

Groupe
« architecture hydraulique »

INTRODUCTION

Le groupe de travail sur l' « Architecture hydraulique » a été constitué début 1999 à l'initiative de Pierre Cruziat et Erwin Dreyer, responsables du Réseau « Ecophysiologie de l'Arbre » de l'INRA. Ce groupe comporte essentiellement des chercheurs des départements FMN et EA mais est ouvert à l'ensemble des personnes travaillant sur le fonctionnement hydraulique des plantes (ligneuses ou non). L'objectif du groupe est de diffuser des techniques et des connaissances. Le groupe s'est réuni à deux occasions (en 1999 à Clermont-Ferrand et en 2000 à Avignon) et une liste Internet a été créée (xylem@clermont.inra.fr). Le compte rendu des deux premières réunions est l'objet du présent document.

Hervé Cochard
Animateur du groupe

MEMBRES DU GROUPE

Nom	Coordonnées
Améglio Thierry	INRA, Centre de Clermont-Fd-Theix, Site de Crouelle, 234, avenue du Brézet 63039 Clermont-Ferrand Cedex 02 ameglio@valmont.clermont.inra.fr Tel. : 04 73 62 43 69 – Fax : 04 73 62 44 54
Barigah Têtè	INRA Nancy, Ecophysiologie Forestière, F54280 Champenoux barigah@nancy.inra.fr Tel : 03 83 39 40 41(poste 4201) - Fax : 03 83 39 40 69
Chanson Bernard	Laboratoire de Mécanique et Génie Civil de l'UMR-CNRS 5508 ; Université des Sciences et Techniques du Languedoc.CC 081. Place Eugène Bataillon. 34095 Montpellier cedex 05 chanson@imgc.univ-montp2.fr Tel: 04 67 14 34 31. - Fax: 04 67 14 47 92
Bogeat-Triboulot Marie-Béatrice	INRA Nancy, Ecophysiologie Forestière, F54280 Champenoux triboulo@nancy.inra.fr Tel : 03 83 39 40 41 - Fax : 03 83 39 40 69
Cochard Hervé	INRA-PIAF Centre de Clermont-Fd-Theix, Site de Crouelle 234, avenue du Brézet 63039 Clermont-Ferrand Cedex 02 cochard@valmont.clermont.inra.fr Tel. : 04 73 62 44 71 – Fax : 04-73-62-44-54
Coll Lluis	INRA, Centre de Clermont-Fd-Theix, Site de Crouelle, 234, avenue du Brézet 63039 Clermont-Ferrand Cedex 02 lluis@valmont.clermont.inra.fr Tel. : 04 73 62 43 - Fax : 04-73-62-44-54
Cruiziat Pierre	INRA, Centre de Clermont-Fd-Theix, Site de Crouelle, 234, avenue du Brézet 63039 Clermont-Ferrand Cedex 02 cruiziat@valmont.clermont.inra.fr Tel. : 04 73 62 43 66 – Fax : 04-73-62-44-54
Doussan Claude	INRA, Unité des Sciences du Sol, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84 914 AVIGNON cedex 9 doussan@avignon.inra.fr Tel. : 04 32 72 22 38 Fax : 04 32 72 22 12
Dreyer Erwin	INRA Nancy, Ecophysiologie Forestière, F54280 Champenoux. Dreyer@nancy.inra.fr Tel : 03 83 39 40 32 Fax : 33-3 83 39 40 69
Durand Jean-Louis	INRA, Centre de Recherches de Poitou-Charentes, Unité d'Ecophysiologie des plantes fourragères 86600 Lusignan durand@lusignan.inra.fr Tel. : 05 49 55 60 94 – Fax : 05 49 55 60 68
Garrigues Emmanuelle	INRA, Unité des Sciences du Sol, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84 914 AVIGNON cedex 9 garrigues@avignon.inra.fr Tel. : 04 32 72 22 Fax : 04 32 72 22 12
Froux Fabienne	INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Av. A. Vivaldi, 84000 Avignon froux@avignon.inra.fr Tel. : 04 90 13 59 05
Huc Roland	INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Av. A. Vivaldi, 84000 Avignon huc@avignon.inra.fr Tel. : 04 90 13 59 50 Fax : 04 90 13 59 59
Lemoine Damien	INRA Nancy, Ecophysiologie Forestière, F54280 Champenoux. lemoine@nancy.inra.fr Tel : 03 83 39 40 41 Fax : 33-3 83 39 40 69
Ladjal Mehdi	INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Av. A. Vivaldi, 84000 Avignon ladjal@avignon.inra.fr Tel. : 04 90 13 59 50 Fax : 04 90 13 59 59
Martre Pierre	INRA, Centre de Recherches de Poitou-Charentes, Unité d'Ecophysiologie des plantes fourragères 86600 Lusignan martre@lusignan.inra.fr Tel. : 05 49 55 60 96 – Fax : 05 49 55 60 68
Nicolini Eric	UMR Cirad Inra Modélisation des plantes TA40E 34398 Montpellier Cedex 05 nicolini@cirad.fr Tel. : 05 04 67 59 38 68 Fax. : 04 67 59 38 58
Poggi-Limongi Isabelle	SRA INRA-CIRAD 20230 San Giuliano E-Mail : poggi@corse.inra.fr Tel : 04 95 59 59 31 ; - Fax : 04 95 59 59 37
Tharwat Ibrahim	INRA Nancy, Ecophysiologie Forestière, F54280 Champenoux Ibrahim@nancy.inra.fr Tel : 03 83 39 40 41
Vercambre Gilles	INRA, Unité d'Ecophysiologie, Domaine St Paul, Site Agroparc 84 914 AVIGNON cedex 9 Vercambre@avignon.inra.fr Tel ; : 04 32 72 24 76 Fax : 04 32 72 22 12

