisqu'il conditionne le passage du ménisque air-sève d'un conduit à l'autre (Zimmermann, 1983 ; Cruiziat & Tyree, 1990).

Pour les conifères dont les membranes des ponctuations sont souvent caractérisées par la présence de tore, (**Figure 1a**) le comportement des trachéides peut être éventuellement différent de celui des vaisseaux. En fait, lorsque la force capillaire créée par l'aspiration du plus gros ménisque air-sève dépasse la rigidité de la membrane de la ponctuation, cette dernière va se déformer et se plaquer sur le pore de la ponctuation aréolée (aspiration des ponctuations). Les tore peut ainsi boucher les ponctuations et finalement confiner la cavitation dans sa trachéide "natale". Sperry et Tyree (1990) ont montré qu'une plus forte tension peut faire glisser le tore hors de la ponctuation, et conduire à caviter la trachéide voisine (**Figure 1b,c,d**). Donc la vulnérabilité à la cavitation chez les conifères est liée étroitement au diamètre de pores de la membrane et à sa flexibilité.

La **congélation** de la sève fait apparaître dans le conduit de fines bulles d'air, qui peuvent envahir le conduit au moment du dégel si les tensions y sont suffisantes. Des études au laboratoire et en conditions naturelles montrent que les conduits ayant **le volume le plus grand sont plus vulnérables** à l'embolie provoquée par la congélation que ceux de plus petit volume. Les trachéides de conifères tempérés sont ainsi plus résistantes (Gregory & Petty, 1973).

La conséquence directe de l'embolie est l'inaptitude de la cellule à la conduction de la sève et donc l'augmentation de la résistance au transfert de l'eau, d'autant plus importante que le diamètre du conduit embolisé est élevé. Tyree et Sperry (1988) soulignent les risques d'**emballement de l'embolie** : lorsque la résistance au transfert de l'eau augmente, la tension dans les conduits qui restent fonctionnels augmente, et si la transpiration n'est pas affectée tout de suite, cette tension s'exerce sur un plus petit nombre de conduits, ce qui augmente encore le risque d'embolie. Ces auteurs montrent encore que la plupart des espèces étudiées semblent fonctionner à la limite de ce seuil critique. Des mécanismes de régulation (fermeture des stomates, chute de feuilles, ...) stabilisent en fait la diminution du potentiel hydrique.

---

[1] Cette hauteur d'eau, qui correspond à la force "capillaire", suit la loi de Jurin, c'est-à-dire qu'elle est approximativement égale à au plus $2t/r$, t étant la tension superficielle de l'eau, r le rayon du ménisque air-sève supposé sphérique. Cette force est plus grande lorsque le rayon est plus petit. Par conséquent, la différence de pression de deux côtés du ménisque doit être plus forte pour faire reculer cette colonne d'eau et pour qu'une bulle d'air puisse être aspirée (Gregry and Petty, 1973).

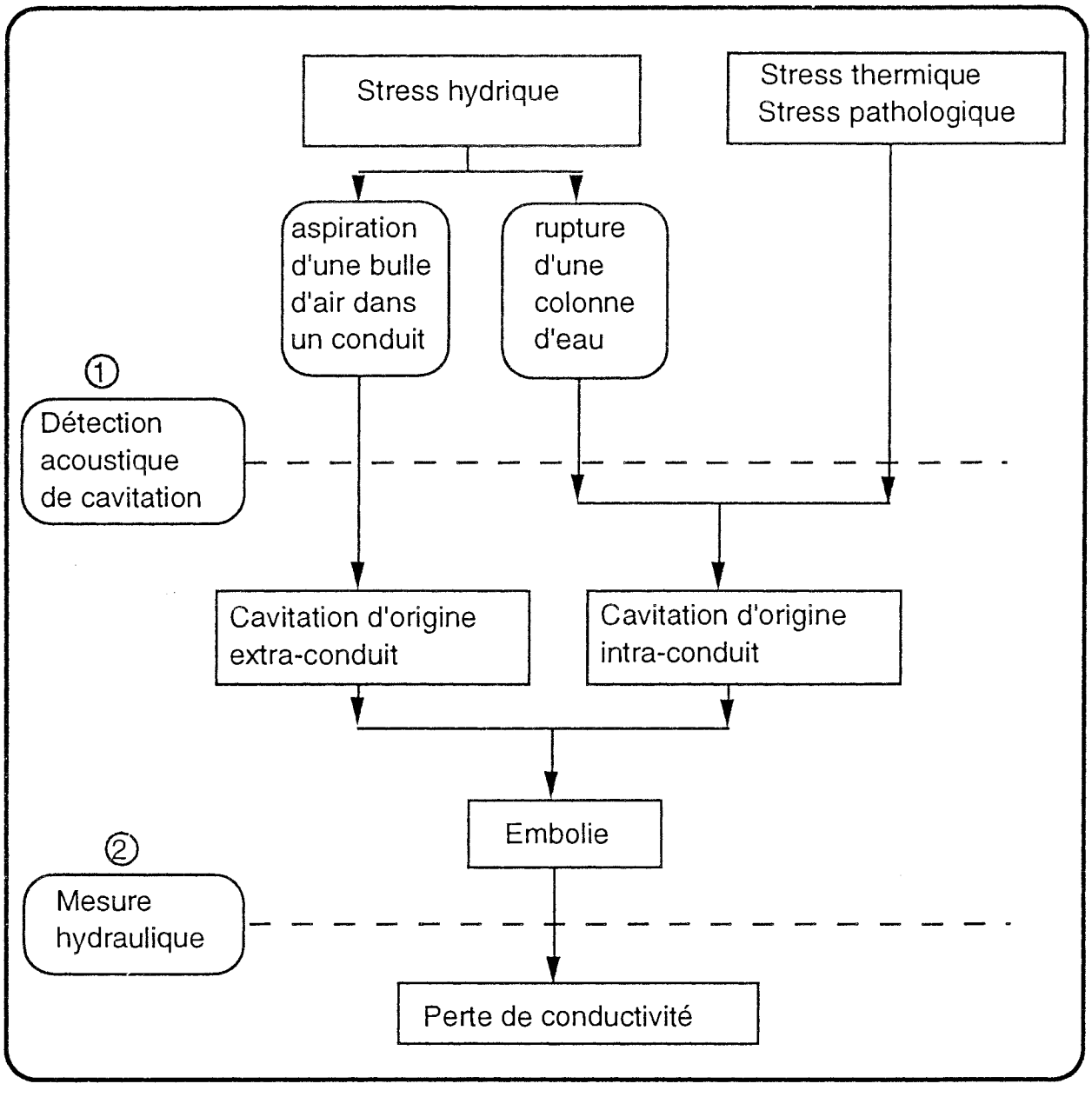


Figure 6. Schéma des processus de l'embolie et niveau d'intervention de la détection
1 - détection ultrasonique à court terme, non destructive
2 - méthode hydraulique à long terme, destructive, pour établir l'évolution saisonnière (valable aussi pour la cavitation d'origine thermique ou pathologique)

3.2.3.2. Limitation de la cavitation et rétablissement de la conduction du conduit cavité

Selon Cruiziat et Tyree (1990), pour en limiter les effets ou pour réparer ces accidents, deux mécanismes existent : d'une part des adaptations anatomiques qui en limitent l'extension ; d'autre part des mécanismes physiologiques qui rétablissent la conduction dans les conduits embolisés. Les adaptations anatomiques contribuent à faire du système vasculaire d'un arbre un système à la fois intégré et compartimenté. D'une part, grâce aux ponctuations, la cavitation peut être confinée dans leur "compartiment", du moins tant que les tensions ne dépassent pas la résistance maximale des ménisques air-sève. D'autre part au niveau de la plante entière, il existe aussi un plan général, appelé "architecture hydraulique" de l'arbre (Zimmermann, 1983) : les gradients de tension sont d'autant plus accentués qu'on s'éloigne de la tige en direction des feuilles. Selon l'hypothèse de "segmentation hydraulique", émise par Zimmermann (1983), la cavitation commencera préférentiellement dans les parties périphériques, là où les tensions de l'eau sont les plus négatives (voir également "segmentation de vulnérabilité", §3.2.3.5). Ces parties périphériques vont finir par se dessécher complètement, ce qui réduira d'autant la transpiration. Ainsi l'extension de l'embolie restera confinée à la périphérie du végétal et ne pourra pas gagner les parties plus essentielles que sont les grosses branches, la tige et le système racinaire.

En ce qui concerne le rétablissement de la conduction du système conducteur embolisé, les possibilités de restauration dépendent, pour le végétal, de la possibilité d'établir et de maintenir dans son système conducteur un potentiel hydrique égal ou supérieur à zéro. Cela est très peu probable en été chez les arbres, les potentiels hydriques mesurés étant de façon générale négatifs. Certaines espèces (la vigne, l'érable, le peuplier, ...) présentent des potentiels positifs au moment de la reprise de la végétation : c'est la poussée racinaire, phénomène d'origine osmotique (Tyree & Yang, 1990). Chez *Pinus sylvestris*, le mécanisme de la restauration reste encore hypothétique (Borghetti *et al.* 1991).

Chez d'autres espèces ligneuses (par exemple, chez le chêne), il n'y a pas de réparation de l'embolie des gros vaisseaux (Cochard & Tyree, 1990). C'est donc les nouveaux vaisseaux formés au printemps suivant qui assureront l'alimentation en sève de l'arbre (cependant on ne sait pas encore si les plus petits vaisseaux des années précédentes, ceux du bois d'été, restent encore fonctionnels ou participent à la conduction de sève au printemps).

3.2.3.3. Techniques de mesure

Mises à part les méthodes de coloration, deux techniques ont été récemment développées pour étudier les dysfonctionnements du système conducteur (**Figure 6**) :

- **la détection acoustique**. En raison de la production d'énergie sous forme d'émissions acoustiques associée à la cavitation, Milburn et ses collègues (1966, 1974) ont mis

au point un détecteur acoustique et montré l'existence d'une très forte corrélation entre les émissions acoustiques audibles et la cavitation. Plus récemment, Tyree et Dixon (1983) et Tyree *et al.* (1984a, 1984b) ont mis au point un système plus performant qui capte les émissions de fréquences ultrasoniques (dans la bande de 100 à 300 kHz) et filtre les basses fréquences.

Cette méthode est non destructive et permet de suivre dans le temps les événements acoustiques sur une même branche ou tige pendant une sécheresse. Toutefois, une mesure à un instant donné ne renseigne pas sur l'état physiologique de l'organe, puisqu'un rameau bien hydraté et un autre entièrement embolisé présenteront des niveaux d'émissions acoustiques faibles. Il est donc nécessaire d'intégrer les émissions sur le cycle complet du dessèchement. D'autre part, il est difficile dans de nombreux cas de connaître le type et la localisation des cellules ayant produit une émission acoustique, malgré l'hypothèse de Ritman et Milburn (1988, 1990) selon laquelle il y aurait une corrélation entre le largeur de l'élément cavité et la fréquence de l'émission acoustique.

Chez les conifères, où la taille des trachéides est assez homogène, le nombre d'émissions acoustiques est bien corrélé avec la perte de conductivité. Au contraire, chez les feuillus, avec ses tailles de conduit très différentes, cette relation n'existe pas (Cochard, 1992).

- **la méthode hydraulique**. La mesure de la conductivité hydraulique s'effectue en mesurant le flux d'eau qui traverse un échantillon végétal, connaissant le gradient de pression hydrostatique appliqué entre ses deux extrémités. On peut calculer le degré d'embolie (pourcentage de perte de conductivité) en mesurant la conductivité hydraulique initiale de différents segments et la conductivité maximale, après resaturation sous pression, pour dissoudre l'embolie (Sperry *et al.*, 1988a). Grâce à cette méthode il est possible de localiser les résistances au transfert de l'eau tout au long du trajet de la sève, et de dresser "l'architecture hydraulique d'un arbre".

3.2.3.4. Evolution saisonnière de l'embolie

Les résultats de l'évolution saisonnière de l'embolie suivie chez *Acer saccharum* (Sperry *et al.*, 1988b) et *Quercus alba* et *Q. rubra* (Cochard & Tyree, 1990) montrent deux types de fonctionnements différents. Pour ces espèces, l'embolie semble constante et non nulle en été, mais ne dépasse pas 20 à 30%. Ce n'est qu'à l'arrivée de l'automne, dès les premières **gelées**, qu'elle se développe, de façon progressive chez l'érable, et plus brusquement chez le chêne (phénomène probablement lié à la structure du xylème : bois à pores diffus ou à zone poreuse). L'érable restaure complètement son système conducteur au printemps alors que chez le chêne l'embolie des vaisseaux semble définitive. De plus, chez certains chênes les vaisseaux sont entièrement obstrués par des thylles au cours de leur seconde année (Granier et Cochard, 1991). Bréda *et al.* (1993) ont même constaté une diminution de la conductivité hydraulique maximale au cours de la saison en conditions de sécheresse dans des pétioles de chêne, attribuée à la formation de thylles.

Ces observations ont mis en évidence l'importance des gelées sur le phénomène de l'embolie pour les espèces feuillues. Cependant, elles ont été effectuées en l'absence de stress hydrique estival, et on ne sait donc pas si une sécheresse peut entraîner également, en conditions naturelles, une embolie significative.

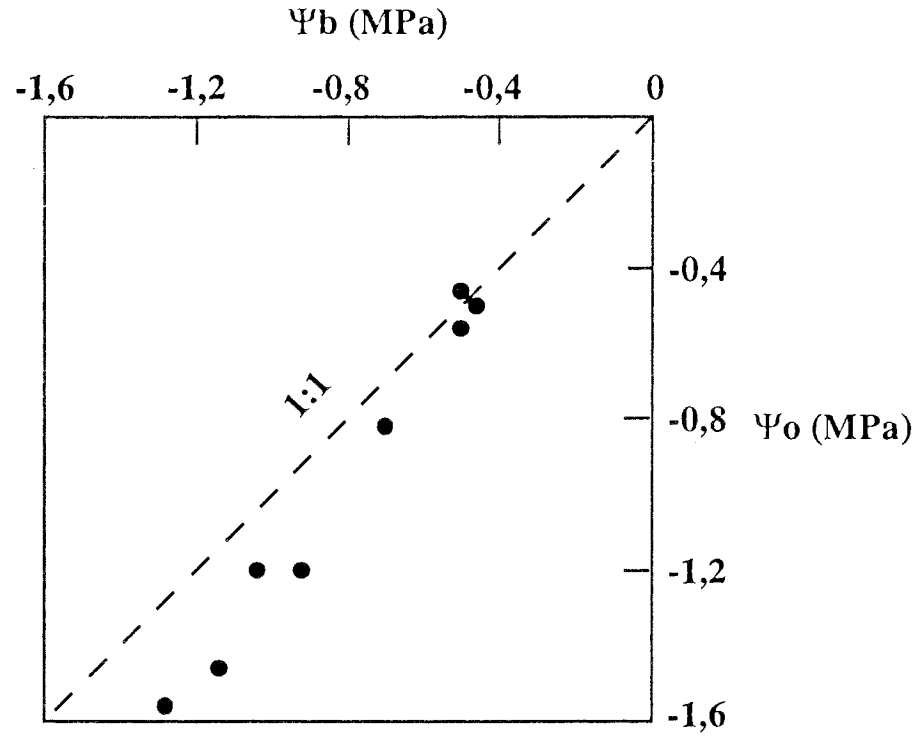
3.2.3.5. Les courbes de vulnérabilité

La courbe de vulnérabilité d'un organe représente l'évolution de l'embolie (estimée à partir de la perte de conductivité) en fonction du potentiel hydrique de cet organe. Elle traduit la relative résistance d'un organe, pour une espèce, à supporter des potentiels hydriques de plus en plus faibles. Les courbes de vulnérabilité n'ont été à ce jour établies que sur un faible nombre d'espèces (Tyree & Sperry, 1989a ; Cochard & Tyree, 1990 ; Sperry & Tyree, 1990). Tyree & Sperry (1989a) ont comparé les vulnérabilités des 3 espèces très différentes du point de vue anatomique : un conifère (*Abies balsamea*), dont le système conducteur est constitué de trachéides, une espèce à pores diffus (*Acer saccharum*) et une espèce à zone poreuse (*Quercus rubra*). Des trois espèces, l'érable est celle dont le système conducteur est le moins affecté par une diminution du potentiel hydrique. Le chêne et le sapin se comportent de façon comparable ; la vulnérabilité des tissus ne peut donc pas être mise en relation avec le diamètre des éléments conducteurs. C'est plus certainement au niveau de la taille des pores des ponctuations chez les feuillus ou de la taille des pores de la membrane des ponctuations que doit porter la comparaison, mais ces informations ne sont pas encore disponibles. Il serait également intéressant d'établir les courbes de vulnérabilité pour les différentes parties de l'arbre. Des résultats partiels sur l'érable (Sperry *et al.* 1988b) montrent que contrairement à l'hypothèse de segmentation de Zimmermann (1983), une embolie plus importante se développe dans les grosses branches. Quant à *Quercus rubra*, la vulnérabilité des pétioles semble peu différente de celle des tiges qui les portent (Cochard & Tyree, 1990). Pour répondre à cette question, Tyree *et al.* (1991) ont proposé la conception de "segmentation de vulnérabilité", selon laquelle seuls les tissus qui présentent à la fois une plus grande vulnérabilité et subissent une forte tension vont d'abord caviter. Le phénomène de cavitation dépende donc du gradient de potentiel (segmentation hydraulique) et de la vulnérabilité des tissus.

3.3. Discussion et conclusion

La méthode globale et les mesures au laboratoire se complètent l'une et l'autre et constituent les principales méthodes pour l'étude du fonctionnement hydrique de la plante.

Cependant, dans la pratique, quelques questions se sont posées : *1) le potentiel hydrique autour des racines varie-t-il dans la journée ? 2) les courbes de vulnérabilité observées sur branches excisées et desséchées au laboratoire représentent-elles ce qui se passe en conditions naturelles ? 3) quelle est l'importance réelle de la cavitation et de l'embolie en conditions naturelles ?*



Ψb : le potentiel hydrique mesuré avant l'aube ;

Ψo : l'ordonnée à l'origine de la régression linéaire entre flux et potentiel hydrique = le potentiel hydrique calculé à flux nul

Figure 7. Relation entre potentiel de base (Ψb) et potentiel hydrique à flux nul (Ψo) calculé à partir de la régression linéaire entre flux et potentiel hydrique (Cohen *et al.*, 1983)

La mesure directe du potentiel hydrique des racines *in situ* est très difficile. La méthode indirecte a été utilisée grâce à la mesure de Ψ_b et Ψ_o (Cohen *et al.*, 1983, 1987). Le potentiel de base (Ψ_b) représente le potentiel hydrique d'équilibre entre sol et racines mesuré en fin de nuit, tandis que le potentiel hydrique calculé à flux nul (Ψ_o, l'ordonnée à l'origine de la droite de régression entre les valeurs horaires des Ψ_f et des densités de flux au cours d'une journée) correspondrait mieux à une valeur moyenne de potentiel d'équilibre à l'interface sol-racine, atteinte à un certain moment dans la journée.

Ψ_o et Ψ_b représentent donc la même variable, le potentiel à l'interface sol-racine, à différent moment (avant l'aube ou en cours de journée). Sur *Citrus*, Cohen *et al.* (1983, 1987) ont comparé ces deux variables et montré que, lorsque le sol est bien alimenté en eau, les valeurs de ces deux variables restent identiques ; quand le sol se dessèche, Ψ_o chute systématiquement plus rapidement que Ψ_b (**Figure 7**).

Cette diminution de Ψ_o plus rapide que celle de Ψ_b lorsque le sol se dessèche peut être expliquée par une augmentation de l'oscillation diurne de potentiel hydrique à l'interface sol-racine. Lorsque le sol est bien alimenté en eau, la mobilisation de l'eau du sol autour de la racine peut satisfaire le prélèvement racinaire, alors l'oscillation diurne de potentiel hydrique à l'interface sol-racine est négligeable, Ψ_o et Ψ_b sont donc identiques. Lorsque le sol est sec, la conductance hydraulique réduite du sol ne permettrait plus un apport d'eau suffisant pour compenser le prélèvement racinaire en milieu de journée ; ce déséquilibre induirait une déshydratation (donc une diminution du potentiel hydrique) passagère de l'interface sol-racine en cours de journée, qui s'exprimerait par une valeur de Ψ_o plus négative que celle de Ψ_b.

La comparaison entre Ψ_o et Ψ_b peut donc mettre en évidence l'augmentation de la résistance hydraulique du sol pendant la période sèche.

Signalons au passage que le fait d'utiliser Ψ_o comme indicateur de l'état hydrique à l'interface sol-racine au lieu de Ψ_b (Moreshet *et al.* 1990), est très intéressant, à la fois sur le plan scientifique et sur le plan de la réalisation de l'expérience. En effet, d'une part, Ψ_o représente l'état hydrique réel à l'interface sol-racine en cours de journée et d'autre part, le potentiel de base n'a plus besoin d'être mesuré avant l'aube si la mesure des cinétiques simultanées de Ψ_f et du flux est prévue, ce qui rend l'expérience moins lourde surtout en conditions naturelles sur des sites lointains. Bien entendu, une bonne estimation de Ψ_o dépend à la fois d'une bonne mesure de Ψ_f et aussi d'une bonne mesure simultanée du flux hydrique.

A propos de la deuxième question, nous avons déjà constaté certaines différences entre les courbes de vulnérabilité réalisées sur les plantes intactes desséchées en conditions naturelles et sur les branches excisées puis desséchées au laboratoire soit à l'air, soit par pressurisation dans la "chambre à pression" (présent travail et Simonin, 1991). Les organes desséchés "*in situ*" semblent moins vulnérables à la sécheresse que les organes desséchés au laboratoire (à l'air ou par pressurisation). Nous pouvons émettre les deux hypothèses suivantes :

- en conditions naturelles, les plantes ne se dessèchent pas de la même manière qu'au laboratoire : la vitesse de dessèchement est plus faible. Par ailleurs, les arbres intacts subissent des cycles de "déshydratation - réhydratation" au rythme du jour et de la nuit qui les rendent probablement plus résistants ;

- quand on coupe une branche, le ménisque air-eau s'enfonce dans la tige jusqu'à être arrêté par une ponctuation. Pour les conifères ayant des trachéides courtes, le ménisque est arrêté tout de suite par une ponctuation, et par conséquent, la branche reste encore sous tension. Les rameaux prélevés sur cette branche représentent bien l'état hydrique de la branche entière. Par contre, pour les feuillus qui ont des vaisseaux très longs, une fois la branche coupée, le ménisque (dans certains vaisseaux) se retire jusqu'à être arrêté par une ponctuation. Par conséquent le potentiel des petits rameaux prélevés sur cette branche ne représente plus correctement le potentiel hydrique subi par la branche entière. Cela entraîne évidemment une surestimation de la perte de conductivité et de la vulnérabilité si on mesure la perte de conductivité sur cette branche. Cependant, la mesure effectuée sur des pétioles reste correcte.

Les courbes réalisées sur les organes des arbres *in situ* seront probablement plus proches de la réalité.

Une question importante concerne l'importance réelle de la cavitation et de l'embolie en conditions naturelles. Pour les conifères, les courbes de vulnérabilité prédisent que la cavitation commence à un potentiel hydrique inférieur à -2,5 MPa (cf. **fig.63**). Ce seuil de potentiel semble très rarement atteint en conditions naturelles. Par exemple, dans les expérimentations de 1990 sur les épicéas dans les Vosges, malgré la suppression des apports d'eau et la sécheresse exceptionnelle de cette année, le potentiel hydrique minimum n'a pas atteint ce seuil (cf. chapitre 4).

Sur les chênes, l'évolution saisonnière de la cavitation n'a pas montré une perte de conductivité hydraulique significative au plus fort de la sécheresse (le potentiel minimum a atteint -3,5 MPa) (Cochard, 1991).

Ces résultats nous permettent de poser la question suivante : en conditions naturelles dans les zones tempérées, la cavitation et l'embolie sont-elles des phénomènes aussi fréquents qu'on le suppose chez les arbres soumis à la sécheresse ? (Zimmermann, 1983 ; Tyree & Sperry, 1989a ; Cruiziat & Tyree, 1990). Il semble d'ailleurs que les espèces vulnérables à la cavitation aient souvent des stomates très sensibles à la sécheresse.

Conclusion

L'analyse des effets des contraintes hydriques sur le fonctionnement des arbres suppose non seulement la caractérisation des variations de conductance hydraulique, mais aussi la localisation des niveaux d'action des contraintes hydriques qui agissent dans l'arbre, et de façon plus approfondie la recherche des causes et des mécanismes de régulation.

Les méthodes présentées dans ce paragraphe nous ont permis d'évaluer le fonctionnement hydraulique à la fois au niveau physiologique et aussi au niveau physique. **La périphérie des branches et l'interface de racine-sol présentent une importance prédominante dans le fonctionnement hydraulique de l'arbre.**

4. Effets de la sécheresse sur la conductance stomatique

La position des stomates sur le trajet de l'eau entre le sol et l'atmosphère en fait **le système de régulation des pertes d'eau le plus efficace pour la plante**. En effet, la résistance au transfert d'eau en phase vapeur est d'environ 100 fois plus élevée que celle en phase liquide, donc la "clé" du contrôle de la circulation de l'eau à travers le végétal est constituée par les stomates qui se trouvent à l'interface feuille-atmosphère.

Le degré d'ouverture des stomates est souvent caractérisé par la résistance stomatique (rs) ou son inverse, la conductance stomatique (gs). La sensibilité des stomates au stress hydrique a été très bien étudiée (voir Hsiao, 1973). On se limitera ici à une présentation rapide de l'influence des déficits hydriques sur la conductance stomatique.

Généralement (sauf dans le cas de mouvement initial passif), c'est le flux sortant de potassium hors des cellules de garde induisant la perte de turgescence de ces cellules qui provoque la fermeture des stomates au cours d'un dessèchement de l'air ou du sol (Raschke, 1975 ; Davies & Zhang, 1991). Cependant, le mécanisme selon lequel les cellules de garde "captent ou sentent" le signal de stress hydrique reste encore controversé (Schulze, 1986).

Toutefois, les progrès des techniques d'analyse ont permis de constater que beaucoup de processus, qui ont longtemps été considérés comme purement hydrauliques, sont en fait liés à des mécanismes métaboliques (Schulze, 1986).

4.1. Réponses stomatiques au déficit hydrique de l'air

Les stomates de nombreuses espèces peuvent se fermer en réponse à un accroissement de déficit de saturation de l'air (Δw). Les mécanismes de régulation invoqués pour expliquer cette fermeture sont encore sujets à discussion (Grantz, 1990).

Deux types de réponses stomatiques à Δw ont été distingués par Farquhar (1978) :

- l'une est celle de la **régulation rétroactive** : une chute de potentiel hydrique dans les cellules du mésophylle provoquerait soit une synthèse d'ABA actif, soit une modification de perméabilité des membranes qui favorise la libération de l'ABA séquestré dans le chloroplaste vers l'apoplaste, et ensuite l'ABA serait transporté vers les cellules de garde (Hartung *et al.*, 1990 ; Davies & Zhang, 1991) ; il provoquerait alors un flux sortant de potassium hors des

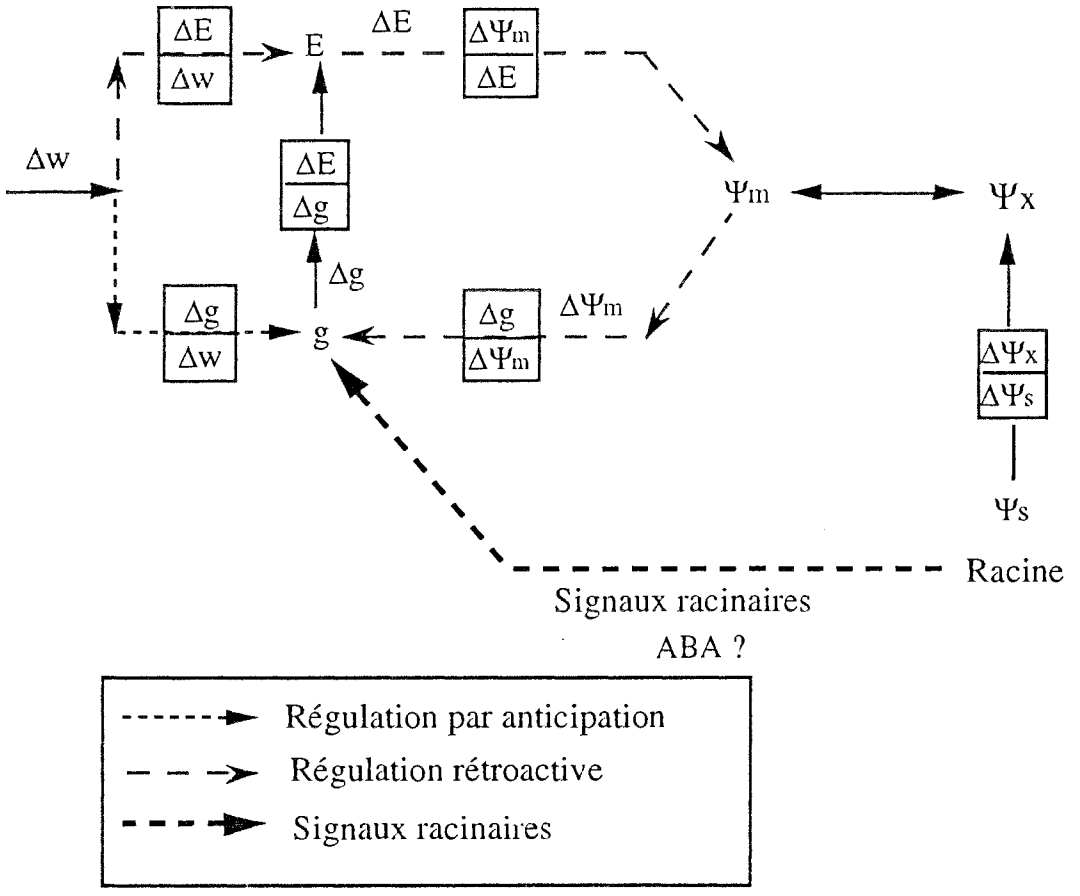


Figure 8. Schéma illustrant les liens potentiels entre la régulation stomatique et les sécheresses édaphique et atmosphérique (modifé de Schulze, 1986).

ΔW : changement du déficit de saturation entre feuille et l'air
E : transpiration
g : conductance stomatique
Ψs : potentiel hydrique du sol
Ψm : potentiel hydrique mésophyllien
Ψx : potentiel hydrique du xylème
ABA : acide abscissique
Δ : variation d'un paramètre

cellules de garde induisant une sortie d'eau, donc une perte de turgescence de ces cellules (Raschke, 1975) et la fermeture des stomates (cf. **Figure 8**).

En ce qui concerne le mécanisme de la libération d'ABA, Hartung *et al.* (1990) ont suggéré que c'est par la modification du gradient de pH entre l'apoplaste et le cytoplasme que la perméabilité de membrane pour l'ABA est augmentée. Notons que c'est l'ABA dans l'apoplaste qui est actif sur la fermeture des stomates.

- l'autre est la fermeture des stomates qui répondent directement à l'augmentation du déficit de saturation de l'air sans modification du potentiel mésophyllien (**réponse par anticipation**, cf. **Figure 8**). La perte de l'eau par l'épiderme et la diminution de turgescence de l'épiderme déterminent principalement la fermeture stomatique (Schulze, 1986). Dans ce cas, un signal purement hydraulique (circulation d'eau entre les cellules de garde et les cellules épidermiques ou mésophylliennes) est totalement impossible, car les gradients du potentiel ne permettent pas de circulation hydrique suffisante. D'après un modèle amélioré, Hartung *et al.* (1990) ont prédit que l'épiderme est un "pool" (ou piège) important d'ABA ; l'augmentation du potentiel osmotique dans l'épiderme peut modifier son pH et pourrait éventuellement provoquer une libération importante d'ABA dans l'apoplaste et induire la fermeture rapide des stomates.

Une telle réaction ne semble possible que s'il existe une résistance importante au flux d'eau en phase liquide entre les cellules épidermiques et les cellules mésophylliennes (voir Schulze, 1986, pour plus de détails).

Cette régulation permettrait une réaction précoce qui semble être une caractéristique d'adaptation avantageuse pour éviter des pertes en eau excessives des plantes et permettre une augmentation de l'efficience de l'eau (Ludlow, 1980), qui constitue un avantage surtout pour les espèces en conditions hydriques défavorables.

Lorsque un déficit hydrique du sol se développe, la sensibilité de la réponse stomatique au Δw peut devenir très faible pour certaines espèces (Schulze & Hall, 1982), ce qui coïncide avec la baisse de sensibilité à l'ABA (Davies & Zhang, 1991). Ce fait laisse suggérer qu'il existe d'autres facteurs que l'ABA affectant la réponse du stomate ; certains auteurs ont mis en évidence une relation avec une carence de nutrition minérale causée par la sécheresse (Schurr & Gollan, 1990).

Il est encore trop tôt pour conclure, néanmoins, il semble qu'il n'existe pas un "capteur" spécifique de l'humidité (Grantz, 1990). Toutefois, la combinaison des propriétés physiochimiques de la molécule d'ABA (forte perméabilité à l'ABAH et imperméabilité à l'ABA^-) et la caractéristique de changement du gradient de pH (provoqué par la sécheresse) entre les cellules compartimentées (différents tissus foliaires et l'apoplaste) peut être utilisée pour expliquer le mécanisme de l'augmentation rapide d'ABA sur le site primaire d'action (pour plus de détails voir Hartung *et al.*, 1990).

4.2. Réponses stomatiques à la sécheresse édaphique

Le degré d'ouverture des stomates dépend principalement de la disponibilité en eau dans le sol, mais comment la plante peut-elle détecter la sécheresse édaphique ? Les premières hypothèses mettaient en avant des mécanismes hydrauliques. Cependant depuis une dizaine d'années, de plus en plus de résultats montrent que, au moins pour un stress modéré, la plupart des réponses de la plante (par exemple, la fermeture des stomates, la diminution de photosynthèse, et le changement de rapport racine-tige) concerne les métabolismes, et dans ces changements, l'intervention de **la variation de l'état hydrique de la feuille ne semble pas nécessaire** (Schulze *et al.*, 1987, 1988). La plante peut limiter la transpiration avant que l'état hydrique de la feuille ne soit affecté. Notons que si l'état hydrique de la feuille est affecté, les dégâts seront encore plus lourds pour les végétaux.

Gollan *et al.* (1985) et Turner *et al.* (1985) ont constaté que la relation entre gs et l'état hydrique de la feuille n'est pas univoque, gs dépend plutôt du potentiel du sol. De même, en utilisant un système de "split roots" (une moitié de racine bien alimentée en eau, et l'autre moitié subissant un dessèchement du sol), deux résultats intéressants sont obtenus :

- Blackman & Davies (1985) et Zhang *et al.* (1987) ont montré que la conductance stomatique a beaucoup diminué, malgré le maintien d'un potentiel hydrique foliaire identique à celui des témoins bien alimentés en eau. Il semble que le stomate réponde à un signal en provenance de la racine qui est indépendant de l'effet hydraulique.

- Plus récemment, sur le pommier, Gowing *et al.* (1990) ont constaté que la sécheresse du sol dans un compartiment du pot a réduit l'extension des feuilles par rapport au témoin bien alimenté en eau et qu'il semble clair que cette limitation de croissance soit provoquée par **un signal chimique généré dans les racines sèches** ; en effet, la croissance des feuilles remonte au même niveau que chez le témoin lorsque les racines sèches sont excisées.

Après une dizaine d'années de recherches, on considère l'ABA comme le régulateur stomatique le plus probable (Davies *et al.*, 1990 ; Davies & Zhang, 1991).

Lorsque le sol se dessèche progressivement, le pH de la sève dans le xylème augmente d'abord, ce qui provoquerait une libération d'ABA du symplaste vers l'apoplaste avant l'apparition de déficit hydrique dans la feuille (Cowan *et al.*, 1982 ; Hartung *et al.*, 1988, 1990). Rappelons que c'est l'ABA de l'apoplaste, non celui du symplaste, qui est actif sur la fermeture des stomates. Depuis que Walton *et al.* (1976) ont constaté que les racines produisent aussi l'ABA dans le sol sec, l'augmentation d'ABA dans les racines d'un végétal en situation de déficit hydrique édaphique a plusieurs fois été mise en évidence (Davies & Zhang, 1991). La concentration de l'ABA transporté dans le xylème d'un végétal soumis à une sécheresse édaphique est 100 fois plus forte que celle dans le sol humide (Schurr, 1987 cité par Schulze *et al.*, 1988).

De plus, l'ABA produit par les racines partiellement déshydratées, peut être transporté à la feuille (Zhang & Davies, 1987) où il s'accumule dans l'épiderme et réduit l'ouverture des stomates indépendamment de l'état hydrique de la feuille (Zhang *et al.*, 1987).

Pour une sécheresse édaphique prolongée et plus sévère, malgré la limitation précoce de transpiration stomatique grâce à l'augmentation de la concentration d'ABA et du pH dans la sève du xylème, l'apport d'eau à la feuille devient de moins en moins important, et l'état hydrique de la feuille serait finalement affecté. Dans ce cas, d'une part, la concentration d'ABA xylémien devient plus élevée en compensant la diminution de quantité véhiculée par le flux de sève, et d'autre part, d'autres mécanismes se mettent en œuvre dans la feuille : lorsque un déficit hydrique s'y développe, d'une part, les cellules foliaires elles-même synthétisent certaines quantités d'ABA et d'autre part surtout, les cellules stressées modifient activement le gradient de pH entre apoplaste et cytoplasme comme nous l'avons vu dans le cas du déficit hydrique d'air, et libèrent d'avantage d'ABA vers l'apoplaste (Hartung *et al.*, 1990 ; Davies & Zhang, 1991).

Si le déficit hydrique s'accentue dans la plante, que se passe-t-il ?

Zhang & Davies (1989) ont repris l'hypothèse de "segmentation" de Zimmermann (1983) pour montrer que les feuilles âgées peuvent présenter une chute de conductance hydraulique plus accentuée, parce qu'elles sont connectées avec la tige principale par des vaisseaux moins nombreux et plus petits que ceux de jeunes feuilles. Cette forte résistance peut provoquer une dessiccation plus intense et éventuellement la chute de feuilles lorsque le déficit est plus sévère. Avant sa chute, cette feuille peut contribuer encore à fournir une certaine quantité d'ABA au reste de la plante *via* la translocation du phloème. La diminution de la surface transpiratoire et la contribution d'ABA des feuilles âgés vont ralentir le développement du déficit hydrique dans les autres parties de la plante.

En conditions naturelles, la zone superficielle du sol est plus sèche que la zone profonde et les racines superficielles peuvent subir une contrainte hydrique tandis que les racines profondes sont dans le sol bien humide. Dans ce cas, l'état hydrique de la partie aérienne de la plante n'est pas probablement affecté significativement, mais gs diminue (Bates & Hall, 1981). De plus, même une sécheresse modérée du sol peut stimuler **l'accumulation** de l'ABA dans les racines superficielles, la quantité d'ABA augmente proportionnellement à la diminution de la teneur en eau du sol (Zhang & Davies, 1989).

Il est important d'examiner le temps de transmission d'un signal de la racine vers les feuilles pour distinguer les mécanismes. Pour les espèces herbacées, la vitesse de flux de sève peut atteindre 100 $m.h^{-1}$. Au contraire, le temps de latence pour l'arbre est beaucoup plus long, par exemple, pour les conifères l'eau circule à une vitesse d'environ 2 $m.h^{-1}$ (Jones, 1983). Dans ce cas, un signal hydraulique peut être plus rapide (Schulze *et al.*, 1988). Sur *Abies amabilis*, Teskey *et al.* (1983) ont montré que gs diminue rapidement (en une dizaine de minutes) après le dommage d'une partie de tissus du xylème d'une branche excisée. Selon eux, la transmission d'un signal métabolique ne peut pas être aussi rapide et cette réponse du stomate

serait plutôt un mouvement initial hydraulique suivi par un ajustement métabolique. Cependant cette hypothèse reste encore à vérifier.

4.3. Conclusion

Le mécanisme de réponse du stomate au déficit hydrique atmosphérique ou édaphique n'a pas encore été clairement élucidé, néanmoins, un changement du potentiel hydrique foliaire ne semble pas nécessaire au moins pour les plantes herbacées ; uniquement lorsque le sol est très sec, un effet direct additionnel de Ψf sur gs se manifestera.

D'une façon générale, les plantes répondent à la fois à des signaux hydrauliques et métaboliques. Les travaux sur les plantes herbacées ont mis en évidence l'importance de la réponse métabolique, mais ceux sur les arbres ont souligné l'importance de la réponse hydraulique. D'après la formule de $\Psi f = \Psi s + R/TRP$, on peut supposer que pour les plantes ayant une faible résistance (R), un flux transpiratoire (TRP) donné ne provoque qu'une faible baisse de Ψf, donc la feuille (stomate) sera sensible à l'état hydrique racinaire. Ce sera l'inverse chez les végétaux présentant une forte résistance hydraulique, caractérisés par une chute plus importante du potentiel foliaire, qui seront plus sensibles à l'état hydrique des rameaux (Turner, 1987). Sur le **tableau 3**, nous voyons que les plantes herbacées possèdent généralement une conductance hydraulique élevée, alors qu'elle est faible chez les conifères. Ceci peut être une interprétation des observations contradictoires sur les différentes espèces.

Par rapport au signal hydraulique, **la réponse stomatique par anticipation au changement du déficit de saturation entre feuille et l'air et la réponse déclenchée par les messages métaboliques et hormonaux (pH, ABA...) pourraient constituer un type de réponse très efficace vis-à-vis du déficit hydrique**. Cependant, le rôle de différents messages et l'interaction entre eux restent à déterminer, notamment dans le cas des **arbres adultes**, en raison de la grande distance entre générateur du message et niveau d'action, et plus particulièrement chez les conifères.

5. Le couplage entre la conductance stomatique (gs) et la conductance hydraulique (gL)

Un nombre croissant d'observations récentes montre que, lorsque le sol se dessèche, un signal racinaire peut provoquer la fermeture du stomate sans affecter l'état hydrique foliaire. Cependant, ces résultats ne peuvent pas exclure l'influence des variations de gL (tige, racine et sol) sur gs ; au contraire, le changement d'état hydrique racinaire est lié étroitement à gL (racine-sol).

On suppose qu'il existe une corrélation entre gs et les propriétés hydrauliques de la plante, mais indépendamment de l'état hydrique foliaire. Pour certaines espèces, le niveau de gs a une corrélation positive avec le niveau de gL du **continuum sol-racine-feuille** (Aston & Lawlor, 1979 ; Sanchez-Diaz & Mooney, 1979 ; Küppers, 1984 ; Meinzer *et al.*, 1988 ; Saliendra & Meinzer, 1989 ; Grantz & Meinzer, 1990 ; Meinzer & Grantz, 1990). Dans une démonstration plus directe de cette corrélation, Teskey *et al.* (1983) ont montré que la blessure du xylème de la racine ou de la tige, ou le refroidissement des racines d'*Abies amabilis*, provoquent une baisse rapide de gs, qui est indépendante des facteurs comme ΔW, Ψf ou même de l'état hydrique racinaire.

La base physiologique de cette corrélation gs/gL reste encore obscure, mais ces phénomènes peuvent probablement avoir une liaison avec les signaux métaboliques.

L'expérience de Meinzer & Grantz (1990), sur plusieurs variétés de canne à sucre, montre que malgré la croissance saisonnière de la feuille, la défoliation et la manipulation des racines, gs est toujours corrélée avec la conductance hydraulique (gL) alors que l'état hydrique foliaire se maintient relativement constant dans des différentes conditions de croissance (mais en l'absence de sécheresse du sol).

Il semble que cette corrélation gs/gL soit liée à la présence des messages d'origine racinaire, du type signal "positif" (qui sont les promoteurs pour garder les stomates ouverts), car en l'absence de sécheresse du sol, gs varie en fonction de la quantité de surface foliaire et de surface absorbante des racines (gs diminue lorsque la surface foliaire augmente ou la surface absorbante racinaire diminue ; c'est le contraire lorsque la surface foliaire diminue). Il paraît difficile d'envisager l'intervention de signaux "négatifs" comme l'ABA. D'ailleurs, la corrélation gs/gL est indépendante de l'état hydrique foliaire, et il est donc aussi impossible de suggérer que ce soit le changement de gL des parties aériennes, provoqué par la cavitation ou les signaux foliaires, qui contrôle gs.

Dans l'autre expérience de ces mêmes auteurs (Grantz & Meinzer, 1990), en présence de sécheresse du sol, la plante de canne à sucre règle gs en fonction de gL, indépendamment de l'état hydrique foliaire ; gs et l'ABA sont en très bonne corrélation avec gL mais pas avec Ψf. Ils ont suggéré l'existence d'un message chimique racinaire (l'ABA ou d'autres substances).

De même, sur la canne à sucre et en présence de sécheresse du sol, Saliendra & Meinzer (1989) ont remarqué non seulement la bonne corrélation entre gs et gL sans changement de Ψf, mais aussi le fait que la relation entre gL racinaire (Ψr) et gs (ou la transpiration) est plus satisfaisante que la relation entre l'état hydrique du sol et gs. Ceci met en évidence l'importance de l'état hydrique racinaire dans la régulation stomatique.

Il est difficile d'envisager comment gL (de la racine ou du sol) elle-même puisse être un signal physique pour contrôler gs ; cependant, **à un certain état hydrique du sol et pour une transpiration donnée, Ψracine dépend de gL du sol et de gL de la racine ($\Psi r=\Psi s$-flux/gL), si l'état hydrique racinaire gouverne directement gs (*via* le signal métabolique, Davies & Zhang, 1991), un certain équilibre entre gs et gL pourrait se maintenir** et par conséquent ne pas affecter l'état hydrique foliaire, vis-à-vis d'une variation relativement importante du potentiel hydrique du sol.

L'expérience de Küppers (1984), au cours d'une saison de croissance, montre aussi une corrélation positive entre gs et gL (sol-racine-feuille) : les espèces ayant une forte gL ont une plus forte gs que celles avec les faibles gL. Comme nous avons vu dans les paragraphes précédents, la diminution de gL dans les tiges est souvent provoquée par la cavitation, mais dans cette expérience, gs et gL sont indépendantes de l'état hydrique foliaire et du sol (en l'absence de forte sécheresse édaphique). Il apparaît que c'est plutôt un phénomène saisonnier en liaison avec la surface foliaire, et au fond, ceci peut être de même nature que les résultats de Meinzer & Grantz (1990).

Les résultats de Teskey *et al.* (1983) peuvent être résumés en deux groupes : une réaction est du type de "régulation rétroactive" qui consiste en la fermeture stomatique à la suite d'une chute du potentiel hydrique de la feuille, c'est le cas de la branche coupée et du jeune plant (3 ans) desséchés à l'air ; l'autre est la réaction du type de "régulation par anticipation", c'est-à-dire que la fermeture stomatique précoce limite la chute de Ψf en le maintenant presque constant, c'est le cas de la blessure partielle du xylème de la racine et de la tige et le refroidissement de la racine (à 0,2°C). Il est difficile d'envisager l'action d'un signal métabolique racinaire dans la diminution de gs en raison de la rapidité de réponse dans le cas de jeunes plants, et encore plus difficile dans le cas de la branche coupée, parce qu'il n'y a ni changement du Ψf, ni présence de message racinaire. Le mécanisme de cette corrélation entre gs et les propriétés hydrauliques reste inconnu.

Bien qu'étant loin d'être clair, le mécanisme du couplage entre gs et gL semble plus ou moins en relation avec les signaux racinaires (positifs ou négatifs). Dans certains cas (en présence du stress hydrique du sol), la coordination entre phase vapeur et liquide représente une régulation de gs et de la transpiration d'un type de régulation par anticipation ; dans ce mécanisme, gL racinaire peut agir sur gs, *via* son effet sur l'état hydrique racinaire et la synthèse de substances chimiques (souvent *via* un signal "positif") ; et dans d'autres cas (en l'absence du stress hydrique du sol), gs s'ajuste "automatiquement" à une gL (*via* un signal "négatif" ou non).

Conclusion du Chapitre 1

Cette étude bibliographique sur le transfert d'eau dans le système sol-arbre-atmosphère a mis en évidence l'importance des deux extrémités de ce système :

- l'interface feuille-air : les petits rameaux et les pétioles (exposés au Ψ le plus faible) et les stomates (niveau où la limitation des pertes d'eau est le plus efficace) ;

- la racine (au niveau des signaux métaboliques) et l'interface sol-racine (concernant les modifications de la résistance hydraulique).

Les recherches sur la régulation de la transpiration semblent ainsi devoir s'orienter vers des études fines sur l'état hydrique du sol et des racines, et celles des signaux d'origine racinaire.

Tableau 4. Méthodes de mesure du flux de sève brute

I. Méthodes directes : (mesure de vitesse réelle) :

1 : Colorants : **Greenidge**, 1958
2 : Traceurs radioactifs : **Heine**, 1970

II. Méthode magnétohydrodynamique : Shériff, 1972

III. Méthodes thermiques (Hüber et Schmidt, 1937, cité par Granier, 1977) :

1 : Méthodes des impulsions de chaleur :

Hüber et Schmidt, 1937 ; **Marshall**, 1958 ;
Closs, 1958 ; **Swanson**, 1962 ;
Swanson et Whitfield, 1981 ;
Cohen et al., 1981, 1985 ; **Edwards et Warwick**, 1984

2 : Bilan thermique : **Daum**, 1967

2-1 : Chauffage constant et continu :

a : sur les arbres de gros diamètre :

Cermak et al., 1973, 1976

b : sur les plantes de petit diamètre :

Sakuratani, 1981, 1984 (cité par Valancogne et Nasr, 1989)
Baker et Van Bavel, 1987 ; **Valancogne et Nasr**, 1989 ;
Steinberg et al., 1990b

2-2 : Différence de température constante (null-balance) :

a : sur les arbres de gros diamètre :

Kucera et al., 1977 ; **Cermak et Kucera**, 1981 ;

b : sur les plantes de petit diamètre :

Fichtner et Schulze, 1990

3 : Fluxmètre radial (chauffage constant et continu) :
Granier, 1985, 1987 (mesure de débit)

CHAPITRE 2. Mesure du flux de sève brute

1. Revue bibliographique des différentes méthodes de mesure du flux de sève

Parmi les différents moyens d'estimer la consommation en eau par les arbres, la mesure du flux de sève brute est largement utilisée.

Les méthodes directes de mesure des vitesses réelles de sève utilisant l'injection d'un colorant (Greenidge, 1958) ou d'un traceur radioactif (Heine, 1970) sont souvent destructives et ne peuvent pas être appliquées à un grand nombre d'individus. Malgré ces inconvénients, elles peuvent servir de méthodes de référence, car elles sont le seul moyen opérationnel simple de connaître la vitesse réelle de la sève (Granier, 1977).

La méthode magnétohydrodynamique se basant sur la différence de potentiel créée par le déplacement de la sève dans un champ magnétique intense, a été aussi employée par certains auteurs (Sheriff, 1972). Cette méthode est limitée par sa consommation électrique très élevée.

En se basant sur la propriété particulière de l'eau (sa très forte capacité calorifique dont le déplacement perturbe très sensiblement la diffusion de la chaleur dans les tissus végétaux), de nombreux auteurs ont utilisé des méthodes thermiques pour évaluer le débit de sève brute, depuis que Hüber & Schmidt (1937, cité par Granier, 1977) ont développé la méthode des "impulsions de chaleur".

Il y a déjà plusieurs revues bibliographiques sur ces dernières méthodes (Pearcy *et al.*, 1989 ; Bobay, 1990 ; Dugas, 1990). Aussi nous limiterons nous à une brève présentation, en insistant sur leurs différences et en effectuant une analyse critique.

Selon leur théorie de base, trois groupes de méthodes thermiques peuvent être distinguées généralement (voir le **Tableau 4**) : les méthodes des impulsions de chaleur (mesure de la vitesse du flux de sève), les méthodes de bilan thermique et le fluxmètre radial (mesure du débit du flux de sève).

1.1. Méthodes des impulsions de chaleur

La vitesse de déplacement d'une impulsion de chaleur peut être déterminée en utilisant un dispositif se composant d'une résistance chauffante pouvant émettre une brève impulsion de chaleur et 1 ou 2 capteurs de température. On mesure le temps que met l'impulsion de chaleur pour parvenir en un point situé à une distance connue.

Pour convertir la vitesse de l'impulsion en flux total de sève, il faut connaître la surface conductrice effective[2] du xylème, qui est très difficile à déterminer. La facteur de conversion de vitesse au flux total est souvent spécifique à chaque espèce, même à chaque

[2] : c'est-à-dire la somme des surfaces transversales des éléments du xylème réellement conducteurs de l'eau.

variété (Cohen & Fuchs, 1989). Edwards & Warwick (1984) ont présenté une méthode numérique non empirique, pour calculer ce facteur pour l'arbre.

Toutefois cette méthode est relativement simple et précise, et a été largement utilisée avec succès sur différentes plantes (herbacées et ligneuses). Par ailleurs, cette méthode est très utile pour mesurer les variations du flux de sève à un point précis, par exemple pour dresser un profil radial de la circulation de l'eau.

1.2. Méthodes du bilan thermique

Pour obtenir le flux total sans recours à la surface effective du xylème, une méthode de bilan thermique a été développée par Vieweg & Ziegler (1960, cité par Granier, 1977) et Daum (1967). Le principe est assez simple : il s'agit de mesurer le flux de chaleur dans le tronc et les pertes de chaleur latérales, en appliquant ou non au départ une certaine quantité de chaleur. Deux techniques de mesure sont présentées selon le mode d'application de chaleur : avec chauffage dans les tissus pour les arbres de gros diamètre ou avec chauffage extérieur pour les plus petits diamètres (voir le **Tableau 4**).

1.2.1. Chauffage dans les tissus pour les arbres de gros diamètre

Cermak *et al.* (1973) ont mis au point une méthode de mesure basée sur le bilan de chaleur, avec chauffage de la sève à quantité de chaleur constante. Le principe repose sur le fait que la sève sert de courant refroidissant : plus le flux augmente, plus la température au niveau du chauffage diminue, refroidie par le courant de sève. La mesure de flux a été réalisée sur une partie de la section du tronc. Pour calculer le débit total, le débit dans le xylème de la section est rapporté à la surface totale du bois aubier.

Pour améliorer la précision et la dynamique de la réponse, et résoudre le problème du temps de réponse à un changement brutal de flux, Kucera *et al.* (1977) ont simplifié le circuit des électrodes chauffantes. Le capteur est modifié de telle sorte que l'entrée de chaleur (dans un segment de tronc) soit continuellement et automatiquement ajustée, pour maintenir la différence de température constante entre le segment chauffé et la partie du tronc non chauffée (méthode dite "null-balance").

Cette méthode est utilisée avec succès sur les arbres, mais elle paraît lourde à installer, ce qui limite le nombre d'individus à échantillonner. Par ailleurs, elle introduit une perturbation dans le xylème (avec ses 4 ou 5 électrodes), ce qui empêche l'utilisation de cette méthode sur des plantes de petit diamètre. D'autre part, l'application des tensions électriques élevées (jusqu'à 200 V) dans le tronc risquent d'induire des perturbations dans le fonctionnement physiologique de l'arbre.

1.2.2. Chauffage à l'extérieur des tissus pour les arbres de petit diamètre

Sur les plantes herbacées, Sakuratani (1981, 1984 cité par Valancogne & Nasr, 1989) a proposé un système de mesure se composant d'un manchon formé de spires qui applique la chaleur par l'extérieur. Ce système permet de mesurer les flux de chaleur conductifs et les pertes de chaleur latérales au niveau de toute une section de la tige.

Ce système peut fournir le débit total de sève de façon précise, directe et moins traumatisante, sans avoir recours à la section de xylème fonctionnel pour les plantes de petit diamètre.

Malgré les modifications qui ont été faites par Baker & Van Bavel (1987), Steinberg *et al.* (1989, 1990b), cette méthode présente encore certains problèmes : la dynamique de la réponse n'est pas satisfaisante ; la complexité de l'installation du dispositif et la fragilité du capteur ne permettent pas de travailler sur un grand nombre d'individus, de déplacer souvent le capteur ; il y a souvent des détériorations matérielles après une longue utilisation, et enfin, cette méthode ne peut pas être appliquée à des tiges de gros diamètre (> 45 mm).

Valancogne & Nasr (1989) ont modifié le capteur en supprimant l'enroulement du fil résistif autour de la tige et en le remplaçant par un fil de constantan monté en accordéon sur un ruban adhésif souple. Par ailleurs, les sondes de température sont insérées dans la tige pour évaluer la variation du stock de chaleur dans le volume délimité par le manchon chauffant.

Cette méthode est plus simple que celle de Sakuratani (1981, 1984, cité par Valancogne & Nasr, 1989), mais la fabrication et l'installation du capteur sont encore longues et complexes. L'avantage de cette méthode est de mesurer directement le débit du flux de sève de grosses tiges (jusqu'à 10 cm de diamètre) avec une précision de 10% sans étalonnage préalable.

Sur les vignes de petit diamètre, Fichtner & Schulze (1990) ont combiné les avantages de la méthode "null-balance" et celle de Sakuratani (1984, cité par Valancogne & Nasr, 1989). Ils ont modifié la partie du chauffage de la méthode de Sakuratani et ont alimenté le capteur de manière à ce que la différence de température soit maintenue constante. Il est évident qu'elle hérite aussi de ses autres inconvénients.

Les méthodes de bilan thermique présentent l'avantage d'obtenir directement le flux total sans étalonnage préalable mais aussi des inconvénients : délicates à installer, beaucoup de points de mesure pour un seul flux, un système individuel de régulation de puissance pour chaque capteur (méthode de "null-balance"). Donc elle demande un investissement important pour avoir un échantillonnage raisonnable.

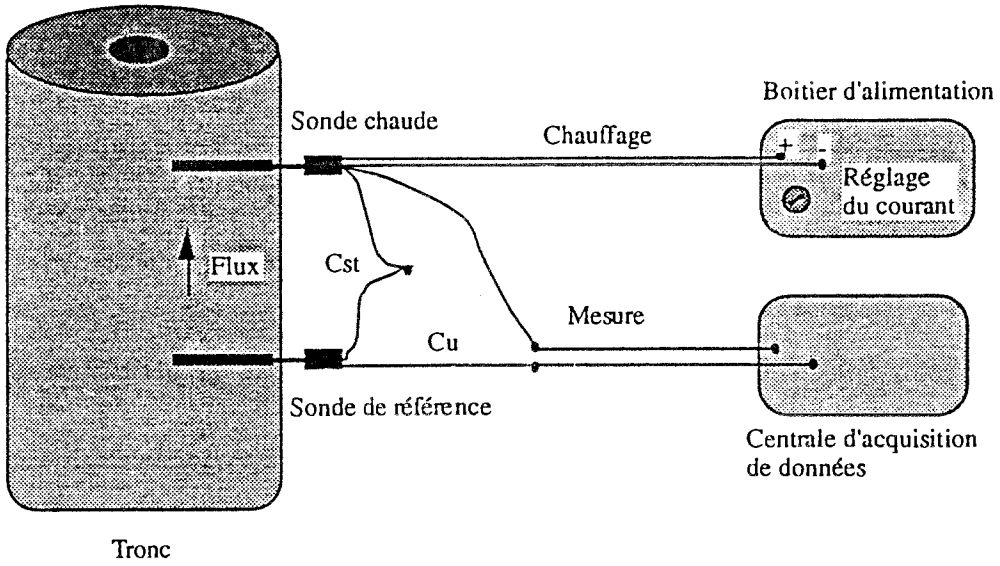


Figure 9. Dispositif thermique à deux sondes pour la mesure du flux de sève dans un tronc ou une branche. Cu : cuivre ; Cst : constantan.

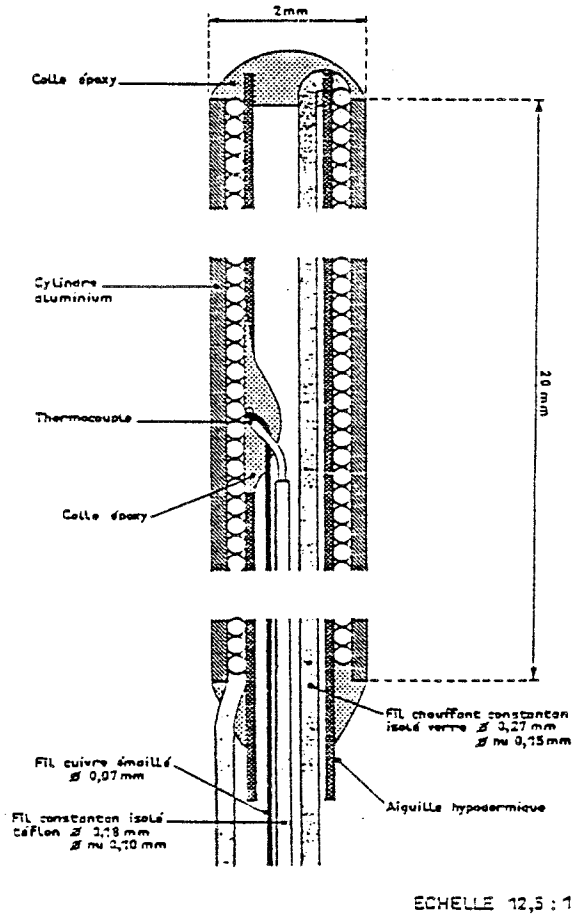


Figure 10. Coupe longitudinale d'une sonde chaude d'un fluxmètre (Granier, 1985)

1.3. Conclusion

Les méthodes thermiques décrites précédemment présentent l'avantage d'être des techniques relativement précises, ayant une bonne résolution du temps pour les études physiologiques au niveau fin, qui sont moins chères et plus pratiques à mettre en œuvre que les méthodes micrométéorologiques ou de bilan hydrique. D'ailleurs elles permettent d'évaluer la variabilité entre arbres qui est importante pour étudier l'effet de sécheresse sur différentes espèces ou individus.

Les méthodes des impulsions de chaleur sont assez précises et sensibles mais elles sont limitées par leurs difficultés d'étalonnage et leur faible précision en conditions de flux faible ; celles du bilan thermique sont complexes et coûteuses, ce qui limitent leur utilisation sur un grand nombre d'individus échantillonnés.

Pour pouvoir échantillonner sur un grand nombre d'arbres avec un système relativement simple et précis, nous avons utilisé dans notre expérimentation la méthode de fluxmètre radial mise au point par Granier (1985, 1987).

2. Fluxmètre radial : méthode utilisée dans cette étude

En combinant la simplicité du capteur de Swanson (1962) et l'idée de Cermak *et al.* (1976) qui utilisent un chauffage continu à puissance constante, Granier (1985) a développé une nouvelle méthode thermoélectrique de mesure du débit de flux de sève brute dans le tronc des arbres.

2.1. Description de la méthode

2.1.1. Principe de la mesure et capteur

La méthode consiste à mesurer la différence de température d'un élément chauffé à puissance constante inséré radialement dans le tissu conducteur de sève brute (xylème) par rapport à une température de référence mesurée dans le bois non chauffé (**Figure 9**). La différence de température est maximale pour un débit de sève nul, et dépend des caractéristiques d'échange de chaleur au voisinage de l'élément chauffant ; elle décroît lorsque le flux de sève augmente, car la sève dissipe alors une quantité de plus en plus importante de la chaleur produite par la sonde chauffante.

Le capteur est composé de deux sondes cylindriques de 20 mm de long et 2 mm de diamètre. La **figure 10** présente une coupe longitudinale d'une sonde chauffante. Elle se compose d'une aiguille hypodermique contenant un thermocouple cuivre-constantan. Un enroulement chauffant de constantan à spires jointives entoure l'ensemble sur les 20 mm.

L'avantage de cette technique est d'assembler la source de la chaleur et la mesure de température sur la même sonde, ce qui simplifie l'installation d'une part, et d'autre part, évite le problème de position de la sonde et la source de la chaleur.

2.1.2. Théorie et méthode de calcul

Pour un flux de sève constant et en condition de régime thermique établi entre la sonde chaude et le milieu (bois + sève), l'apport de chaleur par effet Joule est égal à la quantité de chaleur dissipée au niveau de la paroi du capteur (Granier, 1985). D'où :

$$h\,S\,(T - Tf) = Ri^2 \qquad (2.1)$$

h : cœfficient d'échange de la chaleur ($W.m^{-2}.°C^{-1}$)

S : aire de la surface d'échange (m^2)

T : température du cylindre (°C)

Tf : température du bois en absence de chauffage (°C)

R : résistance électrique (Ω)

i : intensité du courant électrique (A)

Le cœfficient h est supposé dépendre du flux de sève (u) sous la forme :

$$h = h_0\,(1 + \alpha u^{\beta}) \qquad (2.2)$$

h_0 : cœfficient d'échange de chaleur quand u = 0

u : densité de flux de sève ($m^3.m^{-2}.s^{-1}$)

α et β : cœfficients dépendant de la quantité de chaleur apportée.

h_0 est calculé à partir de l'équation (**2.1**) :

$$h_0 = \frac{Ri^2}{S\,(T_{max} - T_f)} \qquad (2.3)$$

avec T_{max} : température à flux de sève nul (u = 0)

Quand u est constant et non nul, l'équation (**2.2**) donne :

$$u = \left[\frac{1}{\alpha} \cdot \frac{h - h_0}{h_0} \right]^{1/\beta} \qquad (2.4)$$

En utilisant les équations (**2.1**), (**2.2**) et (**2.3**), nous obtenons :

$$u = \left[\frac{1}{\alpha} \cdot \frac{(T_{max} - T_f) - (T - T_f)}{T - T_f} \right]^{1/\beta}$$

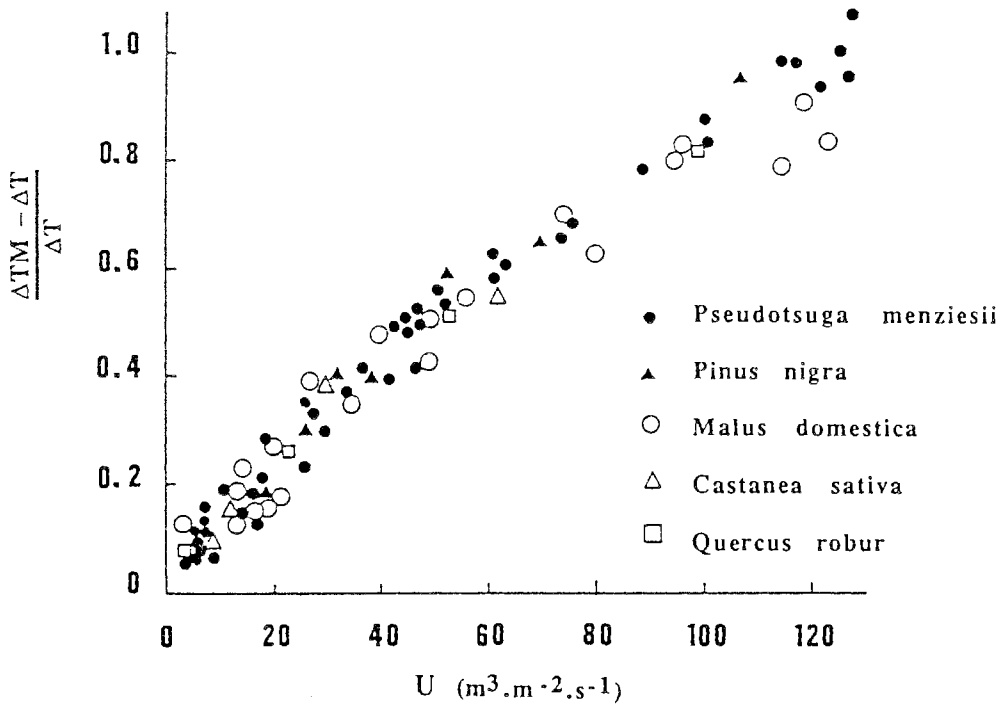


Figure 11. Relation expérimentale entre la densité de flux (U) de sève dans des fragments de tiges ou de branches de différentes espèces et le signal corrigé du fluxmètre thermique. (Granier, 1985 à 1988)

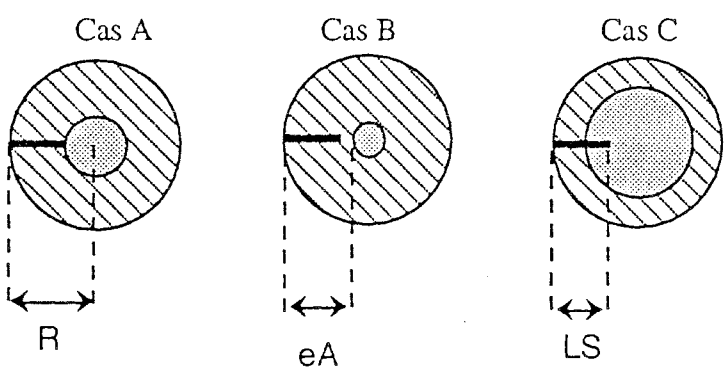


Figure 12. Schémas représentant trois situations possibles d'emplacement de la sonde par rapport à la section d'aubier (R : le rayon de la section ; eA : l'épaisseur d'aubier ; LS : longueur de sonde).

$$= \left[\frac{1}{\alpha} \cdot \frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T} \right]^{1/\beta} = \left[\frac{1}{\alpha} \cdot K \right]^{1/\beta} \qquad (2.5)$$

ΔT_m : l'écart de température maximale s'établit entre les deux sondes à débit de sève nul ;

ΔT : l'écart de température entre les deux sondes pour le flux de sève u

K : sans dimension, est appelé *index de flux.*

L'expérimentation montre que K est bien relié à la densité de flux (u). Une série d'étalonnages de ces capteurs sur des échantillons de tronc a conduit à une relation expérimentale entre K et u, qui est, dans les conditions expérimentales, **indépendante du type de bois étudié** (**Figure 11**). A la suite d'un ajustement non linéaire, Granier (1985) obtient la relation :

$$K = \frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T} = \alpha u^{\beta} = 0{,}0206 \cdot u^{0{,}8124} \quad (u \text{ en } 10^{-6}\ m^3.m^{-2}.s^{-1}) \quad (2.6)$$

On calcule alors le flux de sève total dans l'arbre par la relation :

$$F = 118{,}99 \cdot 10^{-6} \cdot K^{1{,}231} \cdot SA \qquad (2.7)$$

Avec

F : flux total dans l'arbre ($m^3.s^{-1}$)

SA : la surface de bois d'aubier (m^2)

En ce qui concerne le calcul du flux de sève total, le cas idéal serait la situation où l'épaisseur de l'aubier (eA) serait égale à la longueur utile de la sonde (**Figure 12a**). Autres cas à considérer (**Figure 12 b, c**) :

- cas B : eA> 2 cm

Même calcul que dans le cas A (l'équation **2.7**), mais on suppose que la sève circule à la même densité de flux dans la zone profonde que dans la zone mesurée.

- cas C : eA< 2 cm et rayon R> 2 cm

Le capteur intègre une zone où il y a circulation de sève de densité de flux u et une zone où la sève ne circule pas. On considère que la sève circule à une densité de flux moyenne u sur une épaisseur d'aubier fictive égale à 20 mm. On écrit que la surface échantillonnée (SA) est un anneau de rayon R et de largeur 2 cm :

$SA = \pi R^2 - \pi (R-2)^2 = 4\pi (R-1)$

Des sondes de longueur utile de 1 cm et 5 cm (la dernière contient 3 thermocouples) sont aussi utilisées (Granier & Claustres, 1989 ; Granier *et al.*, 1990), pour mesurer les flux de tiges de petit diamètre ou d'individus ayant une grosse épaisseur du bois d'aubier.

Notons que pour comparer des densités de flux entre arbres, il faut que la largeur du bois d'aubier soit supérieure ou égale à la longueur utile de sonde. Dans le cas contraire le capteur donne une valeur moyenne de la densité de flux de l'aubier et du bois de cœur.

2.2. Sources d'erreurs

2.2.1. Détermination de ΔT_m

La détermination de ΔTm, comme nous l'avons vu dans l'équation (**2.6**), est fondamentale pour le calcul du flux de sève. La source d'erreur principale de la méthode peut provenir de mauvaises estimations de ΔTm (Bobay, 1990).

a) Transpiration nocturne

Lorsque l'on trace l'évolution du ΔTm au cours du temps, on s'aperçoit que des conditions climatiques particulières (déficit de saturation de l'air nocturne élevé par exemple) conduisent en raison d'une transpiration nocturne à une sous-estimation du paramètre ΔTm. Afin d'éviter de prendre pour base de calcul des valeurs de ΔTm erronées, on estime ces valeurs de la manière suivante : l'estimation du terme ΔTm est réalisée pour chaque sonde en prenant l'enveloppe supérieure de la succession des maxima nocturnes sur une période de mesure de l'ordre de 7 à 10 jours.

b) Dérive des ΔTm

Dans la pratique, une dérive de ΔTm est parfois remarquée, c'est-à-dire que ΔTm augmente régulièrement au cours du temps (1 à 2 mois, parfois plus) et surtout lorsque l'arbre subit une sécheresse édaphique. Les causes probables sont : l'insertion de la sonde dans le xylème a provoqué un traumatisme dans ces tissus voisins : la nécrose et la cicatrisation du bois au contact de la sonde chaude peut entraîner une conductibilité thermique plus faible ; ou bien lorsque le déficit hydrique dans l'arbre est important, le bois se dessèche, ce qui diminue la dissipation (ou conduction) de chaleur, par conséquent augmente ΔTm.

En pratique, lorsque la tendance de dérive dépasse certaines limites, on peut repositionner les capteurs pour améliorer "l'environnement" de la sonde et avoir une meilleure mesure.

Ce phénomène de dérive intervient seulement dans certaines expériences, et dépend principalement de l'espèce, de l'individu et de la manipulation à la mise en place des sondes notamment lors du perçage de l'avant-trou au foret, etc... Avec un bon contrôle des mesures, ces sources d'erreurs peuvent être facilement éliminées.

2.2.2. Variations spatiales de la densité de flux dans le tronc

Toutes les méthodes thermiques qui mesurent le flux dans une partie de la section transversale du tronc supposent une uniformité du débit de sève sur toute la section d'aubier au niveau mesuré. Les sondes, notamment la sonde chaude peut cependant être située dans une zone du bois moins active pour des raisons pathologiques extérieurement indécelables. Cette "mauvaise position de la sonde" ne serait remarquable que comparativement à d'autres sondes.

Sachant qu'il existe toutefois une variabilité intra-arbre de la densité de flux de sève (variabilité azimutale, radiale, suivant la hauteur de la sonde sur le tronc...), l'idéal serait de vérifier systématiquement pour chaque espèce l'uniformité des débits de sève selon l'azimut et la profondeur radiale.

a) Variations azimutales

Grâce à la structure conductrice homogène composée essentiellement de trachéides, éléments dans lesquels les possibilités de transfert hydrique latéral sont importantes, et permettent d'uniformiser le flux de sève, les résineux ne présentent généralement pas de forte hétérogénéité des transferts d'eau selon différents azimuts.

Lassoie *et al.* (1977), Cohen *et al.* (1985) et Granier (1987) ont examiné cette variabilité chez le Douglas. Ces trois expériences montrent une bonne homogénéité du flux selon l'azimut dans le tronc.

Mais certaines essences forestières ont la particularité d'avoir le cœur excentré (pin maritime, par exemple), ce qui introduit une autre source d'incertitude et nécessiterait une étude détaillée de cet aspect.

b) Variations radiales

En réalité, la vitesse de la sève n'est pas toujours homogène dans l'aubier sur un axe radial. Chez les espèces à zone poreuse, le flux maximum se situe à la périphérie.

En ce qui concerne les résineux (espèces non-poreuses), Swanson (1967) montre que, sur un pin et un épicéa, la vitesse maximale n'est pas localisée dans le xylème le plus jeune, mais dans une zone plus âgée à 15-20 mm de profondeur. Cohen *et al.* (1985) décèlent, chez le Douglas, une augmentation puis une diminution de la vitesse de flux au fur et à mesure que l'on se rapproche du bois de coeur. En revanche, Granier *et al.* (1989) et El Hadj Moussa (1989) montrent une plus grande homogénéité du flux de sève selon l'axe radial chez le pin maritime.

L'avantage de la méthode thermique de Granier est de pallier à une partie la variabilité radiale en intégrant la vitesse de sève suivant l'axe radial sur la longueur utile du capteur.

c) Variations suivant la hauteur sur le tronc

La section conductrice décroissant avec la hauteur dans l'arbre, il est évident que la densité de flux au niveau le plus élevé est plus importante qu'en bas du tronc (Granier, 1987 ;

Claustres, 1987). Les flux totaux, calculés pour les deux niveaux sont du même ordre de grandeur tout au long de la journée. Néanmoins, les flux de sève aux deux niveaux ne sont pas toujours rigoureusement égaux et ces écarts pourraient avoir plusieurs origines selon Granier (1987) : l'erreur dans l'estimation de la section de bois d'aubier ; la mesure du flux de sève suivant un axe radial peut représenter de façon imparfaite le flux total ; enfin, probablement le caractère non conservatif du flux de sève dans le tronc de l'arbre.

Pour faciliter la comparaison des résultats, on a fixé le niveau de 1,3 m de hauteur comme référence des mesures de flux de sève.

2.2.3. Erreur d'estimation de la surface conductrice

Comme nous avons vu, cette méthode permet de calculer la densité de flux à partir d'une seule mesure de température (ΔT). Pour accéder au débit total, Granier (1987) estime la section du xylème en procédant par carottage dans le tronc. On a estimé l'erreur sur la section du bois à 10% chez le Douglas (Granier, 1987), à 9% chez l'épicéa (Lu & Granier, 1992) et chez le châtaignier à 2% (Bobay 1990). Cependant, cette pratique n'est aisée que pour des diamètres assez gros et dont la forme des cernes du bois est régulière (Bobay, 1990).

Pour des espèces ayant leur cœur excentré ou elliptique (comme le pin maritime), il vaut mieux doubler ou tripler le carottage, voire même planifier la section réelle après abattage de ces arbres si possible. El Hadj Moussa (1989) a comparé les valeurs de section d'aubier estimées par triple carottage sur des pins maritimes et les valeurs réelles. Il obtient une précision moyenne de l'ordre de 20% sur la section d'aubier d'un individu.

L'erreur faite sur la section d'aubier d'un arbre se répercute directement sur le calcul du flux de sève de l'arbre et du peuplement. Ce type d'erreur peut être évalué.

En pratique, chez les résineux (Douglas, épicéa, sapin, et pin maritime), le bois d'aubier se distingue très facilement du bois de cœur sur une carotte par son **aspect translucide**. Il existe aussi des colorants qui permettent de distinguer le bois de cœur pour les conifères, mais ces colorants sont souvent spécifiques à une espèce.

Pour les espèces à zone poreuse, le chêne par exemple, la partie où les vaisseaux ne sont pas bouchés, est considérée comme la zone de bois d'aubier.

2.3. Critiques de la méthode de Granier

La méthode thermique de mesure du flux de sève brute mise au point par Granier (1985) présente :

a) des avantages

- la mesure du flux de sève peut être réalisée en continu ;
- la faible inertie thermique permet d'effectuer des mesures quasiment instantanées ;
- la sensibilité en conditions de flux faibles reste acceptable ;

- le flux de sève est intégré suivant l'axe radial sur la longueur utile du capteur ;

- faible coût, facilité de mise en place, et précision (10%)

- la méthode ne nécessite qu'une seule mesure de ΔT, ce qui permet la mise en place d'un nombre important de capteurs, sur plusieurs arbres ou différentes parties d'un arbre ; il est ainsi possible d'étudier la variabilité spatiale des transferts hydriques aussi bien dans un arbre (Granier & Claustres, 1989) que dans un peuplement forestier, et d'estimer la transpiration des peuplements forestiers ;

- la faible dérive dans le temps des capteurs permet d'envisager leur utilisation à long terme pour estimer la transpiration d'un peuplement.

- l'utilisation de cette méthode conduit à la destruction d'une partie du xylème très limitée (trou de diamètre de 2,1 mm) pour l'insertion des deux sondes et à un échauffement allant jusqu'à 10 ou 14 °C par rapport au milieu. Bobay (1990) montre que les expériences menées sur des brins de châtaignier pendant 3 ans ne présentent aucune perturbation visible, ni pathologique, ni physiologique que ce soit du fonctionnement hydrique ou de la croissance.

b) des inconvénients

- pour calculer le flux hydrique total de l'arbre ou du peuplement, elle demande la mesure de la surface conductrice qui contribue à des erreurs de mesure quantifiables ;

- elle nécessite des connaissances de la structure du bois (largeur d'anneau du bois d'aubier, homogénéité des transferts hydriques sur la section conductrice ...) pour le calcul du flux total. Lorsque la largeur du bois d'aubier est nettement supérieure à 20 mm, des sondes longues peuvent être utilisées. Toutefois, ce type de sonde demande une fabrication plus complexe (plusieurs thermocouples montés en parallèle).

Conclusion du Chapitre 2

La méthode des impulsions de chaleur est discontinue dans le temps (le pas de temps est relativement important) et rend impossible les mesures lorsque le flux de sève est faible, notamment en condition de stress hydrique. Son caractère de mesure ponctuelle dans le xylème rend difficile le calcul du flux hydrique total. De plus, les relations d'étalonnages varient selon les espèces.

Bien que les méthodes du bilan thermique présentent l'avantage de mesurer le débit dans un tronc (ou une tige) sans avoir recours à la section de bois conducteur, elles sont limitées par la complexité de fabrication, de mise en place, et elles nécessitent davantage de mesures de température pour une valeur de flux. Leur emploi est aussi limité par la taille du tronc (Steinberg *et al.*, 1990b et Fichtner & Schulze, 1990), ou les perturbations importantes et la sophistication du système de régulation (Cermak & Kucera, 1981).

La méthode de Granier donne une évaluation du flux transpiratoire des arbres en conditions naturelles à un pas de temps suffisamment fin pour être compatible avec les études physiologiques. Sa meilleure sensibilité aux variations de flux permet d'évaluer l'effet d'un

stress hydrique. De plus, sa fabrication simple, son coût réduit et sa mise en œuvre facile permettent une utilisation extensive : nombre important de points de mesure, installation de capteurs en haut des arbres, expérimentations de très courtes ou très longues durées. Bref, c'est une méthode possédant des avantages encourageants pour des études physiologiques sur les arbres et les peuplements forestiers.

DEUXIEME PARTIE

ETUDES EXPERIMENTALES

Trois expérimentations principales ont été réalisées au cours des années 1988 à 1990.

I, Expérimentation sur les **semis** de 9 et 14 mois, réalisée en conditions contrôlées au laboratoire en 1989.

II, Expérimentations sur les **jeunes plants** âgés de 5 à 6 ans, réalisées en conditions contrôlées au laboratoire en 1988 et 1989.

III, Expérimentation sur les **arbres adultes**, réalisée en conditions naturelles dans le massif Vosgien en 1990.

CHAPITRE TROIS

Tableau 5. Tableau récapitulatif des matériels et du dispositif

Espèces : étudiées	Epicéa (*Picea abies*) Sapin (*Abies alba*) Pin (*Pinus sylvestris*)	semis & jeunes plants de même provenances

Semis	Jeunes plants
âgé de 9 & 14 mois	5-6 ans
(Volume de bac : 12 litres)	Volume du conteneur : 35 litres
7 bacs / espèce	15 conteneurs /espèce
	Pin : 1 plant / conteneur Epicéa et Sapin : 2 plants

Traitements

Traitements	**Potentiel du sol (MPa)**	**Semis en 1989** Nombre de bacs	**Jeunes plants** Nombre de conteneurs	
			en 1988	en 1989
Témoin	-0,02	3	5	3
Sécheresse modérée	-0,2	2	5	0
Sécheresse sévère	-1,0	2	5	5

Emploie du temps d'expérience en conditions contrôlées

	En 1987	**En 1988**	**En 1989**
Semis	/	En mars: 1° semis seul le sapin retenu En Aôut: 2° semis	Mesure : 10/5 - 20/7 3 cycles de "dessèchement - réhydratation"
Jeunes plants	En Décembre: Transplantation des plants de 4-5 ans	Mesure : 31/8 -3/11	Mesure: 21/8 - 5/12 3 cycles de "dessèchement - réhydratation"

CHAPITRE 3. Etudes du comportement hydrique des semis et des jeunes plants en conditions contrôlées

1. Présentation du dispositif expérimental (Tableau 5)

1.1. Matériel végétal

1.1.1. Description des origines

Les expérimentations ont été effectuées sur 3 espèces de conifères (*Abies alba, Picea abies et Pinus sylvestris*) aux deux stades essentiels de la vie de l'arbre : semis (9 et 14 mois), jeunes plants (5-6 ans). Afin de pouvoir comparer nos résultats, nous avons travaillé sur des semis et des jeunes plants de même origine. Les origines de ces matériels sont présentées dans l'annexe 2.

1.1.2. Plantation et fertilisation des jeunes plants

En décembre 1987, 30 plants par espèce pour les épicéas et les sapins et 15 plants de pin, soit 75 plants au total, ont été plantés dans 45 conteneurs en plastique, percés au fond (35 litres, diamètre de 35 cm). Ils ont été installés dans la serre dite "hors gel" (les températures suivent les cycles diurnes, 5°-25°C, 80% du rayonnement naturel) pendant toute la période d'expérimentation. Les plants ont été arrosés régulièrement jusqu'au terme des mesures.

Une solution fertilisante organique SOLUGENE, à raison d'1 ml/10l, a été apportée régulièrement pendant les saisons de végétation 1988 et 1989 aux jeunes plants. En raison de la sécheresse imposée, les plants n'ont pas été fertilisés pendant la période de mesure.

Le substrat était un mélange de terre tamisée (50% en volume), de sable (25%) et de tourbe fertilisée (25%). La terre a été prélevée d'un horizon A_1 d'un sol de la forêt d'Amance. Les caractéristiques hydriques du substrat ont été visualisées par la courbe pF/humidité préétablie au moyen d'une presse à membrane (Annexe 3). Une courbe par conteneur a été établie, soit 45 courbes au total.

1.1.3. Plantation et fertilisation des semis (1988)

Le premier semis a eu lieu en Mars 1988. Les graines des 3 espèces ont été semées dans 21 bacs en plastique percés au fond (40x30x10 cm) : 7 bacs par espèce. Les plants ont été élevés dans la serre chaude pendant l'hiver, pour accélérer leur croissance. En raison d'une infection de champignons, seuls les semis de sapin ont pu être utilisés pour l'expérience.

Tableau 6. Tableau récapitulatif des mesures effectuées et des échantionnages pour les expériences en conditions contrôlées.

Phénomène décrit	Méthode utilisée	Echantionnage		
		Semis	Jeune plant	
		En 1989	En 1988	En 1989
Etat hydrique du sol Humidité pondérale	utilisation des relations pF/Humidité pondérale	1 courbe/semis 2 corbes au totale	1 courbe/conteneur 45 courbes au totale	
Etat hydrique des plants potentiel hydrique	chambre à pression	3-4 plantes par conteneur	5-6 rameux (aiguilles) par conteneur	2-4 rameux (aiguilles) par conteneur
Transpiration	méthode pondérale	tous les conteneurs	tous les conteneurs	
Conductance stomatique	poromètre Licor-1600		5-6 rameux par conteneur	
Echange gazeux	Licor-6200	5-6 plantes par conteneur		5 rameux par conteneur
Conductance hydraulique	analogie électrique	tous les plants	tous les plants	tous les plants
Conductivité hydraulique du xylème				22 plants à la fin d'expèrience
Croissance et biomasse			tous les plants	tous les plants

Le deuxième semis a eu lieu en Août 1988. Afin d'éliminer les champignons, les graines des 3 espèces ont été traitées avec l'Oxygiunolate de cuivre et le substrat stérilisé à 180°C. Les graines des 3 espèces ont ensuite été semées dans 21 bacs en plastique percés au fond (40x30x10 cm). Les plants ont été cultivés dans la serre chaude afin d'accélérer leur croissance.

Les semis ont été fertilisées comme les jeunes plants en 1988 et 1989.

Un substrat de même composition que pour les jeunes plants a été utilisé pour l'expérience de semis. Une courbe de pF/humidité pondérale (HP%) a été effectuée sur un échantillon de chaque mélange.

1er semis : $pF = 5,997 - 0,250*HP + 0,004*HP^2$ ($r^2= 0,988$).

2ème semis : $pF = 5,637 - 0,186*HP + 0,001*HP^2$ ($r^2=0,997$).

1.2. Descriptions des techniques et méthodes de mesures (Tableau 6)

1.2.1 Contrôle de l'état hydrique du sol et des plants

La sécheresse débute par arrêt des arrosages, et le dessèchement est piloté en jouant sur l'humidité pondérale du sol à partir de la courbe pF/humidité. Le potentiel hydrique du sol (Ψs) est estimé ensuite par la relation : Ψs (MPa) = $10^{(pF-4)}$.

1.2.2 Mesure de l'état hydrique des plants

L'état hydrique des plants est caractérisé par la mesure du potentiel hydrique (Ψ) des rameaux ou des aiguilles à la bombe à pression (Scholander *et al.*, 1965). Le rameau sectionné (pour l'épicéa et le sapin) ou l'aiguille détachée à la main (pour le pin) sont immédiatement introduits dans la bombe à pression, et une pression augmentant à une vitesse de 0,3 à 0,5 MPa/min est appliquée.

Le potentiel maximum mesuré en fin de nuit (avant le lever du soleil) est représentatif de "l'état de contrainte hydrique en début de journée" (Hinckley & Ritchie, 1973). Ce potentiel, appelé potentiel de base (Ψb), intègre à la fois la disponibilité en eau du sol et l'état d'hydratation de l'arbre acquis au cours des jours précédents. Le potentiel de base est particulièrement utile pour représenter l'évolution dans le temps des possibilités d'approvisionnement en eau du végétal (Aussenac *et al.*, 1984).

Dans la chambre climatisée, après l'allumage de la lampe, le potentiel hydrique chute rapidement, et atteint une valeur minimale en 1 à 2 heures ; cette valeur minimale (Ψm) persiste

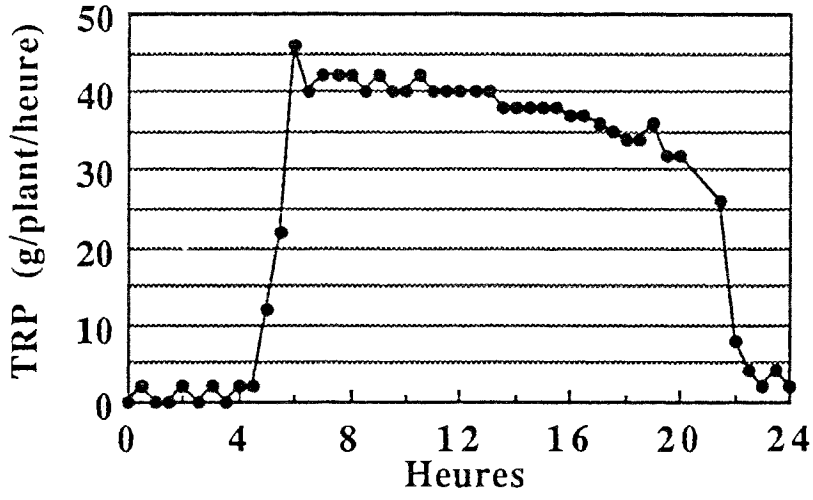


Figure 13. Exemple d'évolution journalière de la transpiration (TRP) d'un sapin en chambre climatisée.

pendant toute la période de lumière (Grieu, 1982). La **figure 13** montre que la transpiration reste quasiment stable pendant la période de lumière.

1.2.3. Mesure de la conductance stomatique (gs)

Un poromètre LI-1600 (LICOR, Inc., USA) a été utilisé pour mesurer la conductance stomatique (gs, $cm.s^{-1}$, ou $mmol.m^{-2}.s^{-1}$). Dans toutes nos expérimentations la résistance de la couche limite a été négligée.

1.2.4. Mesures des échanges gazeux

En 1989, des mesures d'échanges gazeux ont été effectuées au moyen d'un système portable de mesures des échanges gazeux en circuit fermé (LI-6200, LICOR, Inc., USA). Ce système peut fournir les valeurs de l'assimilation nette de CO_2 (A, µmoles de CO_2 $m^{-2}.s^{-1}$) et de la conductance foliaire pour la vapeur d'eau (gs, $mmoles.m^{-2}.s^{-1}$), ainsi que tous les paramètres climatiques.

Pour les jeunes plants : 5 rameaux ont été choisis et utilisés pendant toute la durée de l'expérience ; les surfaces foliaires n'ont donc été mesurées qu'en fin d'expérience.

Pour les semis : les mesures ont été réalisées sur les plantes entières, immédiatement après excision au collet. Une étude préliminaire sur ces 3 espèces a montré que les mesures réalisées avant et après l'excision (< 3 minutes) donnent les valeurs de gs et de A sensiblement identiques, ce qui nous a permis d'utiliser cette méthode pour notre étude.

1.2.5. Transpiration des plants

La méthode pondérale a été utilisée pour les mesures de la transpiration.

Pour les semis, le bac a été pesé par une balance électrique Sartorius (précision de 0,1g) régulièrement tous les 2 à 3 jours, le matin et à la fin de la journée.

Pour les jeunes plants, une balance électrique Mettler PK60 (précision de 1g) a été utilisée. La balance était connectée à un système d'acquisition du poids chaque 30 min.

Lors des journées de mesure des échanges gazeux et des potentiels, les conteneurs ont été pesés le matin et en fin de journée. De plus, une mesure en continu a été réalisée chaque jour sur un conteneur différent.

Suppression de l'évaporation du sol :

Pour les jeunes plants : en 1988, les conteneurs ont été couverts avec des couvercles en polystyrène. En 1989, nous avons couvert le sol avec une couche de 3-4 cm des billes d'argile (diamètre de 1-1,5 cm).

Pour les semis : le sol a été couvert d'une couche (2 cm d'épaisseur) de billes polystyrène (diamètre de 0,4 cm).

1.2.6. Conductance hydraulique spécifique (gL)

Dans le Chapitre 1, nous avons défini ce paramètre. Précisons que pour les plants mesurés dans la chambre climatisée, Ψm reste relativement stable au cours de la "journée". Dans ce cas, on peut calculer gL par la formule suivante : gL(base) = TRP/(Ψb-Ψm) ou gL(sol) = TRP/(Ψs-Ψm) avec TRP : transpiration par unité de surface foliaire.

1.2.7. Mesures de conductivité hydraulique (Kh)

Ce paramètre a été décrit dans le chapitre 1, nous rappelons rapidement le principe, l'appareillage et la procédure de mesures.

Principe et appareil : le principe consiste en la mesure du flux d'eau F qui traverse un segment végétal en présence d'une certaine pression hydrostatique (typiquement moins de 0,01 MPa, ou 1 m d'eau).

La conductivité hydraulique (Kh) est donnée par la formule suivante (voir Annexe 4) :

$$Kh = \frac{F*L}{\Delta P} * \frac{\eta_{T°C}}{\eta_{20°C}} \quad (Kg.m.s^{-1}.MPa^{-1}) \qquad (3\text{-}1)$$

avec

Kh : conductivité hydraulique standardisée à 20°C

F : flux d'eau qui traverse le segment de tissu végétal ($Kg.s^{-1}$)

L : longueur du segment de tissu végétal (m)

$\eta_{T°C}$, $\eta_{20°C}$: viscosité de l'eau à la température de T°C et 20°C (Pa.s)

ΔP : gradient de pression entre les deux extrémités du segment (MPa)

Conductivité spécifique Ks : conductivité hydraulique divisée par la surface de section radiale, S (m^2) : Ks = Kh/S ($Kg.m^{-2}.s^{-1}.MPa^{-1}$), qui est proportionnelle à la perméabilité ($Ks*\eta_{20°C}$).

Procédure de mesures :

Les échantillons (segments de tige ou racine) d'environ 2 cm de long sont excisés sous l'eau, écorcés avec l'ongle, recoupés avec une lame à rasoir et ajustés dans des tuyaux en plastique des rampes de conductivité (Annexe 5). Pour stabiliser la température de mesure, les rampes sont placées dans un bac rempli d'eau à température connue. La mesure de l'échantillon est réalisée sous une pression hydrostatique (60 cm de hauteur d'eau, environ 6 kPa) avec l'eau distillée, dégazée, acidifiée (0,1% de HCL, pH=2) et filtrée à 0,22 µm. Le flux d'eau qui traverse l'échantillon est mesuré par une balance analytique. En connaissant la longueur de l'échantillon, on calcule la conductivité initiale Ki à partir de la formule (1). Le même échantillon est ensuite perfusé sous une pression de 0,1 MPa avec de l'eau distillée, dégazée, acidifiée et filtrée. Suite à une perfusion de 20 min, on mesure la nouvelle conductivité dans les mêmes conditions que celles utilisées lors de la mesure de Ki. On répète alors le cycle perfusion 20 min / mesure jusqu'à ce que la conductivité atteigne une valeur maximale (Km). On exprime alors l'embolie par le pourcentage de perte de conductivité hydraulique dans chaque segment $100*(1 - K_i/K_m)$. A la fin des mesures de conductivité, la longueur et le diamètre des échantillons sont mesurés. Rappelons que dans § 2 du chapitre 3, la conductivité Kh présentée est la valeur maximale (Km).

1.2.8. Détermination de la surface foliaire

La surface des aiguilles est mesurée avec un planimètre (Delta-T Area Meter) après section du rameau échantillon. La surface réelle est estimée en tenant compte de la distribution des stomates, par les relations ci-dessous :

Surface foliaire effective = a * Surface projetée mesurée par le planimètre

avec

a : cœfficient spécifique : 1,0 pour sapin, 2,57 pour le pin selon le géométrie des aiguilles et la répartition des stomates, et 2,6 pour l'épicéa (selon Oren *et al.*, 1986).

Pour les jeunes plants, en raison de la continuité de l'expérience en 1988 à 1989, la surface foliaire du plant entier en 1988 a été estimée indirectement par une relation allométrique établie sur un lot de 10 plants par espèce réservé à cet effet.

En 1989, à la fin de l'expérience, la surface réelle a été évaluée en utilisant le rapport surface foliaire/poids sec pour tous les plants.

1.2.9. Croissance et biomasse

Le suivi de la croissance a été effectué tout au long des expériences ; à la fin des expériences, la biomasse de différentes parties de chaque plant a été mesurée séparément.

1.3. Protocole de mesures

Les modalités de traitements (**Tableau 5**) :

Il s'agit de déshydrater les semis ou les jeunes plants à 3 niveaux de contrainte hydrique différents : témoin, sécheresse modérée et sécheresse sévère. Ces niveaux d'état hydrique ont été pré-définis :

- les témoins ont été arrosés à la capacité au champ tous les deux jours ;

- pour le traitement de sécheresse modérée, les arrosages ont été stoppés lorsque le potentiel du sol a atteint -0,2 MPa (pF=3,3) ; ensuite, ce potentiel a été maintenu pendant plusieurs jours par arrosage partiel, puis réhydraté à la capacité au champ.

- pour le traitement de sécheresse sévère, les arrosages ont été arrêtés lorsque le potentiel du sol a atteint -1,0 MPa (pF=4,0) puis le potentiel a été ramené à la capacité au champ.

Plusieurs cycles de sécheresse ont été appliqués selon les expériences (Annexe 6).

1.3.1. Expérience préliminaire en 1988

En 1988, les mesures ont été réalisées dans une chambre climatisée (Annexe 7). En raison de la surface limitée de cette chambre, les plants ont été mesurés "en rotation", c'est-à-dire que chaque semaine nous avons mesuré 2/5 des plants. Une semaine-type est présentée dans l'annexe 8.

1.3.2. Expérience en 1989

Les mesures ont été effectuées toutes les semaines dans une "nouvelle" chambre climatisée (Annexe 7). Une semaine-type est présentée dans l'annexe 8.

sur les semis

En Mai 1989, touts les plants de deuxième semis (âgés alors de 9 mois) et les sapins de premier semis (âgés alors de 14 mois) ont été utilisés pour l'expérience.

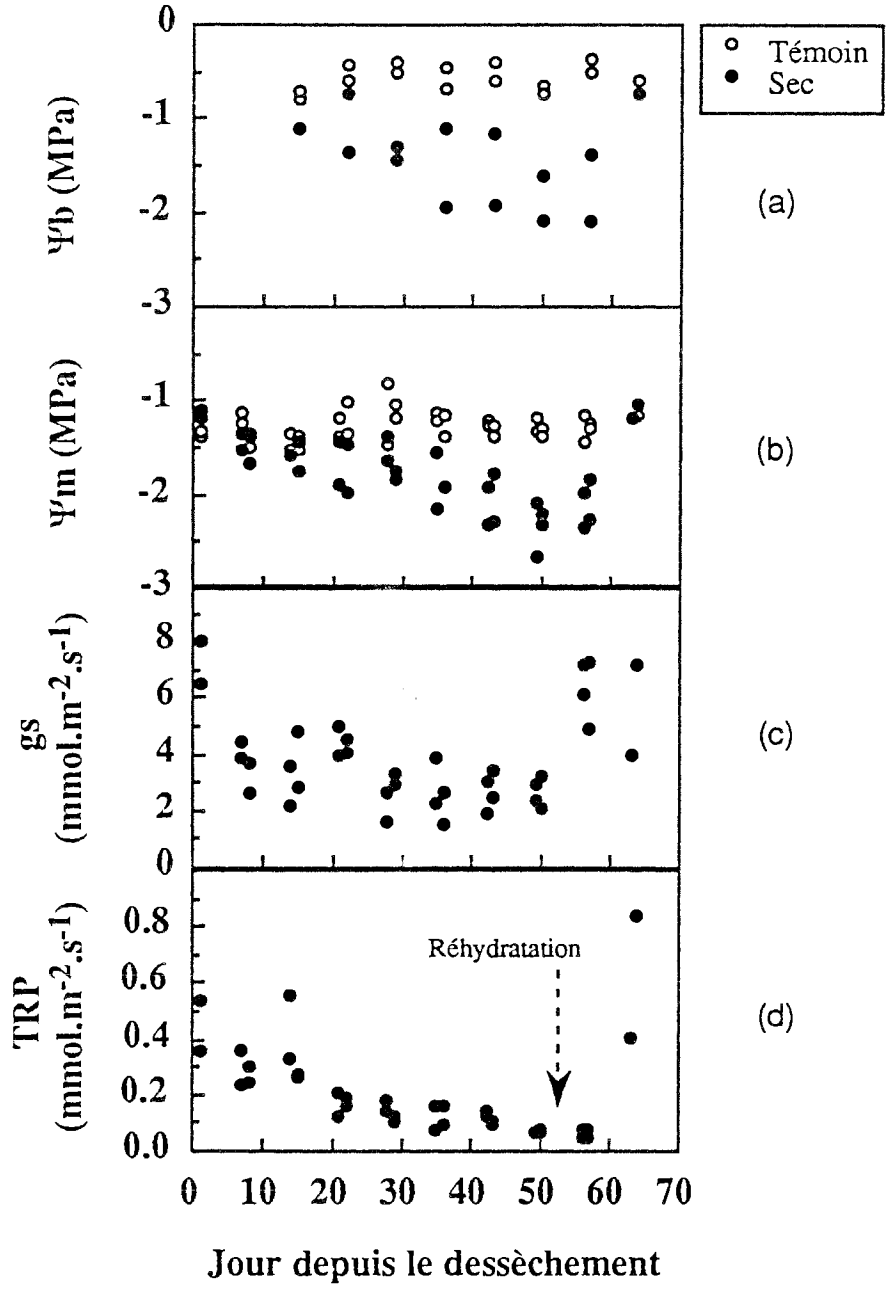


Figure 14 : Evolution des paramètres hydriques mesurés en fonction du temps (nombre de jours depuis le début du dessèchement) ; exemple du sapin. Notons une bonne récupération du fonctionnement stomatique et de la transpiration après la réhydratation (intervenue entre les jours 52 et 60).

sur les jeunes plants

Une campagne de mesure a eu lieu entre le 21/8 et le 5/12. En raison de la lourdeur de la manipulation, seuls les traitements "témoin" et "sécheresse sévère" ont été retenus. Au cours des deux premiers cycles, les plants (1 ou 2 témoins, et 2 ou 3 secs selon la place disponible) ont été mesurés alternativement. Dans le troisième cycle de sécheresse, pour avoir un meilleur suivi de l'évolution des paramètres mesurés, nous avons uniquement travaillé sur 2 conteneurs de témoins, et 5 conteneurs du traitement de sécheresse sévère.

Remarque : dans ce chapitre, sur certaines figures, nous avons trace les courbes à la main pour illustrer simplement la tendance d'évolution.

2. Résultats

2.1 L'expérience préliminaire en 1988 sur les jeunes plants : effet d'une contrainte de transplantation et d'une sécheresse édaphique

En septembre 1988, 9 mois après transplantation des plants, nous avons imposé une sécheresse édaphique par arrêt de l'arrosage sur les arbres du traitement sec. L'annexe 9 montre que la reprise de croissance racinaire est différente selon les espèces : très précoce pour le pin (début à mi-février 1988) et plus tardive pour le sapin (1er au 21 mars 1988), plus hétérogène pour l'épicéa (40 jours séparent le premier arbre ayant régénéré des racines et le dernier). Les débourrements semblent plus homogènes chez ces trois espèces en 1988. Les mesures n'ont commencé que lorsque la croissance des rameaux a été terminée.

2.1.1 Evolution dans le temps des paramètres mesurés : cas du sapin (en 1988)

L'évolution des paramètres hydriques mesurés est qualitativement comparable pour les plants des trois espèces ; nous présentons dans ce paragraphe l'exemple du sapin.

La mesure du potentiel de base (Ψ_b) n'a commencé que 15 jours après la suppression de l'arrosage des arbres du traitement sec. La sécheresse édaphique s'est installée progressivement (**Figure 14a**). Le potentiel de base des arbres témoins reste relativement élevé, entre -0,3 et -0,7 MPa. Ces valeurs maximales des potentiels de base mesurées lorsque les plants étaient bien alimentés en eau semblent très faibles par rapport celles des feuillus, mais chez les conifères c'est un phénomène assez général dont la cause n'est pas complètement claire (Aussenac & Granier, 1978 ; Loustau *et al*, 1990 ; Ritchie & Hinckley, 1975). Celui des arbres secs diminue en 25 jours de -1,0 à -2,0 MPa environ, puis se stabilise autour de cette valeur ; le minimum atteint est d'environ -2,2 MPa. En raison de la vitesse de dessèchement différente des conteneurs probablement liée aux différences de surfaces foliaires, il existe à une date donnée une forte variabilité entre les arbres pour tous les paramètres mesurés. La réhydratation

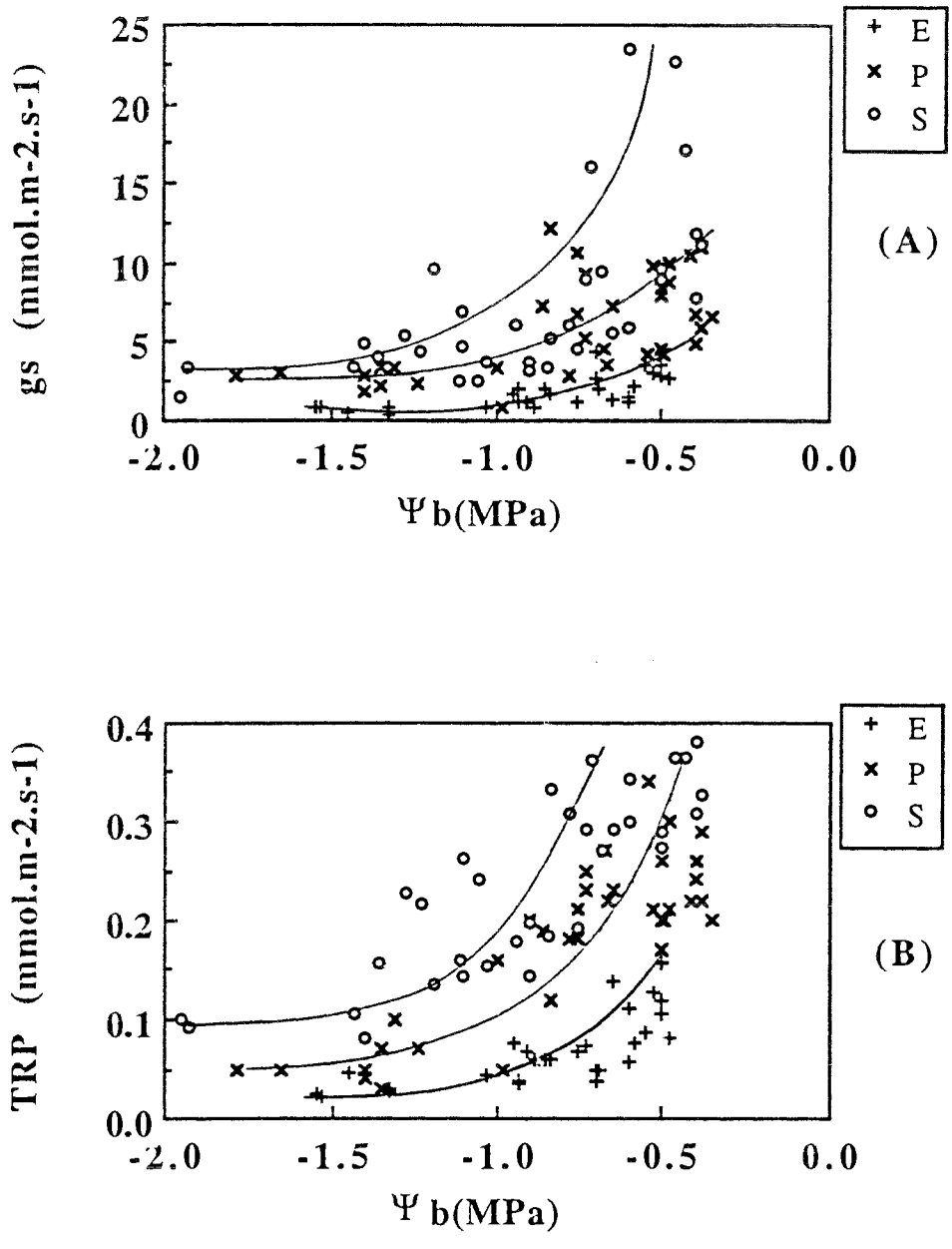


Figure 15 : Comparaison entre le pin (×), le sapin (○) et l'épicéa (+) des évolutions en fonction du potentiel de base (Ψb) : a) de la conductance stomatique maximale (gs) et b) de la transpiration (TRP). Résultats de l'expérience de 1988. Les courbes ont été tracées à la main.

a commencé entre les jours 52 et 60 selon les arbres. Le potentiel de base du traitement sec remonte alors et rejoint le niveau des témoins.

La **figure 14b** montre les évolutions du potentiel minimum des deux traitements. Le potentiel minimum des arbres témoins se stabilise vers -1.2 MPa alors que celui des secs diminue progressivement de -1,2 à -2,3 MPa avant la réhydratation.

La conductance stomatique (gs) a chuté très précocement dans les dix jours après suppression des arrosages (**Figure 14c**) : elle passe de 7 à 3 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$; elle diminue ensuite plus progressivement jusqu'au plus fort de la sécheresse, où elle atteint alors 2 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$. La réhydratation a également fait remonter immédiatement gs à sa valeur initiale.

La diminution de la transpiration (**Figure 14d**) semble plus progressive et la réhydratation n'a pas eu d'effet immédiat (vers le jour 57). Au jour 62, la transpiration atteint ou dépasse la valeur initiale, probablement en raison des mesures en rotation (variabilité entre les conteneurs).

2.1.2. Comparaison entre espèces de l'effet de la sécheresse sur le fonctionnement hydrique (en 1988)

La **figure 15a** illustre la relation entre la conductance stomatique et l'intensité de la sécheresse du sol, exprimée par le potentiel de base (Ψ_b), pour les trois espèces étudiées. Malgré les fortes variabilités dues à la discontinuité des mesures (plants en rotation), nous pouvons noter que :

- le classement des espèces par ordre de conductance stomatique maximale est le suivant :

1. : sapin avec 20 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$

2. : pin avec 10 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$

3. : épicéa avec seulement 5 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$

- si nous traçons une courbe moyenne, il apparaît que, au-delà de Ψ_b=-0,8 MPa, gs ne diminue pratiquement plus (stomates fermés). Seul le sapin semble présenter une régulation plus tardive que le pin et l'épicéa.