Première réunion du groupe 'Architecture Hydraulique'
Clermont-Ferrand, 17 Mai 1999

LISTE DES PARTICIPANTS

Thierry Ameglio	PIAF-INRA, Clermont-Ferrand
Marc Bonhomme	PIAF-INRA, Clermont-Ferrand
Laurent Bourgoïn	INRA, Pierroton
Hervé Cochard	PIAF-INRA, Clermont-Ferrand
Pierre Cruiziat	PIAF-INRA, Clermont-Ferrand
Jean Louis Durand	INRA, Lusignan
Frank Ewers	Michigan State University, USA
Barbara Gartner	Oregon State University, USA
Roland Huc	INRA, Avignon
Medhi Ladjal	INRA, Avignon
Damien Lemoine	INRA, Chamùpenoux
Pierre Martre	INRA, Lusignan
Remi Rageau	PIAF-INRA, Clermont-Ferrand
Marc Vandame	PIAF-INRA, Clermont-Ferrand

COMMUNICATIONS

Introduction **Hervé Cochard**

Frank Ewers: Hydraulic Architecture of *Monstera acuminata*, a tropical secondary hemiepiphyte : reversal of typical patterns.

Roland Huc, Medhi Ladjal: Architecture Hydraulique et régulation stomatique des Cèdres et Cyprès méditerranéens.

Thierry Ameglio: Gel hivernal et restauration de l'embolie chez le Noyer.

Barbara Gartner: Hydraulic versus mechanical requirements for Oak branches

Laurent Bougoïn: Architecture Hydraulique du Pin maritime (présentation de son sujet de DEA).

Pierre Martre: Maturation du xylème et conductivité hydraulique des feuilles de Fétuque.

Damien Lemoine: Effet de l'environnement lumineux sur l'architecture hydraulique du hêtre.

Melvin Tyree (conteur Hervé Cochard): Direct measurements of xylem pressure in leaves of intact maize plants: a test of the tension-cohesion theory taking account of hydraulic architecture.

17 mai 1999

Hervé Cochard accueille les participants (qui ont presque tous déjà fait connaissance au cours du déjeuner). Il rappelle l'origine de la constitution de ce groupe sur l'initiative des forestiers et soutenu par les agronomes.

Ce groupe existe sur le net à l'adresse "xylem@clermont.inra.fr".