Lorsque nous comparons la transpiration des plants, le nuage de points est davantage éclaté et les espèces se distinguent mieux (**Figure 15b**). En ce qui concerne la valeur maximale, la même classification que pour les gs est retrouvée : le sapin possède une plus forte transpiration (valeur moyenne à 0,35 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$). L'épicéa, avec des valeurs maximales de seulement 0,15 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$, transpire beaucoup moins que le sapin et le pin. L'épicéa apparaît plus sensible à la sécheresse, puisque sa transpiration est très réduite dès que le

Tableau 7. Comparaison des conductances hydrauliques spécifiques (gL(base) et gL(sol))

(A) en 1988 sur les jeunes plants

Espèce	Traitement	Ψb (MPa)	gL (surface foliaire) (10^{-10}.mol.m-2.s-1.Pa-1)		Rs-r / Rs-f
			gL(base)	gL(sol)	
Pinus sylvestris	Témoin	-0,4 ± 0,1aA	5,1 ± 1,9aA	2,6 ± 0,8aA	0,49±0,12
	Sécheresse modérée	-0,7 ± 0,1b	5,6 ± 4,3a	2,1 ± 0,8b	
	Sécheresse sévère	-1,4 ± 0,2c	1,9 ± 1,2b	1,0 ± 1,1c	
Abies alba	Témoin	-0,5 ± 0,1aA	4,1 ± 1,1aB	2,6 ± 0,6aA	0,36±0,10
	Sécheresse modérée	-0,8 ± 0,1b	3,7 ± 1,5a	1,8 ± 0,6b	
	Sécheresse sévère	-1,3 ± 0,3c	1,0 ± 1,1b	0,9 ± 0,4c	
Picea abies	Témoin	-0,4 ± 0,1aA	2,0 ± 0,7aC	1,0 ± 0,4aB	0,50±0,10
	Sécheresse modérée	-0,8 ± 0,1b	1,7 ± 2,4ab	0,6 ± 0,3b	
	Sécheresse sévère	-1,4 ± 0,2c	0,6 ± 0,3c	0,2 ± 0,1c	

(B) en 1989 sur les grands plants

Espèce	Traitement	Ψb (MPa)	gL (surface foliaire) (10^{-10}.mol.m-2.s-1.Pa-1)		Rs-r / Rs-f
			gL(base)	gL(sol)	
Pinus sylvestris	Témoin	-0,4 ± 0,1aA	23,6 ± 12,0aA	7,8 ± 3,6aA	0,64±0,14
	Sécheresse	-1,2 ± 0,4b	5,5 ± 3,9b	3,9 ± 3,5a	
Abies alba	Témoin	-0,4 ± 0,1aA	14,3 ± 8,1aB	8,9 ± 5,2aA	0,38±0,10
	Sécheresse	-1,0 ± 0,3b	7,6 ± 10,0b	2,8 ± 1,7b	
Picea abies	Témoin	-0,4 ± 0,1aA	14,0 ± 8,0aB	6,7 ± 3,5aA	0,49±0,17
	Sécheresse	-0,9 ± 0,2b	9,4 ± 4,2a	6,1 ± 2,8a	

Note :

* gL(base) =TRP/(Ψm-Ψb) et gL(sol) = TRP/ (Ψm - Ψs).

** Rs-r / Rs-f : rapport de la résistance sol-racine (1/gL(base)-1/gL(sol)) sur la résistance sol-feuille (1/gL(sol)).

*** La valeur moyenne (±l'écart-type) est présentée. Pour la même espèce, les données ayant la même lettre (a,b,c) indiquent que la différence entre traitements n'est pas significative (P≤0,05). Entre espèces, les données des témoins ayant la même lettre (A,B,C) indiquent que la différence entre espèces n'est pas significative (P≤0,05).

potentiel de base atteint -0,8 MPa. Pour le sapin, la baisse de transpiration semble plus progressive, la valeur minimale étant atteinte après -1,5 MPa. Le pin a un comportement intermédiaire, avec un minimum atteint à environ -1,5 MPa, proche du sapin. Néanmoins, sachant que ces valeurs de gs et de TRP sont déjà très faibles, de telles comparaisons sont délicates.

Dans le **tableau 7**, nous avons regroupé les résultats selon le niveau de potentiel de base ; la conductance hydraulique spécifique a aussi été calculée. Nous pouvons remarquer que la conductance hydraulique entre l'interface sol-racine et la feuille (gL(base)) est 1,6 à 2 fois plus importante que la conductance hydraulique du sol à la feuille (gL(sol)). En d'autres termes, 50 à 60% de la résistance hydraulique sur le trajet sol-feuille se situe entre le sol et la racine. Cette forte résistance peut être liée à la crise de transplantation, le système racinaire des plants n'ayant pas encore colonisé le volume total du conteneur. Par ailleurs, la sécheresse a également fait considérablement diminuer les conductances hydrauliques, gL(base) et gL(sol). Nous reviendrons sur ce point plus loin.

Conclusion de l'expérience de 1988

Dans cette expérience, notre objectif était d'étudier l'influence de la contrainte de transplantation sur le fonctionnement hydrique et la sensibilité des plants à la sécheresse. Ces résultats nous permettent de constater que :

- 9 mois après la transplantation, ces trois espèces semblent avoir une capacité de transpiration très faible. La comparaison avec des plants bien enracinés sera effectuée lors de la présentation des mesures de 1989.

- Ces plants semblent très sensibles au dessèchement du sol et particulièrement l'épicéa. Au contraire, le sapin présente une régulation stomatique plus tardive et se comporte assez bien pendant la phase de dessèchement, en maintenant des valeurs de transpiration assez élevées (le même résultat a été obtenu par Aussenac, 1980). Ceci est probablement attribuable à la croissance de son système racinaire plus importante que chez l'épicéa ou le pin (cf **tableau 10**).

- En ce qui concerne la croissance, le **tableau 8** montre qu'à la fin de l'année 1988, les croissances en diamètre ou en hauteur ne sont pas significativement différentes entre les traitements ($p<0,05$), à l'exception de la croissance en hauteur du pin. Cette absence d'effet sécheresse sur la croissance semble liée à la phénologie de l'arbre ; en effet, l'arrêt de croissance apparaît plus précoce sur les épicéas et les sapins et intervient effectivement avant le commencement de la sécheresse. Quant au pin, il semble avoir prolongé sa croissance pendant l'expérience. Généralement, la croissance en diamètre peut être affectée par une sécheresse tardive ; ici, il semble que la sécheresse modérée n'ait pas eu d'effet. En revanche, la sécheresse

Tableau 8. Comparaison de la croissance annuelle en diamètre et en hauteur des plants de différents traitements pour les saisons de 1988 et de 1989.

A) En 1988 (trois traitements)

Traitement	Croissance en diamètre (mm)	Croissance en hauteur * (cm)
Epicéa témoin	1,9±0,6	8,4±2,2
Epicéa sécheresse modérée	1,8±0,4	7,0±2,9
Epicéa sécheresse sévère	1,7±0,4	7,3±1,7
Sapin témoin	1,5±0,6	7,0±2,0
Sapin sécheresse modérée	1,6±0,8	5,8±2,6
Sapin sécheresse sévère	0,7±0,4	6,2±1,3
Pin témoin	2,5±0,7	28,2±4,3a
Pin sécheresse modérée	2,2±2,0	23,8±5,4b
Pin sécheresse sévère	1,1±0,5	17,2±2,8c

* Pour la même espèce, seuls les pins présentent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre traitements sur la croissance de a hauteur.

B) En 1989 (deux traitements)

Traitement	Croissance du diamètre (mm)	Croissance de la hauteur (cm)
Epicéa témoin	5,2±0,8	12,4±2,2
Epicéa sec	3,5±1,5	10,2±3,4
Sapin témoin	6,0±0,3	7,6±0,7
Sapin sec	4,9±0,5	6,1±3,3
Pin témoin	8,6±2,6	32,5±9,2
Pin sec	7,9±4,2	31,1±12,0

* La différence entre traitements au sein d'une même espèce n'est pas significative ($p \leq 0,05$).

sévère a marqué davantage la croissance, au moins pour le sapin et le pin, même si les différences ne sont pas significatives ($P<0,05$).

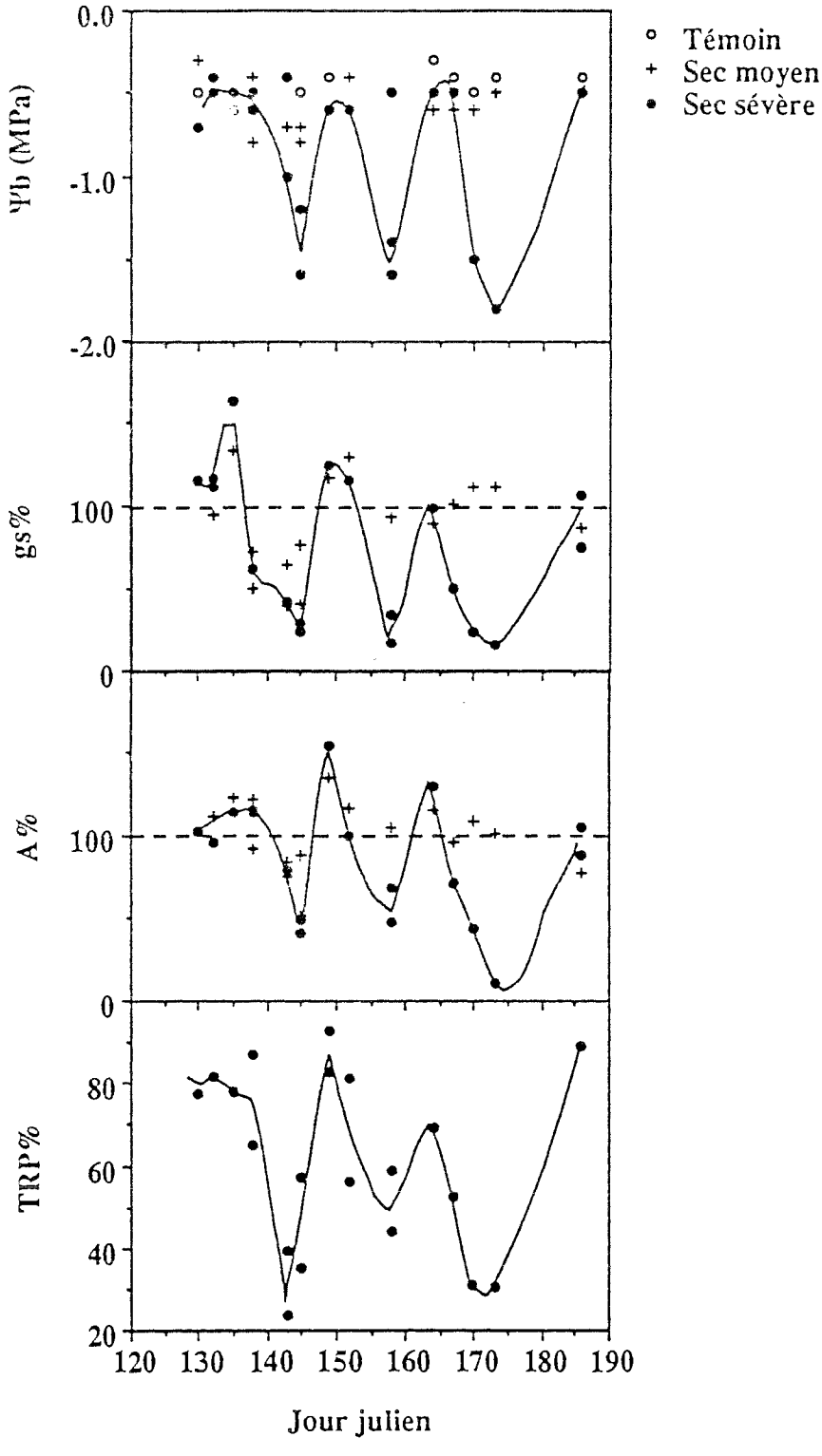


Figure 16 : Evolution des paramètres hydriques et de l'assimilation nette en fonction du temps, illustrant les trois cycles de sécheresse édaphique subis par les semis. L'exemple de sapin est présenté (° : témoin, + : sécheresse moyenne, • : sécheresse sévère). Les résultats sont exprimés en pourcentage du témoin, pour la conductance stomatique (gs), la transpiration (TRP) et l'assimilation nette de CO_2 (A).

2.2 Comparaison du fonctionnement hydrique et des échanges gazeux des jeunes plants et semis au cours d'une sécheresse édaphique : cas des expériences de 1989.

2.2.1 Evolution dans le temps des paramètres hydriques et des échanges gazeux

2.2.1.1 Cas des semis

La **figure 16** illustre les évolutions des paramètres hydriques et de l'assimilation nette du CO_2 en fonction du temps lors des trois cycles de sécheresse subis par les semis ; nous donnons sur cette figure l'exemple du sapin.

Pour ces semis, trois traitements différents ont été appliqués : témoin, sécheresse modérée et sévère. En haut de la **figure 16**, le potentiel de base du témoin est resté autour de -0,5 MPa tout au long de l'expérience. Celui des semis soumis à la sécheresse modérée a oscillé entre -0,5 et -0,8 MPa. Enfin chez les semis soumis à la sécheresse sévère, le potentiel de base est descendu jusqu'à -1,8 MPa.

Au regard des évolutions de conductance stomatique (gs), au début de l'expérience, il existait une différence entre traitements : les semis des traitements secs (sévère ou modéré) présentaient des valeurs maximales de gs environ 50% supérieures à celles du témoin (différence attribuée à l'échantillonnage). Au plus fort du dessèchement, les semis de la sécheresse modérée ont réduit leur gs à environ 40% de celle du témoin, celle des semis de la sécheresse sévère n'étant qu'à 15 à 20% du témoin. Notons également qu'au fur et à mesure des cycles de sécheresse, les valeurs maximales de gs des semis du traitement "sécheresse sévère" ont progressivement diminué lors de chaque réhydratation : la durée de maintient à la capacité au champ entre deux cycles de dessèchement ne semble pas assez longue. Cependant, après le troisième cycle, le niveau des témoins a été retrouvé.

En ce qui concerne l'assimilation nette de CO_2 (A%), les deux premiers cycles de sécheresse ont provoqué une diminution de l'assimilation du traitement sécheresse sévère à 50% de celle du témoin, pour ne plus représenter au 3ème cycle que 5% du témoin. Le traitement sécheresse modérée semble par contre avoir été peu affecté. Cependant, la récupération après arrosage a été presque complète.

Dès le début de l'expérience, les semis de la sécheresse sévère ont présenté une transpiration inférieure de 10 à 20% de celle des témoins. Les cycles de dessèchement ont réduit la transpiration du traitement "sécheresse sévère" à 22-30% de celle du témoin. Notons également la bonne récupération de la transpiration des semis du traitement "sécheresse sévère".

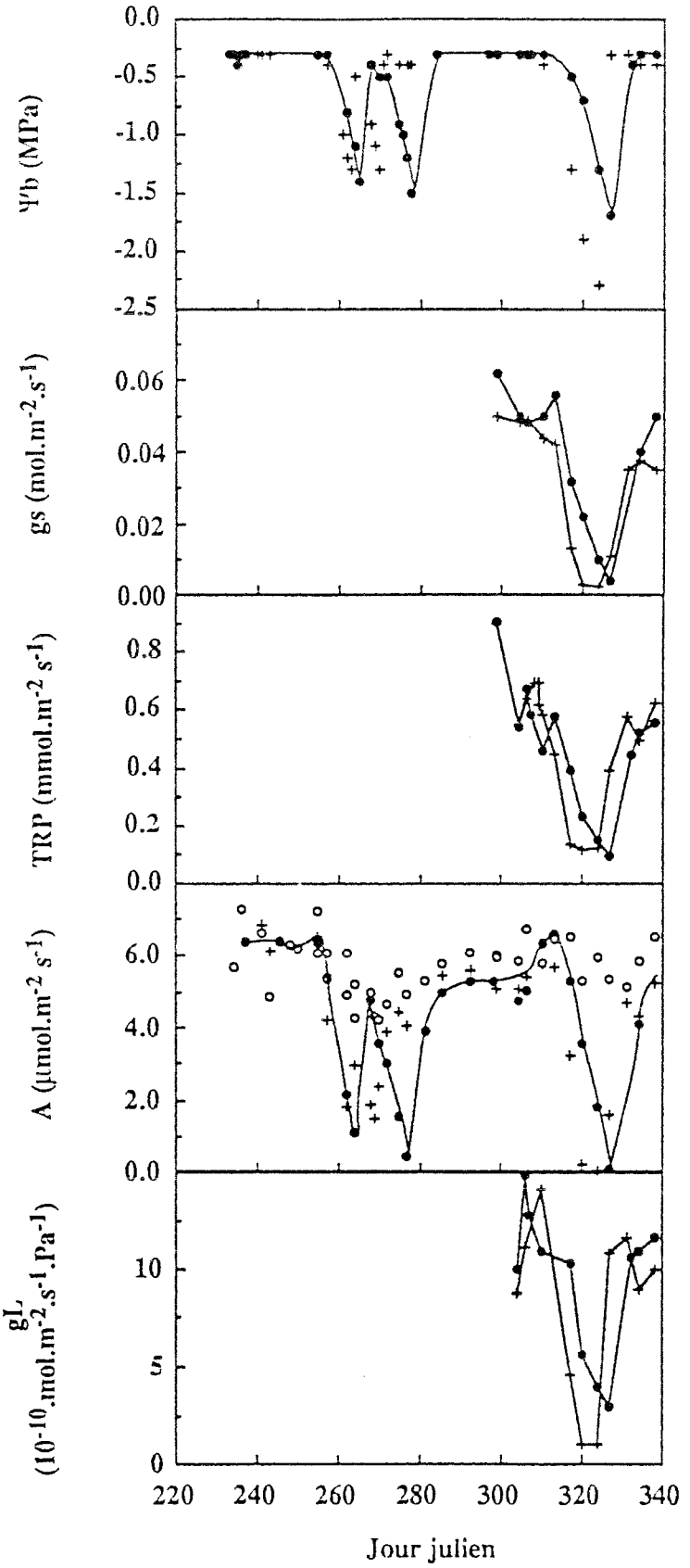


Figure 17 : Evolution du potentiel de base (Ψb), de la conductance stomatique (gs), de la transpiration (TRP), de l'assimilation nette de CO_2 (A) et de la conductance hydraulique (gL) en fonction du temps, illustrant les trois cycles de sécheresse édaphique subis par les jeunes plants. L'exemple du sapin est présenté (∘ : témoin, + : arbre sec n°24, • : arbre sec n°12). Chaque point représente la moyenne de 4 à 6 mesures.

Note : les mesures "en rotation" ont introduit une très forte variabilité des paramètres mesurés, par exemple, on trouve des valeurs supérieurs à 100%, ou des valeurs supérieures à la réhydratation.

2.2.1.2 Cas des **jeunes plants**

Un exemple d'évolution des mêmes paramètres (Ψ_b, gs, TRP, A et gL) en fonction du temps est présenté sur la **figure 17.**

En haut de la **figure 17** les évolutions du potentiel de base de 2 arbres du traitement sec illustrent les 3 cycles de sécheresse. Notons que le premier cycle a été suivi immédiatement par le second, et que ce n'est qu'après 22 jours de réhydratation du traitement sec à la capacité au champ que le troisième cycle a commencé. Pendant les deux premiers cycles, le potentiel de base des deux arbres secs est descendu à -1,5 MPa environ, puis remontés exactement au niveau initial. Lors du troisième cycle, le potentiel de base a atteint de -1,8 à -2,4 MPa selon les arbres.

En raison du protocole "en rotation" des plants, il existe une forte variabilité entre les plants en fonction du temps. Nous présenterons donc seulement le troisième cycle de sécheresse, au cours duquel les arbres sont mesurés en continu. La conductance stomatique et la transpiration des plants secs ont présenté la même allure, avec une régulation complète (gs proche de zéro) dans le cas de la sécheresse la plus forte. La transpiration est passée de 0,60 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$ à 0,05 $mmol.m^{-2}.s^{-1}$, valeur correspondant à la transpiration cuticulaire. Après réhydratation, conductance et transpiration ont retrouvé pratiquement leurs valeurs initiales.

L'assimilation nette de CO_2 (A) du témoin a varié entre 7,0 et 4,0 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$. Pour les secs, elle a chuté de 6,0 à 1,0 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ au cours du premier cycle de dessèchement. Après réhydratation, l'assimilation nette est remontée immédiatement mais de façon partielle, à 5,0 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ puis a chuté à nouveau au second cycle à 0,5 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$. Lors de la seconde réhydratation, nous constatons très nettement une récupération progressive de l'assimilation qui n'a atteint sa valeur maximale (6,2 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) qu'au bout du 30ème jour. La dernière phase de sécheresse a alors complètement bloqué l'assimilation nette au plus fort du stress (Ψ_b= -1,7 à -2,4 MPa). Une réhydratation a néanmoins permis la restauration de la capacité photosynthétique des arbres du traitement sec.

En bas de la **figure 17**, l'évolution de la conductance hydraulique spécifique ($gL_{(base)}$) est présentée. Pendant la période de dessèchement, gL a diminué d'environ 15.10^{-10} $mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$. La récupération de gL a été aussi presque complète après réhydratation.

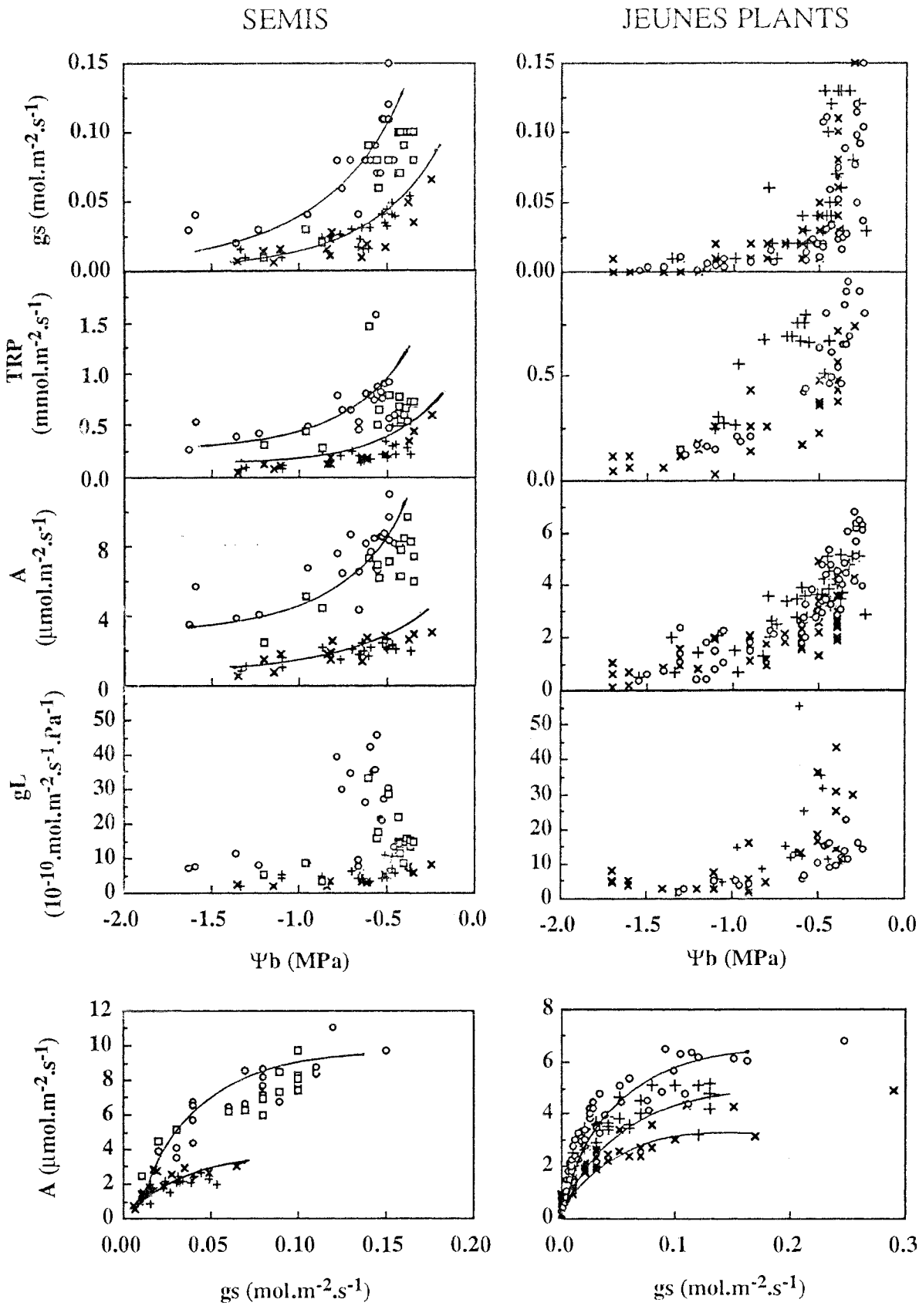


Figure 18. Comparaison des paramètres mesurés entre espèces

(+ : Epicéa, X : Pin, ○ : Sapin, □ : semis de sapin âgé de 14 mois)

2.2.2 Comparaison entre espèces du comportement hydrique et des échanges gazeux

La **figure 18** représente pour les semis et les jeunes plants les évolutions des paramètres hydriques (gs, TRP, gL) et de l'assimilation nette de CO_2 (A) en fonction du potentiel de base (Ψ_b) en phase de dessèchement ; sur chaque figure, les 3 espèces sont représentées : épicéa, pin et sapin.

2.2.2.1 Cas des semis (partie gauche de la **figure 18**)

En ce qui concerne la conductance stomatique (gs), il semble que les pins et les épicéas aient des comportements stomatiques très similaires, les valeurs maximales de leurs conductances stomatiques étant d'environ 0,05 $mol.m^{-2}.s^{-1}$, valeurs beaucoup plus faibles que celles mesurées sur les sapins (en moyenne 0,10 $mol.m^{-2}.s^{-1}$). Les sapins de deux âges différents (âgé de 9 mois et 14 mois) n'ont pas montré de différence significative pour l'ensemble des paramètres examinés. On observe que pour un Ψ_b de -0,8 MPa, les semis de ces trois espèces ont vu une très forte diminution de leur conductance stomatique ; cependant, le niveau de conductance stomatique des sapins est resté relativement plus élevé que celui du pin et de l'épicéa. On retrouve là le fait que le sapin présente une régulation stomatique tardive.

L'effet de la sécheresse sur la transpiration exprimée par unité de surface foliaire est identique à celui observé sur gs. Nous pouvons distinguer deux nuages de points, regroupant la transpiration des sapins d'une part, et celle des pins et épicéas d'autre part : les valeurs de transpiration des sapins est toujours nettement supérieure à celles des pins et des épicéas.

En ce qui concerne l'assimilation nette de CO_2 (A), les différences entre les sapins et les deux autres espèces sont très nettes. Les valeurs maximales de A pour les sapins (2 âges confondus) sont de l'ordre de 10 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ et d'environ seulement 3 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ pour pin et épicéa. La diminution de A des pins et épicéas apparaît plus progressive que chez le sapin ; pour ce dernier, la plus forte baisse de ce paramètre est intervenue entre -0,3 et -0,8 MPa de potentiel de base.

La conductance hydraulique de l'interface sol-racine à la feuille ($gL_{(base)}$) est présentée en fonction du Ψ_b. Au niveau des valeurs maximales, les sapins ont des gL nettement supérieures à celles des deux autres espèces. Il semble que le sapin de 9 mois ait des gL un peu plus fortes que celles des semis de 1 an et demi. Les pins présentent une gL plus forte que les épicéas : 13.10^{-10} $mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$ pour les pins, 9.10^{-10} $mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$ pour les épicéas. Les trois espèces ont montré une forte chute de ce paramètre entre -0,4 et -0,8 MPa, chute encore plus accentuée pour les sapins. En examinant l'ensemble des graphiques de la **figure 18**, les paramètres mesurés chez les sapins semblent moins affectés par le dessèchement que les épicéas et les pins.

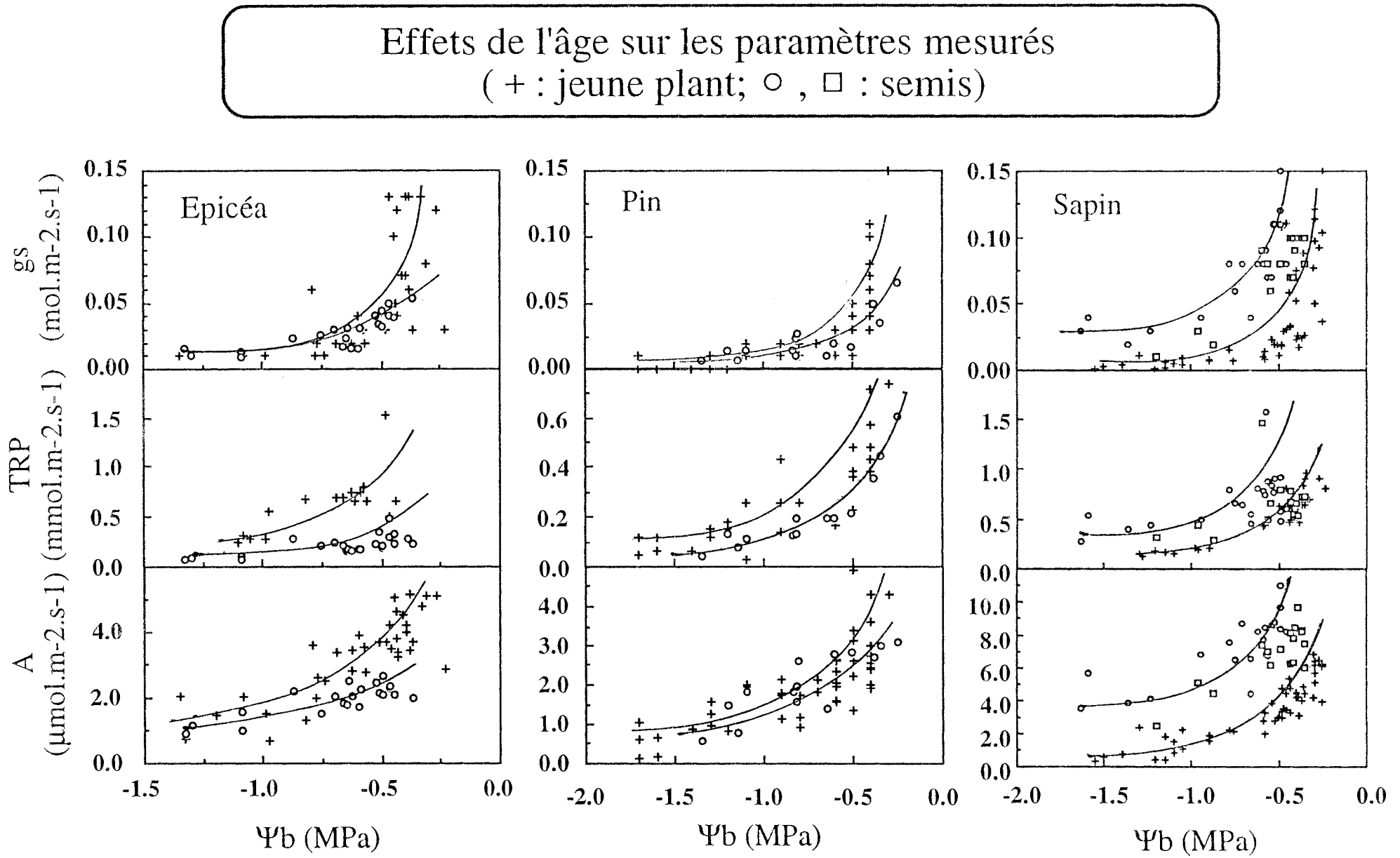


Figure 19. Effets de l'âge sur la conductance stomatique(gs), la transpiration (TRP) et l'assimilation nette de CO2 (A).

(+ : jeune plant ; ○ : semis âgé de 9 mois ; □ : semis de sapin âgé de 14 mois)

En bas de la **figure 18**, la relation entre A et gs est présentée : là encore, pour une conductance stomatique donnée, l'assimilation nette de CO_2 du sapin est plus importante que celle des pins et des épicéas. L'efficience de l'eau (rapport entre assimilation nette de CO_2 et conductance stomatique de H_2O en conditions contrôlées) des sapins semble plus élevée que celle des pins et des épicéas.

2.2.2.2 Cas des jeunes plants (partie droite de la **figure 18**)

L'évolution de gs en fonction du potentiel de base est similaire pour les trois espèces. Pour des Ψ_b compris entre -0,5 et-0,7 MPa, les plants montrent une chute de gs très importante, comme on le retrouve souvent dans les autres expériences. Au-delà de -1,5 MPa, les gs deviennent très faibles à nulles.

Une variabilité un peu plus forte apparaît entre les espèces dans le cas des relations TRP/Ψ_b. Les pins et les sapins présentent une diminution un peu plus précoce de leur transpiration que les épicéas. Cependant, au dessous de -1,5 MPa, la transpiration des trois espèces s'annule pratiquement.

En ce qui concerne l'assimilation nette de CO_2 (A), comme gs, elle chute dès le début de la sécheresse mais plus progressivement. Pour ces trois espèces, l'assimilation nette de CO_2 s'annule à un Ψ_b de -1,5 MPa.

La conductance hydraulique du trajet sol-racine à feuille ($gL_{(base)}$) est présentée en fonction du potentiel de base. Les valeurs maximales des épicéas et des pins semblent plus élevées que celles des sapins. Au-delà de -1,2 MPa, gL devient très faible.

Comme dans le cas des semis, chez les jeunes plants le sapin présente des valeurs d'assimilation nette supérieures à celles des épicéas et des pins pour une même ouverture stomatique. Les épicéas présentent une assimilation supérieure à celle des pins.

En résumé, le comportement hydrique et les échanges gazeux sont très similaires entre ces trois espèces au stade jeune plant.

2.2.3 Effet de l'âge sur le comportement hydrique : comparaison entre le stade de semis et le stade de jeunes plants

Note : les mêmes résultats que ceux présentés au §2.2.2. ont été repris ici pour les comparaisons.

La **figure 19** représente pour les 3 espèces (épicéa, pin et sapin) les évolutions des paramètres hydriques (gs, TRP) et de l'assimilation nette de CO_2 (A) en fonction de potentiel de base (Ψ_b) en phase de dessèchement ; sur chaque figure, les semis et les jeunes plants sont comparés.

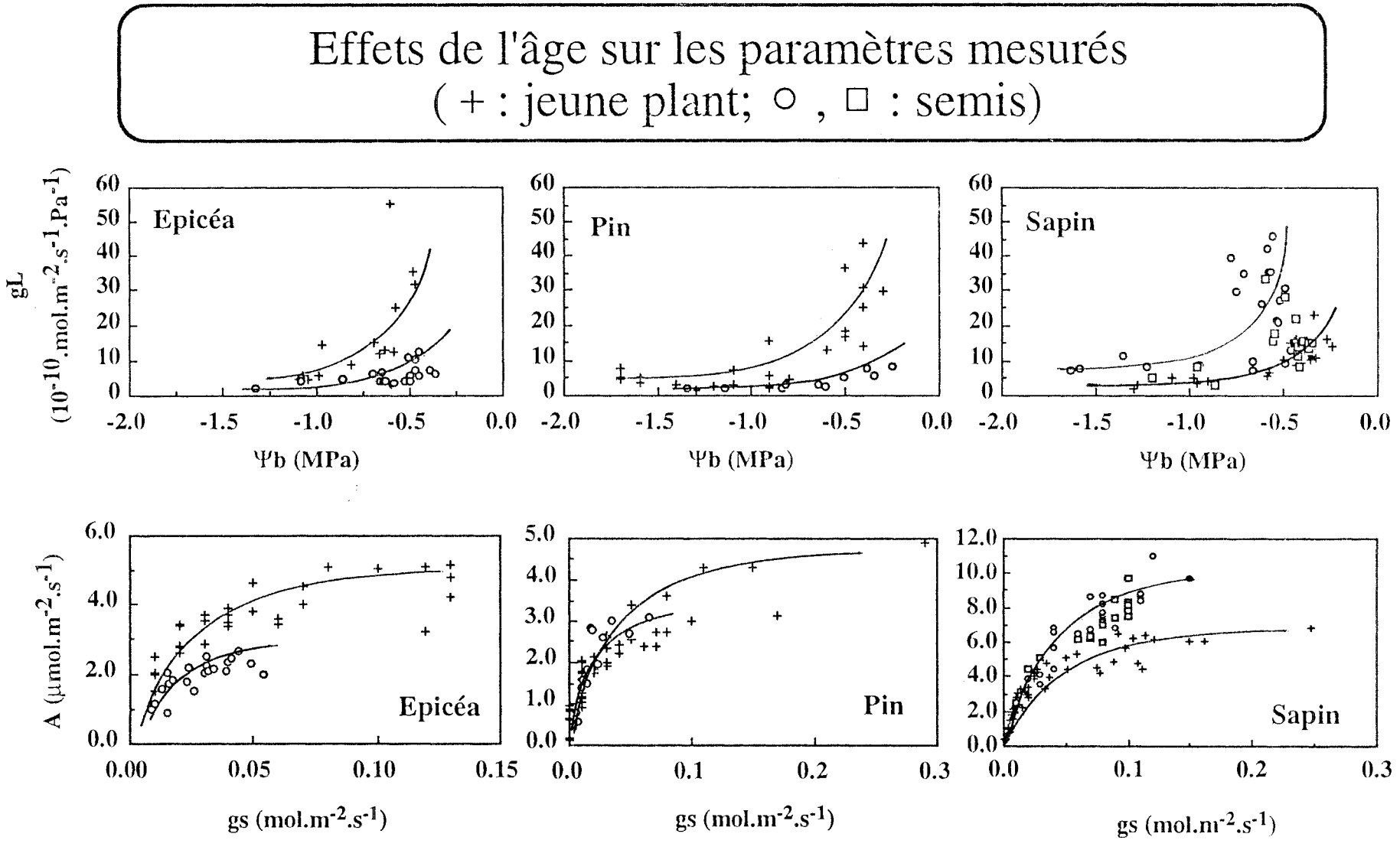


Figure 20. Effets de l'âge sur la conductance hydraulique (gL) en fonction de potentiel de base et sur l'efficience de l'eau (A/gs).
(+ : jeune plant ; ○ : semis âgé de 9 mois ; □ : semis de sapin âgé de 14 mois)

Cas des épicéas (figures de gauche) :

Les figures montrent que les valeurs de l'ensemble des paramètres présentés sont supérieures chez les jeunes plants à celles des semis bien que cela soit moins net pour les gs en condition de sécheresse moyenne. Les jeunes plants présentent une plus grande variabilité que les semis pour ces paramètres mesurés.

Cas des pins (figures du centre) :

Comme dans le cas des épicéas, les paramètres hydriques gs, A, TRP restent supérieurs chez les jeunes plants par rapport aux semis, notamment pour des niveaux de sécheresse modérée (>-1,0 MPa).

Cas des sapins (figures de droite) :

Comme nous l'avons déjà présenté dans le § 2.2.2, le comportement des semis de sapin aux deux âges (9 et 14 mois) ne sont pas différents. Dans ce qui suit, nous considérerons les semis de différents âges comme un seul ensemble. Dans ces figures, il est évident que les semis présentent des valeurs supérieures à celles des jeunes plants pour tous les paramètres présentés ; en ce qui concerne la conductance stomatique (gs), à -0,5 MPa de potentiel de base, les semis présentent une gs de 0,075 $mol.m^{-2}.s^{-1}$ alors que celle des jeunes plants n'est que de 0,025 $mol.m^{-2}.s^{-1}$.

Sur la **figure 20**, la conductance hydraulique (gL) et l'efficience de l'eau sont représentées. Les figures du haut montrent que, chez le pin et l'épicéa, les jeunes plants ont des conductances hydrauliques supérieurs à celles des semis lorsqu'ils sont bien alimentés en eau. On observe le contraire chez le sapin.

Comme pour autres paramètres, les jeunes plants ont aussi une meilleure efficience de l'eau que les semis chez l'épicéa et le pin, mais c'est le contraire chez le sapin (**Figure 20, en bas**).

Ces comparaisons montrent que le passage du stade semis au stade jeune plant augmente les taux d'échanges gazeux chez les pins et les épicéas, alors que l'inverse est observé chez les sapins.

2.3. Etude des arrières-effets de la sécheresse sur le fonctionnement et l'architecture hydrauliques des jeunes plants (5-6 ans)

Dans les §2.1 et §2.2, nous avons pu constater qu'après une période de sécheresse, les plants avaient bien récupéré leur capacité de transpiration et de photosynthèse. D'ailleurs, certaines évolutions de la conductance hydraulique spécifique (gL) au cours du temps ont montré une diminution due au dessèchement du sol, suivie d'une récupération pratiquement complète quelques jours après réhydratation. Dans ce paragraphe, nous nous proposons de

Effet de la sécheresse édaphique sur la conductivité hydraulique des organes

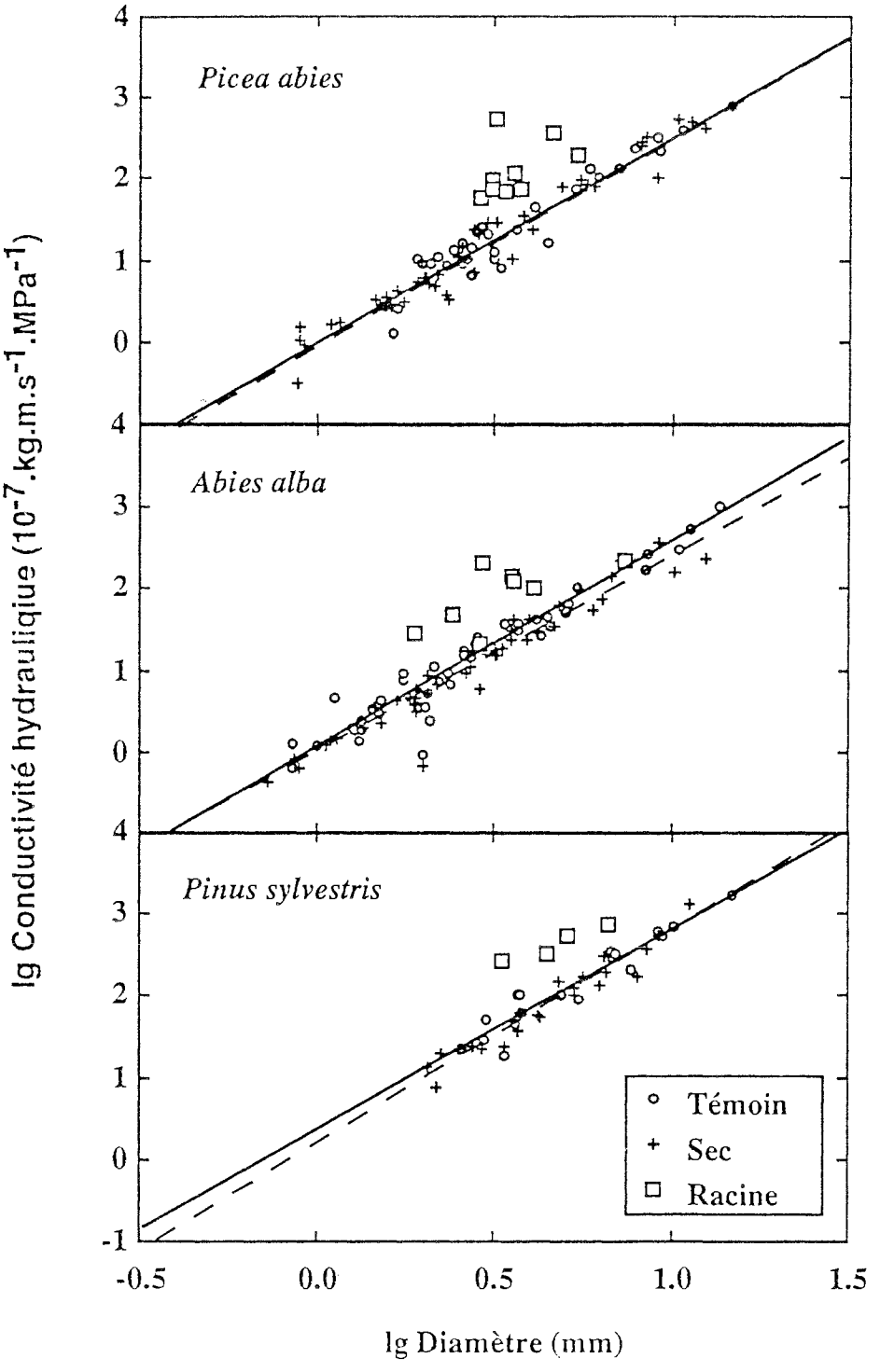


Figure 21 : Comparaison entre les traitements (○ = témoin, + : sec) de la relation logarithmique entre la conductivité hydraulique (Kh) et le diamètre des échantillons de rameau ou de racine (□) pour les trois espèces étudiées.

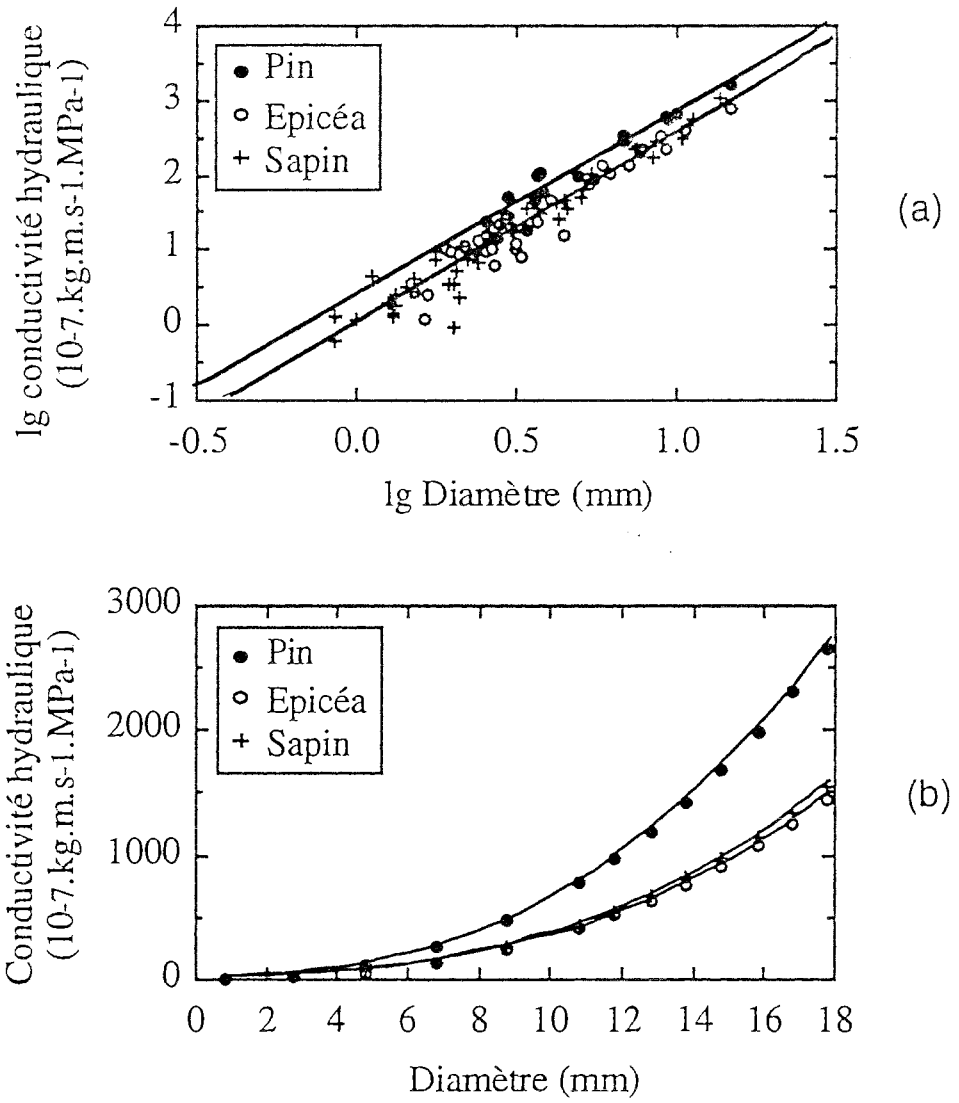


Figure 22 : (a) Effet espèce : comparaison de la relation expérimentale entre la conductance hydraulique (Kh, en logarithme) et le diamètre (en logarithme) entre les espèces.
(b) : Relation entre conductance hydraulique (Kh) et diamètre (valeurs calculées par régression en utilisant les paramètres du tableau 9).

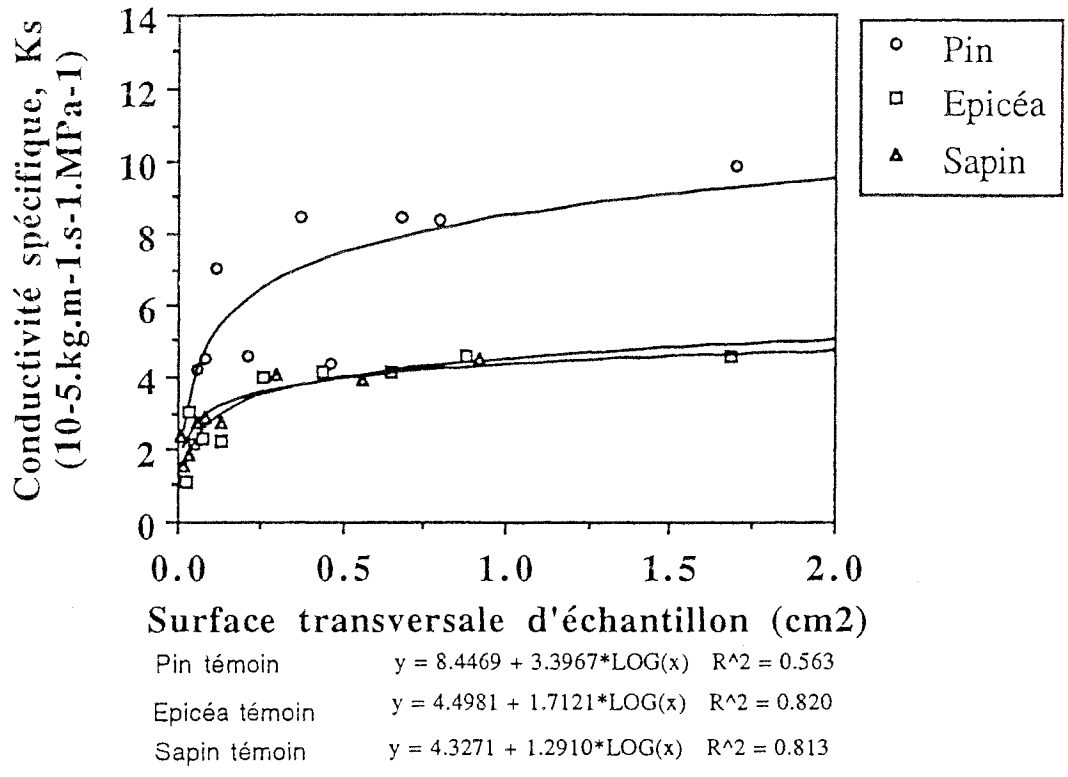


Figure 23 : Relation entre la conductivité hydraulique spécifique (Ks) et la surface transversale de l'échantillon pour les jeunes plants de pin (○), d'épicéa (□), et de sapin (▲) du traitement témoin.

Tableau 9. Paramètres de la régression lg Kh = a +b lg Diamètre (d'après la figure 21)

Espèce	Traitement	lg Kh = a + b lg Diamètre*		
		a	b	r^2
Epicéa	Témoin	-0,01	2,54	0,92
	Sec	0,02	2,51	0,95
Sapin	Témoin	0,03	2,53	0,93
	Sec	-0,001	2,38	0,94
Pin	Témoin	0,36	2,45	0,92
	Sec	0,19	2,61	0,94

* Kh en 10^{-7} Kg m s^{-1} MPa^{-1} et le diamètre en mm.

détecter si, durant les expériences de sécheresse, des phénomènes de cavitation et d'embolie ont pu intervenir dans ces modifications de conductance hydraulique spécifique.

A la fin de la saison 1989, une partie des arbres a été choisie pour les mesures de conductivité hydraulique (Kh). Dans l'annexe 10, les dimensions des arbres et l'intensité de la sécheresse qui leur a été imposée (exprimée par les valeurs de Ψ_b et de Ψ_m) sont récapitulées.

2.3.1 Détection de l'embolie par mesure de conductivité hydraulique (Kh)

2.3.1.1 Mesure directe

Deux séries de perfusion d'eau dégazée dites à haute pression après mesure de la conductivité initiale n'ont pas permis d'augmenter la conductivité hydraulique, pour les trois espèces. Donc, il n'a pas été mis en évidence de phénomènes de cavitation chez les plants expérimentés. Cependant, il n'est pas certain que nous ayons pu entièrement resaturer les trachéides éventuellement embolisées, en raison de propriétés anatomiques particulières des conifères (voir chapitre 1). Pour répondre à cette question, nous avons utilisé une méthode indirecte.

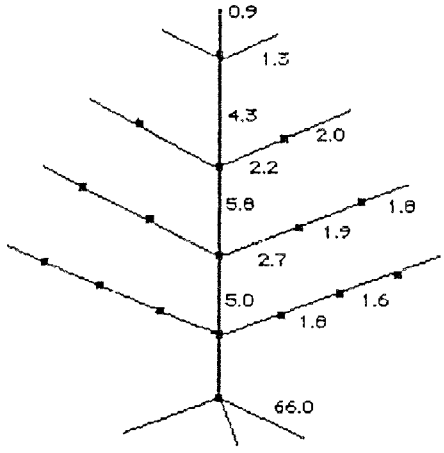
2.3.1.2 Mesure par la méthode indirecte

Selon les études de Sperry et Tyree (1990), pour une espèce et une origine données (comme dans notre étude), des branches de même diamètre doivent avoir la même conductivité hydraulique s'il n'y a pas dysfonctionnement du xylème. A partir de ce principe, nous avons comparé les valeurs de conductivité hydraulique (Kh) de plants témoins et de plants stressés en fonction de leur diamètre. Cependant, là encore, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence entre les deux traitements (**figure 21**). Les paramètres des relations Kh=f(diamètre) sont présentés dans le **tableau 9**. D'une manière générale, les conductivités hydrauliques des racines sont très nettement supérieures à celles des branches de même diamètre, et ceci pour les trois espèces étudiées.

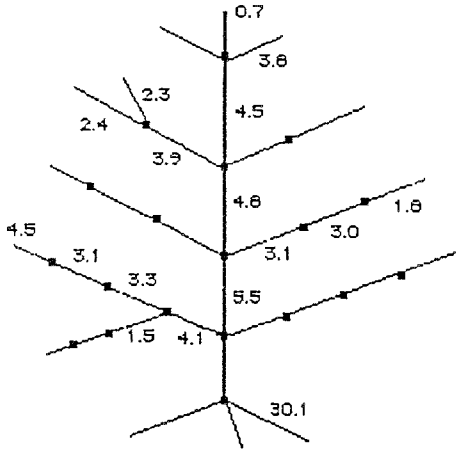
2.3.2 Architecture hydraulique des jeunes plants.

2.3.2.1 Propriétés générales

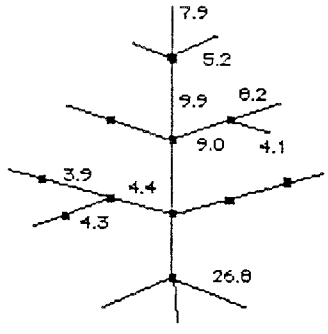
Dans la **figure 22a**, les relations expérimentales logarithmiques : lg Kh = f(lg diamètre) des témoins des trois espèces ont été présentées (voir aussi **tableau 9**). Les valeurs calculées par régression ont été portées sur la **figure 22b**. La comparaison des courbes montre très clairement que les pins possèdent une conductivité hydraulique (Kh) supérieure à celles des sapins et des épicéas pour un diamètre donné. Les épicéas et les sapins présentent des conductivités hydrauliques identiques.



Epicéa sec (e13a)



Sapin témoin (s03a)



Pin témoin (p04)

Figure 24 : Répartition de la conductivité hydraulique spécifique (Ks = Kh/s, en 10^{-5} kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}). Les points noirs représentent les nœuds. Les dimensions des pousses ne sont pas proportionnelles aux mesures réelles.

Si l'on examine la conductivité hydraulique par unité de surface conductrice S (Ks = Kh/S), nous constatons (**figure 23**) que pour ces trois espèces, après une phase d'augmentation rapide de Ks, correspondant à une gamme de surfaces inférieures à 0,25 cm^2, les Ks semblent atteindre un plateau : elles se stabilisent à environ 4 $x10^{-5}$ $kg.m^{-1}.s^{-1}.Pa^{-1}$ pour l'épicéa et le sapin et environ 8 $x10^{-5}$ $kg.m^{-1}.s^{-1}.Pa^{-1}$ pour le pin. Autrement dit, en deçà d'un certain diamètre, la conductivité hydraulique spécifique chute rapidement, pour les rameaux de petit diamètre. *A priori*, il semble que le pin présente une meilleure efficience de transfert hydraulique.

2.3.2.2 Cartes hydrauliques

Après cet aperçu général sur les propriétés hydrauliques des trois espèces étudiées, nous allons maintenant illustrer la répartition de la conductance hydraulique spécifique (Ks) à partir d'un exemple par espèce.

Les **figures 24** montrent les cartes hydrauliques pour trois arbres, les autres étant présentées en annexe 11. D'une manière générale, la Ks du tronc est toujours supérieure à celles des branches. De plus, les branches de premier ordre ont également des Ks supérieures à celles des branches d'ordre supérieur. Rappelons que Ks est un paramètre qui permet de comparer la capacité au transfert d'eau d'une unité de surface conductrice. Si nous présentons une telle carte avec les données de Kh, cette tendance apparaît de façon encore plus nette.

2.4. Croissance annuelle et la biomasse finale des jeunes plants

2.4.1 Croissance annuelle en diamètre et en hauteur

Dans le **tableau 8**, les résultats des mesures de croissance ont été présentés. Au niveau de la croissance en diamètre, en 1989, les plants ont réalisé une croissance trois fois supérieure à celles de 1988. En ce qui concerne la croissance en hauteur, l'augmentation est un peu plus faible, de l'ordre de 10% pour les sapins et pins et de 50% pour les épicéas. Quoi qu'il en soit, les jeunes plants en 1989 ont présenté une meilleure croissance, tant en hauteur qu'en diamètre.

Nous pouvons également remarquer que la sécheresse a eu peu d'effet sur la croissance en hauteur quelle que soit l'année (à l'exception des pins en 1988). Au contraire, l'effet sécheresse est plus marqué sur la croissance en diamètre. En 1988, la sécheresse sévère a provoqué une réduction de 50% de la croissance chez le sapin et le pin par rapport aux plants témoins. En 1989, pour le même niveau de sécheresse, ces plants n'ont connu qu'une baisse de croissance d'environ 10 à 15%. Quant aux épicéas, la croissance a baissé plus en 1989 qu'en 1988 dans le traitement "sécheresse sévère". Une interprétation possible est que la croissance de l'épicéa a été probablement plus affectée par un arrière-effet de la sécheresse. Ces résultats vont

Tableau 10. Comparaison de la biomasse des jeunes plants à la fin de l'expérience en 1989*

Traitement	Poids sec total (g/plant)	Poids sec des racines (g/plant)	Poids sec de la partie aérienne (g/plant)	Racines /partie aérienne	Croissance ** (g/plant)	Surface foliaire (m2/plant)
Epicéa témoin	312	105 ± 53	207 ± 97	0,57 ± 0,38a	232 ±118a	2,5±1,4a
Epicéa sec	221	84 ± 32a	137 ± 34a	0,62 ± 0,23	149 ± 51	1,1±0,6b
Pin témoin	409	127 ± 54	325 ± 97	0,38 ± 0,05a	373 ± 151b	1,2±0,3b
Pin sec	526	133 ± 27b	352 ± 97b	0,39 ± 0,10	325 ± 50	1,3±0,4b
Sapin témoin	317	158 ± 15	159 ± 58	1,06 ± 0,27b	232 ± 71a	0,8±0,3b
Sapin sec	308	143 ± 13b	165 ± 26a	0,88 ± 0,09	229 ± 38	0,8±0,1b

* Les valeurs moyennes par traitement (± écart-type) ont été présentées. Seules les différences d'un certain paramètre entre espèces (d'un même traitement) ou entre traitements (d'une même espèce) ont été testées. Dans chaque colonne, les valeurs suivies par les lettres différentes (a,b) présentent une différence significative ($p \leq 0,05$). A l'exception du paramètre Racine/partie aérienne, il y a une différence significative entre Pin sec et Sapin sec.

** La croissance totale a été calculée en soustrayant le poids sec total du plant au début d'expérience du poids sec total à la fin d'expérience

dans le même sens que ceux de Becker (1977). Cependant dans notre étude nous n'avons pas pu mettre en évidence de réduction de la croissance racinaire.

2.4.2 Comparaison de l'accroissement de biomasse chez les jeunes plants à la fin de 1989

Le **tableau 10** montre les biomasses des différentes parties de plants. La biomasse absolue de la partie racinaire du sapin est la plus importante des 3 espèces. Le rapport racine/partie aérienne du sapin est aussi plus élevé et est significativement différent de celui du pin et de l'épicéa ($P<0,05$).

Au niveau de la croissance en biomasse, le pin développe la biomasse totale la plus forte, ce qui va dans le même sens que les croissances en diamètre et en hauteur (**Tableau 8**). Ceci semble donc contradictoire avec le niveau d'efficience de l'eau que nous avons montré précédemment. Cependant, si nous tenons compte de la surface totale par plant, nous nous apercevons que celle des pins est supérieure à celle des sapins. C'est probablement grâce à sa bonne efficience de l'eau que le sapin a pu produire autant de biomasse que l'épicéa malgré sa faible surface foliaire par plant.

3. Discussion et conclusion

-Effets d'une crise de transplantation

La transplantation provoque souvent une sévère contrainte hydrique et une baisse d'activité physiologique chez les arbres due à l'endommagement et à la dessiccation des racines (Kozlowski, 1982). Dans la littérature, on retrouve souvent des résultats sur le fonctionnement hydrique des plants de quelques jours à quelques semaines après la transplantation. Par exemple, Hallman *et al.* (1978) ont montré que la photosynthèse et la transpiration de *Pinus sylvestris* transplanté a baissé plus de 50%, et ces capacités n'avaient pas été restaurées 4 semaines après. Cependant on dispose beaucoup moins d'informations sur le fonctionnement hydrique des plants de plusieurs mois après la transplantation.

Dans la présente étude, l'effet dépressif de la contrainte de transplantation sur la croissance (en diamètre et en hauteur) des jeunes plants a été très nettement observé chez les trois espèces. De même, les paramètres caractéristiques du fonctionnement hydrique (conductance stomatique et transpiration) mesurés lors de la première saison (9 mois après la transplantation) ont été très affectés. Une amélioration très nette du fonctionnement stomatique a été constatée au cours de la seconde saison de végétation. Cette amélioration des performances des jeunes plants est apparue directement liée à la reprise de l'activité normale des racines et de l'augmentation du volume prospecté par le système racinaire.

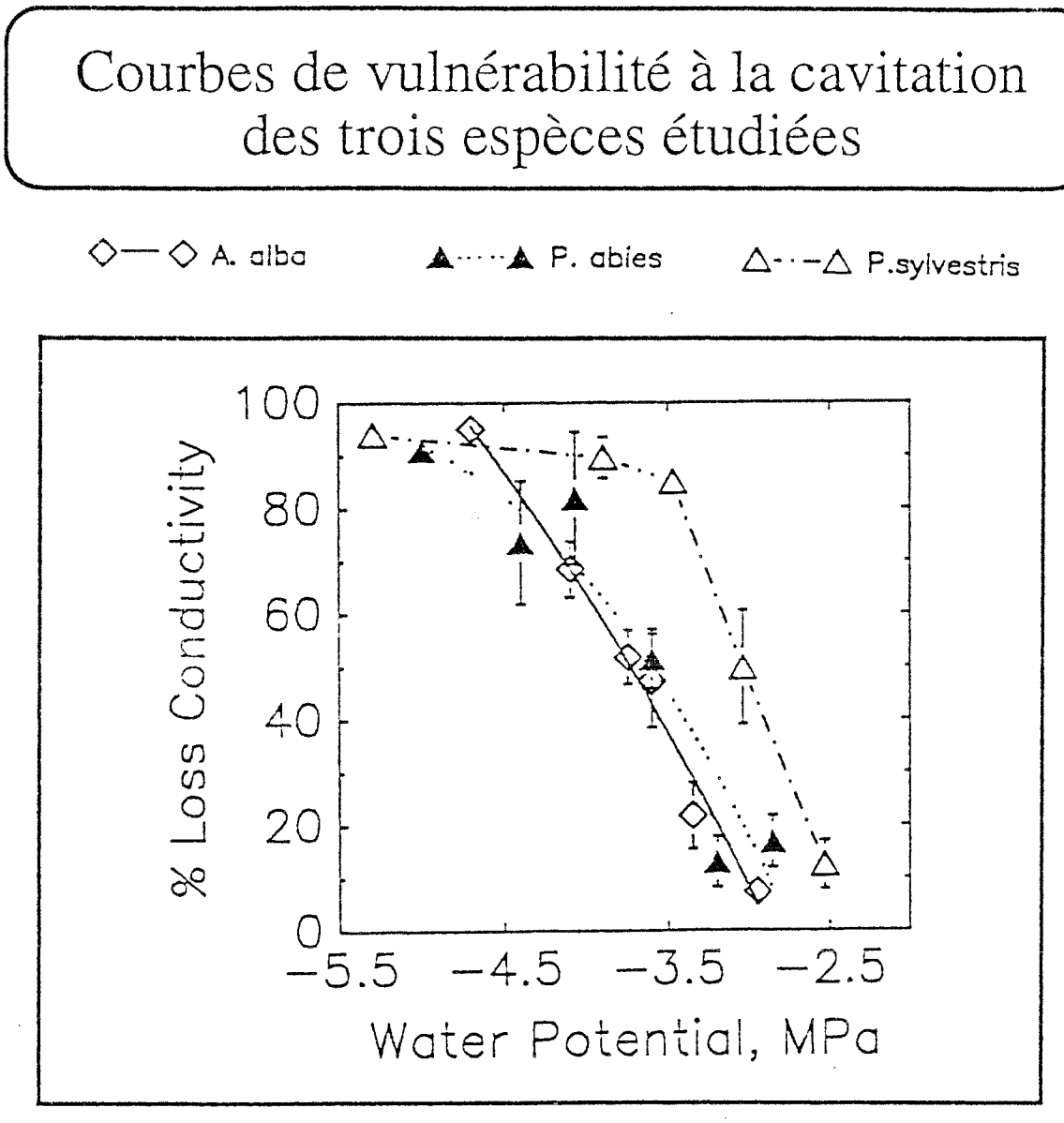


Figure 25 : Courbes de vulnérabilité des trois espèces résineuses étudiées : la perte de conductivité hydraulique en fonction de potentiel hydrique minimum. *Pinus sylvestris* (▵), *Picea abies* (▲), *Abies alba* (◇) (d'après Cochard, 1991).

En effet, en comparant les valeurs de 1988 et 1989 (**Tableau 7**), on note que les valeurs de gL de 1989 sont toutes nettement supérieures à celles de 1988. Cela suppose une amélioration générale de la conduction hydraulique sur le parcours sol-feuille, ce qui a permis de restaurer le fonctionnement hydrique des jeunes plants. Cependant, pour une raison inconnue chez les témoins le rapport de la résistance hydraulique de l'interface sol-racine sur la résistance totale reste pratiquement le même pour 1988 (36-50%) et 1989 (38-67%).

- Effet d'une contrainte hydrique sur des semis et des jeunes plants

La comparaison interspécifique du comportement hydrique (expériences de 1989) a montré au niveau des semis une régulation stomatique moins efficace chez le sapin que chez le pin et l'épicéa. De plus, le sapin a montré une meilleure efficience de l'eau et une plus forte conductance hydraulique, probablement en raison de la croissance prioritaire du système racinaire chez cette espèce. Au niveau des jeunes plants, les comportements des 3 espèces sont similaires.

Dans une étude de comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces résineuses, Aussenac (1980) a constaté que le sapin se caractérise par des pertes très rapides d'eau, conséquence d'une régulation stomatique tardive ; le sapin est donc une espèce moins résistante à la dessiccation. Dans l'étude présente, cette tendance a été constatée chez les semis en 1989 et chez les jeunes plant en 1988, mais pas en 1989.

Le passage du stade de semis à celui de jeune plant a augmenté des valeurs de gs,de gL et de A chez l'épicéa et le pin ; le contraire a été constaté chez les jeunes sapins. Rappelons que les mesures de potentiel de base sur les jeunes plants et les semis ont été réalisés différemment : chez les jeunes plants, le potentiel est mesuré sur aiguilles pour le pin et le sapin et sur rameau pour l'épicéa, alors que les potentiels des semis ont été mesurés sur la tige sectionnée au niveau du collet. Cette différence peut-elle induire un biais dans la comparaison ?

Nos résultats ne montrent aucun phénomène d'embolie significative dans les rameaux et les tiges après deux années de sécheresse, alors que les plants avaient entièrement fermé leurs stomates à un potentiel minimum de -2,0 MPa. Au plus fort des contraintes imposées, les plants ont subi un potentiel minimum de -2,2 MPa. Selon les courbes de vulnérabilité réalisées sur rameaux d'arbres adultes (**Figure 25**, d'après Cochard, 1991), le seuil de potentiel minimum déclenchant la cavitation est inférieur à -2,5 MPa pour ces trois espèces. En conditions normales, les plants atteignent rarement ce seuil de cavitation, sauf en situation de sécheresse prolongée ; dans ce cas, et en raison de la transpiration cuticulaire, les plants peuvent éventuellement atteindre ce seuil critique de potentiel minimum.

Dans les **figures 22** et **23**, nous avons constaté une meilleure efficience au transfert de l'eau chez le pin sylvestre. D'après Sperry et Tyree (1990), une espèce ayant une efficience élevée est généralement plus vulnérable à la cavitation. Donc *a priori*, d'après nos résultats, le pin sylvestre ferait partie de cette catégorie et devrait être plus vulnérable à la cavitation que le

sapin et l'épicéa. En effet, toujours selon Cochard, la **figure 25** montre la plus forte vulnérabilité à la cavitation pour le pin sylvestre. Cependant, le fait que le pin soit plus vulnérable à la cavitation ne conduit pas systématiquement à la conclusion que ce phénomène affecte le pin avant le sapin et l'épicéa dans les mêmes conditions. Le pin sylvestre présente souvent une régulation très sensible à la sécheresse édaphique (Aussenac & Granier, 1978 ; Jarvis & Jarvis,1963 ; Rutter & Sands, 1958). Par rapport à d'autres espèces résineuses, cette stratégie permet probablement au pin de maximiser ses échanges gazeux en période de bonne disponibilité en eau, de limiter ses pertes d'eau par transpiration lorsque la sécheresse survient, et finalement d'échapper à la cavitation.

L'investissement important dans la biomasse de la partie aérienne chez le pin sylvestre est vraisemblablement aussi une stratégie pour améliorer l'efficience au transfert de l'eau. Si nous calculons la valeur Huber (HV= surface d'aubier (cm^2)/surface foliaire (m^2)) sur les plants entiers, nous trouvons les valeurs suivantes : épicéa ≈ 1,0, pin ≈ 3,9 et sapin ≈ 2,7. Selon la relation LSC=Kh x HV (LSC = Leaf Specific Conductivity) et la **figure 25**, le pin présente une LSC plus élevée que les deux autres espèces. Ainsi, grâce à sa forte LSC, le pin peut assurer l'alimentation en eau des feuilles avec un faible gradient de potentiel hydrique. Par conséquent, à une même transpiration et à un même niveau de contrainte hydrique dans le sol, les aiguilles de pin subissent une tension moindre, ce qui optimise les échanges gazeux avant d'atteindre le seuil de cavitation.

Enfin, la description de l'architecture hydraulique a montré pour les trois espèces étudiées une diminution de conductivité hydraulique (Kh) ou de conductivité spécifique (Ks) de la base du tronc vers les extrémités de la couronne. Cette tendance générale vérifie une nouvelle fois la validité de la théorie de la "segmentation hydraulique" (Zimmermann, 1983) sur les conifères : les gradients de tension sont d'autant plus accentués que l'on s'éloigne de la tige en direction des feuilles, la plus forte chute de potentiel hydrique se situe dans les petits rameaux. D'ailleurs, il semble que le seuil du Ψm induisant une cavitation significative n'est pas assez fin pour être un critère distinguant le comportement hydrique des arbres étudiés. (Cochard, 1991 ; Jones & Sutherland, 1991). Cependant, ce critère peut probablement être utilisé pour des plants ayant des comportements très différents (par exemple, *Pinus sylvestris* et *Cedrus atlantica*, Cochard, 1991).

CHAPITRE QUATRE

Bassin-versant du Strengbach à Aubure (Haut-Rhin)

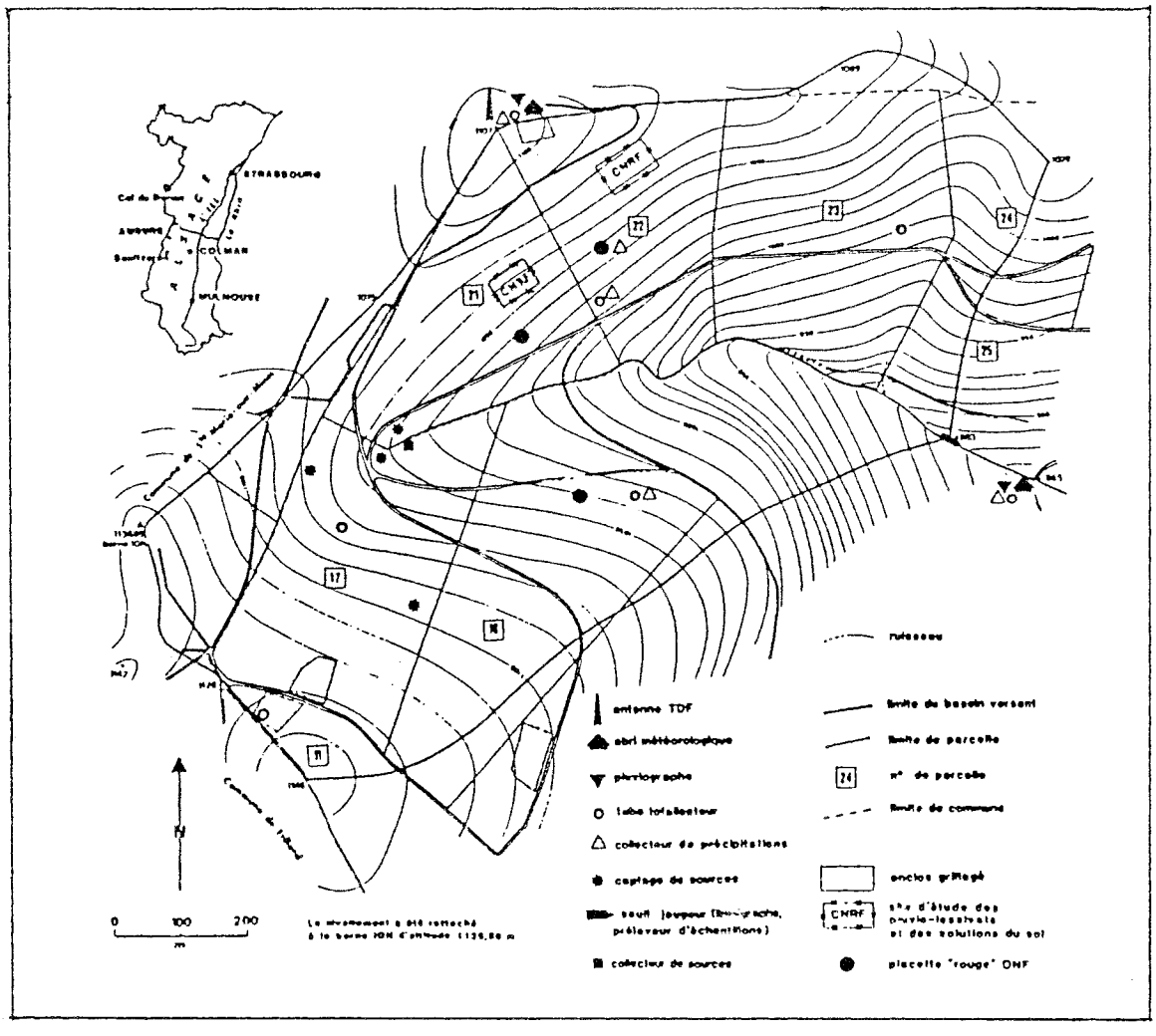


Figure 26 : Carte de localisation des équipements climato-hydrochimiques du bassin versant d'Aubure (d'après Viville *et al.*, 1987).

Tableau 11. Caractéristiques du jeune peuplement d'Epicéa à Aubure et caractéristiques des 8 arbres étudiés.

Age : 30 ans.
Hauteur moyenne de peuplement : 12,6 m
83 arbres sur la surface de parcelle : 397 m^2
Circonférence : 49,1 ± 10,1 cm
Surface d'aubier : 31,9 m2/ha (±8%)
Surface terrière : 45,9 m2/ha (±8%)
Densité : 2343 tiges/ha (±8%)
Pente : 9 °
Altitude : 1050 m
Précipitations annuelles moyennes : 1500 mm
Température annuelle moyenne : 6°C

Traite-ment	Numéro d'arbre	Hauteur (m)	Circonférence à 1,3 m (cm)	Section d'aubier (cm^2)	Surface foliaire* (m^2)	Coefficient de pondération**
sec	49	11,4	42,5	99,6	45,8	0,300
sec	63	13,3	58,0	194,4	89,4	0,280
sec	64	13,2	46,5	124,0	57,0	0,270
sec	66	11,8	44,0	108,7	50,0	0,150
humide	58	13,5	48,0	133,2	61,3	0,233
humide	59	14,9	71,2	275,2	12,6	0,234
humide	60	12,0	50,6	149,1	68,6	0,233
humide	71	12,8	45,5	117,9	54,2	0,233

* Surface foliaire calculée selon la relation : surface foliaire =0,46 m^2 cm^{-2} section d'aubier (Oren et al., 1986)
** Coefficient de pondération pour calculer la transpiration de placeau, qui rend compte de la représentativité de chaque arbre échantillon dans le placeau.

Tableau 12. Interventions sur la pessière de 30 ans à Aubure, en 1990

Jours juliens	Date	Interventions
100	10/4/90	Ouverture des tranchées
136	16/06/90	Début des mesures de flux de sève
186-193	5-12/07/90	Mise en place du toit
207	26/07/90	1° arrosage du T. humide : 4mm
214	02/08/90	2° arrosage du T. humide : 6mm
220	08/08/90	3° arrosage du T. humide : 16mm
225	12/08/90	4° arrosage du T. humide : 20mm
233	20/08/90	5° arrosage du T. humide : 12mm
256	13/09/90	Retrait du toit
270	27/09/90	Arrosage du T.sec : 40mm
325	21/11/90	Fin des mesures de flux de sève

Dispositif expérimental.

Peuplement d'épicéas de 30 ans, 2343 tiges/ha.
Bassin versant d'Aubure dans les Vosges à 1050m d'altitude

Précipitations annuelles moyennes : 1500 mm
Température annuelle moyenne : 6°C

Peuplement étudié : Hauteur moyenne : 12,6 m
Circonférence moyenne : 49,1 cm

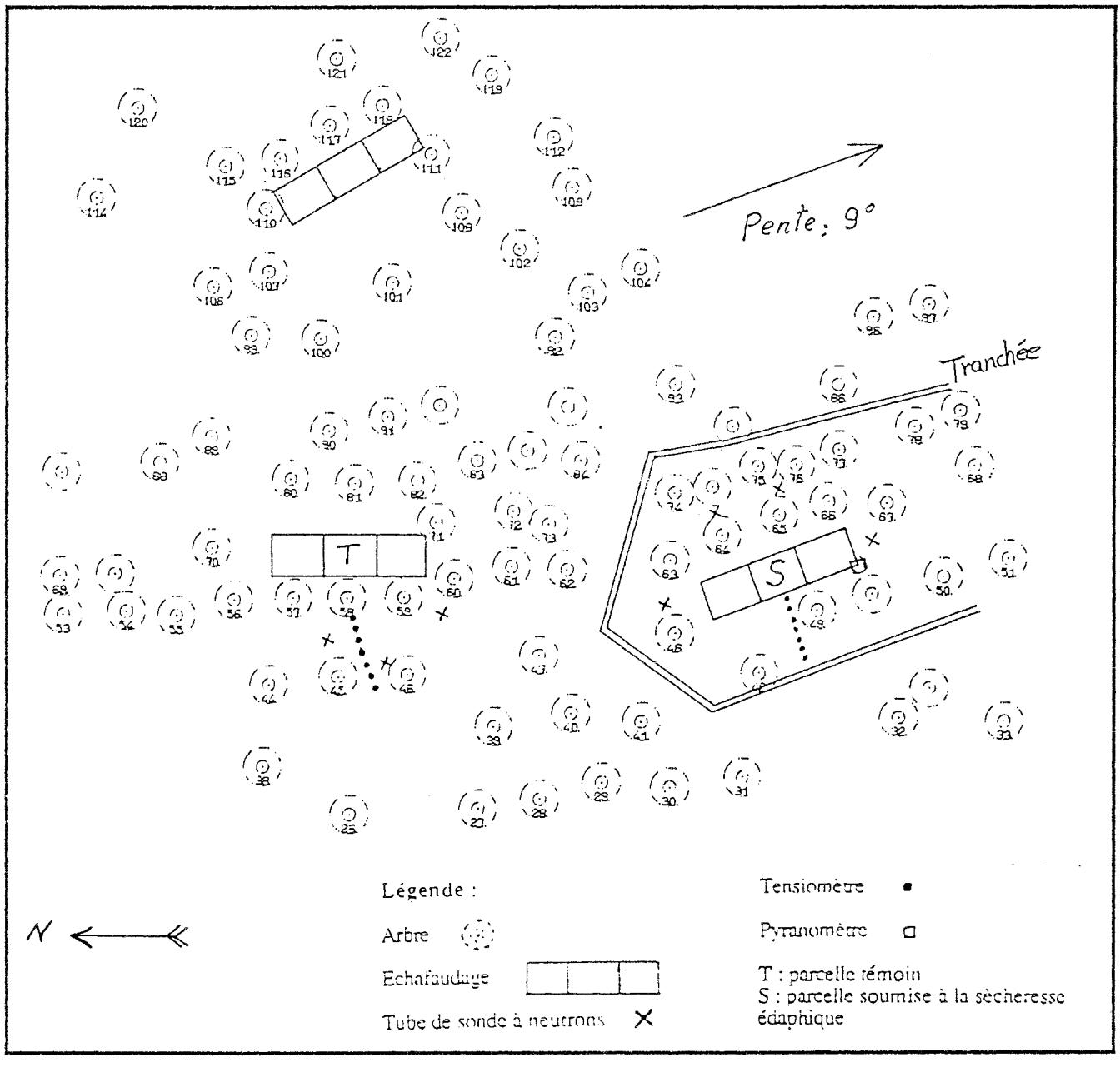


Figure 27 : Dispositif expérimental. Peuplement d'épicéas de 30 ans, bassin versant d'Aubure.

CHAPITRE 4. Comparaison du fonctionnement hydrique d'arbres adultes de *Picea abies* irrigués ou soumis à une sécheresse édaphique en conditions naturelles

Objectifs :

a) l'analyse du fonctionnement hydrique de l'épicéa en relation avec les facteurs du milieu (climat, sol) : l'évaluation des conductances hydrauliques et stomatiques, et de l'effet de la sécheresse édaphique en conditions naturelles de moyenne montagne ;

b) l'évaluation de la transpiration d'un peuplement dépérissant, en relation avec les facteurs du milieu, et la comparaison avec un peuplement de plaine.

1. Matériel et méthode

1.1. Présentation du site expérimental

Depuis 1986, le bassin versant du Strengbach à Aubure (Haut-Rhin) est l'objet d'études de bilan hydrogéochimique des éléments minéraux dans les eaux naturelles, et de cycle biochimique en zone forestière. La pluviométrie annuelle est en moyenne de 1500 mm et la température moyenne annuelle de 6°C (Viville *et al.*, 1987) (**Figure 26**). Ce bassin présente une couverture forestière complète et homogène, constituée essentiellement de peuplements d'épicéas et de sapins à fort taux de dépérissement : défoliation jusqu'à 50% des peuplements et jaunissement marqué sur épicéa (Dambrine *et al.*, 1992a).

Le peuplement étudié se situe dans la partie supérieure du versant exposé au sud du bassin versant d'Aubure, à 1050 m d'altitude. Il s'agit d'une plantation d'épicéas de 30 ans environ, de densité 2343 tiges/ha et de 12,6 m de hauteur moyenne (**Tableau 11**). Le sol est un sol brun-ocreux, très sableux (>60%), et très désaturé en Mg et Ca en dessous de 20 cm de profondeur. Deux notations à l'automne 1988 et à l'automne 1989, montrent une accentuation du phénomène de dépérissement, par rapport aux années antérieures, avec 40% d'arbres dépérissants en 1989 (Dambrine *et al.*, 1992b).

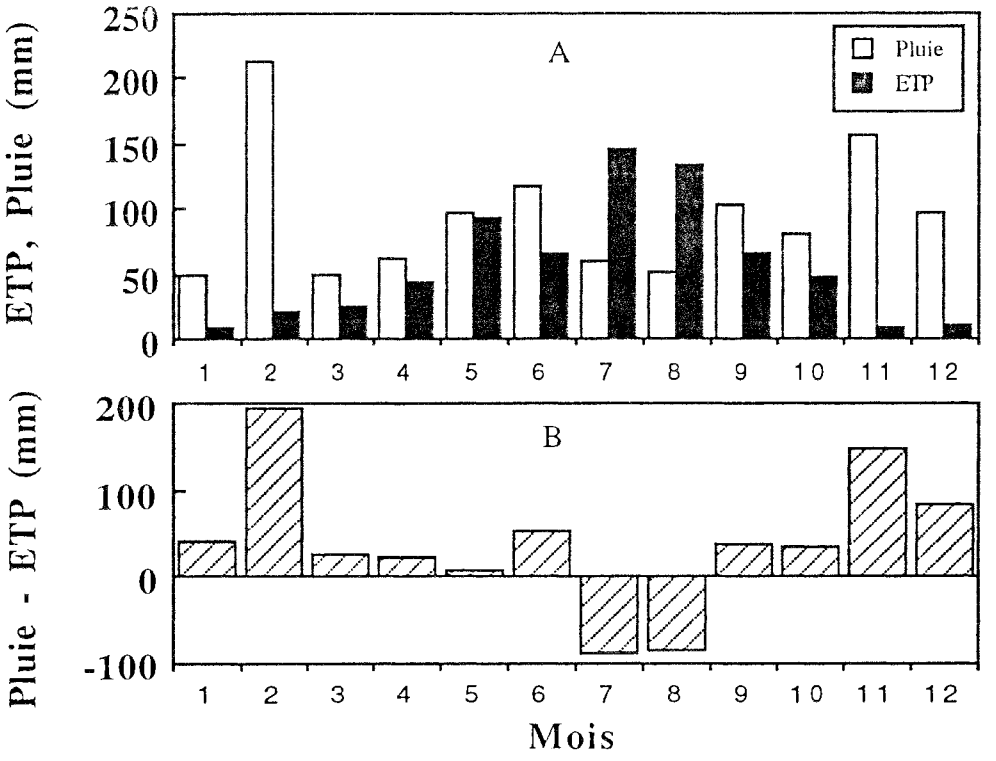


Figure 28 : Profil climatique de la saison 1990
A. Demande climatique et précipitations ; B. Déficit hydrique

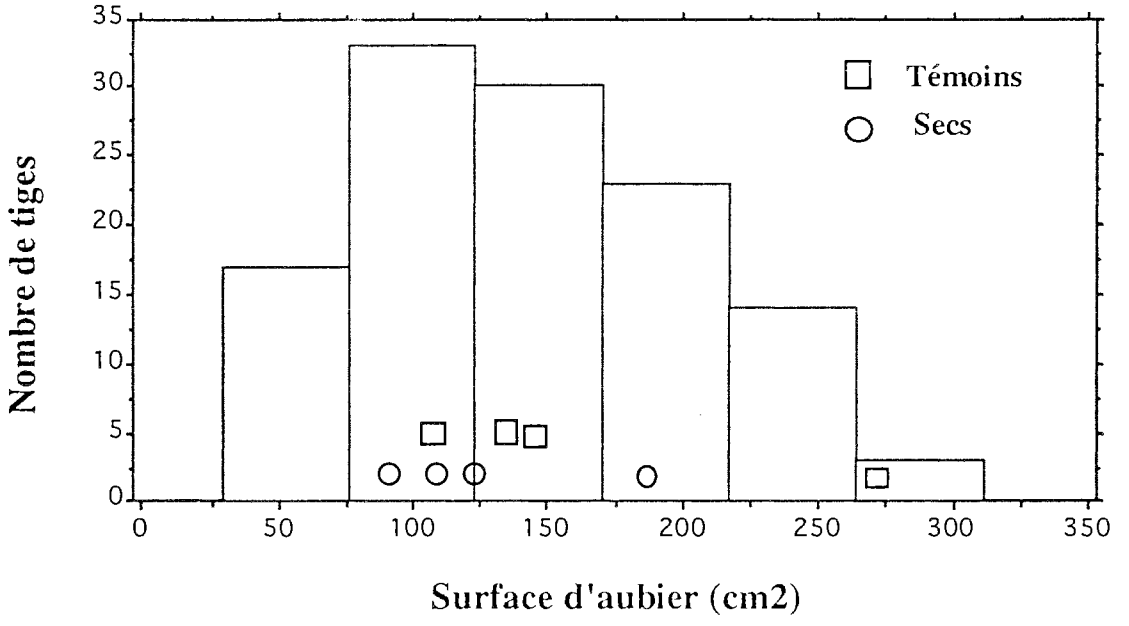


Figure 29 : Histogramme de fréquence des surfaces d'aubier à 1,30 m par classe centimétrique. Les carrés et les ronds correspondent aux arbres échantillons choisis pour les mesures de flux de sève et l'estimation de la transpiration des placeaux étudiés.

1.2. Description du dispositif

Trois échafaudages de 10 m de haut, permettant de prélever des rameaux et d'effectuer des mesures de conductance stomatique, ont été installés dans le peuplement (**Figure 27**). Dans ce peuplement, deux placeaux ont été choisis : un sec et un témoin. Le contrôle de la sécheresse édaphique, imposée à une quinzaine d'arbres autour d'un échafaudage, a été assuré d'une part par un fossé circulaire d'1,5 m de profondeur en amont et de 0,6 m en aval, limitant les apports latéraux d'eau dans le sol, et d'autre part par un toit en polycarbonate (50 m^2, situé à 2 m au dessus du sol) supprimant les précipitations incidentes. En raison de la sécheresse exceptionnelle de 1990 dans cette région, le déficit hydrique mensuel (pluviosités mensuelles - ETP Penman mensuelles) a atteint environ 200 mm pour les mois de Juillet et Août (**Figure 28**). Pour compenser ce déficit hydrique et maintenir la transpiration dans le placeau témoin, ce dernier a été arrosé 5 fois en Juillet et en Août, avec de l'eau acidifiée par H_2SO_4 (pH = 4). L'apport total d'eau a été de 58 mm. Ces interventions sont résumées dans le **tableau 12.**

1.3. Mesures dans le peuplement et sur les arbres

Les mesures effectuées et des échantillonnages sont récapitulés dans le **tableau 13**

1.3.1. Mesures du flux de sève et de la transpiration du placeau

Dans le chapitre 2 nous avons présenté la méthode utilisée dans cette étude. Rappelons que le calcul du flux de sève total d'un arbre, f en $dm^3.h^{-1}$, est réalisé au moyen de la relation : f = u*SA. La surface d'aubier SA des arbres étudiés est estimée à l'aide de la relation entre SA et la circonférence établie précédemment dans le peuplement sur d'autres arbres (Annexe 12).

Estimation de la transpiration du placeau : échantillonnage

Le flux de sève pour l'ensemble du placeau est estimé à partir des flux de sève mesurés sur les arbres échantillons.

Le calcul se fait en pondérant la mesure du flux de sève obtenue sur chaque arbre échantillon par un cœfficient qui rend compte de la représentativité de sa surface d'aubier par rapport à celle du placeau. On a ainsi la transpiration du placeau TRP :

$$TRP = SA \sum u_i * p_i$$

avec SA : Surface d'aubier en $m^2.ha^{-1}$
u_i : densité de flux moyenne des arbres de la classe de circonférence i.
p_i : Cœfficient de pondération
= SA_i/SA où SA_i est la surface d'aubier de la classe de la circonférence i.

Tableau13. Tableau récapitulatif des mesures effectuées et des échantillonnages

Tableau récapitulatif des mesures effectuées et des échantillonnages				
Expériences en conditions naturelles		**Echantillonnage**		
Phénomène décrit	**Méthode utilisée**	**témoin**	**sec**	**Symbole**
Microclimat	poste météo			ETP
ETP (Penman)	à proximité			
Etat hydrique des arbres				
potentiel hydrique de base		4	4 à 8	Ψ_b
potentiel hydrique de rameaux	bombe de Scholander	4	4 à 8	Ψ
potentiel hydrique du xylème		2	2	Ψ_x
Transpiration	méthode thermique	4	4	TRP
	flux de sève brute			df
Conductance stomatique	porométrie	4	4	gs
	Li-Cor 1600			
Résistance au transfert de	relations journalières	2	2	gL
l'eau en phase liquide	flux/potentiels			
Conductivité hydraulique	perte de conductivité	2	2	Kh
du xylème	mesurée au laboratoire			

Dans chaque traitement, quatre arbres des catégories "codominant" et "dominant" ont été équipés de fluxmètres. La **figure 29** montre l'échantillonnage des arbres étudiés dans la répartition des tiges par classe de surface d'aubier. Les caractéristiques des arbres étudiés sont présentées dans le **tableau 11**.

Les mesures de flux de sève sur les arbres échantillons ont été réalisées en continu pendant 5 mois environ du 16/6/90 (jour 136) au 21/11/90 (jour 325). Une scrutation a été faite toutes les 10 secondes et les moyennes horaires ont été mémorisées par une centrale d'acquisition de données (Campbell 21X). De nombreux et violents orages, survenus entre le 28/8/90 et le 5/9/90 (jour 240-248), ont fortement perturbé les mesures. Nous n'avons donc pas de données sur cette période.

Pour limiter l'influence des changements de température ambiante qui sont plus forts dans les conditions montagnardes, deux précautions ont été prises. D'une part, nous avons soigneusement couvert l'ensemble des fluxmètres par une feuille de polystyrène doublée d'aluminium pour assurer une meilleure isolation et homogénéité thermique, et pour supprimer l'écoulement de l'eau au voisinage des capteurs. D'autre part, nous avons utilisé un système d'alimentation des sondes chaudes plus performant : alimentation en courant constant pour éliminer l'influence des variations de résistance de ligne des câbles.

1.3.2. Mesures du potentiel hydrique des arbres, Ψ

Pour obtenir une meilleure estimation de l'état hydrique des arbres, trois rameaux (âgés d'un an) par arbre ont été prélevés au sommet de l'échafaudage (10 m). La position de ces rameaux a été choisie de manière à prendre en compte la variabilité des potentiels hydriques dans la couronne et l'hétérogénéité de l'ensoleillement. Ces échantillons sont excisés avec une lame à rasoir et la mesure, effectuée dans les 10 mn au maximum après le prélèvement, est ensuite réalisée à l'aide d'une chambre à pression portable installée entre les deux échafaudages.

Potentiel hydrique de base (Ψb) et Potentiel hydrique minimum (Ψm) : l'évolution de l'état hydrique des arbres des deux placeaux a été suivie tout au long de la saison par des mesures de potentiel hydrique de base (Ψb) lors de journées non pluvieuses. Ψm a été mesuré entre 11 et 12 heures T.U. lors de journées ensoleillées.

8 arbres équipés de fluxmètre (4 par traitement) et 2 autres arbres dans le traitement sec (n° 65 et 48) sont échantillonnés. Entre le 26/6/90 et le 25/10/90 (jour 177 à 298), les mesures sont effectuées toutes les deux semaines.

Potentiel hydrique du xylème (Ψx) : une méthode indirecte proposée par Hellkvist *et al.* (1974) a été utilisée afin d'obtenir le potentiel hydrique dans le xylème des branches : un sac en aluminium plastifié, doublé d'une feuille d'aluminium, et humidifié à l'intérieur par un papier

buvard humide, enveloppe l'ensemble de la branche étudiée, supprimant ainsi toute transpiration. De ce fait, le gradient de potentiel ne se développe pas le long de la branche, le potentiel hydrique foliaire est alors égal au potentiel du xylème au point d'insertion de cette branche sur le tronc. Le sac a été installé à 18 h, la veille du jour de mesure, pour assurer un équilibre complet des potentiels. Selon ce même principe, le prélèvement du rameau est effectué très rapidement et l'intervalle de temps entre chaque prélèvement est supérieur à 2 heures.

Cinétiques journalières du potentiel hydrique foliaire et du potentiel du xylème :

Deux arbres dans chaque traitement (n° 66 et 49 pour le sec ; 59 et 71 pour le témoin) ont été choisis pour suivre l'évolution journalière des potentiels hydriques foliaires et du xylème. Ces mesures commencent 1 à 2 heure(s) avant le lever du soleil et se terminent 2 à 4 heures après le coucher du soleil, elles sont effectuées toutes les deux heures environ. Cinq jours ensoleillés (jour 201, 213, 235, 255 et 284) sont retenus pour ces cinétiques. Au jour 284, une cinétique a été réalisée également sur l'arbre 63, qui était le plus sec.

1.3.3. Mesures de la conductance stomatique, gs

Un poromètre Li-cor 1600 a été utilisé pour mesurer l'évolution saisonnière de la conductance stomatique.

Les quatre arbres ayant permis de suivre la cinétique du potentiel hydrique ainsi que l'arbre 63 ont été choisis pour la mesure de gs. En raison des variations de gs selon l'âge des aiguilles et des variations microclimatiques au sein de la couronne de l'arbre, les mesures porométriques ont été effectuées pour chaque arbre sur quatre rameaux représentatifs : rameau de l'année ou âgé d'1 an, rameau exposé ou non au soleil.

Les mesures ont été réalisées systématiquement en milieu de journée, entre 12 et 13 h T.U., lorsque l'évapotranspiration était maximale et le potentiel hydrique foliaire minimal.

Nous n'avons réalisé les mesures que lors de journées bien ensoleillées (jour 206, 213, 214, 220, 235, 255 et 284), afin d'homogénéiser au maximum les paramètres microclimatiques qui agissent sur l'ouverture des stomates.

A la fin de l'expérimentation, les rameaux (même rameaux pour les 7 jours de mesures) échantillonnés ont été prélevés et les surfaces foliaires projetées ont été mesurées avec un planimètre (Delta-T Area Meter). Un cœfficient multiplicateur de 2,6 a été appliqué (Oren *et al.*, 1986) pour calculer les surfaces développées.

1.3.4. Estimations de la conductance hydraulique spécifique, gL et gLx

Nous avons déjà présenté la formule de calcul de gL dans le chapitre 1 ; l'utilisation de la densité de flux pour le calcul de gL permet de comparer des arbres de dimensions différentes.

Dans cette étude, nous avons calculé gL par deux méthodes : par régression linéaire à partir des valeurs de densité de flux et potentiel hydrique mesurés au cours des journées de cinétiques, ou par la formule $gL = df/(\Psi b - \Psi m)$.

En utilisant les cinétiques journalières de Ψx, nous avons également calculé la conductance hydraulique spécifique entre l'interface sol-racine et le point d'insertion de la branche sur le tronc. Par la suite, nous appellerons cette conductance gLx, alors que la conductance hydraulique spécifique sol-racine -> feuille sera appelée gL.

1.3.5. Mesures de la conductivité hydraulique (Kh) des rameaux et le suivi de la perte de conductivité hydraulique due à l'embolie

La conductivité hydraulique (Kh) a été mesurée sur deux arbres dans chaque traitement. Des branches portant des rameaux de 1 à 4 ans ont été excisées. L'extrémité excisée a ensuite été retaillée de 5 mm sous l'eau avec une lame à rasoir pour éliminer la zone embolisée. Le rameau est ensuite enfermé dans un sac "noir" d'aluminium plastifié pour supprimer la perte d'eau ultérieure. Les mesures de Kh ont été réalisées le lendemain au laboratoire avec le système de mesure de la conductivité hydraulique (cf. chapitre 3). Après mesure de Kh, chaque échantillon a été resaturé et la conductivité hydraulique maximale Km a été mesurée. La perte de conductivité hydraulique ((1-Kh/Km).100%) a été calculée. Les mesures ont été effectuées 7 fois tout au long de la saison 1990. A chaque date, 10 à 15 échantillons par arbre ont été mesurés.

Les courbes de vulnérabilité

Ces courbes ont été établies avec les rameaux de 1 à 3 ans prélevés le jour précédent la mesure sur les arbres du traitement témoin. Deux méthodes de déshydratation ont été utilisées pour obtenir les tiges à différent niveau de stress hydrique. La méthode "classique" (Sperry *et al.*, 1988a) consiste à déshydrater les branches sur une paillasse au laboratoire jusqu'à ce qu'elles atteignent un potentiel hydrique déterminé, le potentiel de ces branches étant mesuré régulièrement. Quand la branche atteint le niveau de stress hydrique voulu, elle est enfermée dans un sac plastique noir et stockée dans une chambre froide (+4°C) pendant une dizaine d'heures. En utilisant une série de branches déshydratées à différents niveaux de potentiel hydrique (à chaque niveau, 10 à 15 échantillons ont été mesurés avec un système de mesure de conductivité hydraulique, cf. Annexe 5), on peut dresser une courbe de perte de conductivité en fonction du potentiel hydrique subi par un tissu conducteur.

Nous avons également déshydraté les branches par pressurisation dans une "chambre à pression" (Sperry et Tyree, 1990). Les branches excisées n'ont pas été déshydratées par transpiration, mais par compression pneumatique dans une chambre de Scholander. Les branches étaient amenées à des paliers de pression croissantes. A chaque palier, des rameaux ont été prélevés pour effectuer la mesure de Kh et de Km (pour plus de détails, voir Sperry et Tyree, 1990).

1.3.6. Mesures climatiques et calcul de paramètres climatiques

Les données climatiques (humidité relative, température sèche, pluie, vent) sont mesurées à proximité (500 m environ) du placeau étudié à l'emplacement de l'antenne TDF (**Figure 26**). Le rayonnement global est mesuré juste au dessus du placeau sec à l'aide d'un pyranomètre soutenu par un bras métallique de 3,55m de long, au dessus de l'échafaudage.

L'évapotranspiration potentielle (ETP), exprimée en mm, a été calculée pour chaque jour et chaque heure, à partir de la relation tirée de la formule de Penman (1948) :

ETP horaire (mm.h^{-1} ou Kg.m^{-2}.h^{-1}) :

$$ETP = \frac{3600\,(R_n - S)\,\delta}{\lambda\,(\delta+\gamma)} + \frac{0{,}26\,\gamma\,Dsat\,(1+0{,}54\,Vent)}{24\,(\delta+\gamma)}$$

avec

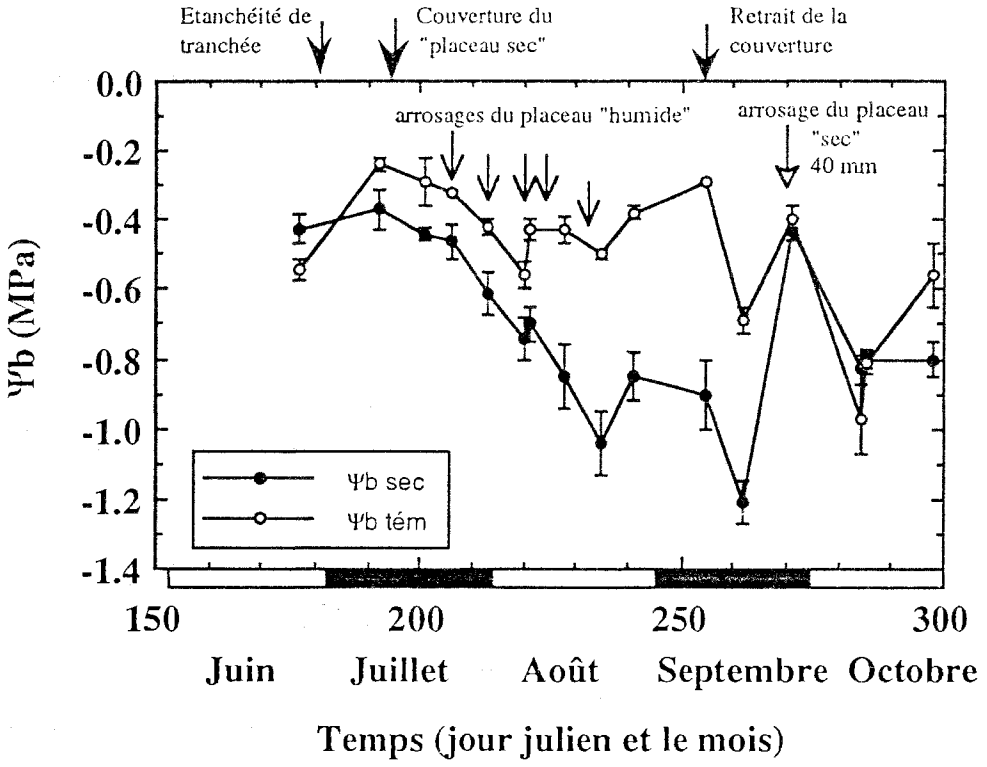
δ : dérivée de la tension de vapeur à la température de l'air (mb C^{-1})
γ : constante psychrométrique, (mb C^{-1})
Dsat : déficit de saturation atmosphérique (mb)
λ : chaleur latente de vaporisation de l'air = 2,5.10^6 JKg^{-1}
Vent : (m s^{-1})
R_n : rayonnement net (W.m^{-2})
S : stockage de chaleur (W.m-2)

Le terme de stockage S a été négligé, et le rayonnement net R_n a été estimé à partir d'une relation statistique (Granier, comm. pers.) : $R_n \approx 0{,}75\ R_g$

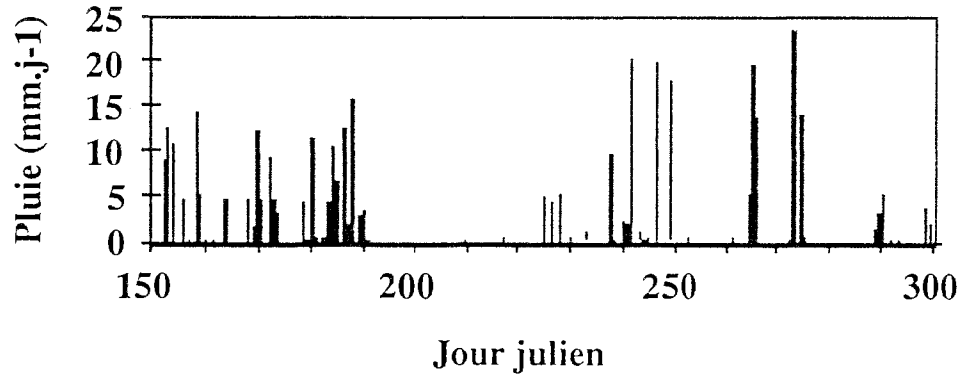
ETP journalière (mm j^{-1}) : l'ETP journalière est calculée en cumulant les valeurs horaires d'ETP.

Rappelons que les heures auxquelles sont effectuées les mesures mentionnées ci-dessus sont exprimées en temps universel (heure T.U.= temps local estival - 2h).

Remarque : dans ce chapitre, sur certaines figures, nous avons trace les courbes à la main pour illustrer simplement la tendance d'évolution.



(A)



(B)

Figure 30. A : Evolution saisonnière des potentiels hydriques de base pour les deux traitements (sec et témoin), valeurs moyennes et écart-type.
B : Pluviométrie enregistrée à Aubure au cours de l'année 1990.

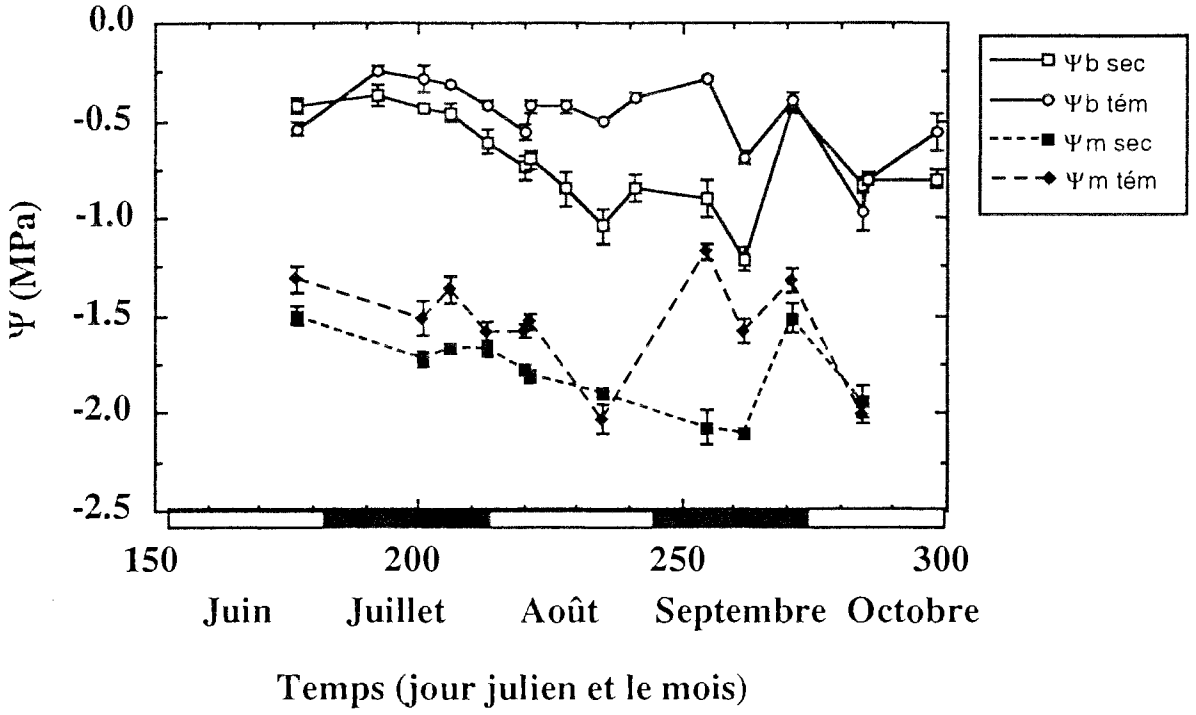


Figure 31 : Evolution saisonnière des potentiels hydriques de base moyens (Ψb) et potentiels minimum (Ψm) dans les deux traitements (sec et témoin), valeurs moyennes et écart-type.

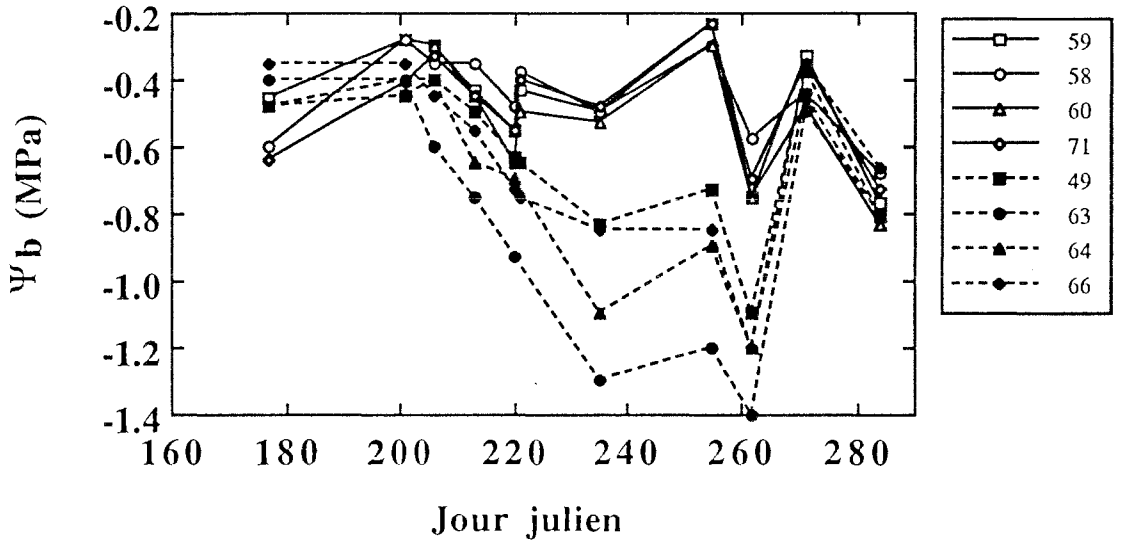


Figure 32 : Evolution individuelle des potentiels hydriques de base des 4 arbres secs (symboles noirs) et des 4 arbres témoins (symboles blancs)

2. Résultats

2.1. Evolution saisonnière des potentiels de base moyens entre le traitement soumis à une sécheresse édaphique et le témoin.