Il est possible d'envisager une réunion par an. Il serait sans doute intéressant de préparer des expérimentations communes.

Frank Ewers présente une étude de l'architecture hydraulique d'une plante épiphyte tropicale connue pour son scototropisme (recherche l'obscurité): *Monstera acuminata* (Aracées). Il est adapté à la croissance le long des arbres. Des racines poussent depuis les nœuds vers le sol. Le fait marquant est l'accroissement de la conductivité le long de l'axe, ce qui rend les racines initiales et les entre-nœuds anciens impropres à la conduction de l'eau nécessaire avec l'accroissement de la plante. Le relais est pris par des racines partant des nœuds des étages foliaires supérieurs. Une discussion sur les variations de LSC le long de la tige est présentée.

Roland Huc présente une étude de la variabilité génétique chez différentes espèces et provenances de cèdres et de cyprès, étudiés pour la sensibilité à la cavitation. Il n'y a pas de différence de conductivité spécifique très importante entre les arbres malgré une morphologie et des surfaces foliaires très différentes. Ceci est rendu possible grâce aux différences de LSC.

Les paramètres permettant de décrire les sensibilités à la cavitation sont ceux d'une courbe logistique ajustée à la relation entre la perte de conductivité et le potentiel hydrique. On peut ainsi en particulier distinguer le seuil de cavitation et la vitesse de propagation de l'embolie.

Les difficultés pour utiliser ces variables en amélioration des plantes sont doubles:

* Sensibilité de ces variables aux conditions locales (par exemple, la sécheresse accroît la sensibilité des espèces à l'embolie),

* et lourdeur de la méthode rendant son emploi sur les effectifs utilisés en AP difficile.

De plus, si les espèces à croissance rapide sont en général les plus sensibles à la sécheresse, ce ne sont pas systématiquement celles qui résistent le moins à l'embolie.

Thierry Ameglio rend compte de ses travaux sur le rôle des cellules associées aux vaisseaux (CAV). La réparation de l'embolie du noyer en hiver se fait par chargement du xylème en sucres, lesquels sont utilisés dans le débourrement au printemps. A faible température en effet, les ATPases ne fonctionnent pas et le sucre diffuse peu à peu dans la lumière du vaisseau, entraînant un mouvement d'eau par osmose. Si l'arbre ne cavite pas et reste au chaud, le sucre libéré par diffusion dans le xylème doit être récupéré par les CAV dont les ATPase sont activées. Ce cycle pourrait épuiser les réserves énergétiques au point d'expliquer l'aspect erratique et misérable du débourrement des noyers maintenus en serre durant l'hiver.

Barbara Gartner cherche si le bois de tension a des propriétés hydrauliques différentes du bois normal. Ayant établi des chênes verts dans des conditions de croissance différentes (dans les serres "CO2" du CEFE à Montpellier), elle propose au groupe de l'aider à déterminer quelles mesures il conviendrait de considérer.

Laurent Bourgoïn rend compte de ses progrès dans la construction d'un high pressure flow meter (HPFM) au cours de son DEA chez D Loustau à Bordeaux.

Pierre Martre expose ses principales conclusions sur la maturation du xylème dans la feuille de fétuque élevée. Il présente une vision synthétique de la mise en place du xylème dans la feuille en croissance et insiste sur le rôle des cellules du parenchyme dans l'allongement et la maintenance des vaisseaux de protoxylème dans la zone de croissance.

Damien Lemoine présente l'architecture hydraulique et la sensibilité à la cavitation du hêtre. Les branches d'ombre sont plus vulnérables que les branches de lumière; L'expérience est conduite sur des arbres en couvert dense.

L'exposé est l'occasion d'une discussion sur une modélisation possible de ces courbes de vulnérabilité à partir d'une distribution de la taille des pores dans les vaisseaux. Ce travail reste à faire et devrait être une contribution du groupe.

18 mai

Hervé Cochard présente un manuscrit de C Mei, M Tyree, and E Steudle soumis à Plant Physiology (et publié depuis...).

L'objectif est de valider la théorie de la tension /cohésion en utilisant une sonde à xylème.