La **figure 30a** présente l'évolution des potentiels de base de la saison 1990 dans les deux traitements.

Lors de la première mesure fin juin, nous notons que les potentiels de base sont relativement faibles dans les deux traitements (-0,41 à -0,55 MPa) par rapport au niveau qu'ils atteindront plus tard (-0,22 à -0,40 MPa). Ceci est probablement dû à la sécheresse printanière (**Figure 30b**). D'ailleurs, nous remarquons aussi que Ψb du traitement sec est supérieur au Ψb du témoin à cette date, ce qui traduit probablement l'influence de la pente (le placeau témoin se trouve en amont du placeau sec) et de l'accumulation d'eau dans le fossé (la tranchée n'était pas encore étanchéifiée). Le niveau du Ψ_b s'inverse après l'étanchéité de la tranchée et le potentiel de base du témoin atteint son maximum (-0,22 MPa) au jour 192.

Les diminutions du Ψb dans les deux traitements sont parallèles jusqu'au jour 220, ce qui correspond à une période sans pluie (**figure 30b**). En raison de l'insuffisance d'arrosage et au ruissellement de surface, l'effet des arrosages successifs (débutés le 26 Juillet 90, jour 207) dans le traitement témoin ne se manifeste que vers la mi-août, où Ψ_b tend à remonter. Par contre, le potentiel de base du traitement sec diminue progressivement jusqu'à -1,05 MPa vers la deuxième quinzaine d'août, puis remonte légèrement, et chute ensuite jusqu'à -1,20 MPa environ vers la mi-septembre (jour 262).

La **figure 31** présente les évolutions des potentiels de base et des potentiels minimum. Les potentiels minimum et de base diminuent parallèlement (l'écart étant égal à environ 1,0 MPa).

Les potentiels minimum dépendent non seulement de l'état hydrique du sol (potentiel de base) mais aussi des conditions climatiques. Les arbres témoins bien alimentés en eau peuvent avoir un gradient hydrique plus fort lors d'une journée très ensoleillée (jour 235), et le potentiel hydrique minimum des témoins peut chuter au-dessous de celui des secs.

Trois points sont à souligner :

1. La comparaison de la pluviosité de l'année 1990 à Aubure avec la moyenne sur 15 ans (1972-1987) montre qu'il s'agit d'une année exceptionnellement sèche qui est comparable à celle de 1976 : une sécheresse printanière suivie d'une sécheresse estivale. Par conséquent, malgré les arrosages, les arbres témoins ont aussi partiellement subi un stress hydrique (Dambrine *et al.*, 1992).

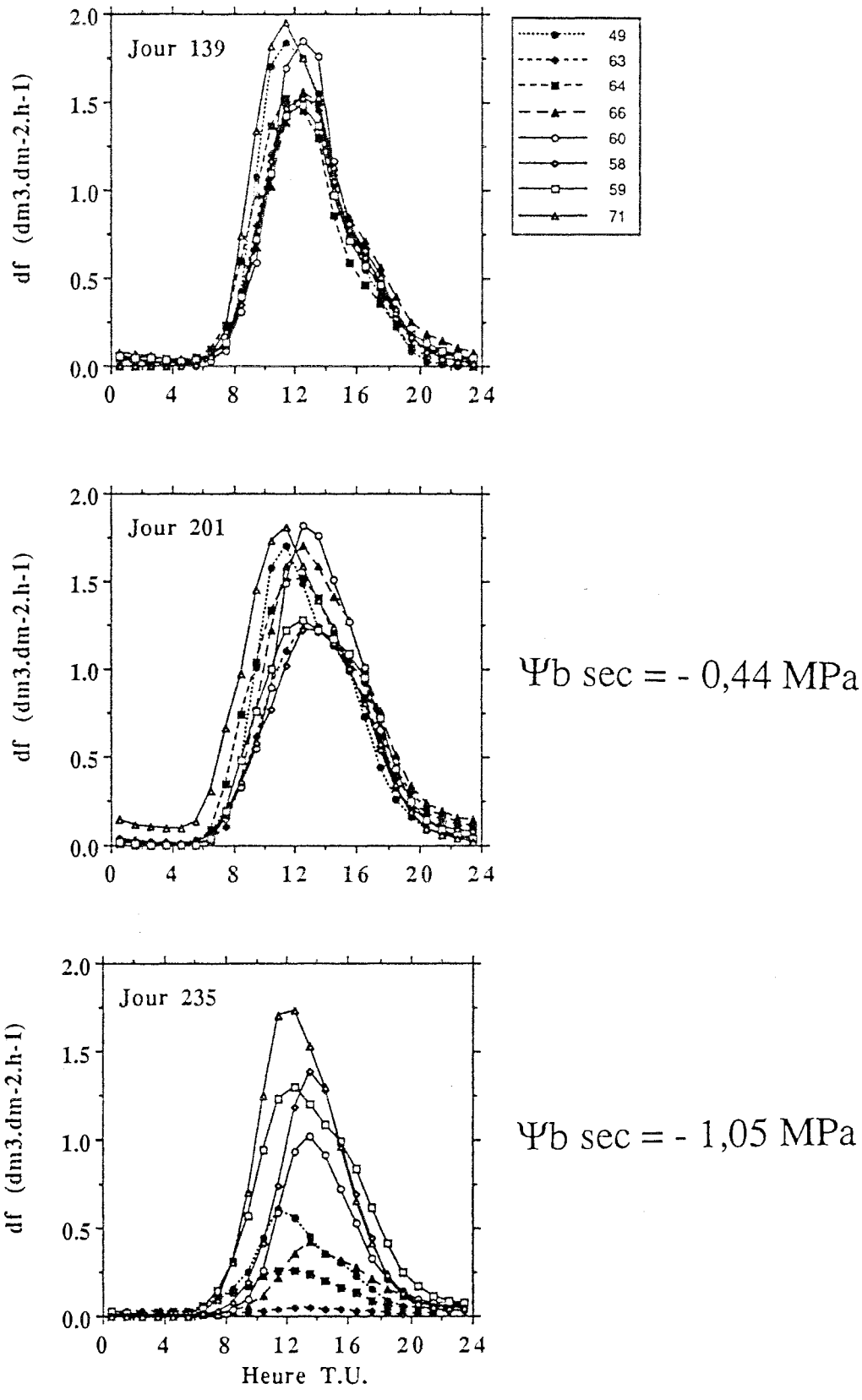


Figure 33 : Exemples de cinétiques journalières de densité de flux enregistrées au cours de trois journées bien ensoleillées sur 4 arbres témoins (symboles ouverts) et sur 4 arbres secs (symboles noirs). Les trois journées illustrent des périodes de disponibilité en eau caractéristiques :

jour 139 (19 mai) : bonne disponibilité en eau
jour 201 (20 Juillet) : début du dessèchement
jour 235 (23 août) : maximum de dessèchement

2. La période de forte pluie entre la fin août et début septembre a provoqué une remontée du Ψb du traitement sec ; ceci peut être interprété par soit une mauvaise étanchéité du système expérimental (toiture et fossés de drainage, remontée d'une alimentation hydrique profonde), soit par une recharge d'eau par la partie aérienne (Katz *et al*, 1989) qui fait remonter la valeur du Ψb, mais qui n'améliore probablement pas l'état hydrique des arbres pendant la journée. Ceci montre bien la complexité de l'interprétation du Ψ_b en conditions naturelles. Par contre, chez les témoins, il est probable que la pluie ait ruisselé à la surface du sol desséché et de la couche d'aiguille.

3. En examinant individuellement les arbres, on note que la variabilité inter-arbre du Ψ_b est plus faible pour les témoins que pour les secs (**figure 32**) ; dans ce dernier traitement, l'arbre n°63 semble le plus stressé probablement en raison de sa position en bordure amont de la cuve et des blessures racinaires provoquées par l'ouverture de la tranchée.

2.2 Transpiration estimée par le flux de sève

2.2.1. Comparaison de la densité de flux des arbres

2.2.1.1. Variabilité de densité de flux entre arbres

La densité de flux (df) de chaque arbre varie selon l'exposition de la couronne (liée partiellement à sa classe sociale), la microvariation de l'état hydrique du sol et aussi son état sanitaire (Lu et Granier, 1992).

La **figure 33** montre trois cinétiques journalières de df obtenues lors de journées bien ensoleillés durant la saison de mesure.

En début de saison, (le 19 Mai, jour 139), les arbres sont bien alimentés en eau, et on note une très faible variabilité inter-arbres, les courbes de df des arbres des deux traitements étaient presque confondues. Ceci montre que dans notre étude, en l'absence de sécheresse, l'hétérogénéité due à la structure du peuplement est relativement limitée. A ce jour, la df maximale vers midi est comprise entre 1,5 et 2,0 dm h^{-1}.

Sur l'ensemble de la saison, les maxima de df enregistrés se situent entre 1,6 et 2,4 dm h^{-1} au jour 137. Ces valeurs sont voisines des résultats de Granier et Claustres (1989) et ceux de Lu et Granier (1992) sur la même espèce : 1,5 à 2,0 dm h^{-1} et 1,5 à 2,5 dm h^{-1}, respectivement.

Au début de la période sèche, (le 20 Juillet, jour 201), la variabilité devient déjà plus importante. Malgré le premier arrosage, les arbres du traitement témoin ont subi un stress hydrique. Notons que l'arbre n°63 présentait déjà une plus forte chute de df par rapport à d'autres arbres.

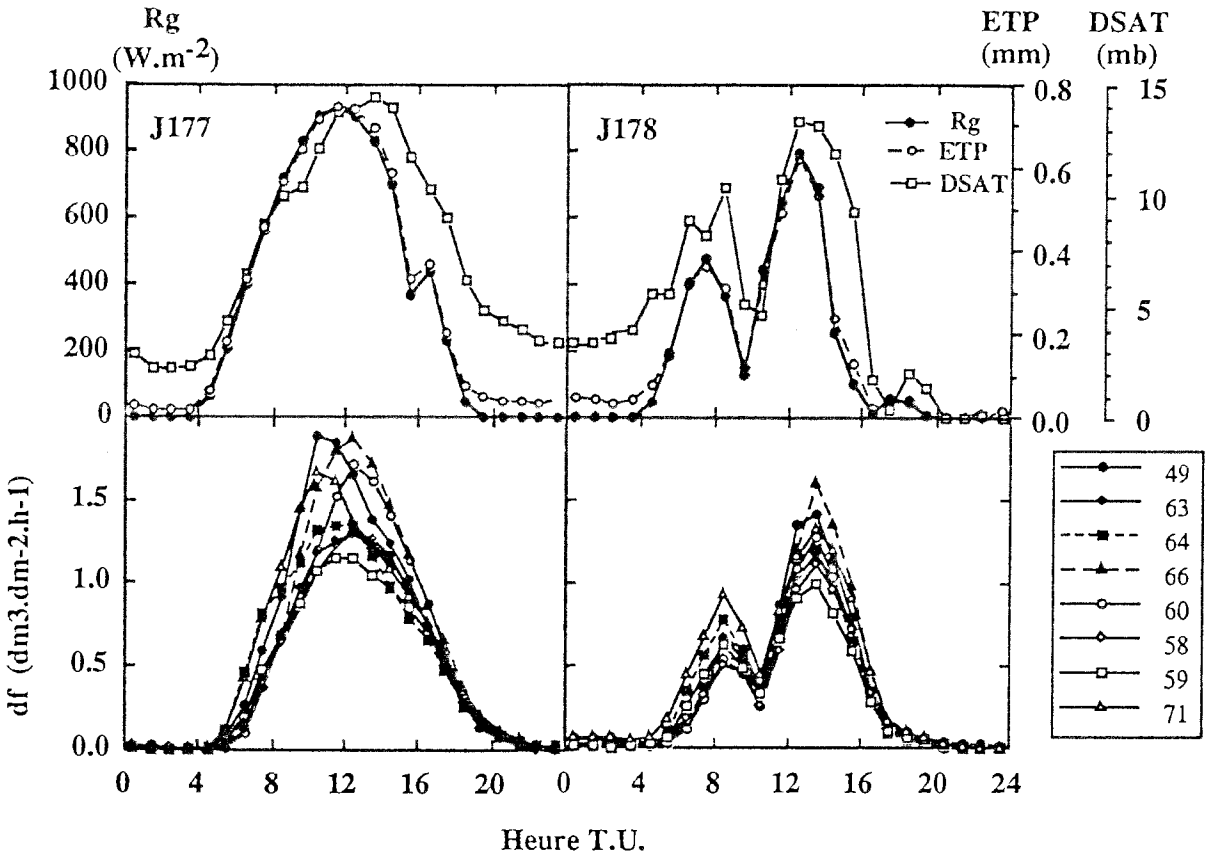


Figure 34 : Evolutions journalières de l'ETP et des deux principaux paramètres microclimatiques DSAT et Rg (en haut) et cinétiques des densités de flux (en bas) des arbres témoins (symboles ouverts) et des arbres secs (symboles noirs) en début de saison ; deux journées consécutives sont représentées (177 et 178), la seconde présentant un passage nuageux vers 10 h T.U.

Lorsque la sécheresse s'intensifie, la variabilité augmente. Au plus fort de la sécheresse vers le 23 Août (jour 235), la variabilité devient très importante, autant entre traitements qu'à l'intérieur des traitements. Malgré les arrosages effectués, certains arbres humides ont aussi subi la sécheresse édaphique. A cette date, la df de l'arbre n°63 est très faible (à la limite de sensibilité des fluxmètres) et son Ψb est à -1,30 MPa.

La variabilité de df devient plus importante lors de la période de sécheresse, en raison de l'hétérogénéité du dessèchement dans la cuve et des arrosages dans le témoin ; cela est attesté par la variabilité entre arbres du potentiel hydrique de base. Les études de Lu et Granier (1992) ont constaté une diminution homogène de df au cours de la sécheresse. Dans leur cas, le dessèchement du sol était vraisemblablement plus homogène.

2.2.1.2. Evolution journalière de la densité de flux

a) Effet des conditions climatiques

La **figure 34** présente deux cinétiques journalières de df, des deux principaux paramètres microclimatiques (DSAT et Rg) ainsi que de l'ETP Penman en début de saison, alors que les arbres des deux traitements étaient bien alimentés en eau.

En début d'une belle journée (Jour 177), l'augmentation de DSAT, Rg et ETP est synchrone. A partir de midi, le décalage classique du DSAT apparaît (retard d'environ 2 heures dans la décroissance par rapport à l'ETP et au Rg) dû à l'effet thermique tampon du couvert. Les courbes de df sont décalées d'environ 1 à 2 heures selon les arbres par rapport à l'ETP, mais ce décalage ne peut pas être généralisé sur toute la période de mesure: ce retard augmente d'autant plus que la contrainte hydrique est plus importante comme nous le verrons plus loin. Les valeurs maximales atteintes à mi-journées sont plus ou moins décalées dans le temps selon la hauteur et l'exposition des arbres.

Lors de journées moins ensoleillées, (jour 178), la densité de flux est plus faible. L'évolution du flux de sève s'aligne en effet plus sur les variations du déficit de saturation que sur celles du rayonnement global pour cette journée ; une chute du DSAT (due à des passages nuageux vers 8 h) provoque une réduction de la densité de flux, qui augmente à nouveau lorsque le déficit de saturation augmente. On peut noter que la df amortit les variations des facteurs climatiques et un décalage de 1 heure est toujours présent. Ceci est probablement dû à la position des capteurs en bas du tronc qui n'enregistrent pas immédiatement les variations intervenant au-dessus de ces capteurs (couronne vivante). Les mesures comparatives menées par Granier et Claustres (1989) montrent que la densité de flux dans les branches est plus sensible aux variations climatiques que la df mesurée en bas du tronc.

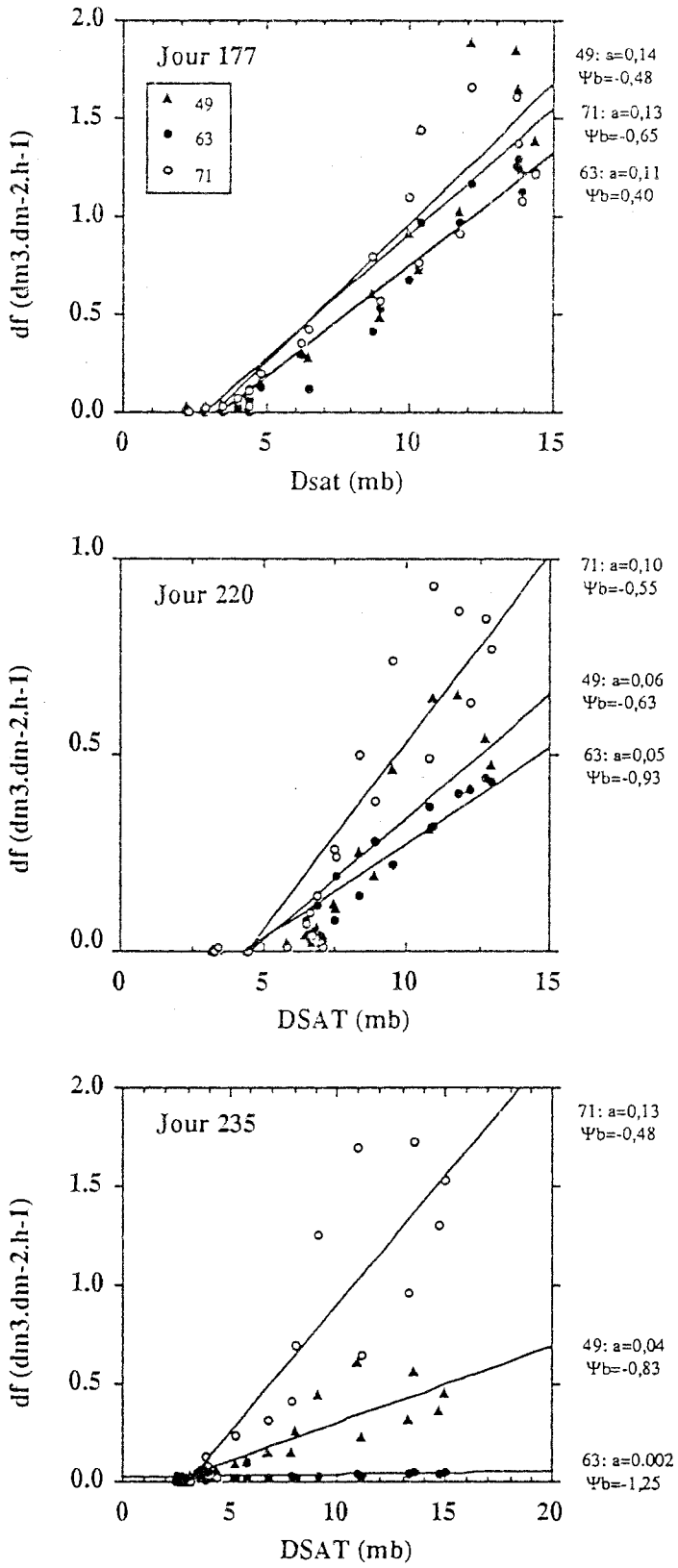


Figure 35 : Effet du déficit de saturation de l'air (DSAT) sur les valeurs horaires de densité de flux de 2 arbres secs (n°49 et 63) et d'un arbre témoin (n°71). Interaction avec le niveau de contrainte hydrique subie par les arbres, illustré par leur potentiel de base (Ψb, en MPa), indiqué dans la légende. La pente de la régression (a) entre df et DSAT est aussi présenté dans la légende. Le jour 235 correspond au maximum de dessèchement.

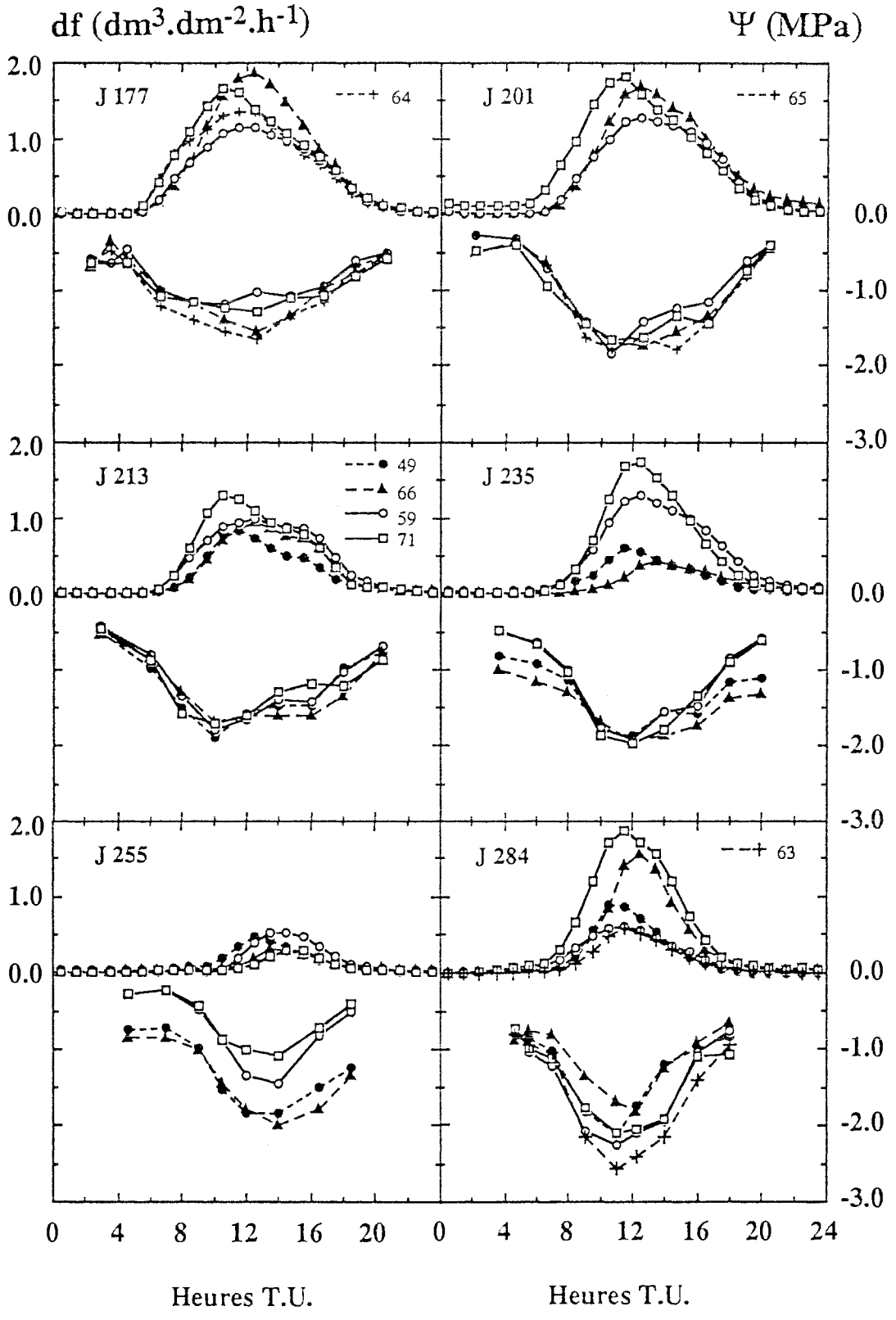


Figure 36 : Evolutions journalières des densités de flux (df) (partie supérieure de chaque graphique) et des potentiels hydriques correspondants (ψ) (partie inférieure de chaque graphique). Les symboles sont identiques pour chaque journée (jour julien indiqué à côté de la lettre J) : deux arbres témoins (symboles blancs et traits pleins) et deux arbres secs (symboles noirs et traits pointillés).

La **figure 35** illustre l'effet de l'interaction de la sécheresse édaphique (représentée par le potentiel de base) et du déficit de saturation de l'air (DSAT) sur les df. Les trois journées choisies représentent trois intensités de sécheresse ; sur chaque graphique, deux arbres du traitement sec (49 et 63) et un arbre témoin (71) sont figurés. En absence de contrainte hydrique (jour 177), les densités de flux sont bien corrélées avec DSAT, avec une hystérésis assez marquée pour les différents arbres qui traduit le décalage dans le temps décrit précédemment entre transpiration et DSAT. Les pentes des relations df/DSAT sont d'autant plus faibles que les potentiels de base sont plus bas, ce qui traduit une augmentation de résistance à la diffusion de la vapeur d'eau par les stomates (arbre 63 au jour 235). De plus, l'amplitude de l'hystérésis se réduit nettement au jour 235.

b) Cinétiques journalières de densité de flux et de potentiels au cours de la sécheresse

Dans la **figure 36**, nous avons présenté six cinétiques journalières de densité de flux et l'évolution des potentiels hydriques foliaires. Deux arbres dans chaque traitement ont été choisis (arbres n° 59 et 71 dans le traitement de témoin, et arbres n° 66 et 49, ou 63, 64, 65 dans le traitement sec).

Lors de la première cinétique, (jour 177), les potentiels de base sont pratiquement identiques dans les deux traitements. Dans la journée, les potentiels des 2 arbres secs ont chuté plus bas que ceux des témoins. La différence de potentiels entre traitements apparaît à 6 h T.U. et atteint son maximum vers midi ; cette différence se retrouve au niveau des df à mi-journée. Ensuite, ces différences s'annulent progressivement vers 17 h T.U. La récupération du potentiel en fin de journée est complète. Les courbes de df sont symétriques par rapport à midi.

Au jour 201, il n'y a pas de différence entre les traitements pour les potentiels foliaires. Le gradient de potentiel a augmenté (environ 1,7 MPa) alors que les densités de flux restent à peu près identiques et le potentiel minimum est atteint plus tôt (environ 11 h TU). Notons la remontée plus précoce du potentiel de l'arbre 59 et l'aplatissement de sa courbe de df, pouvant traduire une différence d'exposition de sa couronne. La récupération en fin de journée est toujours complète vers 20 h T.U. pour tous les arbres.

Au jour 213, la transpiration des deux arbres secs est devenue inférieure à celle des arbres témoins. Un passage nuageux vers 11 h a provoqué une diminution de la transpiration des arbres et une remontée du potentiel.

Au jour 235, une différence des potentiels de base entre traitements est observée, mais les potentiels minimum sont identiques, ce qui signifie qu'il y a une diminution du gradient de potentiel chez les arbres secs. La transpiration des arbres secs a considérablement diminué. Le gradient de potentiel des arbres secs est similaire à celui du jour 177 (= -1,2 MPa), mais la transpiration n'atteint qu'un cinquième de celle du jour 177.

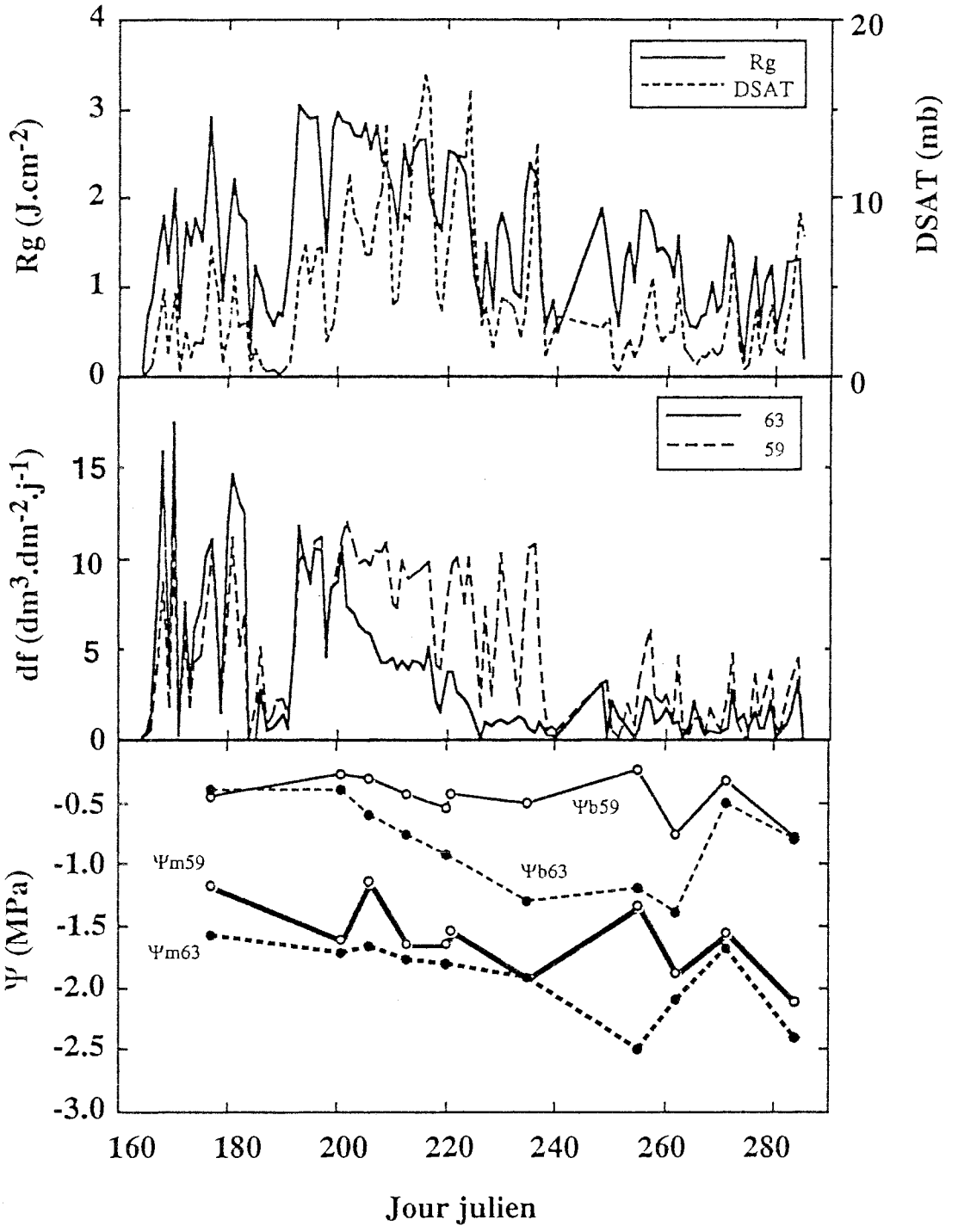


Figure 37 : Evolutions saisonnières du rayonnement global (Rg), du déficit de saturation de l'air (DSAT) (en haut), et des densités de flux (df) de 2 arbres (humide : n°59 et sec : n°63) (au centre) et des potentiels hydriques de base (Ψb) et minimum (Ψm) de chacun des deux arbres (en bas).

Au jour 255, la différence des potentiels de base entre traitements est presque identique à celle du jour 235, cependant, entre 7 et 14 h, les potentiels des arbres secs chutent parallèlement à ceux des témoins. En fin de journée, les témoins récupèrent presque complètement, alors que les arbres secs n'atteignent que deux tiers de la valeur maximum. A midi, les arbres 66 et 71 n'ont pas encore commencé à transpirer significativement alors que le Ψf a chuté de 1,0 MPa et 0,8 MPa respectivement. Ceci suggère soit une forte résistance hydraulique, soit une valeur de Ψb non représentative de l'état hydrique de l'arbre : réhydratation de partie aérienne ou réhydratation hétérogène des différents niveaux du sol. Pour les arbres secs, la réhydratation de partie aérienne est probable : la veille, il y a eu une pluie de 0.6 mm. On peut supposer que cette légère pluie a suffit à faire remonter Ψb et provoquer l'ouverture des stomates (on note aussi une remontée de gs à ce jour).

Après la réhydratation, jour 284, le gradient de potentiel est maximal pour la plupart des arbres. L'arbre 66 a bien récupéré sa transpiration avec un faible gradient de potentiel, mais pas les autres arbres.

En examinant l'ensemble des graphiques, on remarque que 1) au fur et à mesure de l'évolution de la sécheresse, les remontées de Ψ en fin de journée se font de plus en plus difficilement 2) une augmentation plus tardive de df des arbres secs par rapport au témoin en début de matinée 3) un déphasage des courbes de df entre les arbres secs et témoins, qui va en augmentant, pour atteindre environ 3 h au plus fort de la sécheresse.

2.2.1.3. Evolution saisonnière de la densité de flux

Dans les paragraphes précédents, nous avons observé l'augmentation progressive des variations de df à l'intérieur du traitement sec en raison de l'hétérogénéité de la sécheresse édaphique.

a) Comparaison d'un arbre sec et d'un arbre témoin

La **figure 37** montre l'évolution saisonnière de la densité de flux de deux arbres choisis, l'un parmi les témoins (n°59) et l'autre parmi les secs (n°63) ; les évolutions du rayonnement global (cumuls journaliers) et du déficit de saturation atmosphérique (moyennes journalières) sont aussi présentées. Cette évolution de la densité de flux montre 6 périodes bien distinctes :

1. Au début de la saison (jours 160 à 200), la df de l'arbre 63 est sensiblement supérieure à celle de l'arbre 59, alors que leurs potentiels de base sont pratiquement égaux. L'arbre 59 est un arbre bien irrigué et son potentiel de base a été maintenu proche de -0,5 MPa pratiquement tout au long de la saison. Sa densité de flux s'est maintenue stable jusqu'au jour 240, où la baisse

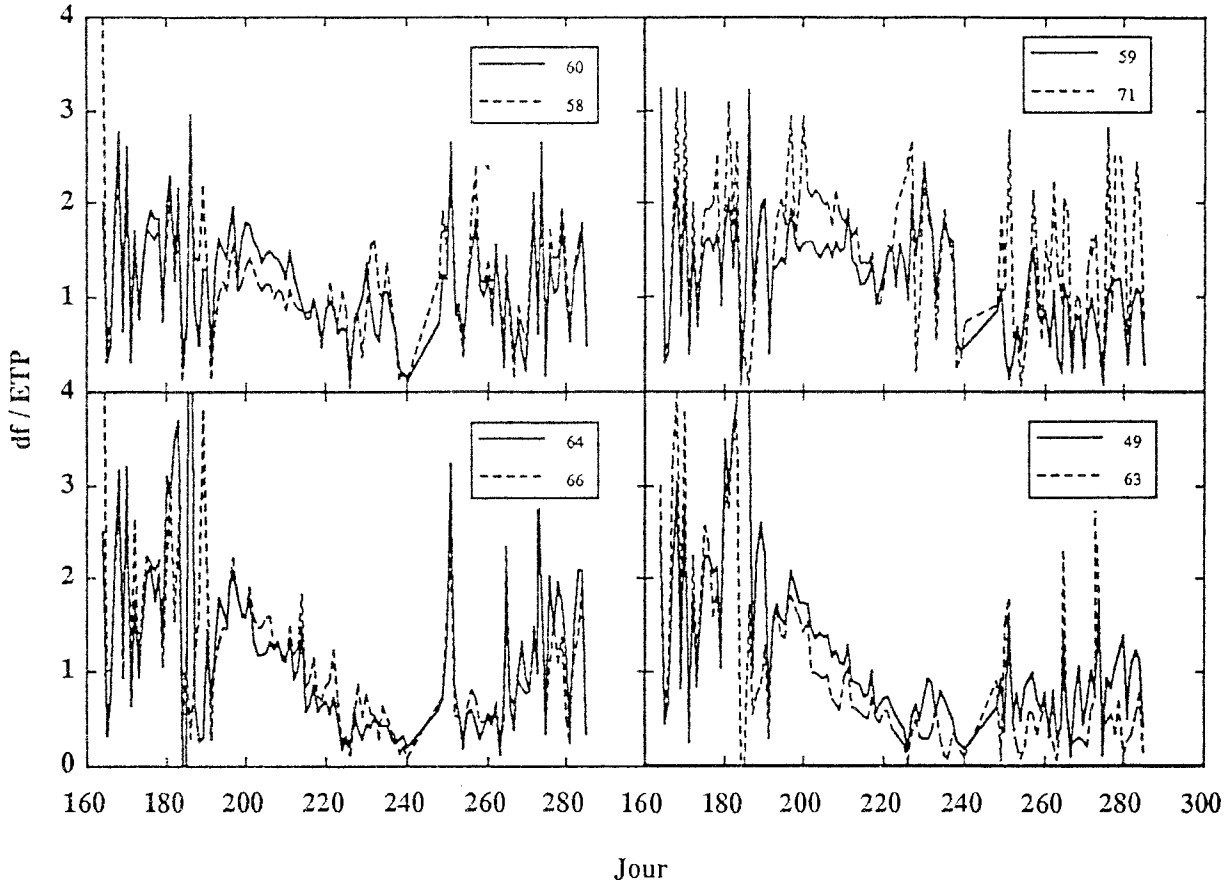


Figure 38 : Evolutions des rapports entre les valeurs journalières de densité de flux et d'ETP (df/ETP) ; les numéros des arbres sont indiqués dans la légende :
en haut : les 4 arbres témoins
en bas : les 4 arbres secs (l'arbre 63 a subi la sécheresse la plus sévère)

de df et la remontée du potentiel de base sont des effets directs des conditions microclimatiques. Par contre, l'arbre 63 est celui qui a subi la plus forte sécheresse édaphique.

2. le potentiel de base Ψ_b diminue rapidement et régulièrement du jour 200 (-0,6 MPa) jusque vers le jour 230 pour l'arbre stressé, pour atteindre -1,4 MPa. Après une période de stabilisation du Ψ_b (jours 230 à 255), le Ψ_b baisse à nouveau pour atteindre son niveau le plus bas à -1,5 MPa vers le jour 260. Ce niveau de contrainte, avec un gradient de potentiel minimum correspond à une densité de flux presque nulle (fermeture des stomates complète).

Après la réhydratation des arbres secs par d'abondantes pluies, la densité de flux de l'arbre 63 remonte à 2,5 $l.dm^{-2}.j^{-1}$ (avec des pics à 4,$l.dm^{-2}.j^{-1}$), ce qui représente 50 à 80 % de la df de l'arbre témoin 59. La récupération de la transpiration n'a donc pas été totale, soit à cause d'une recharge en eau du sol incomplète, soit parce que les arbres subissent des arrière-effets de la sécheresse pendant cette période.

En comparant les df et les potentiels de base Ψ_b, on remarque que, vers le jour 202, alors que les potentiels de base commencent à diverger entre les traitements, la df présente déjà une chute significative (11 $dm^3.dm^{-2}.j^{-1}$ pour le témoin et 7,5 $dm^3.dm^{-2}.j^{-1}$ pour le sec). Ceci a d'ailleurs déjà été observé sur chêne (Bréda *et al.*, 1992)

b) Variabilité inter-arbre de la densité de flux au cours de la saison

Pour pouvoir comparer la densité de flux des arbres en nous affranchissant des variations climatiques d'une journée à l'autre, nous exprimons ici la densité de flux journalière rapportée à l'ETP (rapport df/ETP, en $dm^3.dm^{-2}.mm^{-1}$) pour chaque arbre.

La **figure 38** montre les variations journalières du rapport df/ETP des 8 arbres. L'ensemble de la saison est présenté. Au début et à la fin de la saison, les conditions météorologiques ont été peu favorables, ce qui se traduit par des fluctuations importantes de ce rapport d'un jour à l'autre pendant ces deux périodes ; en effet, lorsque la transpiration et l'ETP sont très faibles, les valeurs de df sont proches de la limite de résolution du fluxmètre.

Pendant la période de sécheresse (jour 190 à 240), des conditions climatiques favorables nous ont permis de constater :

- une chute marquée du rapport df/ETP chez tous les arbres en début de période sèche ; il semble que l'arbre 59 ait été le moins affecté. Cette diminution a été limitée par les arrosages et les pluies.

- chez les arbres secs, le rapport df/ETP a chuté de façon spectaculaire, en passant de 2 à 0,2 vers le jour 225. Après la période de pluie (vers le jour 255), le rapport a remonté pour les arbres des deux placeaux.

- chez les secs, il est évident que l'arbre 63 a été le plus affecté, puis ensuite dans l'ordre les arbres 64 et 66. L'arbre 49 a été le moins touché au sein du traitement sec. Ce classement selon l'intensité croissante de la diminution du rapport df/ETP est parfaitement en liaison avec le niveau de sécheresse subi par chacun des arbres, comme l'a montré l'évolution des potentiels de base (**figure 32**).

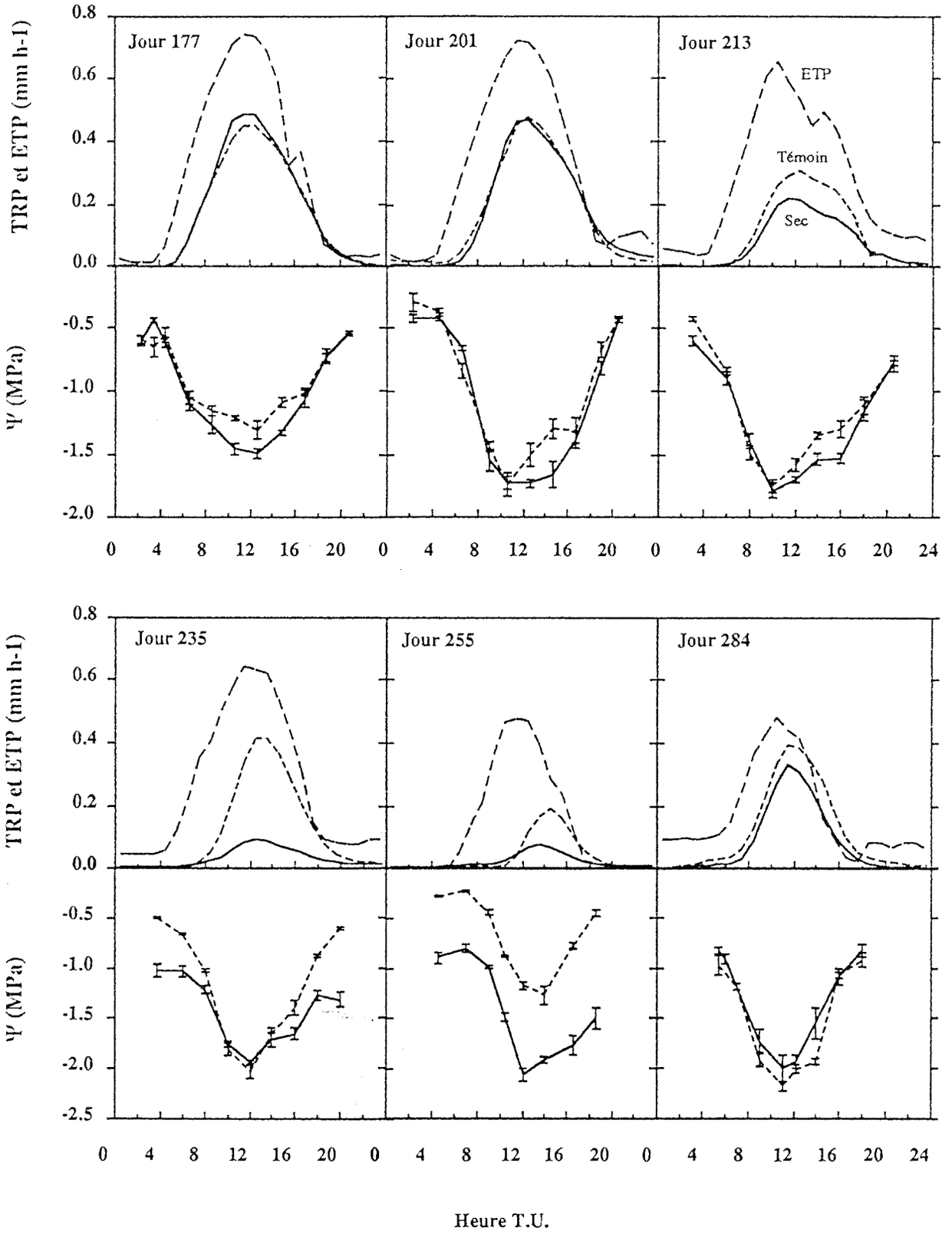


Figure 39 : Evolutions journalières de l'ETP Penman (- - -), des transpirations calculées pour les deux placeaux (sec : ———, témoin : ------- , en haut de chaque graphique) et des potentiels hydriques foliaires (même symboles, figurés en bas de chaque figure), lors de six journées au cours de la saison. Pour les potentiels, les moyennes et les écart-types calculées sur 4 arbres dans chaque traitement ont été représentées.

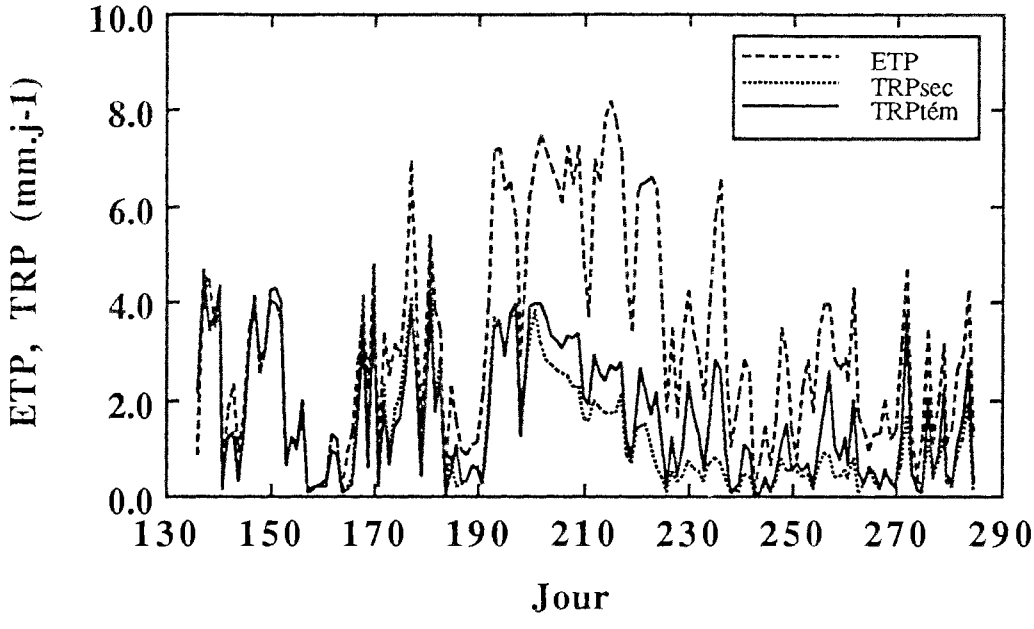


Figure 40 : Evolutions saisonnières des valeurs journalières de l'ETP et des transpirations des deux placeaux

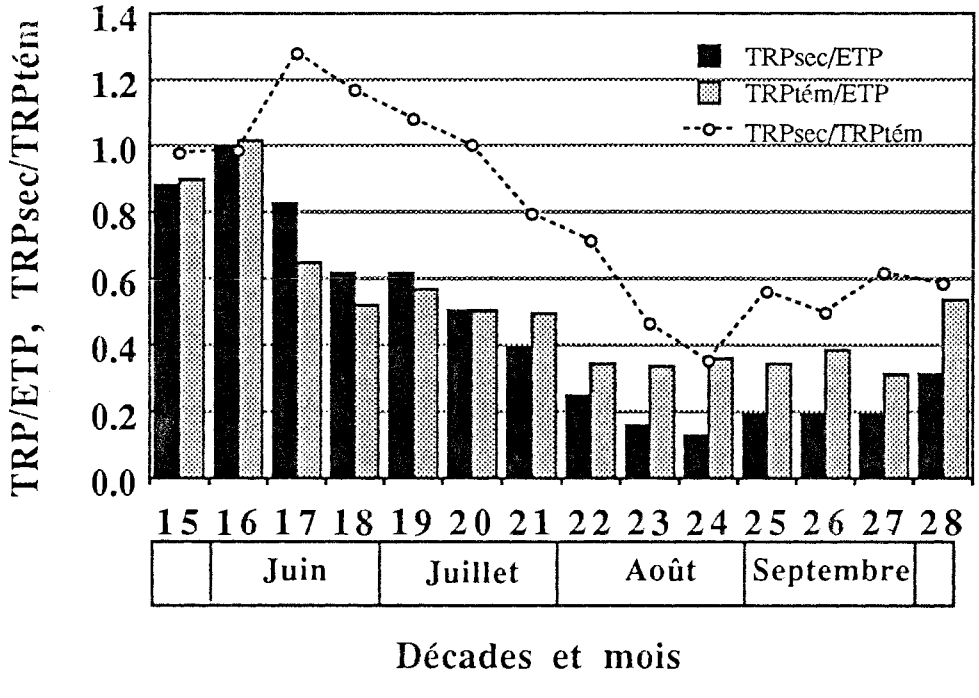


Figure 41 : Evolution des moyennes décadaires des rapports des transpirations de chacun des placeau sur l'ETP et de la transpiration relative du placeau sec par rapport à la transpiration du témoin (rapport TRPsec/TRPtém, courbe pointillée) entre les jours juliens 140 et 280 (20/5/90 au 7/10/90)

2.2.2. Comparaison de la transpiration des deux placeaux

Après cette analyse inter-arbres des densités de flux de sève, nous présentons maintenant la transpiration à l'échelle du placeau.

2.2.2.1. Evolution journalière de la transpiration de placeau

Six cinétiques journalières de transpiration des deux placeaux, de l'ETP Penman et des potentiels hydriques sont présentées sur la **figure 39**.

Lors de la première cinétique (jour 177), les Ψ_b des deux traitements sont pratiquement identiques ; à cette date, les valeurs horaires de l'ETP Penman sont proches de 0,8 $mm.h^{-1}$ et les transpirations atteignent environ 0,5 $mm.h^{-1}$, soit près de 65% de l'ETP. Comme nous l'avons observé précédemment, les différences de transpiration entre les placeaux sec et témoin apparaissent au jour 213, quand une léger écart de Ψ_b est noté entre les traitements. Au jour 235, la sécheresse édaphique atteint son maximum d'intensité et l'ETP horaire maximum est de 0,62 $mm.h^{-1}$ à midi. La transpiration maximum des témoins atteint 0.41 $mm.h^{-1}$ (soit environ 65% de l'ETP), alors celle des secs n'atteint que 0,1 $mm.h^{-1}$ (soit seulement 16% de l'ETP). Au jour 255, malgré la remontée de Ψ_b des témoins à environ -0,2 MPa, la transpiration n'atteint que 0,2 $mm.h^{-1}$ à son maximum. Malgré les faibles valeurs d'ETP du jour 284 (0,5 $mm.h^{-1}$ au maximum), la transpiration des deux placeaux a atteint un bon niveau : 0,4 $mm.h^{-1}$ pour le témoin et 0,35 $mm.h^{-1}$ pour le sec.

2.2.2.2. Evolution saisonnière de la transpiration de placeau

La **figure 40** montre l'évolution de l'évapotranspiration potentielle (ETP) et des transpirations estimées par les mesures de flux de sève dans les deux traitements du 16 mai (jour 136) au 12 octobre (jour 285).

Avant toute observation, rappelons que les données climatiques (ici synthétisées dans le calcul de l'ETP) présentées avant le jour 164 ont surtout une valeur indicative. En effet, ces données provenaient d'un autre poste météorologique, en raison du mauvais fonctionnement de nos équipements. Nous limiterons donc notre analyse à la période s'étendant du jour 164 au jour 285.

Sur l'ensemble du graphique, nous remarquons que l'ETP atteint son maximum entre le 10 juillet (jour 191) et le 13 août (jour 225) à 8.16 $mm.j^{-1}$, la moyenne sur cette période étant d'environ 7 $mm.j^{-1}$. Avant le jour 200, lorsque la disponibilité en eau dans le sol n'est pas limitante, les transpirations sont maximales avec une moyenne de 4,0 $mm.j^{-1}$, et quelques pics à

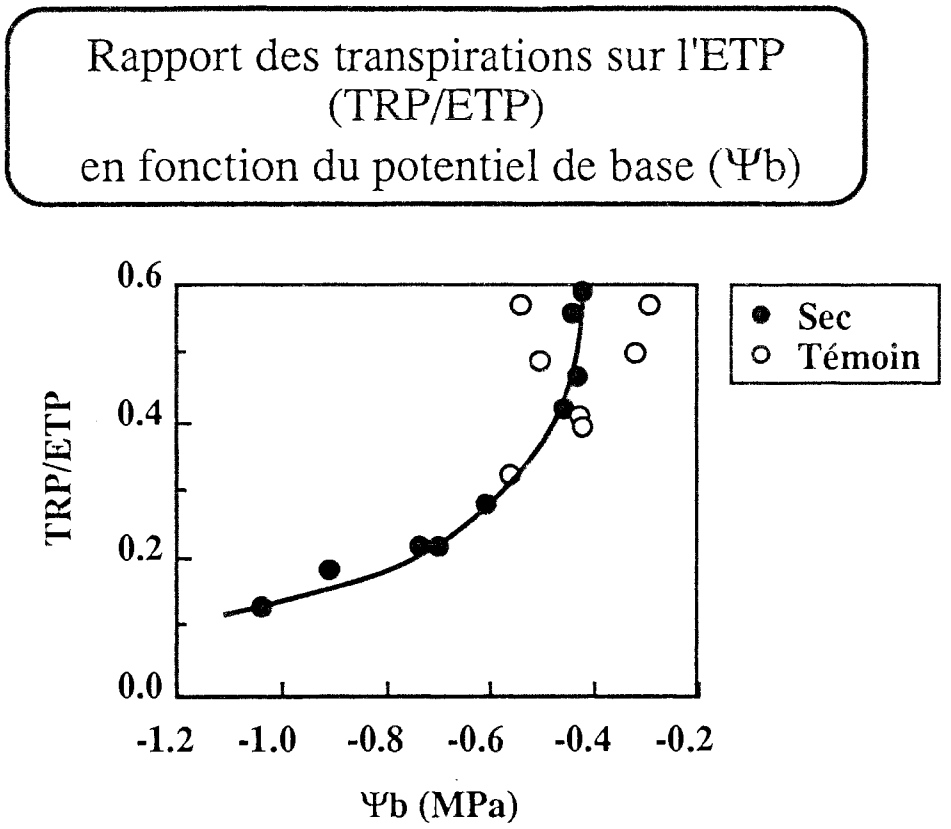


Figure 42: Evolution des valeurs journalières du rapport des transpirations sur l'ETP (TRP/ETP) en fonction du potentiel de base des arbres témoins (°) et en phase de dessèchement des arbres secs (•).

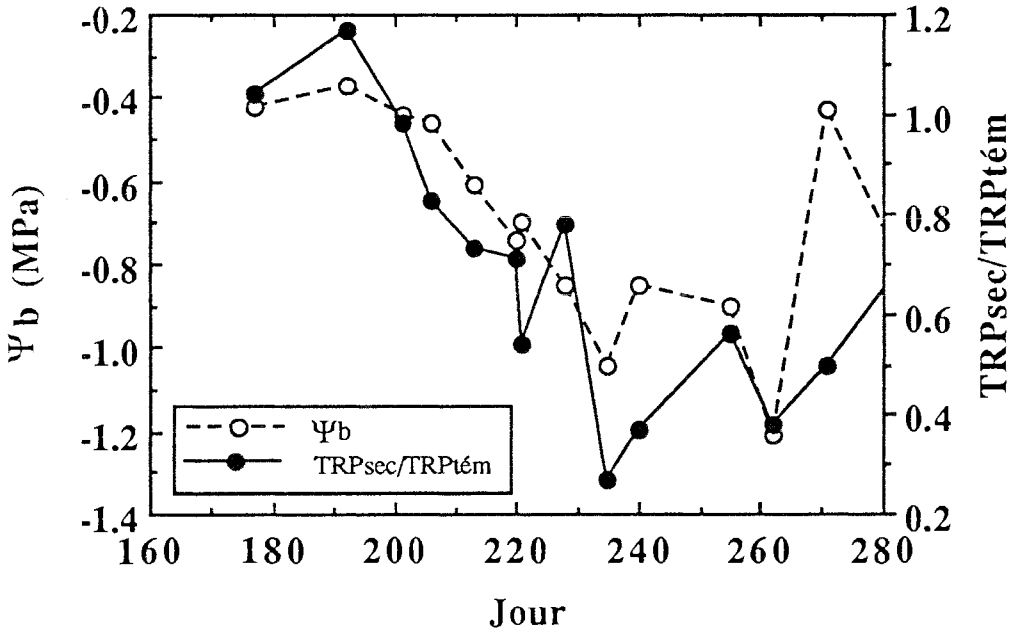


Figure 43 : Evolutions saisonnières du potentiel de base (Ψb) du placeau sec et de la transpiration relative du placeau sec par rapport à la transpiration du témoin (rapport TRPsec/TRPtém)

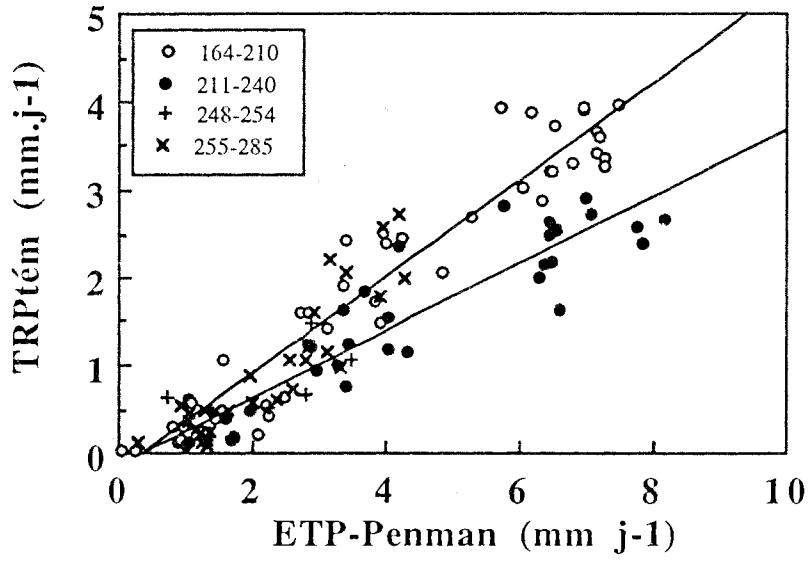
4,5 mm.j^{-1}. Vers le début de la saison, ces valeurs sont comparables à celles de Claustres (1987) sur la même espèce en plaine (moyenne de 4,5 mm.j^{-1} avec des maxima à 4,8 mm.j^{-1}), mais relativement élevées par rapport à d'autres espèces résineuses: 3,6 mm.j^{-1} chez *Pseudotsuga menziesii* (Granier, 1987) et 3 à 3,5 mm.j^{-1} chez *Pinus pinaster* (Loustau *et al.*, 1990). Vers le 20 juillet (jour 201), une période sans pluie a provoqué une chute des transpirations des deux traitements jusqu'au jour 225. Cette baisse est plus intense chez les secs (diminution de 4,0 à 0,7 mm.j^{-1}) que chez les témoins (diminution de 4 à 3 mm.j^{-1}). Chaque pluie ou arrosage a ralenti cette diminution chez les témoins. Chez les secs, certaines pluies ont provoqué une remontée temporaire de la transpiration, probablement suite à des fuites dans le toit. L'écart entre témoin et sec a augmenté dès le jour 201 et jusqu'au jour 240, avant d'entrer dans une période de pluies. Après l'arrosage du traitement sec et les pluies, la transpiration du traitement sec a remonté partiellement.

Les évolutions des cumuls décadaires des rapports de la transpiration à l'ETP et le rapport de transpiration sec/témoin au cours de la période du 20 mai (jour 140) au 7 octobre (jour 280) sont présentées sur la **figure 41.** Il apparaît clairement que dès la 17° décade, le rapport transpiration du placeau sur ETP (TRP/ETP) diminue progressivement pour les deux placeaux . Le témoin se stabilise vers la 19° décade, chute à nouveau jusqu'à la 22° puis se stabilise jusqu'à la fin de la saison. Dans le traitement sec, le rapport TRP/ETP diminue régulièrement jusqu'à la 24° décade, passant de 1,0 à 0,12. Après une légère remontée à 0,2, il se stabilise à partir de la 25° décade. En début de saison, la transpiration relative des arbres stressés par rapport à celle des témoins est voisine de 1. Lors de la 17° décade (période de moins beau temps), le rapport TRPsec/TRPtémoin monte jusqu'à 1,3, reflétant un biais déjà signalé entre les placeaux. Une décroissance de ce rapport s'amorce ensuite pour se poursuivre jusqu'à la 24° décade, passant de 1,3 à 0,4, voir même 0,3 lors de belles journées. Le rapport remonte à partir de la 25° décade à 0,6.

2.2.2.3. Relation entre transpiration et état hydrique du sol

La **figure 42** représente l'évolution du rapport TRP/ETP en fonction du potentiel de base moyen de chaque traitement. Le rapport TRP/ETP des témoins présente une forte variabilité (0,35 à 0,60) liée à des variations d'ETP. La diminution de ce rapport est précoce et brutale : elle intervient pour des potentiels de base de l'ordre de -0,4 MPa ; la transpiration est alors de 50 à 60% de l'ETP. La diminution de TRP/ETP est proportionnelle à celle du potentiel de base jusqu'à -0,6 MPa. Ensuite, la diminution du rapport est moins rapide. Lorsque le potentiel de base atteint sa valeur la plus basse (environ -1,1 MPa), la transpiration ne représente plus que 10% de l'ETP.

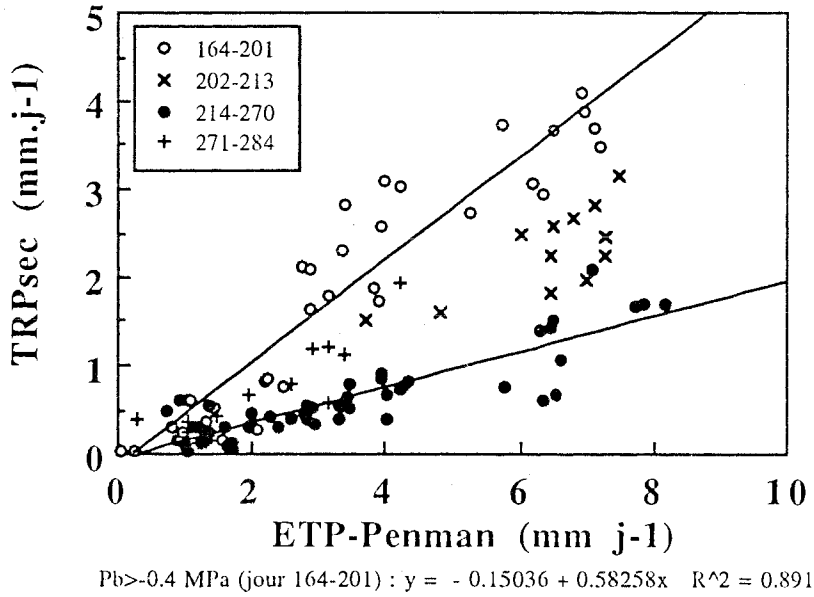
La **figure 43** montre une bonne corrélation entre évolution de la transpiration relative du traitement sec par rapport à celle du témoin et évolution du potentiel de base moyen du



Pb>-0.4 MPa (jour 164-210) : y = - 0,21014 + 0,55037x R^2 = 0,923

-0.6 MPa < Pb<-0.4 MPa (211-240) : y = - 0,15418 + 0,38304x R^2 = 0,836

Figure 44 : Relation entre les valeurs journalières d'ETP et les transpirations journalières moyennes du traitement témoin. Les symboles distinguent 4 périodes de disponibilité en eau. Les régressions linéaires ont été tracées et leurs équations indiquées pour les deux périodes extrêmes.



Pb>-0.4 MPa (jour 164-201) : y = - 0.15036 + 0.58258x R^2 = 0.891

-1.2 MPa<Pb<-0.6 MPa (jour 214-270) : y = - 6.5254e-2 + 0.20065x R^2 = 0.766

Figure 45 : Relation entre les valeurs journalières d'ETP et les transpirations journalières moyennes du traitement sec. Les symboles distinguent 4 périodes de disponibilité en eau. Les régressions linéaires ont été tracées et leurs équations indiquées pour les deux périodes extrêmes.

Tableau 14. Valeurs mensuelles d'ETP et de transpiration des deux placeaux en 1990 à Aubure.

Période	ETP (mm)	TRPsec /ETP	TRPtémoin /ETP	TRPsec /TRPtémoin
16-31/5	45,0	0,98	0,94	1,04
1-30/6	66,1	0,73	0,67	1,09
1-31/7	145,9	0,44	0,50	0,89
1-31/8	133,1	0,18	0,34	0,53
1-30/9	65,8	0,21	0,38	0,54
1-12/10	24,4	0,34	0,49	0,68

Tableau 15. Bilan des ETP et des transpirations pour la période de mesures (jour 136 à 285) et l'année entière en 1990 à Aubure.

Terme	Total année (mm)	Période(jour)			T(136-285) /Tannée
		136-163	164-285	136-285	
ETP-Penman	661	57	423	480	0,73
TRPtémoin	302*	55	186	241	0,80
TRPsec		54	147	202	
TRPtémoin/ETP	0,46		0,44	0,50	
TRPsec/ETP			0,35	0,42	

* La transpiration du traitement témoin hors de la période de mesure a été estimée avec la régression obtenue pendant la période de bonne disponibilité en eau dans le sol.

placeau sec. Les pluies des jours 238 à 240 ont provoqué une remontée du potentiel de base qui ne s'est pas accompagnée d'une remontée temporaire de la transpiration relative.

2.2.2.4. Relation entre transpiration et conditions climatiques

Dans ce paragraphe, nous analyserons les données en distinguant dans la saison quatre périodes : période de bonne disponibilité en eau, période de transition, de sécheresse forte, et phase de réhydratation.

Les **figures 44 et 45** représentent les relations entre transpiration et ETP Penman, respectivement pour les deux placeaux au cours de deux périodes : l'une de bonne disponibilité en eau ($\Psi_b \geq$ -0,4 MPa) et l'autre en période sèche (-0,6 < $\Psi_b \leq$-0,4 MPa pour le témoin et -1,2 < $\Psi_b \leq$ -0,6 MPa pour le sec). Pour ces deux traitements, l'ordonnée à l'origine des régressions n'est pas significativement différente de zéro. Lorsque le sol est bien alimenté en eau ($\Psi_b \geq$-0,4 MPa), les pentes de la régression TRP/ETP des deux placeaux est très comparable (0,55 et 0,58). En revanche, pendant la période de sécheresse édaphique (-1,2-< $\Psi_b \leq$ -0,6 MPa), le rapport TRP/ETP du placeau sec a diminué jusqu'à 0,2, traduisant un effet très marqué de la sécheresse. Pour certains jours pluvieux, les transpirations restent pratiquement nulles malgré les ETP de 2 $mm.j^{-1}$; ceci est du à l'évaporation d'eau sur les couronnes humides, et est d'ailleurs très typique des études en conditions naturelles.

Le **tableau 14** présente le bilan de la transpiration et de l'ETP mensuelles en 1990 à Aubure. L'ETP et les transpirations des deux placeaux sont maximales au mois de juillet. En août, les deux placeaux présentent une forte diminution de transpiration : 18% de l'ETP pour le sec et 34% de l'ETP pour le témoin.

Dans le **tableau 15** est présenté un bilan de transpiration et d'ETP par période de mesure et pour l'année entière. En 1990, sur le site expérimental d'Aubure, l'ETP totale de l'année est de 661 mm et la transpiration du témoin estimée sur l'année est de 302 mm, soit 46% de l'ETP. Nos mesures couvrent pratiquement toute la saison puisque l'ETP de la période de mesure représente 73% de l'ETP annuelle. La transpiration pendant la période de mesure représente 241 mm, soit 80% du total annuel estimé. Sur l'ensemble de la période de mesure (jours 136 à 285) les rapports TRP/ETP sont de 0,42 pour les secs et 0,50 pour le témoin.

Les études qui suivent auront pour objectif de trouver pour quelles raisons ce peuplement est si sensible au dessèchement du sol et à quels niveaux ont eu lieu les modifications de fonctionnement hydrique ou hydraulique.

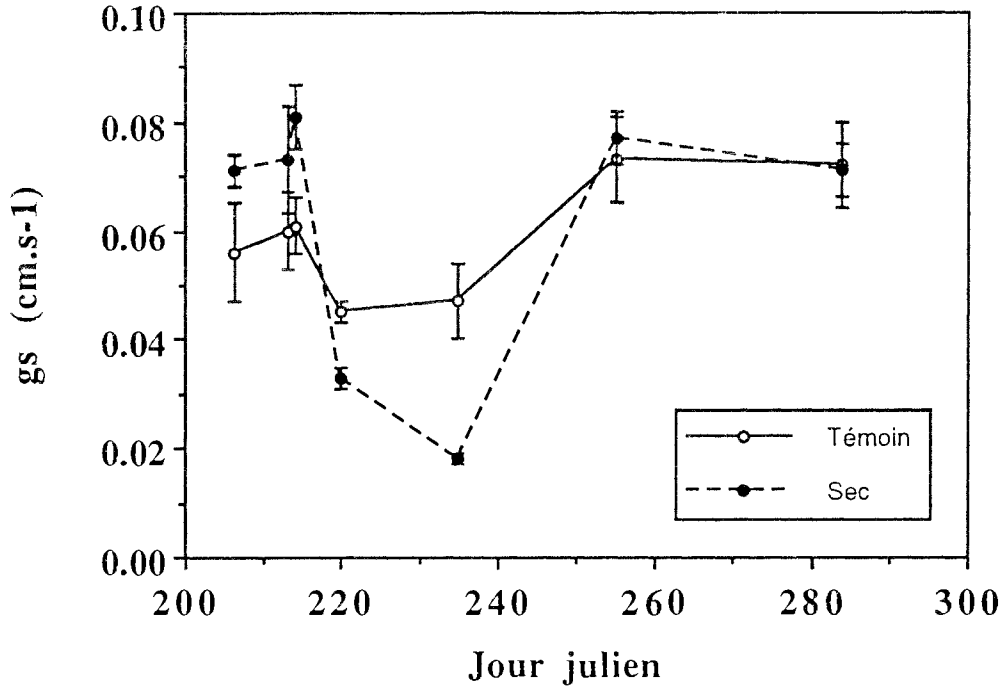


Figure 46 : Evolution saisonnière des conductances stomatiques (gs) moyennes par traitement (4 rameaux x 4 arbres par traitement), mesurées en milieu de journée. Les barres verticales représentent les écarts-types. La réhydratation du placeau sec a débuté au jour 256.

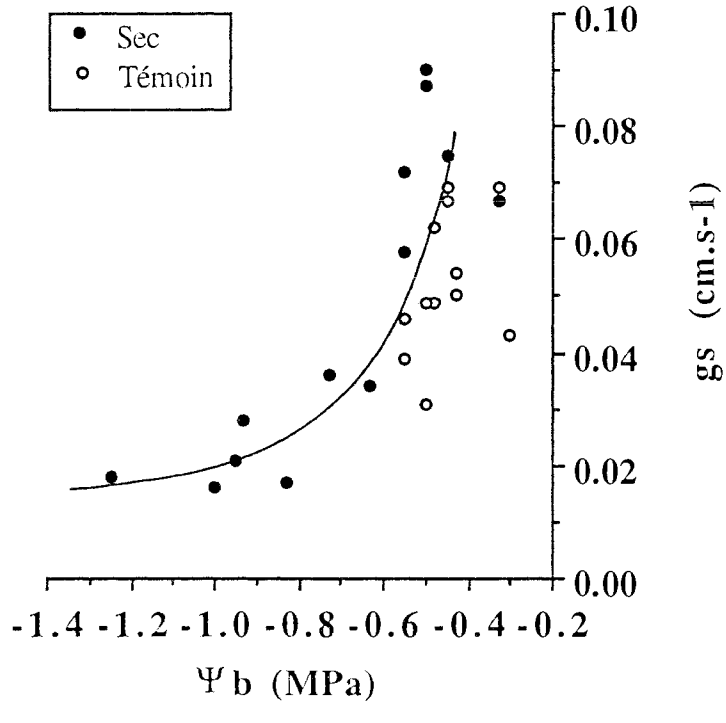


Figure 47 : Evolution de la conductance stomatique mesurée à mi-journée (gs) en fonction de l'intensité de la sécheresse édaphique (potentiel de base, Ψb). Chaque point représente la valeur moyenne de gs mesurée sur 4 rameaux par arbre.

2.3. Caractérisation de régulation de la transpiration par des arbres

2.3.1. Régulation en phase vapeur : conductance stomatique et conductance du couvert

Dans un premier temps, nous étudierons l'évolution de la conductance stomatique par rapport à la sécheresse atmosphérique, puis nous passerons de l'échelle "feuille" à l'échelle du couvert.

2.3.1.1. L'évolution saisonnière de la conductance stomatique

Les évolutions saisonnières de la conductance stomatique (gs) des deux placeaux ont été représentées à la **figure 46.**

Lors de la première mesure (jour 205), il existe une différence de conductance stomatique entre traitements, dans le sens d'une plus forte conductance pour les arbres du traitement sec, ce qui est cohérent avec la diminution de transpiration mesurée au moyen du flux de sève. Cette différence persiste jusqu'au jour 213. Après cette date, la conductance du traitement sec a connu une forte réduction passant de 0,08 à 0,03 $cm.s^{-1}$ en une semaine ; le niveau minimum est atteint vers le jour 235 à 0,02 $cm.s^{-1}$. Au cours de la même période, les arbres témoins ont connu une légère diminution de leur conductance, qui se stabilise ensuite autour de 0,045 $cm.s^{-1}$ pendant la période de sécheresse. Pendant cette période (jour 220 à 240), les conductances stomatiques sont significativement différentes entre les traitements. Au jour 255, après une période de pluies, les conductances des deux traitements sont remontées à leurs valeurs initiales (0,08 $cm.s^{-1}$). Ce niveau s'est probablement maintenu jusqu'à notre dernière mesure (jour 285).

Nos résultats de gs (valeur moyenne de différents âges d'aiguilles à différentes positions) sont très comparables avec les données de la littérature. Dans l'ensemble, la gs maximum est d'environ 0,1 $cm.s^{-1}$ pour la plupart des espèces résineuses (Jarvis *et al.*, 1976). Ces valeurs obtenues sur *Picea abies* sont similaires à celles reportées par Claustres (1987), qui mentionne des valeurs maximales de conductance stomatique de l'ordre de 0,1 $cm.s^{-1}$ pour les rameaux de la partie supérieure de la couronne et de 0,06 $cm.s^{-1}$ pour ceux des niveaux inférieurs.

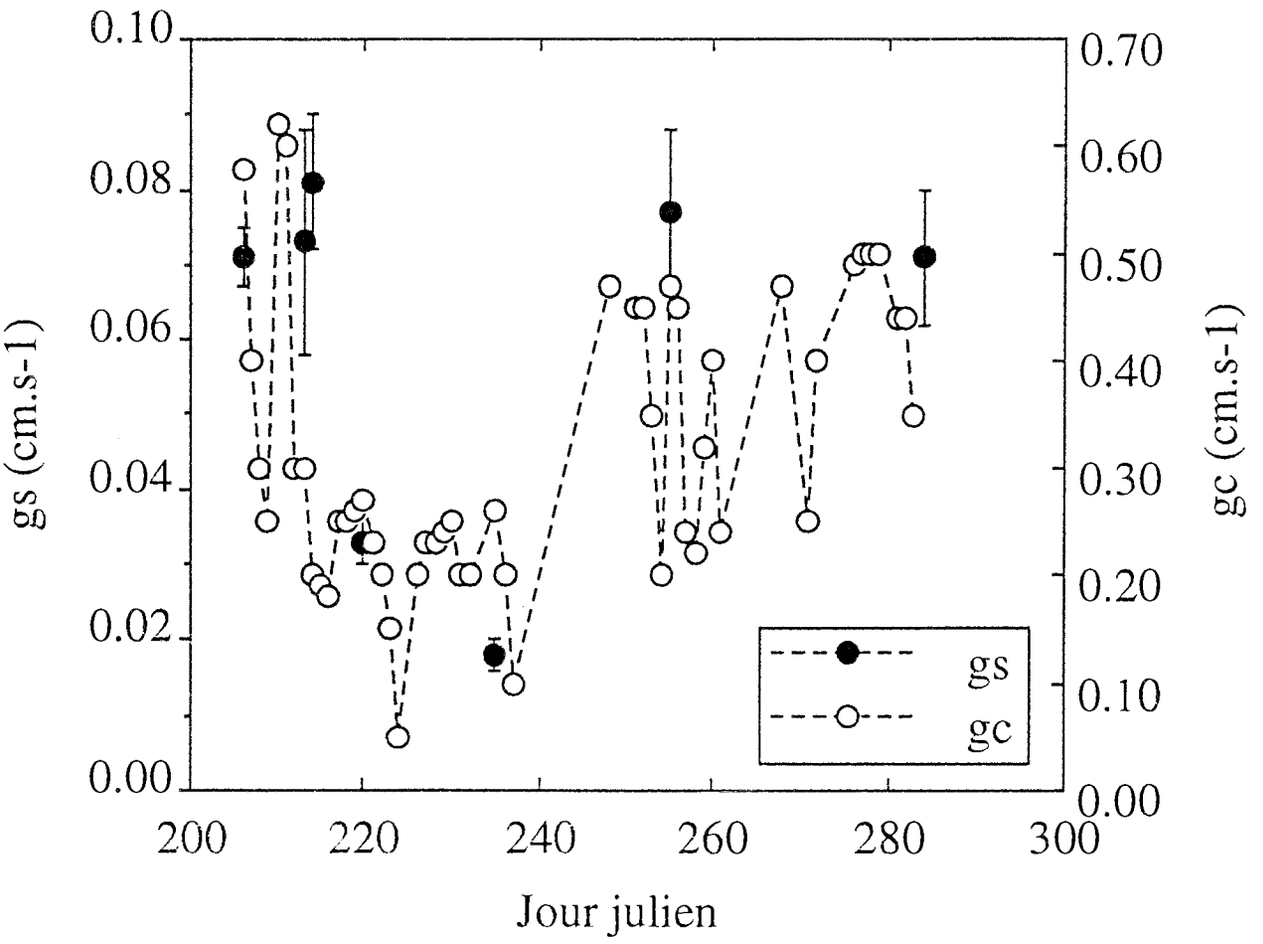


Figure 48 : Evolution saisonnière (en 1990) de la conductance stomatique des épicéas et de la conductance du couvert (gc) calculée à partir des mesures de transpiration et des données microclimatiques du placeau sec à Aubure.

2.3.1.2. gs et sécheresses édaphique et atmosphérique

La **figure 47** qui représente l'évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel de base montre deux phases :

- lorsque le potentiel de base est passé de -0,3 à -0,6 MPa, gs de l'épicéa semblait diminuer très sensiblement pour les deux traitements (de 0,09 à 0,04 $cm.s^{-1}$). Granier et Colin (1990) ont également montré sur *Abies bornmulleriana* une chute importante de gs à un potentiel de base de -0,5 MPa. On note toutefois dans cette gamme de potentiels de base une forte variabilité de gs, à cause probablement des variations instantanées de rayonnement global et de DSAT.

- lorsque le potentiel de base est descendu au-dessous de -0,6 MPa, gs avait diminué progressivement ; à -1,0 MPa, elle n'était plus que de 0,02 $cm.s^{-1}$.

Il apparaît donc que la forte diminution de transpiration du placeau sec à Aubure puisse être expliquée par une régulation stomatique précoce.

2.3.1.3. Régulation de la conductance du couvert (gc)

Grâce à la mesure simultanée des transpirations (flux de sève) et des paramètres climatiques, il est possible de calculer la conductance du couvert des épicéas à partir la formule de Penman-Monteith en supposant que la transpiration est égale au flux de sève.

Rappelons que la conductance du couvert (gc) représente la conductance équivalente à l'ensemble des conductances stomatiques dans le couvert (rapportée à l'unité de surface au sol, Bréda *et al.*, 1992).

La **figure 48** montre l'évolution saisonnière des conductances stomatiques (gs) et du couvert (gc) : celles-ci évoluent de façon remarquablement identique. La conductance du couvert est égale à environ 7 fois la conductance stomatique, c'est-à-dire de l'ordre de l'indice foliaire (7 à 10) Notons que la réhydratation partielle du dispositif (intervenue vers le jour 240) a provoqué une remontée immédiate de gs et de gc.

Comme le calcul de gs ou de gc sont des approches très différentes, il n'est pas étonnant que il existe certaines différences entre ces deux paramètres sur la **figure 48** (vers jour 212, par exemple).

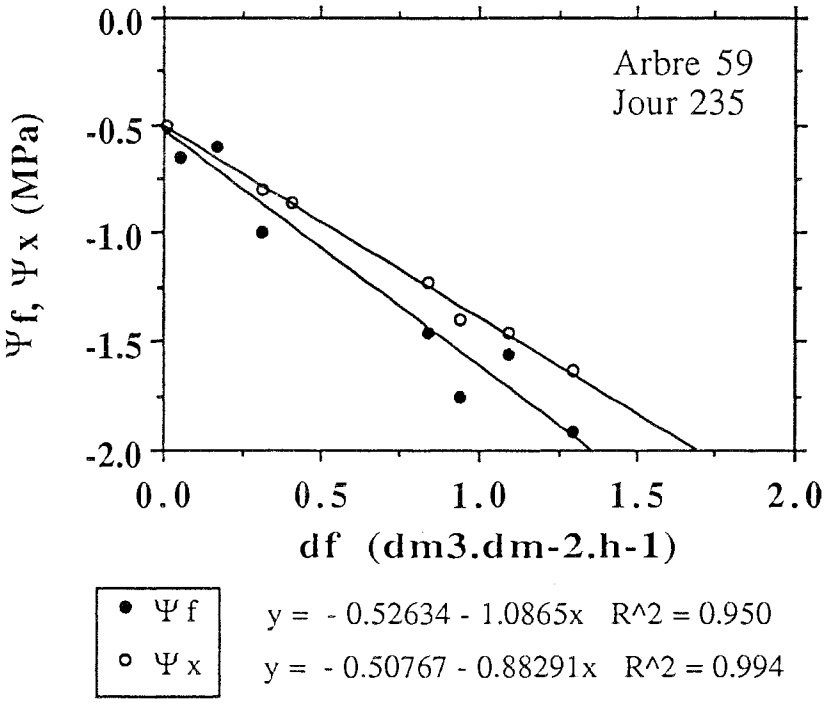
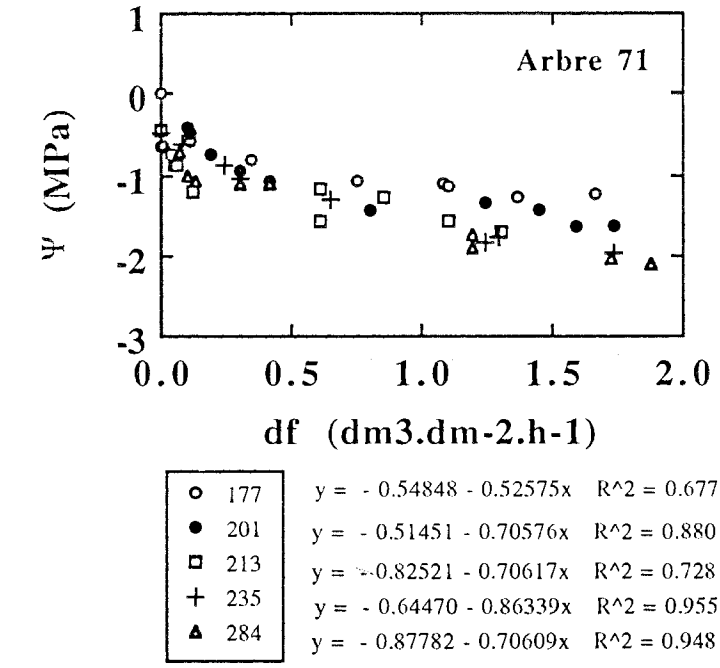


Figure 49. Relations journalières entre densité de flux (df) et potentiel hydrique foliaire (Ψf) et potentiel du xylème (Ψx). La pente de la droite de régression linéaire correspond à la résistance hydraulique. L'ordonnée à l'origine de la droite représente le potentiel hydrique calculé à flux nul (Ψo).



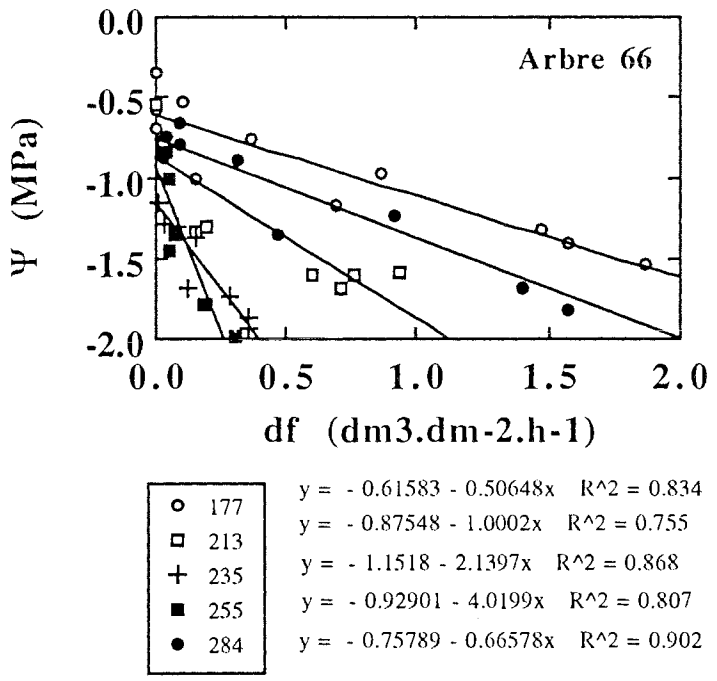


Figure 50 : Relations journalières entre densité de flux de sève (df) et potentiel hydrique foliaire pour un arbre témoin (arbre 71) et pour un arbre sec (arbre 66). Les équations et les cœfficients de signification r^2 des régressions linéaires sont mentionnés pour chaque arbre à chaque date (indiquée en jour julien).

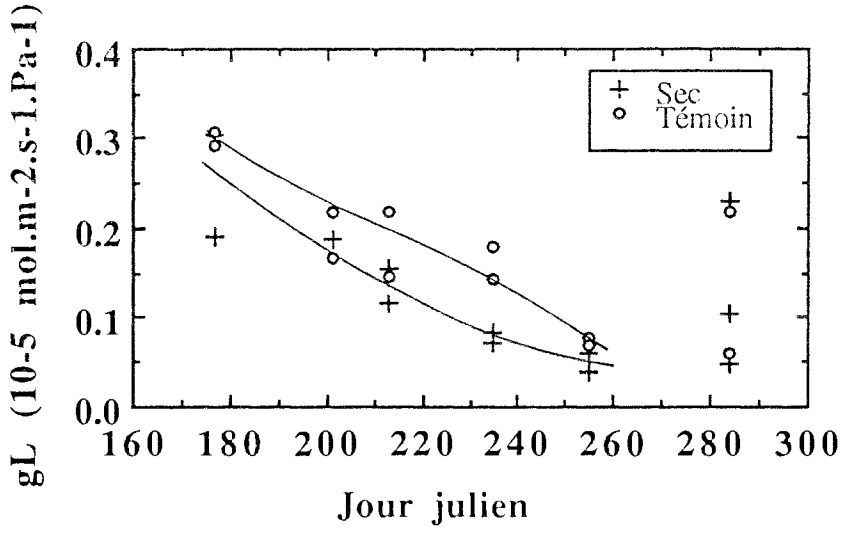


Figure 51 : Evolution saisonnière de la conductance hydraulique totale calculée à partir des relations journalières $\Psi_f = f(df)$ pour 2 arbres secs (3 au jour 284, +) et 2 arbres témoins (∘)

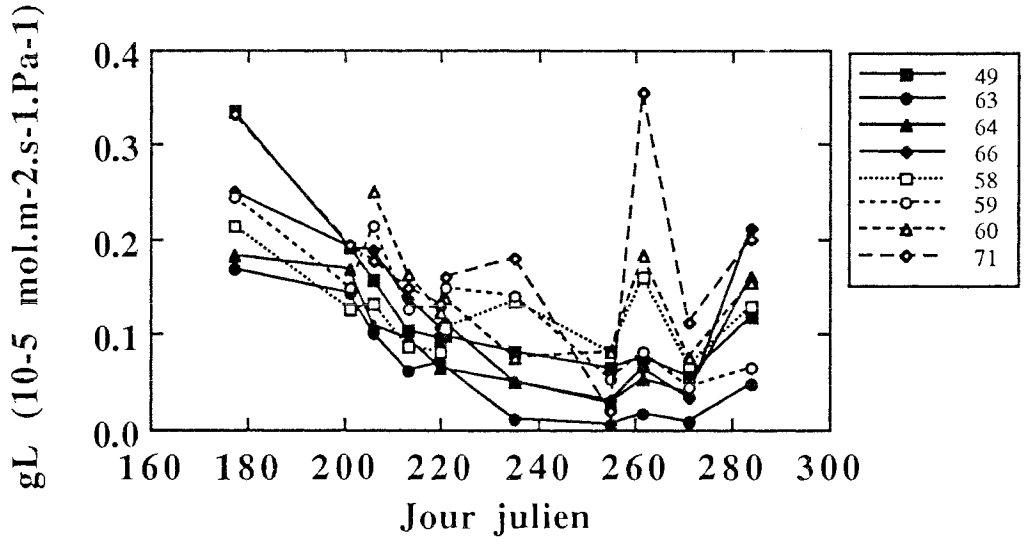


Figure 52 : Evolution saisonnière de la conductance hydraulique totale des 4 arbres secs (symboles noirs, traits continus) et des 4 arbres témoins (symboles blancs, traits pointillés). Ici, gL est calculée à partir des densités de flux de sève à mi-journée et du gradient de potentiels (Ψ_b-Ψ_m)

2.3.2. En phase liquide : modification de la conductance hydraulique du sol à la feuille

2.3.2.1. Calcul de gL et de gLx

Grâce aux mesures simultanées de Ψf, de potentiel hydrique de la branche couverte (Ψx) et de df en cours de journée, nous avons pu calculer la conductance hydraulique sur le trajet de l'interface sol-racine à la feuille (gL) et la conductance hydraulique sur le trajet de l'interface sol-racine à l'insertion de la branche sur le tronc (gLx) à partir de la régression linéaire entre Ψf et df (**figure 49**). La **figure 49** montre que la pente de la relation $\Psi f = f(df)$ est plus forte que celle de $\Psi x = f(df)$, donc gLx (l'inverse de la pente) est supérieure à gL. On constate également que les ordonnées à l'origine (Ψo) de ces deux régressions sont similaires. Les mesures de potentiel foliaire et de potentiel de branche couverte étant des mesures indépendantes, il est peut donc être conclu que Ψo est un mesure fiable du potentiel hydrique à l'interface sol-racine.

2.3.2.2. Evolution saisonnière de gL

Dans la **figure 50**, nous avons présenté deux exemples d'évolution saisonnière de la relation entre transpiration et potentiel foliaire pour un arbre témoin (n°71) et pour un arbre sec (n°66). Tout au long de la période, le nuage de points pour l'arbre témoin (arbre 71) est assez peu dispersé autour d'une droite dont la pente représente la résistance hydraulique. En revanche, pour l'arbre sec (arbre 66), la pente augmente au fur et à mesure que la sécheresse s'intensifie. A titre d'exemple, entre le jour 177 et le jour 235, la conductance hydraulique (c'est-à-dire l'inverse de la pente) passe de 3,0 à 0,7 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$: la résistance hydraulique entre l'interface sol-racine et la feuille augmente d'environ 4,3 fois ! Néanmoins, après la réhydratation l'arbre 66 retrouve une conductance hydraulique similaire à celle du témoin (2,3 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$).

La **figure 51** illustre les évolutions saisonnières de gL calculées à partir des relations journalières flux-potentiel foliaire ; deux arbres par placeau ont été étudiés, et l'arbre le plus stressé (n°63) a également été mesuré le jour 284.

gL des arbres du traitement sec baisse progressivement entre le jour 177 et le jour 255, date à laquelle la valeur minimum est atteinte. gL du traitement témoin, après une première phase de diminution jusqu'au jour 201, ce qui correspond à une légère augmentation du gradient de potentiels sans variations de densité de flux. Puis gL se stabilise vers 2 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$ jusqu'au jour 235. Un seconde phase de diminution intervient ensuite, le minimum étant atteint au jour 255. Il est surprenant qu'à cette date commune les valeurs de gL soient voisines dans les deux placeaux (les valeurs du témoin sont légèrement supérieures à celle du sec). Au jour 284 (après la réhydratation et une période de pluie), la plupart des arbres

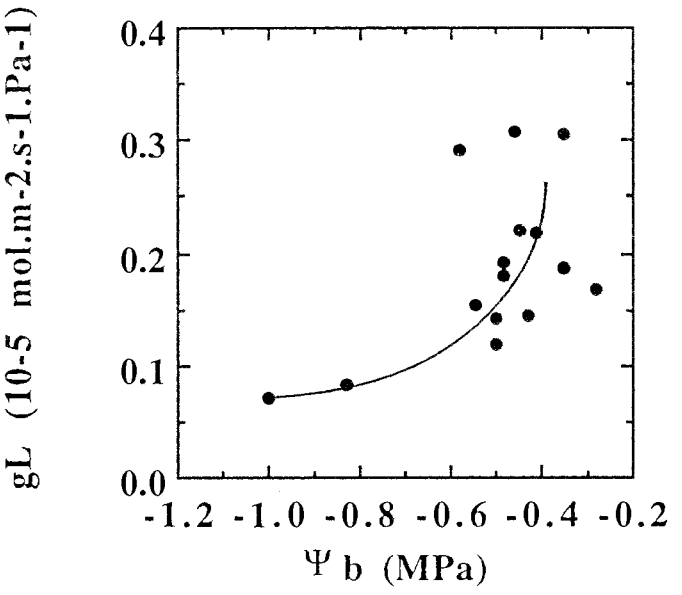


Figure 53 : Effet de l'intensité de la sécheresse édaphique exprimée par le potentiel de base (Ψb) sur la conductance hydraulique totale (gL), calculée à partir des cinétiques journalières de densité de flux et de potentiel hydrique foliaire

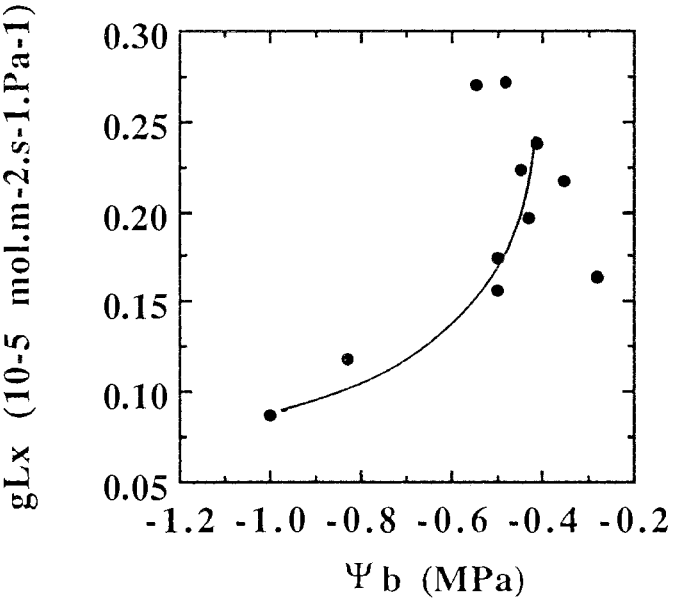


Figure 54 : Effet de l'intensité de la sécheresse édaphique exprimée par le potentiel de base (Ψb) sur la conductance hydraulique (gLx), calculée à partir des cinétiques journalières de densité de flux et de potentiel hydrique du xylème, voir le texte.

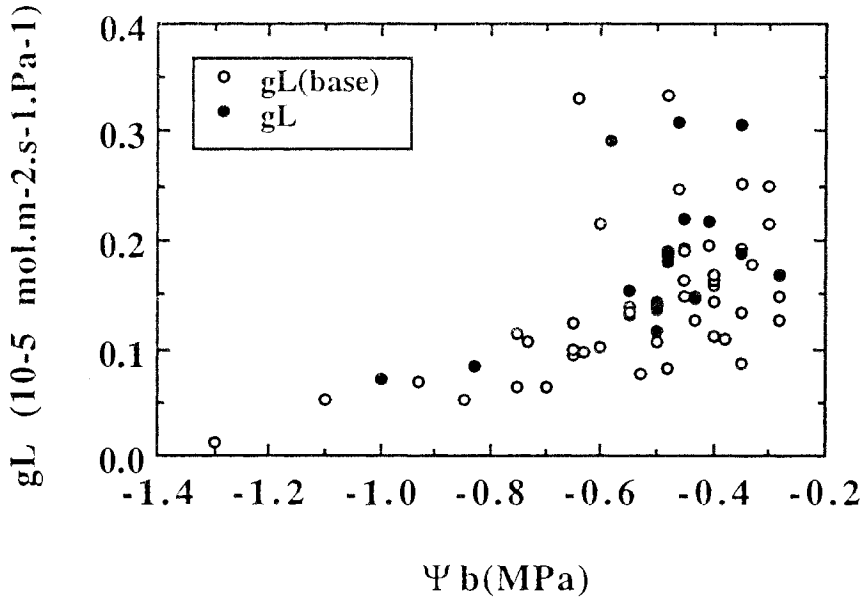


Figure 55 : Relation entre potentiel de base (Ψ_b) et conductance hydraulique totale (gL). Les points estimés à partir du gradient de potentiels (Ψ_b-Ψ_m) et des densités de flux (○) sont superposés à ceux déjà présentés à la figure 57 (●).

a montré une remontée de gL pratiquement totale (arbres n° 71 et 66) ou partielle (arbres n°59, 49, 63). L'arbre 63 a atteint la conductance la plus faibles, et a le moins récupéré après réhydratation.

Pour décrire les évolutions individuelles de chacun des arbres étudiés, nous avons calculé les gL(base) en utilisant le gradient de potentiel (Ψ_b - Ψ_m) (**figure 52**). Cette figure montre une tendance générale qui est similaire que celle de la **figure 51**. On note surtout que l'arbre n°63 a subi une plus forte diminution de conductance hydraulique, et que la remontée de gL après la réhydratation semble limitée ou tardive pour cet arbre.

2.3.2.3. gL et sécheresse édaphique

Dans les **figures 53** et **54**, nous avons présenté les évolutions de gL et de gLx en fonction de l'intensité de la sécheresse édaphique (Ψ_b ici). Afin de rendre les graphiques plus lisibles, nous avons retenu uniquement les données mesurées avant le jour 240. Malgré la discontinuité du nuage de points entre -0,6 et -0,8 MPa, il apparaît que les gL et gLx ont diminué rapidement au-dessus de -0,5 MPa, avec réduction de moitié de gL (de 3,0 à 1,5 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$). Au-delà de -0,5 MPa, les diminutions de gL et de gLx se ralenties, voire stabilisées.

Si nous reprenons les résultats calculés avec simplement le gradient de potentiel (Ψ_b - Ψ_m), il apparaît une bonne concordance entre ces valeurs et celles calculées par régression linéaire des relations journalières flux-potentiel (**figure 55**). Les deux nuages de points se superposent bien et permettent de compléter la gamme de gL pour des potentiels compris entre -0,5 et -0,8 MPa ou inférieurs à -1,0 MPa.

Dans la partie suivante, nous allons tenter de préciser à quel niveau et pourquoi la conductance hydraulique est affectée par la sécheresse édaphique. Les cavitations dans la partie aérienne et les variations des propriétés hydrauliques du sol au voisinage des racines sont le plus souvent mises en cause (pour plus de détails à ce propos, voir le chapitre 1).

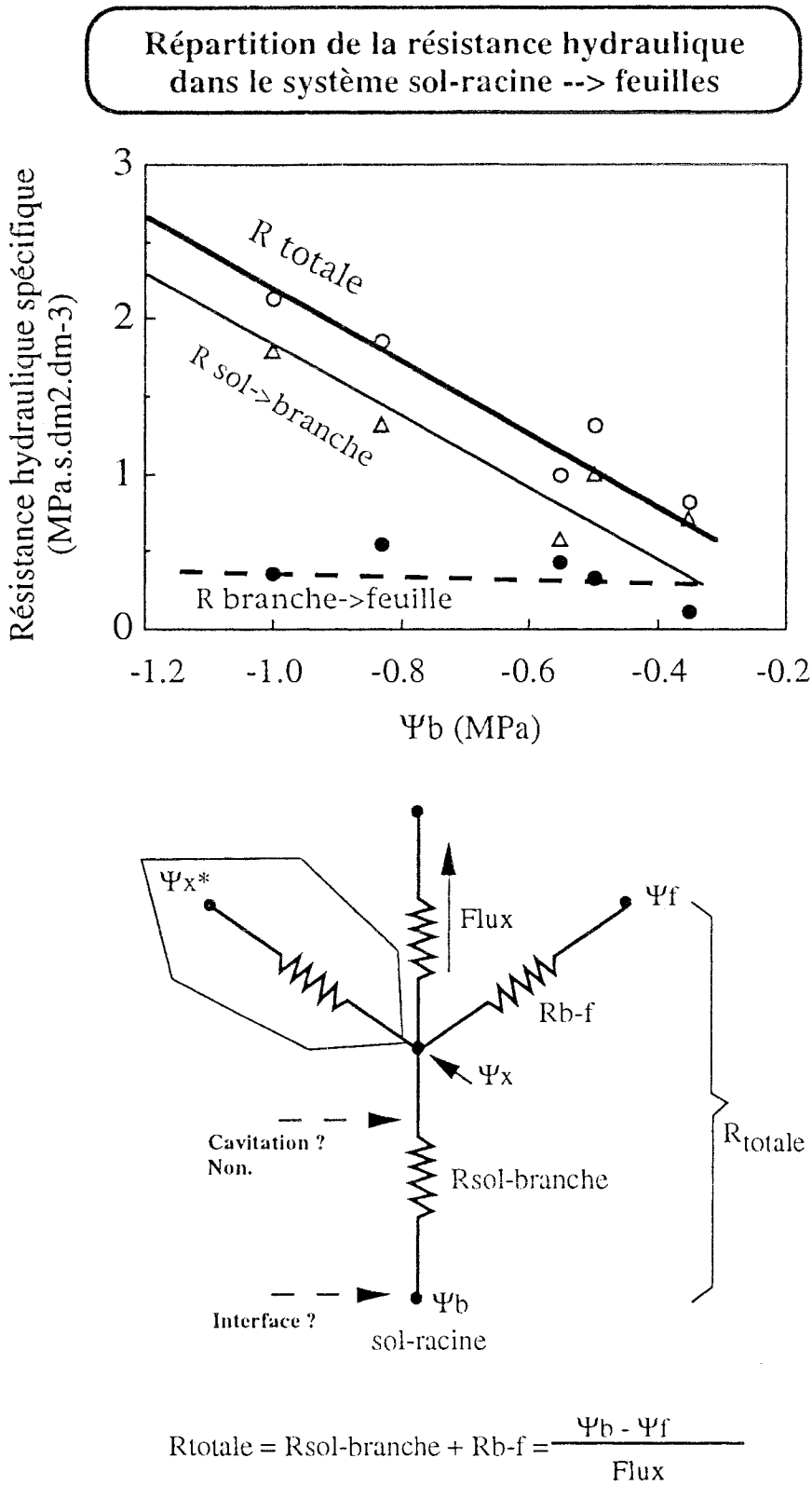


Figure 56 : Relation entre le potentiel de base (Ψb) et la résistance hydraulique (pente des relations Ψ = f(df)) de différents compartiments du système sol-tronc-feuille pour deux arbres (n°49 et 66) du traitement sec

2.3.3. Localisation des modifications du fonctionnement hydraulique induites par la sécheresse

2.3.3.1. Evolution et répartition de la résistance hydraulique dans le système sol-arbre-atmosphère

Grâce à la mesure du potentiel hydrique du xylème à l'insertion des branches (Ψ_x), nous avons décomposé la résistance hydraulique totale (R_{totale}) en deux composantes (**figure 56, en bas**) : la résistance hydraulique de la branche ($R_{branche->feuille}$) où se situe plus probablement la cavitation, et la résistance hydraulique entre l'interface sol-racine et le point d'insertion des branches dans le tronc ($R_{sol->branche}$).

Nous avons choisi deux arbres secs et représenté ces différentes résistances en fonction du potentiel de base pendant la phase de dessèchement (du jour 177 au jour 240, **figure 56**). Au fur et à mesure que la sécheresse édaphique s'intensifie, la résistance de la branche ($R_{branche->feuille}$) ne varie pas alors que la résistance totale (R_{totale}) sur le trajet sol-racine-feuille décroît. Au contraire, la résistance $R_{sol->branche}$ a bien suivi l'évolution de R_{totale}. Donc l'augmentation de la R_{totale} entre l'interface sol-racine et la feuille est bien due à l'augmentation de la résistance $R_{sol->branche}$ entre l'interface sol-racine et le point d'insertion des branches. Les tests statistiques ANOVA (Scheffe F-test) sur les données de ces deux arbres pour la phase dessèchement et sur les données de tous les arbres étudiés sur l'ensemble de la période étudiée, montrent que la R_{totale} et $R_{sol->branche}$ ne sont pas significativement différentes entre elles ($p<0,01$), alors qu'elles sont significativement différentes de $R_{branche->feuille}$ ($p<0,01$).

A titre d'exemple, lorsque la sécheresse est faible ($\Psi_b \approx$ -0,35 MPa), la résistance $R_{sol->branche}$ représente 90% de la résistance totale. Lorsque le potentiel de base atteint -1,0 MPa, la proportion reste pratiquement identique (80%). Comme nous avons vu aux **figures 51 et 52**, la diminution de gL est partiellement (arbre n°49) ou totalement (arbre n°66) réversible. Il est difficile d'imaginer que la cavitation ait contribué à cette diminution de gL dans cette partie du trajet de l'eau (racine-tronc). C'est donc la diminution de la gL au niveau de l'interface sol-racine qui doit être mise en cause.

Dans la discussion du chapitre 1 (§3.3), nous avions montré que la comparaison entre le potentiel de base (Ψ_b) et l'ordonnée à l'origine des droites (Ψ_0) de la régression entre potentiel foliaire (Ψ_f) et densité de flux (df) peut mettre en évidence l'augmentation de la résistance hydraulique du sol au cours de la période sèche.

La **figure 57** illustre la relation entre Ψ_0 et Ψ_b : les valeurs de Ψ_0 sont un peu plus faibles que celles de Ψ_b ; la tendance de Ψ_0 à chuter systématiquement plus rapidement que Ψ_b lorsque le sol se dessèche (Cohen *et al.* , 1983), n'a pas été constatée ici. Dans l'étude présente comme dans d'autres (Granier & Colin, 1990 ; Loustau *et al.*, 1990), cette approche n'a pas

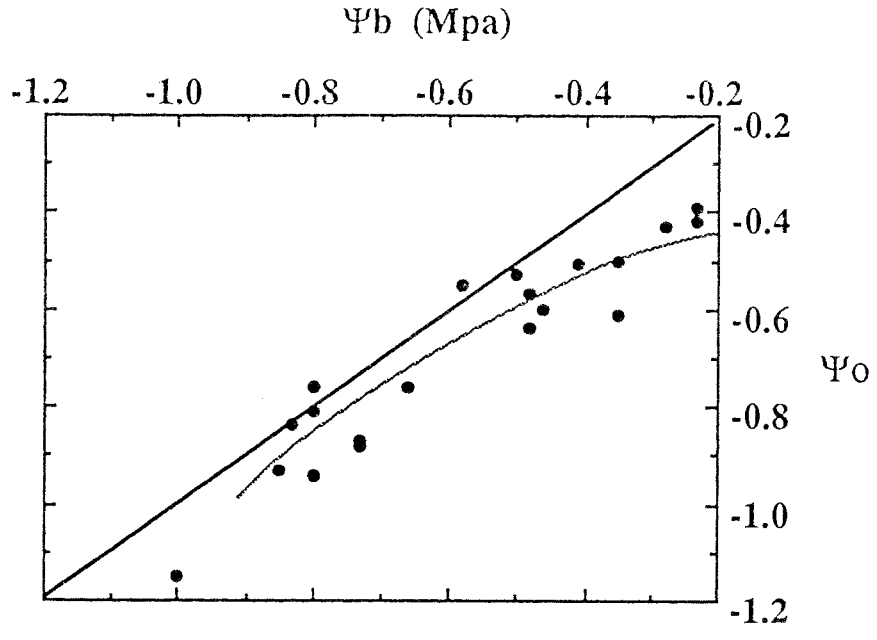


Figure 57 : Relation entre l'ordonnée à l'origine (ψ_0) des droites de régression Ψ_f = f(df) et le potentiel de base (Ψ_b)

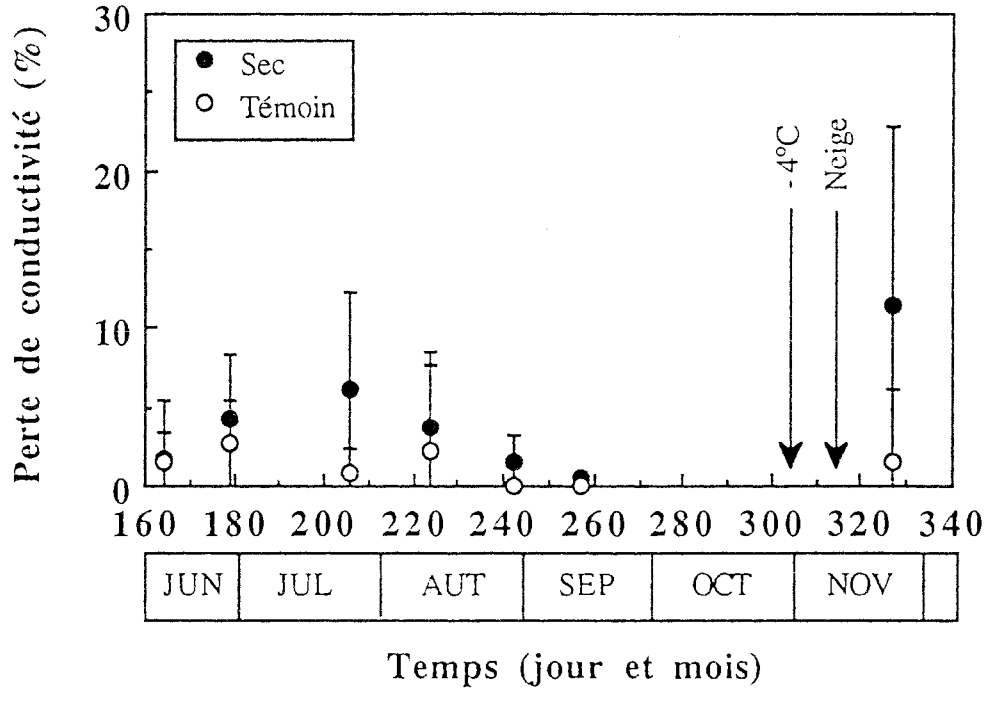


Figure 58 : Evolution saisonnière de l'embolie exprimée en pourcentage de perte de conductivité hydraulique estimée sur rameaux des deux placeaux (moyenne et écart-type).

permis de montrer l'augmentation de la résistance hydraulique du sol dans les peuplements de conifères.

2.3.3.2. Détection des pertes de conductivité hydraulique (Kh) dues à la cavitation

Grâce à l'approche globale nous avons pu constaté que la conductance hydraulique des branches reste pratiquement constante. Pour vérifier cette constatation, nous avons utilisé également une approche plus fine au niveau du système conducteur de xylème : examiner si la sécheresse imposée à pu provoquer des phénomènes de cavitation, susceptibles d'entraîner une diminution de la conductivité hydraulique (Kh).

Pour suivre la perte de la conductivité hydraulique dans les rameaux ou tiges, nous avons régulièrement prélevé des échantillons parmi les arbres secs et témoins. La **figure 58** montre bien que, même pour l'arbre le plus sec, la perte de conductivité attribuée à la cavitation est pratiquement nulle (une moyenne de 6%). Seul, l'arbre 63 atteint une perte de conductivité légèrement plus forte (une moyenne de 11%) au jour 327, probablement due à la baisse du potentiel minimum survenue vers le jour 284 ; celui-ci atteint le niveau de déclenchement de la cavitation chez cette espèce (nous y reviendrons plus loin, à propos des courbes de vulnérabilité).