La première étape consiste en une étude de la sensibilité de la sonde elle-même à la cavitation.

Avec de l'eau, soit dans l'ensemble du système soit seulement dans la pointe, la colonne rompt à des valeurs de tensions plus ou moins fortes. Avec une sonde pleine d'eau (du type de celle utilisée jusqu'ici par Zimmermann) la cavitation se produit systématiquement au voisinage de -0.5MPa. Avec de l'huile de silicone dans le circuit de la sonde (qui est alors identique à la *cell pressure probe* classique) il est possible de descendre jusqu'à -1.5 MPa et tenir à -1 indéfiniment: les résultats de Zimmermann (qui prétend que le xylème ne peut pas tenir des tensions en dessous de -0.5 MPa) seraient donc dus aux performances insuffisantes de l'appareil.

Sur une plante de maïs installée dans une chambre à pression racinaire (type Passioura), la sonde à xylème est installée sur une feuille. Des sauts de pression sont appliqués aux racines et immédiatement enregistrés sur les tensions du xylème foliaire démontrant clairement la continuité hydraulique.

Cela n'est vrai que jusqu'à ce que la pression devienne positive. Au-delà, la sève fuit par les stomates et les hydathodes et la pression du xylème, à peine supérieure à 0 ne varie plus.

Une carte hydraulique de la plante est calculée à partir de mesures de conductivités axiales et radiales sur les différentes feuilles. Une validation partielle est présentée (comparaison entre le Ψ_{ax} et le Ψ_{fol}).

Suite à cette série d'exposés, un ensemble d'instruments de mesure (construits au labo de Clermont) est présenté.

- Le débitmètre massique compact et résistant qui remplace avantageusement la balance de précision.
- Le HPFM
- la chambre à pression permettant de faire caviter des rameaux *in situ*
- Une chaîne d'extraction de la sève pour mesurer les teneurs en sucres.
- la centrifugeuse "maison" permettant de contrôler la tension d'une colonne d'eau dans un capillaire naturel (feuilles ou rameaux) ou en verre. Cette dernière technique récemment mise au point a révélé que l'emploi d'azote liquide pour figer l'eau dans les vaisseaux est imparfaite (Cf. Canny).

A l'appui de cette conclusion, H Cochard et C Bodet ont fait une démonstration éblouissante de l'emploi du cryo-microscope électronique à balayage sur des échantillons de feuille de fétuque élevée. Il apparaît nettement qu'au sein des cellules du mésophylle, certains vaisseaux sont vides. Mais il en existe aussi semble-t-il qui sont pleins à moitié seulement. Ceci indiquerait que la méthode crée un artefact en cavitant certains vaisseaux non embolisés.

Deuxième réunion du groupe 'Architecture Hydraulique'
Avignon, 6&7 Avril 2000

LISTE DES PARTICIPANTS

Thierry Améglio	INRA, Clermont-Ferrand
Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot	INRA, Nancy
Tete Barigah	INRA, Nancy
Bernard Chanson	CNRS, Montpellier
Hervé Cochard	INRA, Clermont-Ferrand
Lluís Coll	INRA, Clermont-Ferrand
Claude Doussan	INRA, Avignon
Erwin Dreyer	INRA, Nancy
Fabienne Froux	INRA, Avignon
Emmanuelle Garrigues	INRA, Avignon
Roland Huc	INRA, Avignon
Tharwat Ibrahim	INRA, Nancy
Medhi Ladjal	INRA, Avignon
Eric Nicolini	CIRAD, Montpellier
Loïc Pages	INRA, Avignon
Isabelle Poggi	INRA, Corse
Gilles Vercambre	INRA, Avignon