Notons également qu'au jour 326 il y a déjà eu plusieurs jours de gel. Apparemment, les températures négatives n'ont pas eu d'effet important sur le taux d'embolie de l'épicéa, puisque aucune perte significative de Kh n'a pu être détectée sur l'arbre 65 au jour 326 (1.6%).

2.3.4. Relation entre conductance stomatique (g_s) et conductance hydraulique (gL)

Le phénomène de couplage entre conductance stomatique (g_s) et conductance hydraulique (gL) a été observé par plusieurs auteurs dans différentes situations (voir l'étude bibliographique).

Nous avons décrit de bonnes relations entre g_s et Ψ_b ou entre gL et Ψ_b ; il n'est donc pas étonnant que la relation entre gL (ou gLx) et g_s le soit aussi. La **figure 59** illustre une bonne corrélation entre gL (ou gLx) et g_s au cours de la sécheresse édaphique. Le mécanisme d'une telle corrélation reste encore à élucider. Dans notre étude, le couplage peut être expliqué par le rôle intermédiaire du potentiel de base, qui représente l'état hydrique de l'interface sol-racine.

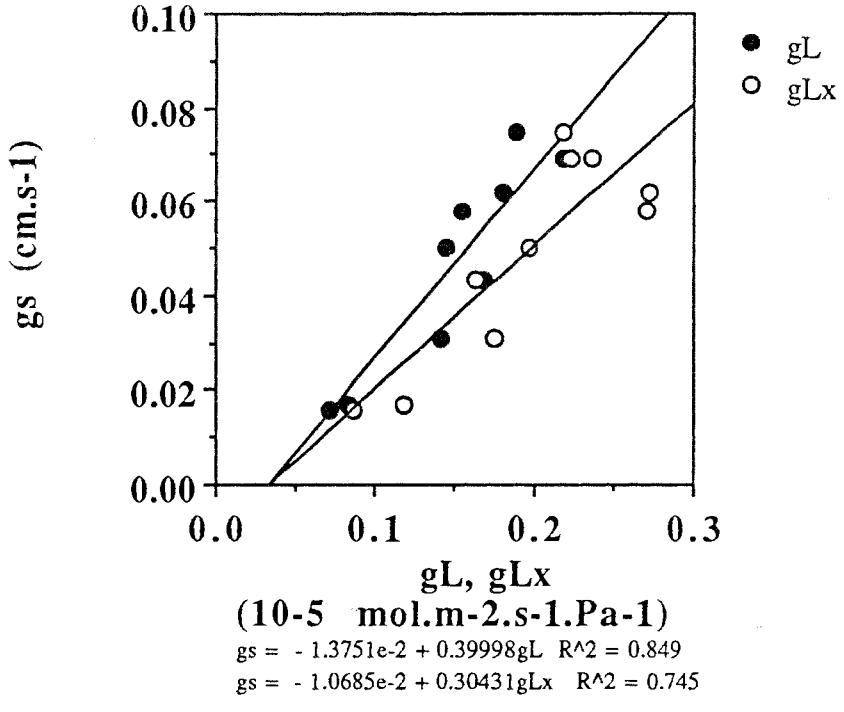


Figure 59 : Relation entre conductance hydraulique totale (gL) ou conductance hydraulique du xylème (gLx) et conductance stomatique de mi-journée (gs)

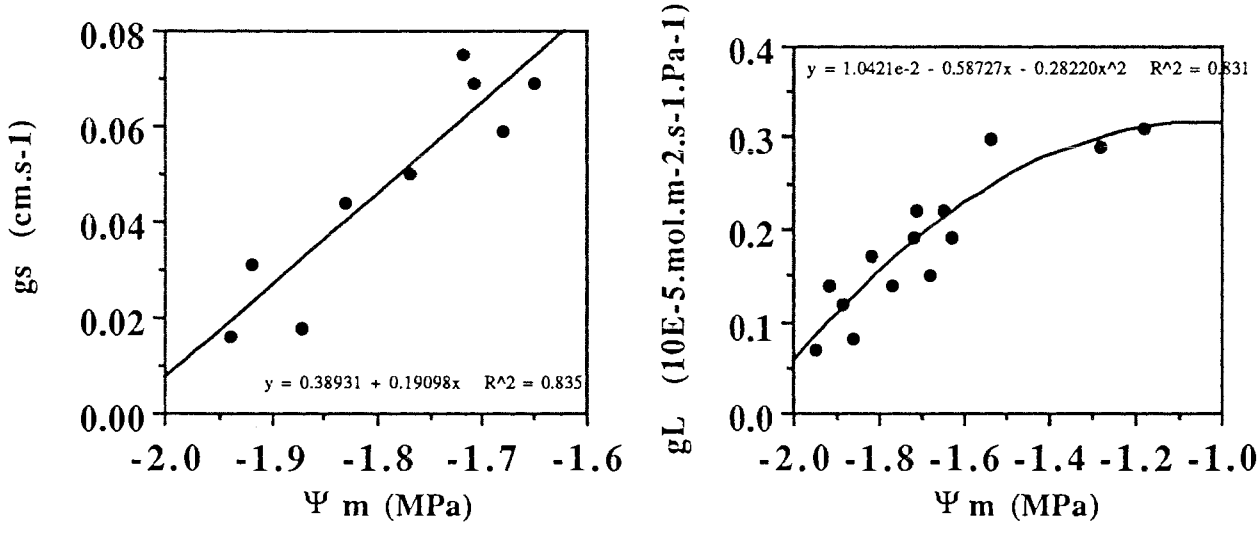


Figure 60. a : Relation entre potentiel minimum (Ψm) et conductance stomatique mesurée à mi-journée (gs)

b : Relation entre potentiel minimum (Ψm) et conductance hydraulique totale (gL)

Tableau 16. Comparaisons de la corrélation entre la transpiration (TRP) et l'évapotranspiration potentielle (ETP-Penman) sur différents peuplements d'épicéas.

Lieu /Année	Traite-ments	Période (jour)	Ψb (MPa)	Equation TRP (mm) = a + b ETP			Age
				a	b	r^2	
*Amance/86		195 à 210		0,04	**0,85**	0,88	20 ans
*Amance/87	Témoin	188 à 220		-0,08	**0,86**	0,95	20 ans
		188 à 265		-0,09	**0,77**	0,84	
	Eclaircie	188 à 220		-0,18	**0,79**	0,96	20 ans
		188 à 265		-0,03	**0,71**	0,91	
Aubure / 90	humide	164 à 210	≥-0,4	-0,21	**0,55**	0,92	30 ans
		211 à 240	-0,6< Ψb<-0,4	-0,15	**0,38**	0,84	30 ans
	sec	164 à 201	≥-0,4	-0,15	**0,58**	0,89	30 ans
		214 à 270	-1,2<Ψb <-0,6	-0,06	**0,20**	0,77	30 ans
Aubure/89		165 à 233		0,23	**0,32**	0,71	100 ans

* Communications personnelles de Granier.

Malgré les assez bonnes corrélations entre potentiel minimum (Ψ_m) et g_s (**figure 60a**) ou gL (**figure 60b**) observées au cours de la période du jour 177 au jour 235 (suggérant un effet hydraulique), nous ne pouvons pas exclure la possibilité d'une régulation de la conductance stomatique par des signaux racinaires.

3. Discussion et conclusion

3.1 Comparaison du fonctionnement hydrique des épicéas de différents peuplements

L'ensemble des résultats obtenus nous a permis de bien caractériser le fonctionnement hydrique des épicéas d'Aubure. Pour avoir une connaissance générale sur le fonctionnement hydrique de cette espèce, il est très intéressant de comparer nos épicéas montagnards (Aubure) avec ceux de plaine (Amance). Le site d'Amance se situe à 15 km à l'est de Nancy, en plaine, dans l'Arboretum du centre INRA. Il s'agit d'un peuplement d'épicéas, âgés de 20 ans lors des mesures. Les mesures ont été réalisées par le Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière de l'INRA-Nancy.

3.1.1 Comparaison des transpirations et ETP de différents peuplements d'épicéas

Le **tableau 16** récapitule les résultats obtenus sur différents sites au moyen des mêmes méthodes de mesure : Amance en 1986 et 1987, et Aubure en 1989 et 1990.

En comparant les pentes de chaque régression (TRP/ETP), trois observations peuvent être formulées

- en période de bonne alimentation hydrique, le peuplement d'Amance présente des pentes plus fortes qu'à Aubure : 0,71 et 0,86 à Amance contre 0,55 et 0,58 dans le jeune peuplement et 0,32 dans le vieux peuplement à Aubure. Cette différence est probablement liée à la structure du peuplement et à l'indice foliaire.

- en période de sécheresse, les pentes ont considérablement diminué, passant de 0,55-0,58 à 0,20-0,38 selon l'intensité de la sécheresse subie, ce qui traduit une régulation considérable de la transpiration vis-à-vis du dessèchement du sol. D'ailleurs, une comparaison de la sensibilité de la transpiration à la sécheresse édaphique a montré que pour un potentiel de base de -0,7 MPa, le peuplement d'Aubure a réduit sa transpiration d'environ 70% alors qu'à Amance, pour un même niveau de sécheresse, la diminution n'est que de 25 à 30% (Granier, comm. pers.).

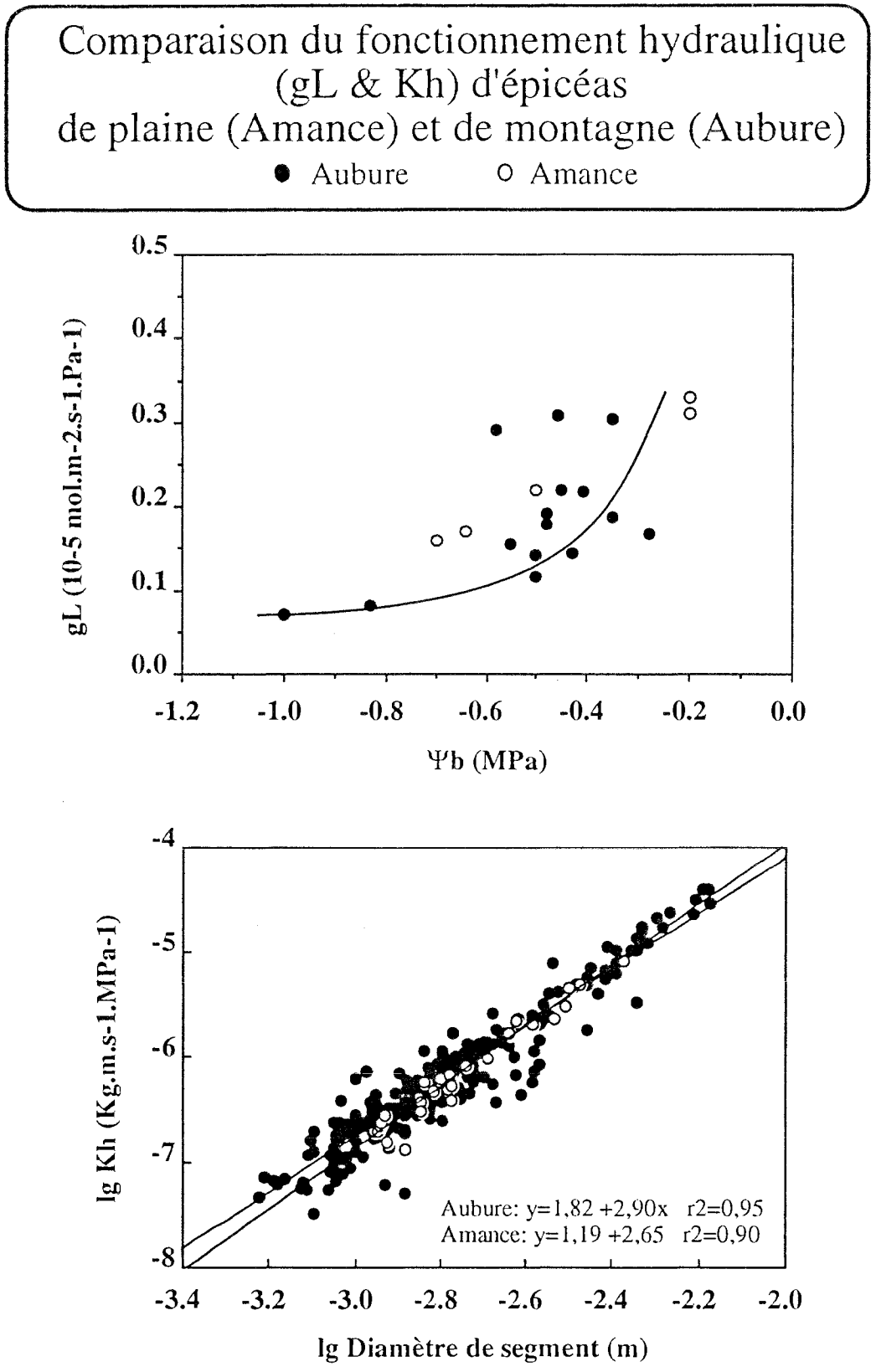


Figure 61.En haut : Relation entre le potentiel de base (Ψb) et la conductance hydraulique totale (gL) pour des épicéas (Picea abies) de plaine (Amance) et de montagne (Aubure).

En bas : Relation entre le logarithme du diamètre des segments mesurés et le logarithme de la conductivité hydraulique (Kh), pour des rameaux d'épicéas prélevés à Amance et à Aubure.

- enfin au plus fort du dessèchement (Ψ_b = -1,2 MPa, jour 235, **figure 35**), l'arbre 63 ne transpire pratiquement plus ; pourtant, les études d'Aussenac & Granier (1978) montrent pour cette espèce un potentiel de base critique de -2,0 MPa (potentiel correspondant au blocage de transpiration).

Il semble donc que chez les épicéas d'Aubure, la régulation intervienne plus précocement lors du dessèchement du sol (donc du déclin de Ψ_b) que ceux de plaine, en forêt d'Amance.

3.1.2 Comparaison des caractéristiques hydrauliques des épicéas de différents peuplements

a) Conductance hydraulique globale

Nous avons souligné dans les parties précédentes la régulation stomatique précoce des épicéas d'Aubure. La **figure 61a** représente les évolutions des gL des épicéas d'Aubure et d'Amance en conditions de sécheresse. Le nombre de points d'Amance est très limité, une telle comparaison semble délicate. Il apparait que la diminution de gL des arbres d'Amance soit comparable à celle des arbres d'Aubure. Toutefois, les gL d'Aubure pour des potentiels de base entre -0,5 et -0,8 MPa semblent un peu plus faibles que celles d'Amance.

b) Comparaison des propriétés hydrauliques de rameaux d'épicéa d'Aubure et d'Amance

• Relation conductivité hydraulique (Kh) / diamètre de l'échantillon

La connaissance du rapport Kh/diamètre du segment mesuré peut fournir des informations concernant les propriétés hydrauliques des différents tissus : une valeur élevée du Kh/diamètre signifie une meilleure efficience au transfert d'eau.

La comparaison des points mesurés à Aubure et ceux d'Amance ne montre pas de différence significative (**figure 61b**). Ceci nous suggère donc que les caractéristiques hydrauliques des tissus (rameaux) est identique pour les arbres d'Aubure et d'Amance.

• Courbes de vulnérabilité à la cavitation

Les courbes de vulnérabilité à la cavitation des tissus conducteurs pourraient fournir des renseignements sur le fonctionnement et le contrôle de l'activité stomatique (Jones & Sutherland, 1991). Ici, nous comparons les valeurs de perte de conductivité hydraulique réelles mesurées au cours du suivi à celles prédites par la courbe de vulnérabilité établie au laboratoire par Cochard (1991) sur des échantillons d'épicéas d'Amance.

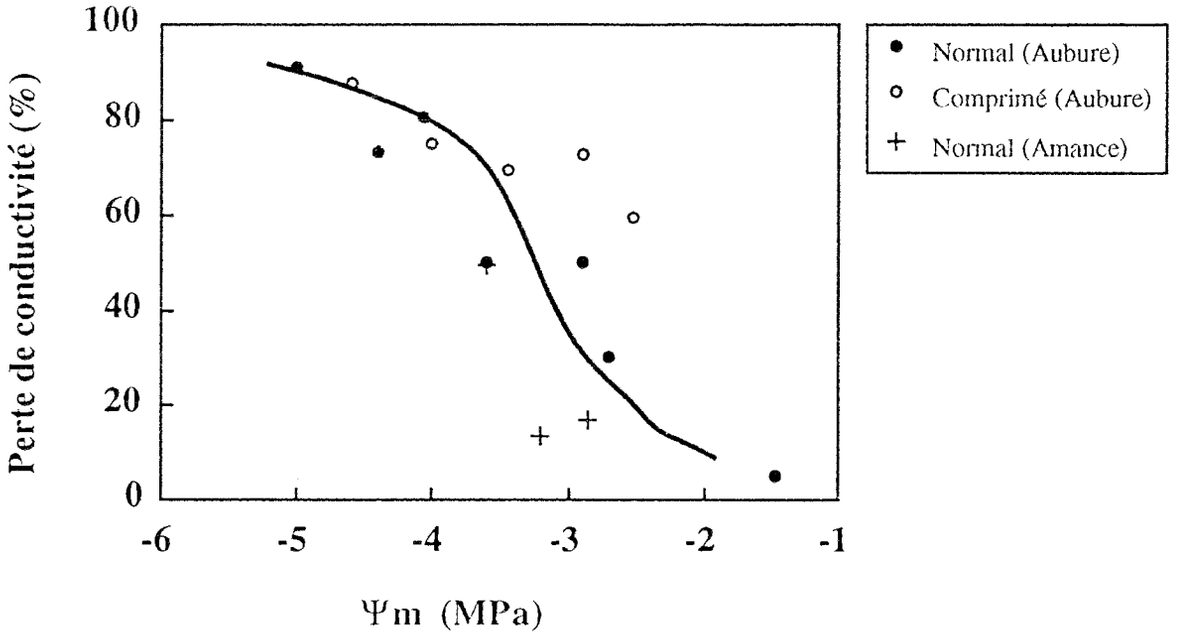


Figure 62 : Courbes de vulnérabilité à la cavitation établies sur rameaux d'épicéas prélevés à Aubure et à Amance par déshydratation à l'air (méthode dite "normale") ; comparaison avec la courbe établie sur échantillons provenant d'Aubure par pressurisation dans une bombe de Scholander (méthode dite "comprimé").

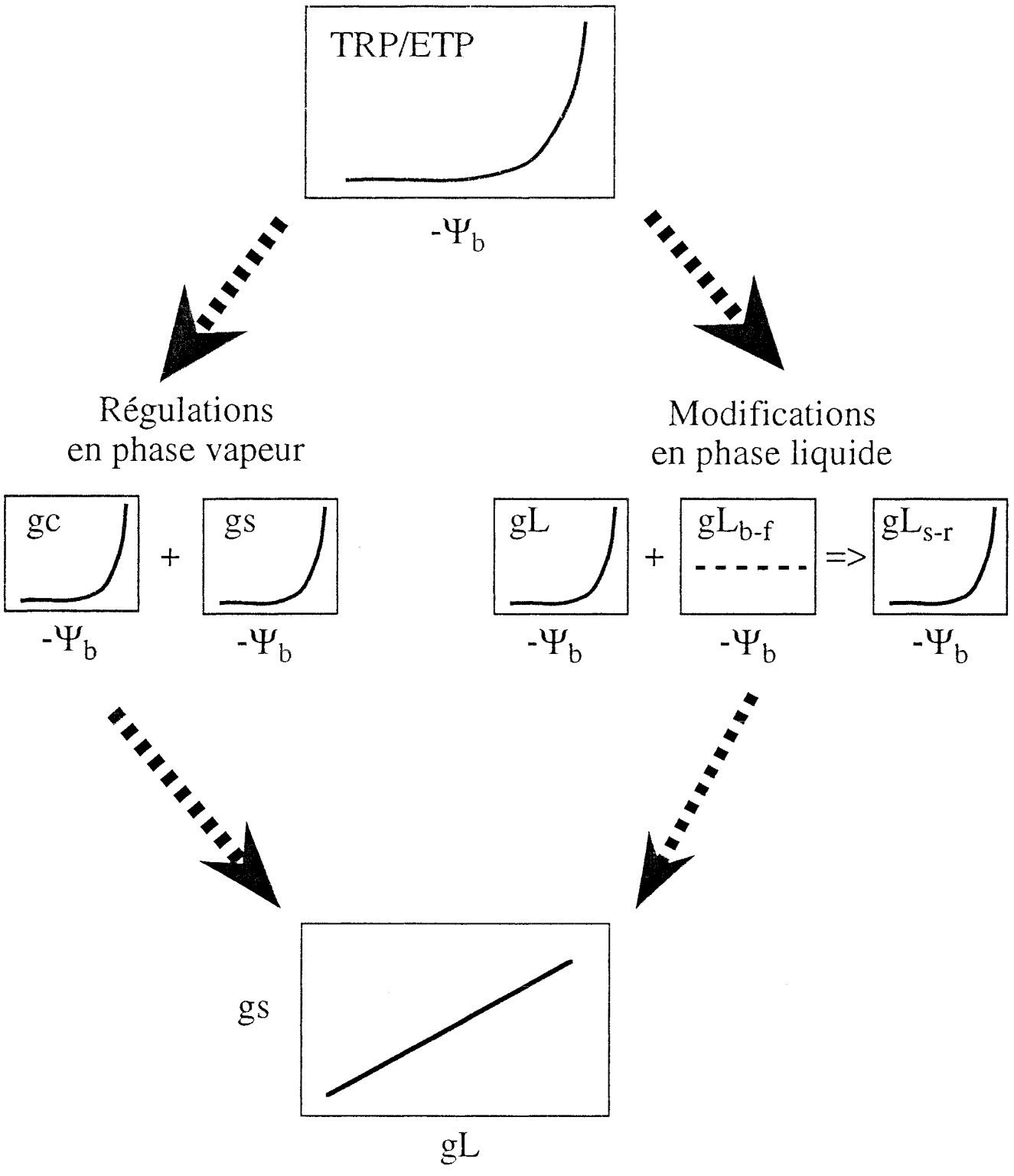


Figure 63. Résumé de résultats de l'expérience en conditons naturelles (gL : conductance hydraulique totale, gL_{b-f} : gL du trajet branche-feuille gL_{s-r} : gl du trajet sol-racine)

La **figure 62** compare la courbe obtenue à Aubure par la méthode classique (déshydratation à l'air) ou par la méthode "air comprimé" et les points obtenus à Amance (méthode classique). Plusieurs remarques peuvent être mentionnées :

- Pour des potentiels voisins de -3,0 MPa, les valeurs sont un peu plus faibles à Amance qu'à Aubure : il semble donc que les arbres d'Aubure soient un peu plus vulnérables que ceux d'Amance.

- Le seuil de déclenchement de la cavitation se situe vers -2,5 MPa chez les arbres d'Aubure. Cette valeur est identique à celle indiquée par Borghetti *et al* (1989) et par Cochard (1991) sur la même espèce, en utilisant la détection acoustique ou hydraulique. L'intensité de la sécheresse pour provoquer la cavitation n'est pas atteint dans cette étude (à part l'arbre n°63). La courbe prédit à ce niveau de stress une perte de conductivité de l'ordre de 20%.

- D'un point de vue méthodologique, il n'y a pas de différences entre les deux méthodes pour des potentiels inférieurs à -4,0 MPa ; par contre, pour des valeurs supérieures à -4,0 MPa, la méthode "air comprimé" a tendance de surestimer la perte de conductivité.

En conclusion, les comparaisons effectuées entre les épicéas d'Amance et ceux d'Aubure montrent que les stomates des épicéas d'Aubure sont relativement sensibles au dessèchement du sol. Par contre les épicéas d'Aubure ne sont pas très différents de ceux de plaine en ce qui concerne leur fonctionnement hydraulique, tant pour la conductance hydraulique totale que pour la conductivité hydraulique des rameaux.

3.2 Caractérisation de modifications des transferts de l'eau

La **figure 63** résume les principaux résultats obtenus à Aubure en ce qui concerne la régulation hydrique de l'épicéa.

Lorsque le sol se dessèche, une chute importante de la transpiration (TRP) a été mise en relation, d'une part avec une diminution de la conductance stomatique (gs) et de la conductance du couvert (gc), et d'autre part avec la diminution de la conductance hydraulique totale (gL) en phase liquide.

L'évaluation des différentes composantes de la résistance hydraulique totale (gL) entre l'interface sol-racine et la feuille a permis de constater que **la diminution de gL est principalement due à l'augmentation de la résistance hydraulique entre l'interface sol-racine et la partie inférieur du tronc.**

Les faits suivants ont permis de confirmer cette constatation et de mettre en évidence **le rôle capital de l'interface sol-racine** :

a) la diminution de gL est pratiquement réversible après réhydratation ;

b) le suivi de la mesure de conductivité hydraulique n'a pas révélé d'embolie significative dans les rameaux ;

c) la cavitation dans le tronc et dans les racines est impossible en raison de faible stress hydrique subit.

La modification de conductance hydraulique à l'interface sol-racine est très probablement due à la diminution de conductance hydraulique du sol au voisinage de la racine (la présente étude ne permet pas confirmer cette hypothèse). En effet, la structure, l'efficacité et la répartition des racines ainsi que les propriétés hydrauliques du sol déterminent essentiellement la conductance hydraulique sol-racine. A Aubure, les enracinements très superficiels sur sol sableux et en pente peuvent être soumis à des dessèchements rapides et intenses.

Il est également intéressant de noter que les stomates se ferment complètement pour un potentiel minimum de -2.5 MPa et que celui-ci coïncide exactement avec le seuil de déclenchement de la cavitation (**figure 62**). Tyree et Sperry (1988) ont proposé une hypothèse de régulation stomatique à partir du seuil de cavitation, hypothèse selon laquelle la physiologie de la régulation stomatique de chaque espèce a évolué de façon à maximiser les échanges gazeux, donc à ramener la plante au seuil de l'embolie en cascade ("runaway embolism"). Cependant, le transducteur pour ce capteur hypothétique du déficit hydrique reste à identifier (Hinckley *et al.*, 1991).

Une bonne corrélation entre la conductance stomatique ou hydraulique et le potentiel de base a été observée sur les épicéas, mais le mécanisme d'une telle corrélation reste à élucider.

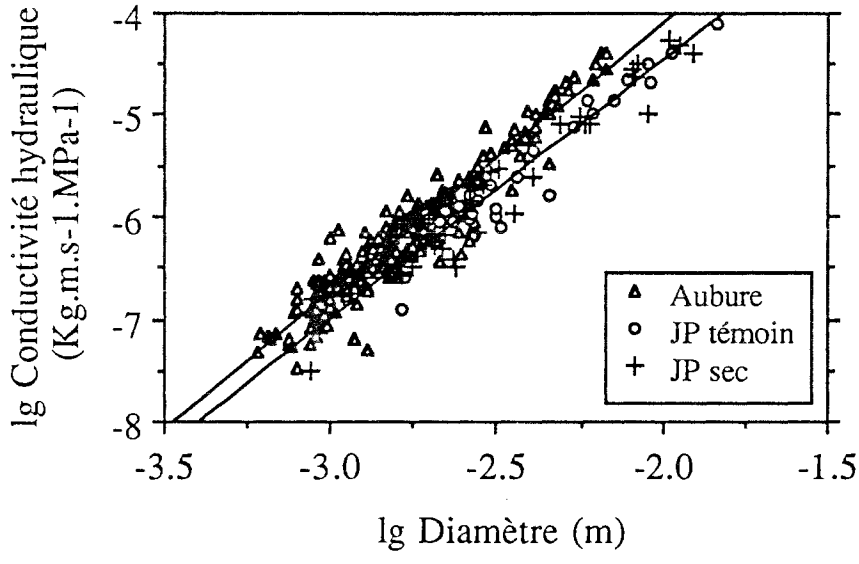
Ce travail, réalisé dans un peuplement dépérissant de *Picea abies* en conditions montagnardes, est une étude écophysiologique d'arbres adultes soumis à des contraintes hydriques d'intensités différentes. Dans l'interprétation des différences de fonctionnement hydrique en conditions de sécheresse des épicéas d'Aubure et de ceux d'Amance, nous ne pouvons pas exclure la possibilité de différences génétiques ou adaptatives des arbres dans les conditions montagnardes, ni l'effet de carences minérales (sachant que le dessèchement atteint par les arbres du placeau sec est très exceptionnel dans les Vosges).

DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALE

Tableau 17 : Valeurs récapitulées des paramètres hydriques (exprimés par unité de surface foliaire) pour les épicéas

Plant	gs ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$)	TRP ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$)	gL ($10^{-10}.mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$)
Semis	50	0,48	10
Jeune plant	130	0,80	35
Arbres adulte*	32	0,48	6,5

* La surface foliaire de l'arbre adulte a été estimée à partir de la relation : SF=SA*0,46 $m^2.cm^{-2}$ (Oren *et al.*, 1986)



Arbre adulte : y = 1.1870 + 2.6504x R^2 = 0.898
Jeune plant : y = 0.60010 + 2.5376x R^2 = 0.923

Figure 64.: Relation logarithmique entre la conductivité hydraulique ($Kg.m.s^{-1}.MPa^{-1}$) et le diamètre d'échantillon (m) des rameaux et des branches des jeunes épicéas de 5 ans et des épicéas adultes d'Aubure.

DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALE

Certaines discussions ont été faites au cours des chapitres précédents ; nous discutons ici deux questions générales qui concernent l'ensemble des résultats obtenus. Après ces discussions, nous terminerons par une conclusion générale.

A) Comparaison des fonctionnements hydriques et hydrauliques des épicéas entre arbres adultes et jeunes plants.

Les valeurs maximales de gs, TRP et gL sont récapitulées dans le **tableau 17**. Nous remarquons que ces valeurs augmentent du stade de semis au stade jeune plant, et ensuite diminuent lorsque l'on étudie l'épicéa adulte. La comparaison de la relation Kh/Diamètre entre les jeunes plants et les arbres adultes est présentée dans la **figure 64**. Il semble que les segments de rameaux d'épicéa d'Aubure possèdent une plus forte Kh pour le même diamètre que ceux des jeunes épicéas. Rappelons que nous avons montré dans le chapitre 4 qu'il n'existait pas de différence dans les relations Kh/diamètre pour des épicéas adultes d'Aubure et d'Amance ; il s'agit donc bien d'un effet âge dans cette comparaison : il existe une différence d'efficience au transfert de l'eau entre les arbres jeunes et adultes.

En ce qui concerne la comparaison de sensibilité à la sécheresse entre les épicéas jeunes et adultes, la réduction de conductance stomatique pour Ψb de -0,6 MPa est d'environ 60% pour les semis, 75% pour les jeunes plants et d'environ 56% pour les arbres adultes. Ces valeurs sont donc relativement comparables.

Cependant, l'extrapolation des résultats obtenus sur des plants en pots à l'arbre adulte en conditions naturelles doit être très prudente. Les conditions pédo-climatiques modifient considérablement les comportements des arbres. Par exemple, Rutter et Sands (1958), qui ont travaillé sur des *Pinus sylvestris* de 3 ans en pot, ont noté que lorsque le Ψs atteint -0,05 MPa, la transpiration a déjà été réduite de 35% ; mais sur des arbres adultes en conditions naturelles, pour atteindre une même réduction de transpiration il faut attendre que le Ψs descende à -0,2 à -0,5 MPa (Rutter, 1967). Donc Rutter (1967) a conclu que pour un Ψs donné, le petit volume de sol par quantité de feuille dans le pot a rendu les jeunes plants en pot plus sensibles au dessèchement du sol, parce qu'en conditions naturelles, les arbres peuvent développer des

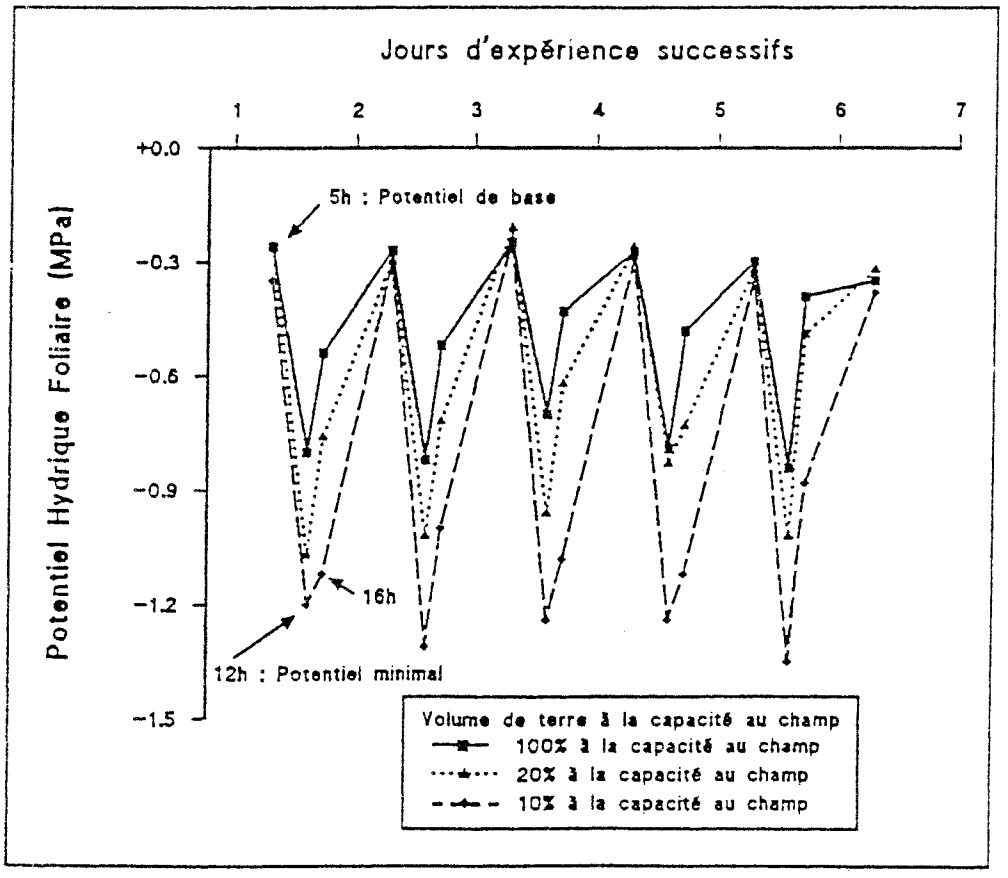


Figure 65 : Evolution du potentiel hydrique foliaire sur 5 jours pour les trois arbres suivis (100%, 20% du volume ou 10% du volume à la capacité au champ).(d'après Améglio, 1991).

racines pivotantes (par exemple, *Pinus sylvestris*, Bengton, 1980), donc explorer un plus grand volume de sol.

B) Signification de potentiel hydrique de base en conditions contrôlées et naturelles

Une bonne corrélation entre la conductance stomatique et la variation de l'état hydrique du sol ou de la racine a été récemment montrée (cf. Chapitre 1). Ψb (qui représente l'état hydrique de l'interface sol-racine) ou/et la conductance hydraulique sol-feuille sont devenus des paramètres plus importants dans les études de relations hydriques. Cependant, la signification de Ψb n'a été que rarement discutée (Ritchie et Hinckley, 1975 ; Améglio, 1991). Selon la relation $\Psi f = \Psi s + Rs\text{-}f*TRP$, lorsque la transpiration (TRP) est nulle, le potentiel hydrique foliaire (Ψf) représente le potentiel hydrique du sol (Ψs). Dans cette discussion, nous abordons directement l'influence de la distribution des racines et l'hétérogénéité du sol au niveau hydrique sur Ψb sans parler de la possibilité de transpiration non nulle en conditions naturelles.

Les expériences effectuées sur les plants en pot montrent un écart variable entre Ψs et Ψb selon la performance de la prospection du sol par le système racinaire. Par exemple, si un plant colonise seulement une petite partie du volume du pot, le calcul de Ψs par pesée risque de conduire à une sous-estimation du stress hydrique réellement subi par l'arbre, et aussi une surestimation de la résistance hydraulique sol-feuille (comme dans le cas de l'expérience sur les jeunes plants).

En conditions naturelles, les situations sont plus complexes. L'absorption d'eau par la partie aérienne peut conduire à une remontée temporaire du Ψb (Katz *et al*, 1989), mais qui suffit pour fausser la signification du Ψb comme indicateur de l'état de contrainte hydrique du plant en début de journée.

Un autre phénomène courant, l'hétérogénéité du sol au niveau hydrique, a été abordé par Améglio (1991). Il a comparé l'évolution journalière du Ψ de 3 arbres dans des sols différemment alimentés en eau : 100%, 20% et 10% du volume du sol à la capacité au champ. La **figure 65** ne montre pratiquement aucune différence entre le Ψb des différents traitements. L'arbre dispose de suffisamment de réserves hydriques au niveau de ses 10% de terre humide pour rééquilibrer pendant la nuit son Ψ. L'auteur s'est alors demandé si l'équilibre obtenu en fin de nuit ne masquait pas en réalité un déficit hydrique durant la journée. Donc, l'hétérogénéité du sol au niveau hydrique pose le problème de la validité du Ψb en tant qu'indicateur de l'état hydrique.

En effet, en conditions naturelles, les sols sont très souvent hétérogènes au niveau hydrique, en particulier lors d'une réhydratation ou déshydratation du sol (petite pluie ou

dessèchement du sol superficiel...). Cette observation peut également fournir des éléments de réponse aux divergences concernant la relation gs/Ψb ou gL/Ψb fournies par la littérature (cf. Chapitre 1). Dans ce contexte, Ψ_0 provenant de la régression Ψ = f(TRP) semble traduire mieux l'état hydrique réel de l'arbre en cours de journée (cf. §3.3, Chapitre 1).

Un système racinaire réduit et superficiel chez des arbres en peuplement dépérissant a été constaté par beaucoup d'auteurs (Schulze & Freer-Smith, 1991). Il est très probable que le problème du "sol hétérogène au niveau hydrique" intervienne dans le comportement hydrique différent des arbres "pollués" et "sains", et plus particulièrement, la différence trouvée au niveau de la conductance hydraulique (Lu & Granier, 1992).

En conclusion, ce travail qui a porté sur deux expériences différentes, montre que :

a) les semis et les jeunes plants des trois espèces de conifères étudiés en conditions contrôlées sont assez similaires au niveau du fonctionnement hydrique. Toutefois, pendant une phase de dessèchement le sapin se distingue des 2 autres espèces par une régulation stomatique plus tardive au stade semis. Dès l'acquisition du stade jeune plant (âgé de 5-6 ans), le sapin ne se distingue plus des autres espèces. La transplantation a provoqué une forte baisse de conductance stomatique, de conductance hydraulique et de transpiration chez toutes les espèces étudiées 9 mois après la transplantation. Une amélioration très nette du fonctionnement stomatique a été constatée au cours de la seconde saison de végétation.

Nous avons essayé de relier ces comportements hydriques avec leurs fonctionnements hydrauliques. Accompagnant de la restitution de l'activité stomatique, une amélioration générale de la conductance hydraulique du trajet sol-feuilles a été aussi constatée. Nous avons constaté également qu'une partie importante de la résistance hydraulique se situait sur le trajet sol-racine (environ 50% de la résistance totale) chez ces plants transplantés.

Une étude comparative de la conductivité hydraulique (Kh) montre que les caractéristiques hydrauliques des sapins et épicéas sont très similaires, mais sont différentes de celles du pin, ce dernier ayant une meilleure efficience au transfert d'eau. Nous avons également montré qu'une conductivité hydraulique plus faible (donc une chute plus important de potentiel hydrique) se trouvait à l'extrémité des branches, ce qui vérifie encore une fois la validé de la théorie de la "segmentation hydraulique" (Zimmermann, 1983).

b) dans le contexte d'une étude multidisciplinaire sur un peuplement dépérissant dans les Vosges, nos résultats sur le fonctionnement hydrique de ce peuplement ont montré qu'une sécheresse exceptionnelle avait beaucoup réduit la transpiration du peuplement d'épicéa et que la régulation de la conductance stomatique et la diminution de la conductance hydraulique étaient relativement précoces. Lorsque le potentiel de base est passé de -0,3 à -0,6 MPa, la conductance stomatique (gs) de l'épicéa semblait diminuer très sensiblement (de 0,09 à 0,04 $cm.s^{-1}$), et lorsque le potentiel de base est descendu au-dessous de -0,6 MPa, gs avait diminué progressivement. La transpiration est devenue presque nulle à un potentiel de base proche de

-1,2 MPa. Les conductances hydrauliques (gL et gLx) ont diminué rapidement au-dessus de -0,5 MPa, avec réduction de moitié de gL (de 3,0 à 1,5 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}.Pa^{-1}$). Au-delà de -0,5 MPa, les diminutions de gL et de gLx se sont ralenties, voire stabilisées.

Une analyse fine de la localisation du changement de conductance hydraulique montre que, dans les conditions étudiées, lorsque le sol se dessèche, la conductance hydraulique des branches n'est pas modifiée ; par contre, une augmentation significative de la résistance hydraulique a été détectée dans la partie inférieure de l'arbre, très probablement à l'interface sol-racine. Le suivi de perte de conductivité hydraulique confirme qu'aucun phénomène de cavitation n'apparaît dans les rameaux et les branches pendant la phase de dessèchement, et au plus fort du stress (Ψm = -2,2 MPa). Il a été aussi démontré que le gel ne provoquait pas de cavitation significative chez l'épicéa, contrairement à ce qui a été observé chez certains feuillus, le chêne en particulier (Cochard, 1991).

Cependant, nos résultats ne permettent pas de montrer de différence de sensibilité entre jeunes plants et arbres adultes. Il est envisageable que, dans le cas de arbres adultes, les conditions montagnardes et "polluées" ont probablement conditionné nos arbres. Quoi qu'il en soit, nos résultats montrent que les arbres adultes du bassin versant d'Aubure sont relativement plus sensibles à la sécheresse édaphique que les arbres en plaine.

Complétés par les mesures du fonctionnement hydrique du sol et de bilan hydrique, ces résultats seront utilisés pour modéliser le fonctionnement hydrique du peuplement forestier en conditions montagnardes. D'ailleurs, ces résultats ont fourni des éléments très intéressants pour les études de dynamique des éléments minéraux dans le peuplement (Dambrine et al, 1992a).

Actuellement, l'étude de relations hydriques des plantes mobilise beaucoup de moyens techniques, particulièrement les techniques biochimiques et biophysiques. La communication entre partie aérienne et partie racinaire est devenue désormais un domaine d'études très prometteur. Bien qu'il y ait déjà des recherches sur les plantes herbacées, les études de signal biochimique méritent d'être étendues aux arbres adultes et surtout les conifères dans les futures expérimentations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Améglio T. 1991. Relations hydriques chez le jeune Noyer, de l'échelle de la journée à celle de l'année, en liaison avec quelques aspects de la physiologie de l'arbre. - *Thèse de 3ème cycle*, Université Clermont II, 99p.

Aston M.J. & Lawlor D.W. 1979. The relationship between transpiration, root water uptake, and leaf water potential. - *J. Exp. Bot.*, 30, 169-181.

Aussenac G. 1980. Comportement hydrique de rameaux exisés de quelques espèces de sapin et de pins noirs en phase de dessiccation. - *Ann. Sci. For.*, 37, 201-215.

Aussenac G. & Granier A. 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. - *Ann. Sci. For.*, 34, 256-284.

Aussenac G., Granier A. & Ibrahim M. 1984. Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). - *Œcol. Plant.*, 5, 241-253.

Baker J.M. & Van Bavel C.H.M. 1987. Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. - *Plant, Cell & Environ.*, 10, 777-782.

Bates L.M. & Hall A.E. 1981. Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. - *Oecologia*, 50, 62-65.

Becker M. 1970. Transpiration et comportement vis à vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Pinus strobus* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus nigra* Arn. ssp. *Laricio* Poiret). - *Ann. Sci. For.*, 27, 401-420.

Becker M. 1977. Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse des jeunes plants résineux. Exemple de 3 sapins du pourtour méditerranéen. - *Ann. Sci. For.*, 34, 137-158.

Bengton C. 1980. Effects of water stress on scots pine. - *Ecol. Bull.* (Stockholm), 32, 205-213.

Berger A. 1978. La circulation de l'eau à travers la plante. - *Houille Blanche*, 34, 227-233.

Besnard G. & Carlier G. 1990. Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. - *Ann. Sci. For.*, 47, 353-365.

Blackman P.G. & Davies W.J. 1985. Root to shoot communication in maize plants on the effects of soil drying. - *J. Exp. Bot.*, 36, 39-48.

Bobay V. 1990. Influence d'une éclaircie sur le flux de sève et la transpiration de taillis de châtaignier. - *Thèse de Doctorat,* Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 142p.

Borghetti M., Raschi A. & Grace J. 1989. Ultrasound emission after cycles of water stress in *Picea abies*. - *Tree Physiol.*, 5, 229-237.

Borghetti M., Edwards W.R.N., Grace J., Jarvis P.G. & Raschi A. 1991. The refiling of embolized xylem in *Pinus sylvestris* L. - *Plant, Cell & Environ.*, 14, 357-369.

Bréda N. 1990. Modification du fonctionnement hydrique d'un perchis de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) par une sécheresse édaphique. - *D.E.A.*, Université de Nancy I, 84p.

Bréda N., Cochard H., Dreyer E. & Granier A. 1992. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. - *Can. J. For. Res.*, (in press)

Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. - *Ann.Sci. For.*, (submitted paper).

Cermak J. & Kucera J. 1981. The compensation of natural temperature gradient at the measuring point during the sap flow rate determination in trees. - *Biol. Plant .*, 23, 469-471.

Cermak J., Deml M. & Penka M. 1973. A new method of sap flow rate determination in trees. - *Biol. Plant.*, 15, 171-178.

Cermak J., Huzulak J. & Penka M. 1980. Water potential and sap flow rate in adult trees with moist and dry soil as used for the assessment of root system depth. - *Biol. Plant.*, 22, 34-41.

Cermak J., Kucera J. & Penka M. 1976. Improvement of the method of sap flow rate determination in full-grown trees based on heat balance with direct electric heating of xylem. - *Biol. Plant.*, 18, 105-110.

Claustres J.P. 1987. Caractérisation du fonctionnemnt hydrique d'épicéas en peuplement fermé: conséquences d'une éclaircie. - *D.E.A.*, Université de Nancy I, 46p.

Closs R.L. 1958. The heat pulse method for measuring rate of sap flow in a plant stem. - *New Zealand J. Sci.*, 1, 281-288.

Cochard H. 1991. Vulnérabilité à la cavitation de quelques espèces forestières feuillues et résineuses: Aspects méthodologiques, importance écophysiologique. - *Thèse de doctorat*, Université Paris sud, Centre d'Orsay, 64p.

Cochard H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. - *Tree Physiol.*, 11, 73-83.

Cochard H. & Tyree M.T. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. - *Tree Physiol.*, 6, 393-407.

Cohen Y. & Fuchs M. 1989. Problems in calibrating the heat pulse method for mesuring sap flow in the stem of trees and herbaceous plants. - *Agronomie*, 9, 321-325.

Cohen Y., Fuchs M. & Cohen S. 1983. Resistance to water uptake in a mature citrus tree. - *J. Exp. Bot.*, 34, 451-460.

Cohen Y., Fuchs M. & Green G.C. 1981. Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. - *Plant, Cell & Environ.*, 4, 391-397.

Cohen Y., Kelliher F.M. & Black T.A. 1985. Determination of sap flow in Douglas-fir trees using the heat pulse technique. - *Can. J. For. Res.*, 15, 422-428.

Cohen Y., Moreshet S. & Fuchs M. 1987. Changes in hydraulic conductance of citrus trees following a reduction in wetted soil volume. - *Plant, Cell & Environ.*, 10, 53-57.

Cowan I.R., Raven J.A., Hartung W. & Farquhar G.D. 1982. A possible role for abscisic acid in coupling stomatal conductance and photosynthetic carbon metabolism in leaves. - *Austr. J. Plant Physiol.*, 9, 489-498.

Cruiziat P. 1978. La circulation de l'eau dans la plante en flux non conservatif: quelques faits et problèmes. - *Houille Blanche*, 34, 243-253.

Cruiziat P. 1985. Quelques aspects des états et flux hydriques chez les végétaux supérieurs. - *Notes pour Accompagner le Cours de DEA Biologie Fondamentale et Appliquée*, Université Clermont-Ferrand, 38 p.

Cruiziat P. & Tyree M.T. 1990. La montée de la sève dans les arbres. - *La Recherche*, 21, 406-414.

Dambrine E., Carisey N., Pollier B., Girard S., Granier A., Lu P. & Biron P. 1992a. Dynamique des éléments minéraux dans la sève xylémique d'un peuplement d'épicéas dépérissants. - *Ann. Sci. For.*, (sous presse).

Dambrine E., Ranger J., Pollier B., Bonneau M., Granier A., Lu P., Probst A., Viville D., Biron P., Garbaye J. & Devevre O. 1992b. Influence of various stresses on Ca and Mg nutrition of a Spruce stand developed on acidic soil. - in: *Proc. of First European symposium on terrestrial ecosystems: Forests and Woodlands*, Florence, Italy, 20-24 May 1991, (Ed. P. Mathy).

Daum C. R. 1967. A method for determining water transport in trees. - *Ecology*, 48, 425-431.

Davies W.J. & Zhang J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. - *Annu. Rev. Plant Physiol., Plant Mol. Biol.*, 42, 55-76.

Davies W.J., Mansfield T.A. & Hetherington A.M. 1990. Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development. - *Plant, Cell & Environ.*, 13, 709-719.

Dugas W.A. 1990. Sap flow in stems. - In: *Remote sensing reviews. 1. Instrumentation for studying vegetation canopies for remote sensing in optical and thermal infrared regions.* (Eds. N.S. Goel & J.M. Norman), 5, 225-235.

Edwards W.R.N. & Warwick N.W.M. 1984. Transpiration from a kiwifruit vine as estimated by the heat pulse technique and the Penman-Monteith equation. - *New Zealand J. Agric. Res.*, 27, 537-543.

El Hadj Moussa F. 1989. Circulation de l'eau dans un écosystème de Pin Maritime en Landes de Gascogne: Bilan hydrique d'un peuplement de 18 ans et fonctionnement hydrique de l'arbre adulte. - *Thèse de doctorat.*, Université de Pau et des Pays de l'Adour., 127p.

Ellmore G.S. & Ewers F.W. 1986. Fluid flow in the outemost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana.* - *Am. J. Bot.*, 73, 1771-1774.

Ewers F.W. & Cruiziat P. 1990. Mesuring water transport and storage. - In: *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology.* (Eds. J. P. Lassoie & T. M. Hinckley), CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, Boston, 91-115.

Faiz S.M.A. & Weatherley P.E. 1977. The location of the resistance to water movement in the soil supplying the roots of transpirating plants. - *New Phytol.*, 78, 337-347.

Faiz S.M.A. & Weatherley P.E. 1982. Root contraction in transpiring plants. - *New Phytol.*, 92, 333-343.

Farquhar G.D. 1978. Feedforward responses of stomata to humidity. - *Austr. J. Plant Physiol.*, 5, 787-800.

Fichtner K. & Schulze E.D. 1990 Xylem water flow in tropical vines as measured by a state heating method. - *Oecologia*, 82, 355-361.

Gollan T., Turner N.C. & Schulze E.D. 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllus woody species *Nerium oleander.* - *Oecologia*, 65, 356-362.

Gowing D.J., Davies W.J. & Jones H.G. 1990. A root-sourced signal of drying soil in apple (*Malus domestica* Borkh.). - In: *Importance of Root to Shoot Communication in the*

Responses to Environmental Stress.. (Eds. Davies W.J. & Jeffcoat B.), BSPGR Monograph 21, 274-277.

Granier A. 1977. Transfert de sève brute dans le tronc des arbres, aspects méthodologiques et physiologiques. - *Ann. Sci. For.*, 34, 17-45.

Granier A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. - *Ann. Sci. For.*, 42, 193-200.

Granier A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. - *Tree Physiol.*, 3, 309-320.

Granier A. & Claustres J.P. 1989. Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles: variations spatiales. - *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 10, 295-310.

Granier A. & Cochard H. 1991. Fonctionnement et dysfonctionnement hydraulique des arbres forestiers. - In *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides.* (Ed. Groupe d'Etude de l'Arbre), 13-21.

Granier A. & Colin F. 1990. Effects d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. - *Ann. Sci. For.*, 47, 189-200.

Granier A., Bréda N., Claustres J.P. & Colin F. 1989. Variation of hydraulic conductance of some adult conifers under natural conditions. - *Ann. Sci. For.*, 46 suppl., 357-360.

Granier A., Bobay V., Gash J.H.C., Gelpe J., Saugier B. & Shuttleworth W.J. 1990. Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in les Landes Forest. - *Agric. & Forest Meteorol.*, 51, 309-319.

Grantz D.A. 1990. Plant response to atmospheric humidity. - *Plant, Cell and Environ.*, 13, 667-679.

Grantz D.A. & Meinzer F.C. 1990. Effect of soil deficit on stomatal behaviour in sugarcane. In: *Importance of Root to Shoot Communication in the Responses to Environmental Stress.* (Eds Davies W.J. & Jeffcoat B.), BSPGR Monograph 21., 286-287.

Greenidge K.N.H. 1958. A note on the rates of upward travel of moisture in trees under differing experimental conditions. - *Can. J. Bot.*, 36, 357-361.

Gregory S.C. & Petty J.A. 1973. Valve action of bordered Pits in conifers. - *J. Exp. Bot.*, 81, 763-767.

Grieu P. 1982. Contribution à la caractérisation écophysiologique du Douglas: étude des échanges gazeux (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.). - *DEA.*, Université de Nancy I, 45p.

Hallman E., Hari P. Rasanen P.K. & Smolander H. 1978. The effect of planting stock on the transpiration, photosynthesis and hight increment of Scots pine seedlings. *Acta Forestalia Fennica*. 161, 1-23.

Hartung W., Radin J.W. & Hendrix D.L. 1988. Abscisic acid movement into the apoplastic solution of water-stressed cotton leaves. Role of apoplastic pH. - *Plant Physiol.*, 86, 908-913.

Hartung W., Slovik S. & Baier M. 1990. pH changes and redistribution of abscisic acid within the leaf under stress. In: *Importance of Root to Shoot Communication in the Responses to Environmental Stress.* (Eds Davies W.J. & Jeffcoat B.), BSPGR Monograph 21, 215-236.

Heine R.W. 1970. Estimation of conductivity and conducting area of poplar stems using a radioactive tracer. - *Ann. Bot.*, 34, 1019-1024.

Hellkvist J., Richards G.P. & Jarvis P.G. 1974. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. - *J. Appl. Ecol.*, 11, 637-667.

Hinckley T.M. & Richter H. 1973. A thematical mode for calculation of xylem sap pressure for climatological datas. - *Am. Midl. Nat.*, 90, 56-59.

Hinckley T.M., Lassoie J.P. & Running S.W. 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. - *For. Sci.*, Monograph 20, 72p.

Hinckley T.M., Richter H. & Schulte P.J. 1991. Water relation. In: *Physiology of trees.* (Ed. Raghavendra), Wiley & Sons, INC. New York, 137-162.

Hsiao T.C. 1973. Plant responses to water stress. - *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 519-570.

Huck M.G., Klepper B. & Taylor H.M. 1970. Diurnal variation in root diameter. - *Plant physiol.*, 45, 529-530.

Ikeda T. & Suzaki T. 1987. Radial variation in the R_{S-l} in SPAC of several tree species. - *J. Fac. Agr.*, Kyushu Univ. (Japan), 32, 1-7.

Jarvis P.G. 1975. Water transfer in plants. - In: *Heat and Mass Transfer in the Biosphere, I. Transfer Processes in Plant Environment.* (Eds. de Vries & Afgan), John Wiley & Sons, Washington, 369-394.

Jarvis P.G. & Jarvis M.S. 1963. The water relation of tree seedings. II. Transpiration in relation to soil water potential. - *Physiol. Plant.*, 16, 236-253.

Jarvis P.G., James G.B. & Landsberg J.J. 1976. *Coniferous forest.* - In: *Vegetation and the atmosphere. (Ed. Monteith J.)*, Academic press, New York, 171-240.

Jones H.G. 1983. *Plant and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.*, Cambridge University Press, 323p.