COMMUNICATIONS

- M.B. Bogeat-Triboulot:** Mesure de la conductance hydraulique sur les systèmes racinaires: comparaison de différentes techniques.
- H. Cochard:** Controverses à propos de la méthode cryogénique de visualisation du contenu des vaisseaux du xylème.
- T. Améglio:** Pressions xylémiennes chez le Noyer
- T. Barigah:** Relations entre architecture hydraulique et préférences écologiques de neuf espèces de *Psychotria* (Rubiaceae)
- R. Huc:** Comparaison de l'architecture hydraulique de 4 espèces ligneuses guyanaises.
- T. Ibrahim :** Modulation de la vulnérabilité à la cavitation par le climat lumineux sur des semis de quatre espèces ligneuses feuillues.
- E. Dreyer :** Effets combinés d'une sécheresse et d'une inoculation par *Leptographium wingfieldii* sur les propriétés hydrauliques de jeunes Pin sylvestre.
- F. Froux et al:** Etude comparative du comportement de 4 conifères méditerranéens face à la sécheresse.
- I Poggi et al:** Fonctionnement hydrique du Kiwi corse.
- L. Coll , H. Cochard:** Modélisation d'architecture hydraulique d'une foliole de Noyer.
- G. Vercambre, C. Doussan:** Etude et modélisation de l'architecture hydraulique racinaire du maïs et du pêcher.
- E. Nicolini :** Relation entre la croissance primaire et secondaire du tronc et la formation de rameaux épïcormiques. Le cas de vieux hêtres (*Fagus sylvatica* L.) de sous-bois.

RESUME DES COMMUNICATIONS

RELATIONS ENTRE ARCHITECTURE HYDRAULIQUE ET PREFERENCES ECOLOGIQUES DE NEUFS ESPECES DE *PSYCHOTRIA* (RUBIACEAE)

T Barigah

Composées essentiellement de plantes herbacées et d'arbustes, les espèces du genre *Psychotria*, de part leur architecture (port), leurs distributions (gradients de lumière et d'eau) constituent des matériels de choix pour l'étude des conséquences écologiques et fonctionnelles de la dichotomie : hydraulique et interception de lumière dans le déterminisme de la forme architecturale de la couronne des plants. Neuf espèces de *Psychotria* (*P. brachiata*, *P. psychotrifolia*, *P. micrantha*, *P. pubescens*, *P. horizontalis*, *P. marginata*, *P. deflexa*, *P. limonensis*, *P. surrensis*) ont été utilisées. Elles peuvent être réparties en groupes écologiques selon une combinaison de deux gradients : lumière (espèces tolérantes et sensibles à l'ombrage) et eau (espèces tolérantes et sensibles à la sécheresse du sol).

Les résistances hydrauliques totales des plants de *Psychotria* varient de $7 \cdot 10^3$ MPa s kg⁻¹ à $6 \cdot 10^5$ MPa s kg⁻¹ et sont inégalement réparties dans la plante. Les résistances hydrauliques du compartiment aérien sont plus élevées (d'un facteur 1 à 6) que celles du compartiment souterrain. La tige offre la plus forte résistance au transfert. Par contre, la résistance est minimale dans les pétioles. Elle est de l'ordre de 5% de la résistance hydraulique totale de la plante.

Pour une espèce donnée, l'analyse de la conductance spécifique foliaire (conductance hydraulique ramenée à l'unité de surface foliaire) a montré que ce paramètre reste constant quelque soit le diamètre des tiges tout au moins en restant dans la gamme des mesures effectuées. Il en ressort donc que le système vasculaire des plantes se développe de manière à soutenir un flux transpiratoire (suffisance hydraulique) par unité de surface foliaire indépendant du diamètre.

Les effets des deux facteurs physiques eau et lumière sur la croissance de la partie aérienne des plants ont été étudiés en comparant la conductance hydraulique absolue entre espèces de lumière et d'ombre puis entre espèces sensibles et espèces tolérantes à la sécheresse. Les résultats ont montré que la conductance hydraulique des espèces de lumière est supérieure de plus de 2 fois à celle des espèces d'ombre. Parallèlement, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre espèces sensibles à l'eau et espèces tolérantes à la sécheresse.

Chez les plantes, les faibles valeurs de conductance hydraulique sont connues pour être en relation avec des faibles valeurs de potentiel hydrique foliaire puisque le potentiel hydrique foliaire à un niveau donné de transpiration est déterminé par le potentiel hydrique du sol et par les conductances k_{root} et k_{shoot} (Pallardy, 1989).