Jones H.G. & Sutherland R.A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. - *Plant, Cell & Environ.*, 14, 607-612.

Katerji N. 1982. Etude et modélisation des transferts hydriques dans le système sol-plante-atmosphère. - *Thèse de Doctorat d'Etat.*, Université Paris VII, 198p.

Katerji N., Schoch P.G., Rimgoto P. & L'Hotel J.C. 1990. Diagnostic des périodes de contrainte hydrique chez des plantes d'aubergine cultivées en serre, au moyen des microvariations des tiges. - *Agronomie*, 10, 541-549.

Katz C., Oren R., Schulze E.D. & Milburn J.A. 1989. Uptake of water and solutes through twigs of *Picea abies* (L.) Karst. *Tree*, 3, 33-37.

Kozlowski T.T. 1982. Water supply and tree growth. Part I Water deficits. *Forestry Abstracts.* 43, 57-95.

Kramer P. J. 1986. The role of physiology in forestry. - *Tree Physiol.*, 2, 1-16.

Kucera J., Cermak J. & Penka M. 1977. Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics. - *Biol. Plant.*, 19, 413-420.

Küppers M. 1984. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. II. stomatal responses, water use, and hydraulic conductivity in the root/leaf pathway. - *Oecologia* , 64, 344-354.

Landmann G. & Bonneau M. 1987. Le dépérissement du Sapin pectiné et de l'Epicéa commun dans le massif forestière vogien est-il en relation avec l'état nutritionnel des peuplement ? - *Revue forestière française*, 39, 5-11.

Landsberg J.J., Blanchard T.W. & Warrit B. 1976. Studies on the movement of water through apple trees. - *J. Exp. Bot.*, 27, 579-596.

Lassoie J.P., Scott D.R.M. & Fritschen L.J. 1977. Transpiration studies in Douglas-fir using the heat pulse technique. - *For. Sci.*, 23, 377-389.

Lloyd J. & Howie H. 1989. Salinity, stomatal responses and whole-tree hydraulic conductivity of orchard 'Washington Navel' orange, *Citrus sinesis* (L.) osbeck. - *Austr. J. Plant Physiol.*, 16, 169-179.

Lopushinsky W. & Klock G. O. 1974. Transpiration of conifer seedings in relation to soil water potential. - *For. Sci.*, 20, 181-186.

Loustau D., Granier A. & Moussa F. El Hadj 1990. Evolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pin maritime. - *Ann. Sci. For.*, 47, 599-618.

Lu P. & Granier A. 1992. Comparison of xylem sap flow of spruces in open-top chambers at Edelmannshof: air pollution and drought effects. - *Eighth Statut Report of the prject "European Research Centre for Air Polution Control Measures" (KfK-PEF 94)* (Eds. Horsch, Filby, Fund, Gross, Kändler & Reinhardt), Nuclear Research Center Karlsruhe, Germany. 165-177.

Ludlow M.M., 1980. Adaptative significance of stomatal responses to water stress. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* (Eds. Turner N.C. & Kramer P.J.), Wiley & Sons, New York, 123-138.

Marshall D.C. 1958. Measurement of sap flow in conifers by heat transport. - *Plant Physiol.*, 33, 385-396.

Meinzer F.C. & Grantz D.A. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. - *Plant, Cell & Environ.*, 13, 383-388.

Meinzer F.C., Sharifi M.R., Nilsen E.T. & Rundel P.W. 1988. Effects of manipulation of water and nitrogen regime on the water relations of the desert shrub *Larrea tridentata.* - *Oecologia*, 77, 480-486.

Milburn J.A. & Johnson R.P.C. 1966. The conduction of sap. I. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem. - *Planta,* 69, 43-52.

Milburn J.A. & McLaughlin M.E. 1974. Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of *Plantago major* L. - *New Phytol.*, 73, 861-871.

Moreshet S., Cohen Y., Green G.C. & Fuchs M. 1990. The partitioning of hydraulic conductances within mature orange tree. - *J. Exp. Bot.*, 41, 833-839.

Morizet J., Cruiziat P. &Boussignac F. 1988. Etude comparative de la résistance hydrique dans les systèmes racinaires du tournesol et du maïs. Implications éventuelles concernant les cosommations d'eau. In: *Etudes sur les transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère.* (Ed. R.Calvet), INRA, Paris, 225-244.

Nnyamah J.U., Black T.A. & Tan C.S. 1978. Resistance to water uptake in a Douglas fir forest. - *Soil Sci.*, 126, 63-76.

Oren R., Schulze E.D., Matyssek R. & Zimmermann R. 1986. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. - *Oecologia* , 70, 187-193.

Örlander G. & Due K. 1986. Location of hydraulic resistance in the soil-plant pathway in seedlings of *Pinus sylvestris* L. grown in peat. - *Can. J. For. Res.*, 16, 115-123.

Pallardy S.G. 1989 Hydraulic architecture and conductivity : an overview. - In: *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses : water shortage.* (Eds. K.H. Kreeb, H. Richter, & T.M. Hinckley), SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands, 3-19.

Passioura J.B. 1984. Hydraulic resistance of plants. I. Constant of variable? - *Austr. J. Plant Physiol.*, 11, 333-339.

Passioura J.B. & Munns R. 1984. Hydraulic resistance of plants. II. Effects of rooting medium, and time of day, in barley and lupin. *Austr. J. Plant Physiol.*, 11, 341-350.

Pearcy R.W., Schulze E.D. & Zimmermann R. 1989. Mesurement of transpiration and leaf conductance. In: *Plant physiological ecology : Field methods and instrumentation.* (Eds. Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A. & Rundel P.W.), Chapman & Hall, 137-160.

Pena J. & Grace J. 1986. Water relations and ultrasound emissions of *Pinus sylvestris* L. before, during and after a period of water stress. - *New Phytol.*, 103, 515-524.

Penman H. 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London*, Sre. A. Vol. 193.

Pereira J.S. & Kozlowski T.T. 1976. Diurnal and seasonal changes in water balance of *Abies balsamea* and *Pinus resinosa.* - *Oecol. Plant.*, 11, 397-412.

Raschke K. 1975. Simultaneous requirement of carbon dioxide and abscisic acid for stomatal closing in *Xanthium strumarium* L. - *Planta,* 125, 243-259.

Reich P.B. & Hinckley T.M. 1989. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. - *Functional Ecology* , 3, 719-726.

Richter H. 1976. The water status in the plant: experimental evidence. - In: *Water and Plant Life: Problems and Modern Approaches.* (Eds. Lange, Kappen, Schulze) *Ecol. Stud.*, Springer-Verlag, 42-58.

Ritchie G. A. & Hinckley T. M. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. - *Adv. Ecol. Res.*, 9, 165-254.

Ritman K.T. & Milburn J.A. 1988. Acoustic emissions from plants: ultrasonic and audible compared. - *J. Exp. Bot.*, 39, 1237-48.

Ritman K.T. & Milburn J.A. 1990. The acoustic detection of cavitation in Fern Sporangia. - *J. Exp. Bot.*, 41, 1157-1160.

Roberts J. 1977. An estimation of the quantity of water stored in mature *Pinus sylvestris* L. trees. - *J. Exp. Bot.*, 27, 473-479.

Running S.W. 1980. Field estimates of root and xylem resistances in *Pinus contorta* using root excision. - *J. Exp. Bot.*, 31, 555-569.

Rutter A. J. 1967. Studies of the water relations of pinus sylvestris in plantation conditions. V.Responses to variation in soil water conditions. - *J. Appl. Ecol.*, 4, 73-81.

Rutter A. J. & Sands K. 1958. The relation of leaf water deficit to soil moisture tension in Pinus sylvestris L. I. The effect of soil moisture on diurnal changes in water balance. - *New Phytol.*, 57, 50-65.

Saliendra N.Z. & Meinzer F.C. 1989. Relationship between root/soil hydraulic properties and stomatal behavior in Sugarcane. - *Austr. J. Plant Physiol.*, 16, 241-250.

Sanchez-Diaz M. & Mooney H.A. 1979. Resistance to water transfer in desert shrubs native to Death Valley, California. - *Physiol. Plant.*, 46, 139-146.

Schulte P.J. & Gibson A.C. 1988. Hydraulic conductance and tracheid anatomy in six species of extant seed plants. - *Can. J. Bot.*, 66, 1073-1079.

Schultz H.R. & Matthews M.A. 1988. Resistance to water transport in shoots of *vitis vinifera* L. and its relation to growth at low water potential. - *Plant Physiol.*, 88, 718-724.

Schultz H.R. & Matthews M.A. 1989. Environmental Control of Resistance to Water Flow in Shoots of *Vitis Vinifera* L. - In: *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses : water shortage.* (Eds. K.H. Kreeb, H. Richter, & T.M. Hinckley), SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands, 21-32.

Schulze E.D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. - *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 37, 247-274.

Schulze E.D. & Freer-Smith 1991. An evaluation of forest decline based on field observation focussed on Norway spruce, *Picea abies*. In: *Proc. of the Royal society of Edinburgh*, 97B, 155-168.

Schulze E.D. & Hall, A.E. 1982. Stomatal responses, water loss and CO_2 assimilation rates of plants in contrasting environments. In: *Physiological plant ecology. II. Encyclopedia of plant physiology.* (Eds., Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. & Ziegler H.), NS, 12B, Springer-Verlag, Berlin, 181-230.

Schulze E.D., Steudle E., Gollan T. & Schurr U. 1988. Response to dr P.J. Kramer's article: "Changing concepts regarding plant water relations", Volume 11, Number 7, 565-568. - *Plant, Cell & Environ.*, 11, 573-576.

Schulze E.D., Turner N.C., Gollan T. & Shackel K.A. 1987. Stomatal responses to air humidity and to soil drought. - In: *Stomatal function.* (Eds., E. Zeiger, G.D. Farquhar & I.R. Cowan), Stanford University Press, Stanford, California, 311-321.

Schulze E.D., Cermak J., Matyssek R., Penka M., Zimmermann R., Vasicek F., Gries W. & Kucera J. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees: a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. - *Oecologia*, 66, 475-483.

Schurr U. & Gollan T. 1990. Composition of xylem sap of plants experiencing root water stress: a descriptive study. - In: *Importance of Root to Shoot Communication in the Responses to Environmental Stresses.* (Eds. Davies W.J. & Jeffcoat B.), BSPGR Monograph 21, 201-214.

Sheriff D.W. 1972. A new apparatus for the measurement of sap flux in small shoots with the magnetohydrodynamic technique.- *J. Exp. Bot.*, 23, 1086-1095.

Siau J.F. 1984. *Transport Process in Wood.*, Springer-Verlag, Berlin, 245p.

Simonin G. 1991. Implantation de *Ophiostoma quercus* dans le système vasculaire de chênes pédonculés et action sur le fonctionnement hydrique. - *DEA*, Université Nancy I, 43p.

Sperry J.S. & Tyree M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. - *Plant Physiol.*, 88, 581-587.

Sperry J.S. & Tyree M.T. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. - *Plant, Cell & Environ.*, 13, 427-436.

Sperry J.S., Donnelly J.R. & Tyree M.T. 1988a. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. - *Plant Cell & Environ.*, 11, 35-40.

Sperry J.S., Donnelly J.R. & Tyree M.T. 1988b. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). - *Am. J. Bot.*, 75, 1212-1218.

Steinberg S.L., Van Bavel C.H.M. & McFarland M.J. 1989. A gauge to mesure the mass flow of sap in stems and trunks of woody plants. - *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 114, 466-472.

Steinberg S.L., McFarland M.J. & Worthington J.W. 1990a. Comparison of trunk and branch sap flow with canopy transpiration in Pecan. *J. Exp. Bot.*, 41, 653-659.

Steinberg S.L., Vanbavel C.H.M. & McFarland M.J. 1990b. Improved sap flow gauge for woody and herbaceous plants. - *Agron. J.*, 82, 851-854.

Stone J.F. & Stone E.L. 1975. Water conduction in lateral roots of red pine. - *For. Sci.*, 21, 53-60.

Swanson R.H. 1962. An instrument for detecting sap movement in woody plants. - *Station Paper.*, U. S. Forest serv. Rocky Mountain Forest and Range Exp. Sta., 68, 1-16.

Swanson R.H. 1967. Seasonal course of transpiration of Lodgepole pine and Engelmann spruce. - In: *Proc. International Symposium on Forest Hydrology.*, Penn. State Univ., Pergamon Press, Oxford, 417-432.

Swanson R.H. 1972. Water transpired by trees is indicated by heat pulse velocity. - *Agric. Meteorol.*, 10, 277-281.

Swanson R.H. & Whitfield D.W.A. 1981. A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice. - *J. Exp. Bot.*, 32, 221-239.

Teskey R.O., Hinckley T.M. & Grier C.C. 1983. Effect of interruption of flow path on stomatal conductance of abies amabilis. - *J. Exp. Bot.*, 34, 1251-1259.

Turner N.C. 1987. Crop water deficits: a decade of progress. - *Adv. Agron.*, 39, 1-51.

Turner N.C., Schulze E.D. & Gollan T. 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbacous species *Helianthus annuus* . - *Oecologia*, 65, 348-355.

Tyree M.T. & Dixon M.A. 1983. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.? Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. - *Plant Physiol.*, 72, 1094-1099.

Tyree M.T. & Sperry J.S. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. - *Plant Physiol.*, 88, 574-580.

Tyree M.T. & Sperry J.S. 1989a. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. - *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 40, 19-38.

Tyree M.T. & Sperry J.S. 1989b. Characterization and propagation of acoustic emission signals in woody plants: towards an improved acoustic emission counter. - *Plant, Cell & Environ.*, 12, 371-382.

Tyree M.T. & Yang S.D. 1990. Water storage capacity of *Thuja, Tsuga* and *Acer* stems mesured by dehydration isotherms: the contribution of capillary water and cavitation. - *Planta*, 182, 420-426.

Tyree M.T., Caldwell C. & Dainty J. 1975. The water relations of hemlock (*Tsuga canadensis*). V. The localization of resistances to bulk water flow. - *Can. J. Bot.*, 53, 1078-1084.

Tyree M.T., Dixon M.A. & Thompson R.G. 1984a. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood of *Thuja occidentalis* measured inside a pressure bomb. - *Plant Physiol.*, 74, 1046-1049.

Tyree M.T., Dixon M.A., Tyree E.L. & Johnson R. 1984b. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood of cedar and hemlock: an examination of three hypotheses regarding cavitations. - *Plant Physiol.*, 75, 988-992.

Tyree M.T., Snyderman D.A., Wilmot T.R. & Machado J.L. 1991. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*): data, models and a comparison with two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). - *Plant Physiol.*, 96, 1105-1113.

Valancogne C. & Nasr Z. 1989. Une méthode de mesure du débit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *Agronomie*, 9, 609-617.

Viville D., Ambroise B., Probst A., Fritz B., Dambrine E., Gelhaye D. & Deloze C. 1987. Le bassin versant du Strengbach à Aubure (Haut-Rhin, France) pour l'étude du dépérissement forestier dans les Vosges (Programme DEFORPA). I- Equipement climatique, hydrologique, hydrochimique. - In: *Proceedings of the international symposium Air Pollution and Ecosystems.*, Grenoble, 18-22 Mai 1987, Reidel publishing company, 823-828.

Walton D.C., Harrison M.A. & Cote P. 1976. The effects of water stress on abscisic acid levels and metabolism in roots of *Phaseolus vulgaris* L. and other plants. - *Planta*, 131, 141-144.

Waring R.H. & Running S.W. 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. - *Plant, Cell Environ.*, 1, 131-140.

Waring R.H., Whitehead D. & Jarvis P.G. 1979. The contribution of stored water to transpiration in scots pine. - *Plant, Cell Environ.*, 2, 304-317.

Weatherley P.E. 1970. Some aspects of water relations. - *Adv. Bot. Res.*, 3, 171-206.

Whitehead D. & Jarvis P.G. 1981. Coniferous forests and plantations. In: *Water deficits and plant growth.*, Vol. VI, (Ed. T.T. Kozlowski), Academic Press, 49-152.

Yahata H. 1989. Water movement and its resistance in young trees of *Cryptomeria japonica.* - *Ann. Sci. For.*, 46 suppl., 361-365.

Zhang J. & Davies W.J. 1987. Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. - *J. Exp. Bot.*, 38, 2015-2023.

Zhang J. & Davies W.J. 1989. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. - *Plant, Cell & Environ.*, 12, 73-81.

Zhang J., Schurr U. & Davies W.J. 1987. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. - *J. Exp. Bot.*, 38, 1174-1181.

Zimmermann M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. - *Can. J. Bot.*, 56, 2286-2295.

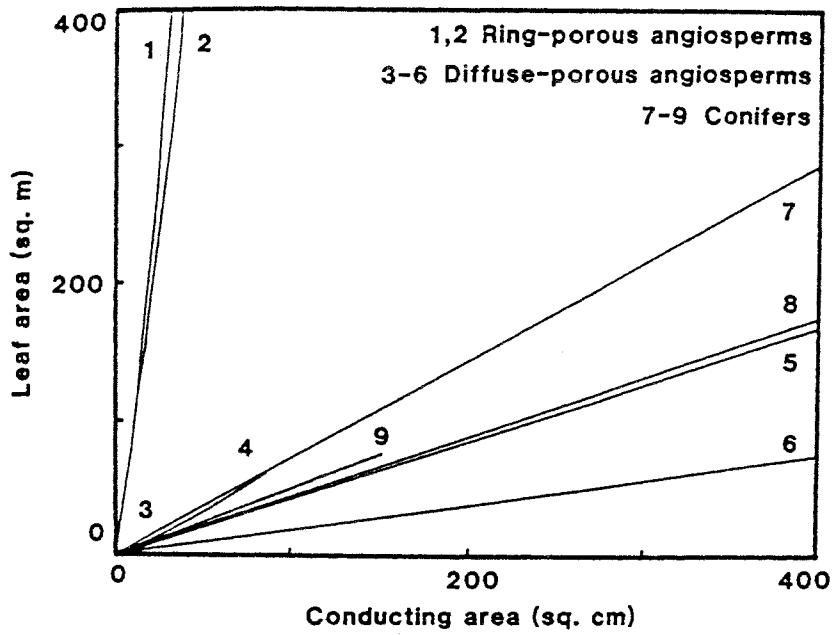
Zimmermann M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap.* Springer-Verlag, Berlin, 143p.

Zimmermann R. 1990. Photosynthese und transpiration von *Picea abies* (L) Karst. bei unterschiedlichem ernährungszustand im Fichtelgebirge (Nordostbayern). Dissertation, Universität Bayreuth.

Zur B., Jones J.W., Boote K.J. & Hammond L.C. 1982. Total resistance to water flow in field soybeans: II. Limiting soil moisture. - *Agron. J.*, 74, 99-105.

ANNEXES

Annexe 1. Relation entre la surface d'aubier et la surface foliaire pour les arbres forestiers (d'après Pallardy, 1989)



Relationships between conducting area and leaf area for forest trees. Species: 1 – *Quercus velutina*, 2 – *Q. alba*, 3 – *Rhododendron maculatum*, 4 – *Acer circinatum*, 5 – *Populus tremuloides*, 6 – *Acer macrophyllum*, 7 – *Picea engelmannii*, 8 – *Pinus contorta*, 9 – *Abies grandis*.

Annexe 2. Liste des espèces étudiées et de leurs origines.

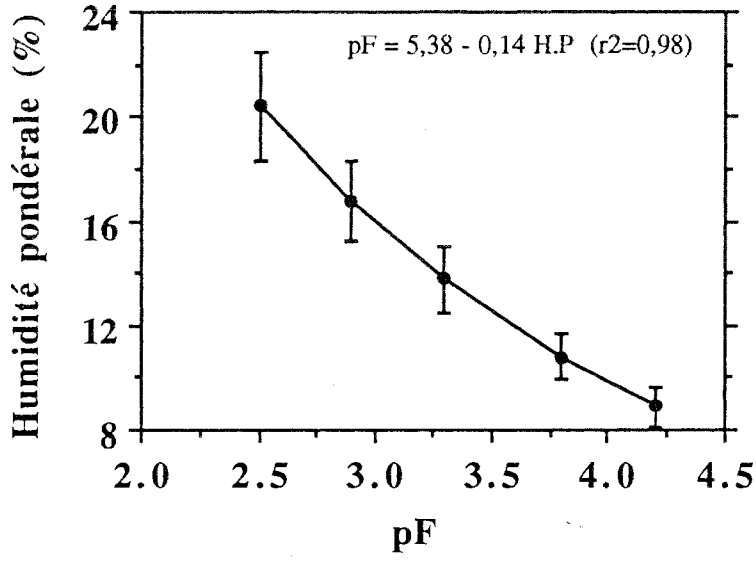
Pour les jeunes plants :

Espèces	Provenance	âge (ans)	Altitude (m.a.s.l.)	Référence ONF	Hauteur (cm)
Abies alba	Jura (04)	2+2	600 à 900	h1-80-10	45-50
Pinus sylvestris	Haguenau (67)	1+3		6317	70-75
Picea abies	Istebna, Pologne	2+3	500-1200	VIII-5	

Pour les semis :

Espèces	Provenance	Référence ONF
Abies alba	Jura (04).	
Pinus sylvestris	Haguenau (67)	6207
Picea abies	Istebna, pologne	VIII-5

Annexe 3.Relation de pF/Humidité pondérale du substrat utilisé pour les jeunes plants (moyenne de 46 répétitions ± écart-type)



Annexe 4 Calcul de la conductivité hydraulique à 20°C

Le flux de l'eau traversant un segment est donné par la formule ci-dessous (d'après le loi de Darcy) :

à T°C : $$\frac{dQ}{dt} = \frac{K.S}{\eta_{T°C}} * \frac{dP}{L} \qquad (1)$$

avec

K : perméabilité du tissu étudié.

Q : quantité d'eau traversant le segment de longueur de L (m) et de section transversale S (m^2)

t : temps (s)

dP : gradient de pression

$\eta_{T°C}$: viscosité dynamique de l'eau à la température T°C.

D'après Sperry *et al.* (1988a) : Kh=dQ*L / (dt*dP) et (1) on a :

à T°C, $$Kh = \frac{dQ*L}{dt*dP} = \frac{K*S}{\eta_{T°C}} \qquad (2)$$

et à 20°C, $$Kh_{20°C} = \frac{dQ_{20°C}*L}{dt*dP} = \frac{K*S}{\eta_{20°C}}$$

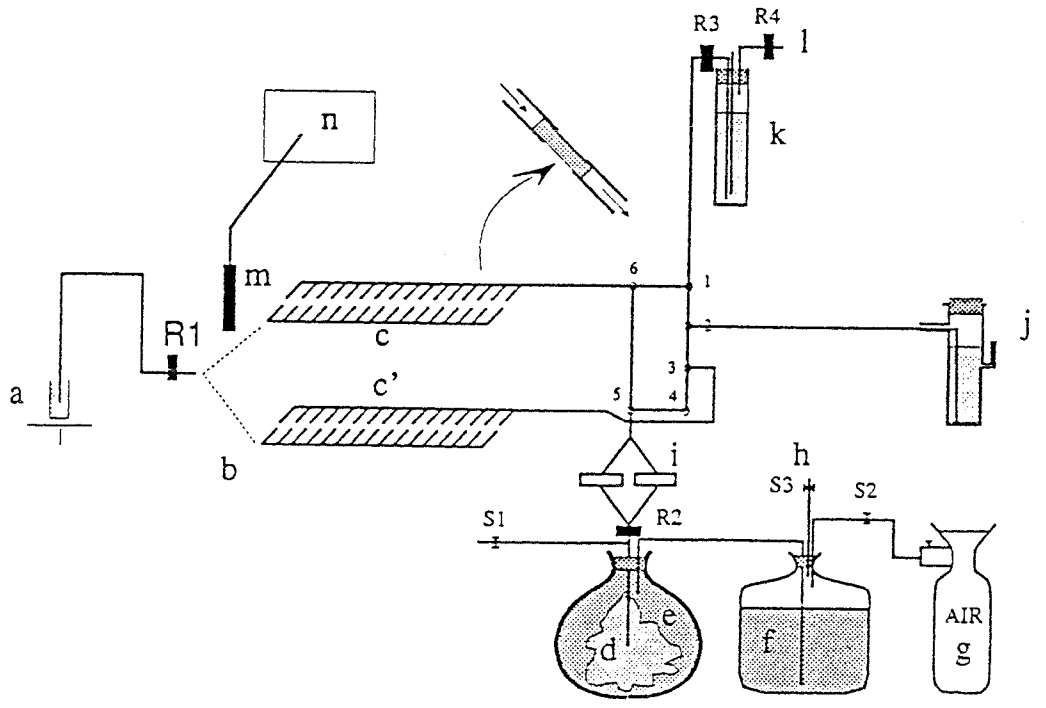
alors,

$$Kh_{20°C} = Kh * \frac{\eta_{T°C}}{\eta_{20°C}}$$

Annexe 5 Présentation du schéma de l'appareil de mesure de conductivité hydraulique (d'après Cochard, 1991)

Légende du dispositif

l	vanne 2 positions O/F (robinet R)
O	vanne 3 positions
I	pince serre tuyau (S)
R_1	robinet de sécurité vers la balance au niveau de la connexion aux mille-pattes
R_2	robinet de sécurité pour fermer la haute-pression
R_3	robinet de régulation du niveau d'eau dans le dispositif basse-pression
R_4	robinet de prise d'air du dispositif basse-pression
S_1	serre tube pour vidange du ballon de plage
S_2	serre tube pour arrêter la pression sans toucher au manomètre
S_3	serre tube de mise à l'air (= vidange de la haute pression dans la bonbonne f)
1	vanne 3 positions vers le dispositif basse-pression
2	vanne 3 positions vers le réservoir d'eau pour l'installation des échantillons
3	vanne 3 positions vers le mille-pattes n°1
4	vanne 3 positions permettant l'envoi de haute pression vers le mille-pattes n°1
5	vanne 3 positions vers le dispositif haute pression
6	vanne 3 positions vers le mille-pattes n°0
a	balance analytique
b	bain de régulation thermique rempli d'eau du robinet
c	rampe de conductimètre = mille-pattes n°0
c'	rampe de conductimètre = mille-pattes n°1
d	ballon de plage contenant l'eau distillée acidifiée dégazée en suspension dans e
e	eau courante comprimée à 1bar
f	bonbonne d'eau comprimée
g	bouteille d'air comprimé + manomètre à 1 bar
h	prise d'air de la bonbonne f
i	dispositif de filtration de l'eau à 0.22 µm
j	réservoir d'eau pour mise en place des échantillons (tube coudé)
k	dispositif basse-pression (système de Mariotte) (tube droit)
l	prise d'air du dispositif basse pression
m	thermomètre
n	pH-mètre en position °C



Annexe 6. Cycles de dessèchement

(A) Cycles de dessèchement des semis en 1989

Espèce	Durée du cycle : date du début - date de la fin 1er cycle*	2ème cycle	3ème cycle
Epicéa	10/5 - 15/5	15/5 - 5/6	13/6 - 22/6
Sapin	10/5 - 25/5	25/5 - 7/6	3/6 - 22/6
Pin	10/5 - 15/5	15/5 - 5/6	13/6 - 22/6
V-Sapin* *	10/5 - 23/5	23/5 - 7/6	26/6 - 20/7

* les semis ont été installés dans la chambre climatisée dès Mars 89
V-Sapin** : les sapins âgés de 14 mois.

(B) Cycles de dessèchement des jeunes plants

En 1988 : il y a un seul cycle de dessèchement pendant 65 jours.

En 1989 :

Espèce	Durée du cycle : date du début - date de la fin* 1er cycle*	2ème cycle	3ème cycle
Epicéa	21/8 - 15/9	18/9 - 24/10	27/10 - 5/12
Sapin	idem.	idem.	idem.
Pin	idem.	idem.	idem.

* cette durée comprant la période de réhydratation après que Ψsol ait atteint -1,0MPa.

Annexe 7. Conditions climatiques dans les deux chambres climatisées.

Dans l'ancienne chambre climatisée 1988 :

	avant 30/8/88	après 30/8/88
Photopériode :	10h-24h	6h30-19h30
Rayonnement :	200 µmol/sm^2	idem.
Température (jour/nuit) :	25°C / 15°C	idem.
Humidité relative (jour/nuit) :	40% / 85%	idem.

Dans la nouvelle chambre climatisée en 1989 :

	avant 14/9/89	après 14/9/89
Photopériode :	06h-18h	idem.
Rayonnement :	220-380 µmol/sm^2	idem.
Température (jour/nuit) :	22°C/15°C	25°C/15°C
Humidité relative (jour/nuit) :	70%/90%	50%/95%

Annexe 8. Déroulement des semaines-types en 1988 et 1989

A) Déroulement d'une semaine-type en 1988 pour les jeunes plants

Lundi : 18 plants dans la chambre climatisée (2 plants*3 traitements*3 espèces)

Mardi : après-midi : pesée de 27 conteneurs à la serre, et transport de la balance à la chambre climatisée, et pesée de 18 conteneurs

Mecredi et jeudi : mesures dans la chambre climatisée :

- mesure de Ψ_b le matin
- pesée des conteneurs avant et après les mesures de gs entre 13h30 à 15h30,
- mesure de Ψ_m sur les rameaux ou aiguilles ayant été utilisés pour les mesures de g_s
- mesure de la surface foliaire de ces mêmes rameaux ou aiguilles

Vendredi matin : les conteneurs sont pesés avant d'être transportés à la serre, pesée des 27 plants à la serre, et transport à nouveau des 18 conteneurs à la chambre climatisée.

B) Déroulement d'une semaine-type en 1989 pour les jeunes plants

Lundi : pesée des plants dans la chambre climatisée et dans la serre, mesure des potentiels de base et minimum.

Mardi : mesure des échanges gazeux dans la chambre climatisée entre 12h30 à 15h30 et mesures de Ψ_m, arrosage des témoins

Mercredi : comme lundi

Jeudi : comme mardi

Vendredi : pesée des plants dans la chambre climatisée et dans la serre, changement des plants à mesurer

C) Déroulement d'une semaine-type en 1989 pour les semis

Comme le déroulement d'une semaine-type en 1989 pour les jeunes plants sauf le changement de plants et les mesures dans la serre.

Annexe 9. Observations phénologiques des plants dans les conteneurs en 1988

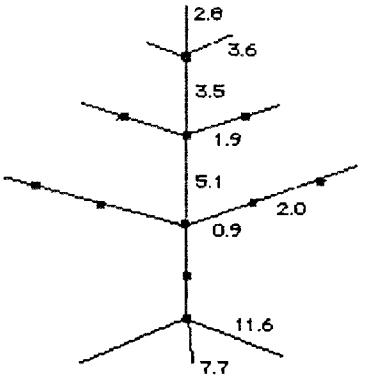
Espèce	Régénération des racines	Débourrement des bourgeons
Epicéa	5/2 - 15/3	15/3 - 5/4
Sapin	1/3 - 21/3	15/3 - 5/4
Pin	5/2 - 16/2	15/3 - 1/4

Annexe 10. Relevés de la hauteur, du diamètre au collet et des potentiels hydriques subis par les jeunes plants utilisés pour les mesures de conductivité hydraulique.

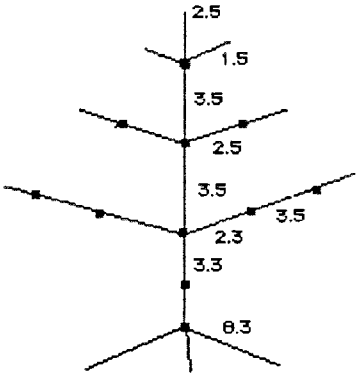
Plant	Hauteur (cm)	Diamètre avec l'écorce (mm)	Diamètre sans l'écorce (mm)	Potentiel de base (MPa)	Potentiel minimum (MPa)
e03a	104,0	19,1	14,9	-0,38	-0,87
e03b	73,0	15,0	10,9	-0,38	-0,87
e04a	96,0	22,6	18,5	-0,32	-0,93
e04b	83,0	18,0	14,4	-0,32	-0,93
e11a	89,0	24,9		-1,70	-2,05
e11b		25,5	20,8	-1,70	-2,05
e13a	88,0	18,8	15,4	-1,65	-2,12
e13b	76,0	21,0	17,4	-1,65	-2,12
e25a	83,5	16,3	13,9	-1,35	-1,70
e25b	75,0	11,6	9,8	-1,35	-1,70
p04	166,0	29,9	24,3	-0,34	-0,59
p05	131,0	25,6	22,3	-0,48	-0,75
p22	133,0	32,6	24,3	-1,80	-1,95
p24	107,0	32,8	26,2	-1,70	-1,83
s02a	66,0	27,2	20,2	-0,31	-0,82
s02b	53,0	19,2	14,1	-0,31	-0,82
s03a	59,0	20,1	16,5	-0,30	-0,80
s03b	58,5	21,0	16,3	-0,30	-0,80
s13a	52,0	23,2	19,6	-2,00	-2,05
s13b	48,0	17,9	15,0	-2,00	-2,05
s25a	52,0	17,9	12,8	-1,83	-1,90
s25b	65,0	21,4	17,4	-1,83	-1,90

Annexe 11. Cartes hydrauliques

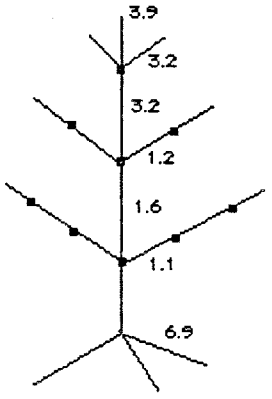
Répartition de la conductivité hydraulique spécifique (Ks = Kh/s, en 10^{-5} $kg.m^{-1}.s^{-1}.MPa^{-1}$). Les points noirs représentent les nœuds. Les dimensions des pousses ne sont pas proportionnelles aux mesures réelles.



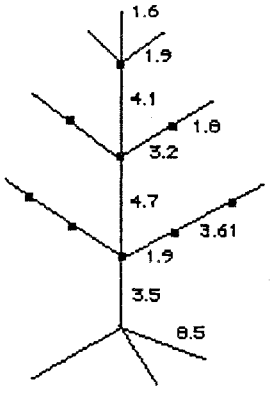
Epicéa témoin (e03a)



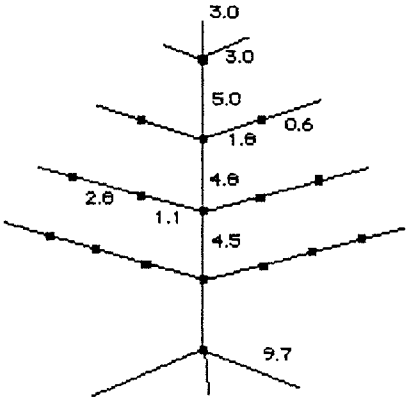
Epicéa témoin (e03b)



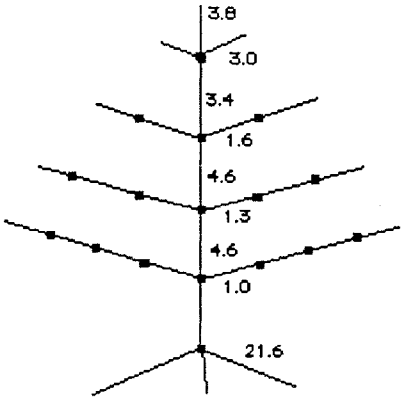
Epicéa sec (e25b)



Epicéa sec (e25a)

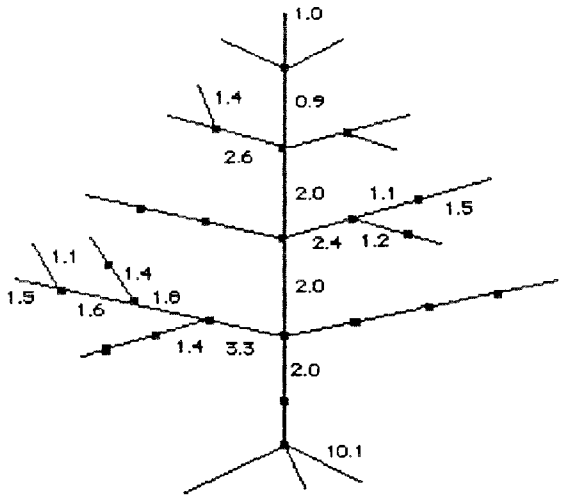


Epicéa témoin (e04b)

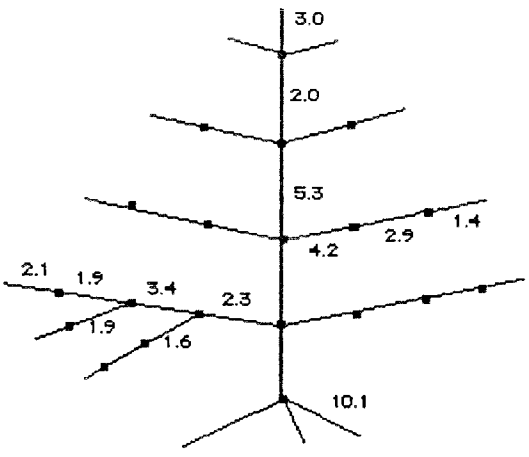


Epicéa témoin (e04a)

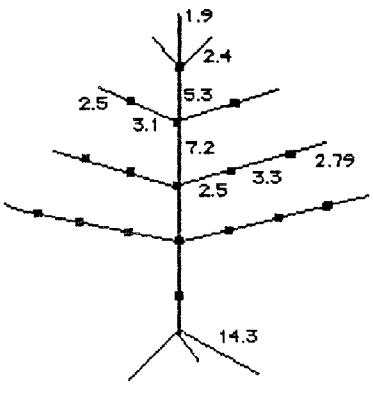
Annexe 11. Cartes hydrauliques (suite)



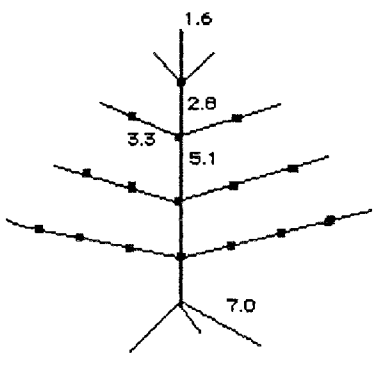
Sapin sec (s13b)



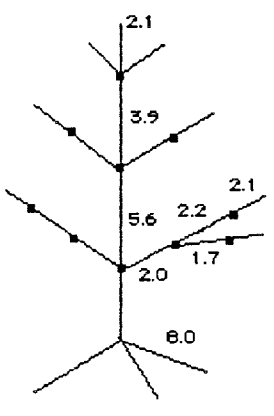
Sapin sec (s13a)



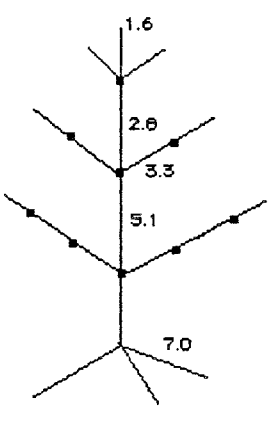
Sapin témoin (s02a)



Sapin témoin (s02b)

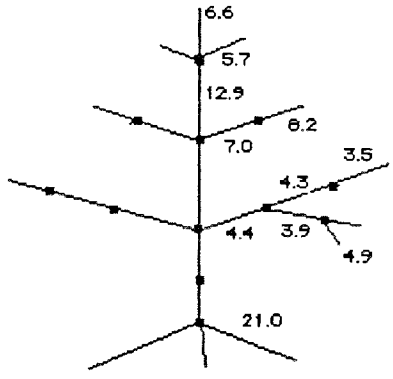


Sapin sec (s25b)

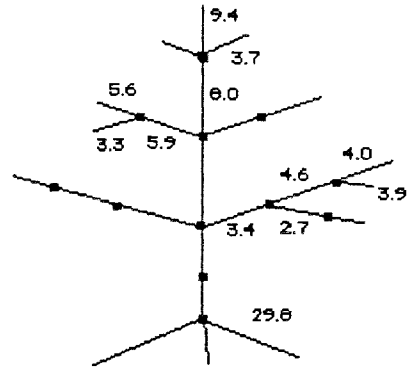


Sapin sec (s25a)

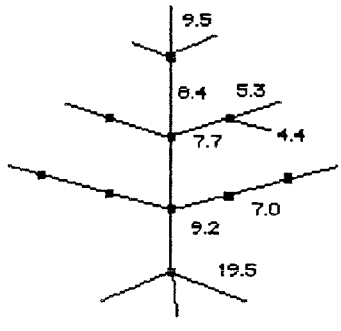
Annexe 11. Cartes hydrauliques (suite)



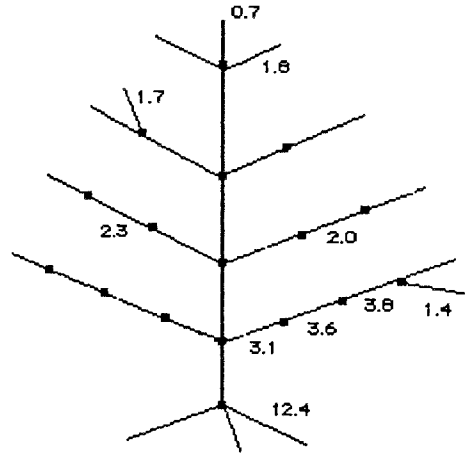
Pin sec (p24)



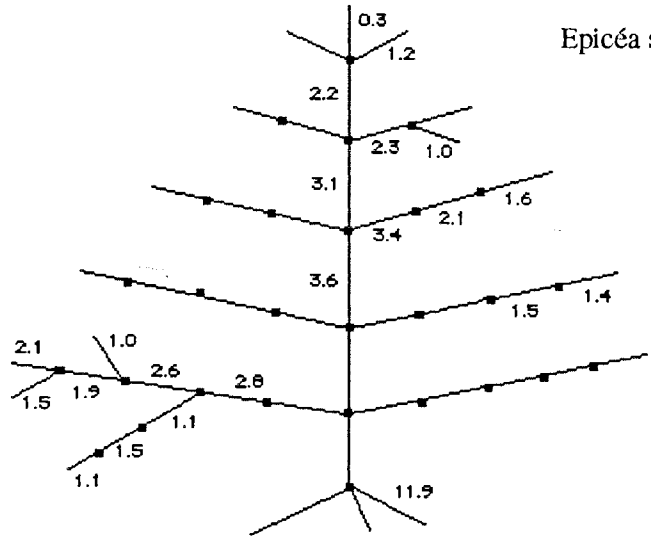
Pin sec (p22)



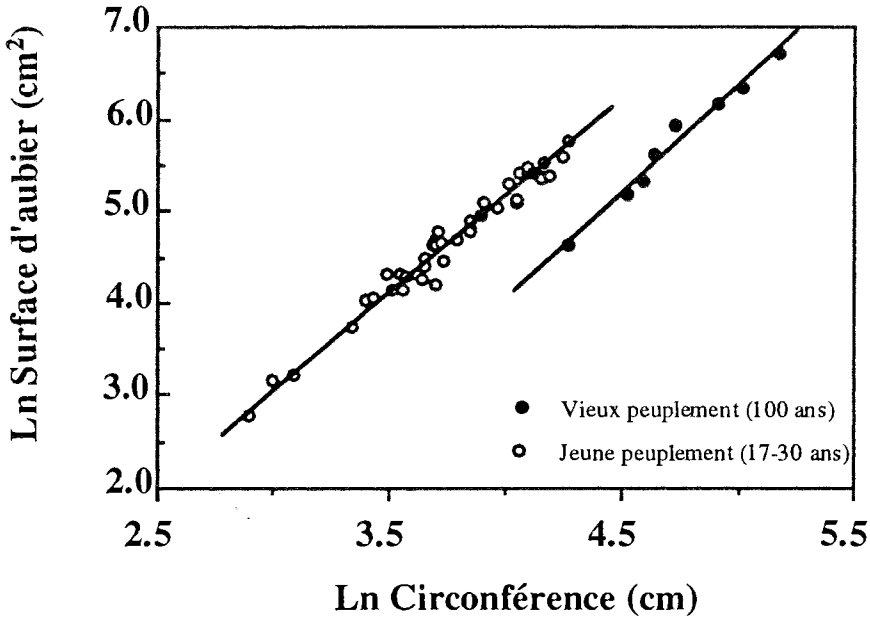
Pin témoin (p05)



Epicéa sec (e11a)



Sapin témoin (s03b)



Relation logarithmique entre la circonférence des arbres (mesurée à 1,35 m au dessus du sol) et la section d'aubier de *Picea abies* sur six différents sites expérimentaux ; la section d'aubier a été déterminée sur des carottes prélevées sur un ou deux côtés du tronc jusqu'au centre de l'arbre.

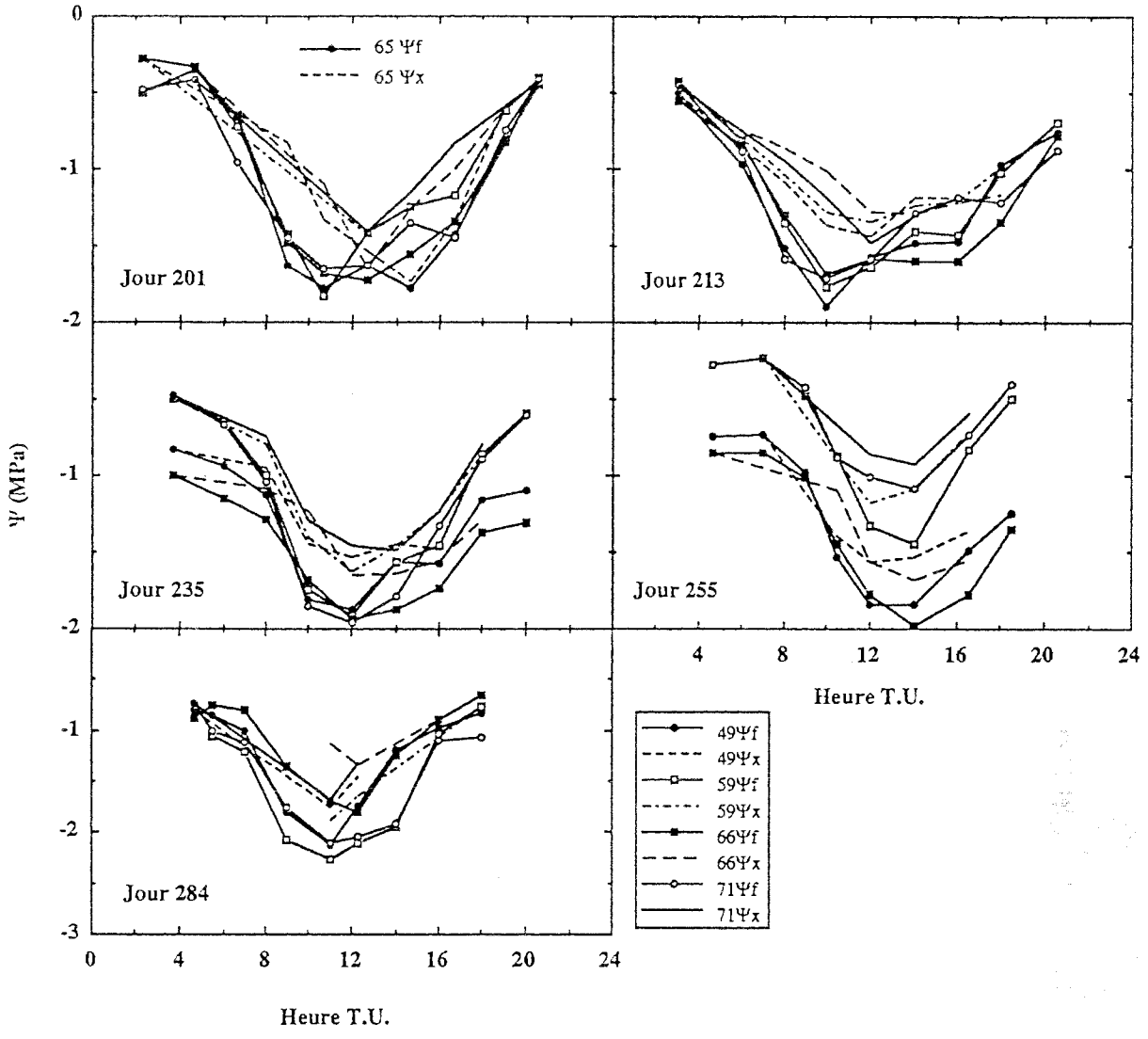
Pour des peuplements jeunes (17 à 30 ans) :

$$\textbf{Section d'aubier} = 0{,}047 * (\textbf{Circonférence})^{2{,}052} \qquad r^2 = 0{,}973$$

Aubure (France, 30 ans, 1990)
Amance (France, 17 ans, Bréda, person. comm.)
Edelmannshof (Allemagne, 20 ans, 1991)
Oberwarmensteinach (Allemagne, 30 ans, d'après Zimmermann, 1990)
Wülfersreuth (Allemagne, 30 ans, d'après Zimmermann, 1990)

Pour le peuplement âgé (100 ans, Aubure, France, 1989) :

$$\textbf{Section d'aubier} = 0{,}047 * (\textbf{Circonférence})^{2{,}281} \qquad r^2 = 0{,}975$$



Cinétiques journalières de potentiels hydriques foliaires (ψ_f, trait continu) et de potentiels du xylème (Ψ_x, trait pointillé). Les symboles des légendes sont identiques pour chaque jour, sauf au jour 201 où l'arbre n°65 a été représenté à la place du n°49. Dans les légendes, les chiffres indiquent les numéros des arbres, les symboles noirs représentent les arbres secs (n°49 et 65 ou 66) et les symboles blancs les témoins (n°59 et 71)

UNIVERSITE DE NANCY I

NOM DE L'ETUDIANT : Monsieur LU Ping

NATURE DE LA THESE : DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I
en BIOLOGIE VEGETALE & FORESTIERE

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 15 OCT. 1992 n°425

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

UNIVERSITE NANCY II
LE PRESIDENT

M. BOULANGÉ

D 095 054784 0

Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (*Abies alba* Miller, *Picea abies* (L.) Karsten et *Pinus sylvestris* L.) ; effet de l'âge.

Résumé : Après une recherche bibliographique sur le fonctionnement hydrique et la mesure des flux liquides chez les arbres, sont présentés les résultats obtenus sur des semis (âgés de 9 à 14 mois), des jeunes plants (âgés de 5-6 ans) et des arbres adultes (âgés de 30 ans) de trois espèces de conifères, en conditions contrôlées et naturelles.

Dans la recherche bibliographique comme dans les études expérimentales, l'effet de la sécheresse sur les caractéristiques du transfert d'eau dans le système sol-arbre-atmosphère est analysé par deux approches : la conductance hydraulique sur le parcours sol-feuille et le fonctionnement ou dysfonctionnement du xylème. Le fonctionnement de l'interface sol-racines et le couplage entre les conductances stomatique et hydraulique ont été également discutés.

En conditions contrôlées, le fonctionnement hydrique des trois espèces à deux âges différents, semis et jeunes plants, a été comparé. Il ressort principalement de ces comparaisons une assez bonne similitude de comportement hydrique entre les trois espèces testées. La transpiration est optimale jusqu'à un potentiel de base d'environ -0,5 MPa, au-delà duquel se manifeste une chute brutale des taux d'échanges gazeux. Chez les semis, le sapin montre une régulation stomatique moins importante en conditions de dessèchement du sol. Chez les jeunes plants, les différences entre espèces ne sont pas significatives. Enfin, il est montré que le passage du stade semis au stade jeune plant augmente les taux d'échanges gazeux chez les épicéas et les pins, alors que l'inverse est observé chez les sapins. La crise de transplantation se traduit par une dégradation de tous les paramètres mesurés, qui s'améliorent l'année suivante.

Les expérimentations sur des épicéas adultes en conditions naturelles ont été réalisées dans une pessière dépérissante, dans les Vosges, en altitude. Un ensemble important de méthodologies a permis de donner une bonne caractérisation du fonctionnement hydrique des arbres, tant à l'échelle de la journée que à celle de la saison de végétation. Les journées-type d'évolution des paramètres hydriques montrent très clairement la progression des effets de la sécheresse sur plusieurs arbres des deux traitements (irrigué et sec). La transpiration commence à diminuer dès le début de la sécheresse édaphique, et elle s'annule presque à un potentiel de base proche de -1,2 MPa. La transpiration du placeau sec ne représente que 10-20% de celle du placeau "irrigué" au plus fort de la sécheresse. Pour le placeau "irrigué", la transpiration annuelle est estimée à environ 300 mm pour une ETP de 661 mm.

Une comparaison du comportement hydrique entre ces épicéas de montagne et ceux de forêts de plaine a montré également qu'une différence majeure réside dans le fonctionnement de l'appareil stomatique, plus sensible au dessèchement du sol pour les arbres en conditions montagnardes. Lorsque les conditions hydriques du sol sont comparables, le rapport entre transpiration et évapotranspiration (Penman) est de 0,56 pour le placeau "irrigué" du peuplement en altitude tandis que dans un peuplement de plaine, ce rapport est de 0,85.

Un résultat important concerne l'analyse des variations de la conductance hydraulique des arbres soumis à un dessèchement du sol. Les mesures réalisées montrent que la diminution de la conductance hydraulique des arbres est due aux modifications des propriétés hydrauliques à l'interface sol-racines, tout au moins jusqu'à des dessèchements moyens (potentiel de base > -1.5 MPa). Les effets de l'embolie ont été testés et il a été montré qu'ils étaient négligeables.

Mots-clés : Relations hydriques, transpiration, flux de sève, conductance stomatique, conductance hydraulique, cavitation, architecture hydraulique, photosynthèse, sécheresse, âge, dépérissement de forêt, conifères, semis, jeune plant, arbre adulte, *Picea abies, Abies alba, Pinus sylvestris*

Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (*Abies alba* Miller, *Picea abies* (L.) Karsten et *Pinus sylvestris* L.) ; effet de l'âge.

Résumé : Après une recherche bibliographique sur le fonctionnement hydrique et la mesure des flux liquides chez les arbres, sont présentés les résultats obtenus sur des semis, des jeunes plants et des arbres adultes de trois espèces de conifères, en conditions contrôlées et naturelles.

En conditions contrôlées, le fonctionnement hydrique des trois espèces à deux âges différents, semis et jeunes plants, a été comparé. Chez les semis, le sapin montre une régulation stomatique moins importante en conditions de dessèchement du sol. Chez les jeunes plants, les différences entre espèces ne sont pas significatives. Le passage du stade semis au stade jeune plant augmente les taux d'échanges gazeux chez les épicéas et les pins, alors que l'inverse est observé chez les sapins.

Les expérimentations sur des épicéas adultes ont été réalisées dans une pessière dépérissante, dans les Vosges, en altitude. Un ensemble important de méthodologies a permis de donner une bonne caractérisation du fonctionnement hydrique des arbres, tant à l'échelle de la journée qu'à celle de la saison de végétation. La transpiration et la conductance stomatique commencent à diminuer dès le début de la sécheresse édaphique, et elles s'annulent presque à un potentiel de base proche de -1,2 MPa. Un résultat important concerne l'analyse des variations de la conductance hydraulique des arbres soumis à un dessèchement du sol. La diminution de la conductance hydraulique totale des arbres est due aux modifications des propriétés hydrauliques à l'interface sol-racines, tout au moins jusqu'à des dessèchements moyens (potentiel de base supérieur à -1.5 MPa). Les effets de l'embolie du xylème étaient négligeables.

Abstract : Water relations and gas exchange of 3 conifer species (seedlings, saplings and adult trees) were examined under controlled and/or natural conditions.

Under controlled conditions, measurements on 9 month old seedlings showed that *Abies alba* had weak stomatal control when subjected to soil drought, while *Pinus sylvestris* and *Picea abies* exhibited a stronger stomatal sensitivity to drought. For 5-6 year old saplings, differences between these species were not significant. The passage from seedling stage to sapling stage increased the gas exchange rate for *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, the inverse was found for *Abies alba*.

Water transfer in the trees was assessed in an adult stand of *Picea abies* in the Vosges (NE France). Transpiration fell from 60% to 10% of Penman's evapotranspiration while the predawn water potential decreased from -0.5 to -1.0 MPa. Whole-tree hydraulic conductance calculated from diurnal sap flow and twig water potential measurements also showed an important decrease during this dry period. Partitioning of whole-tree hydraulic conductance and measurement of xylem embolism in the twigs showed that the major modification of water movement in the soil-leaves pathway was at the soil-root interface. No embolism was detected for these trees in spite of a severe drought.