Il ressort des données collectées:

- que la distribution des résistances hydrauliques au transport de l'eau dans les différents compartiments de la plante est inéquitable
- qu'il existe des différences significatives entre espèces inféodées à différents habitats ; les fortes valeurs pour une même classe de surface foliaire étant observées chez les espèces de lumière et tolérantes à la sécheresse.
- que le facteur lumière est plus discriminant que l'eau dans les processus de croissance des plantes en milieu tropical humide.

MESURE DE LA CONDUCTANCE HYDRAULIQUE DES SYSTEMES RACINAIRES : COMPARAISON DE DIFFERENTES METHODES

MB Triboulot-Bogeat

R. Martin

D. Chatelet

H. Cochard

Différents outils ont été mis au point pour mesurer la conductance hydraulique, dont certains spécifiquement pour les systèmes racinaires. Ils présentent des qualités différentes (rapidité, praticité, mobilité, nature des informations obtenues, gamme de taille des systèmes racinaires). L'objet de ce travail était de comparer les potentialités de trois outils de mesure de la conductance hydraulique applicables à un système racinaire entier : le fluxmètre haute pression, en mode flux variable et en mode flux constant, la chambre de pressurisation et la sonde à pression racinaire.

Dans une première expérience, la conductance hydraulique racinaire, K_r , a été mesurée sur 15 systèmes racinaires de jeunes chênes, successivement par ces 4 méthodes. Les valeurs de K_r obtenues par la sonde à pression racinaire étaient environ 10 fois supérieures à celles obtenues par les trois autres méthodes et aucune corrélation entre K_r et surface racinaire n'a été mise en évidence. Ce résultat surprenant met en doute la mesure de K_r d'un système racinaire entier par la sonde à pression. Cependant un manque de précision de la détermination du temps de demi-relaxation ($T^{1/2}$, dont dépend K_r) pourrait éventuellement expliquer ce résultat (superposition d'une relaxation d'origine élastique non compensée par le coefficient d'élasticité ?).

La chambre de pressurisation et le fluxmètre, quelque soit le mode, donnent des valeurs de K_r assez proches. La meilleure relation entre K_r et la surface racinaire (SR) est obtenue pour le HPFM en mode 'flux variable' ($r^2 = 0.27$). La relativement faible gamme de surface racinaire ($0.2 - 0.5 \text{ m}^2$) et la difficulté de son estimation expliquent partiellement les faibles coefficients de corrélation K_r -SR obtenus.

Dans une seconde expérience, les conductances hydrauliques obtenues par les deux modes du fluxmètre, flux variable et flux constant, ont été comparées sur trois types d'organes : tige seule, tige feuillée et système racinaire (chênes âgés de 6 à 18 mois).

La corrélation était très bonne pour les tiges sur toute la gamme de conductance mesurée ($0.05 - 4 \text{ mmol s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). Pour les tiges feuillées, la corrélation était aussi très bonne. Pour quelques points, K mesurée à flux variable était sensiblement supérieure à K mesurée à flux constant. Il est probable qu'en mode 'flux variable', le flux parasite superposé lors des premiers flushs (évacuation d'air au niveau des tissus foliaires) n'était pas encore négligeable après les 3 ou 4 répétitions, induisant une surestimation de K .

Pour les systèmes racinaires, les deux modes de mesure ont donné des résultats divergents. D'une part, lorsque K_r mesurée à flux constant était faible ($< 0.1 \text{ mmol s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$), en mode flux variable, la relation entre flux et pression appliquée était parfois négative. La mesure de conductance était impossible, le 'flux de conductance' étant trop faible par rapport au flux élastique superposé. D'autre part, lorsque K_r mesurée à flux constant était supérieure à $0.2 \text{ mmol s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, K_r mesurée à flux variable était significativement supérieure. Dans ce cas, en mode flux constant, à partir du 3ème palier, la stabilisation du flux pour un palier de pression donné n'était que relative. Le flux continuait de diminuer progressivement au cours du temps. Il est probable que le flux d'eau, appliqué en sens inverse du schéma de fonctionnement du système racinaire, ait provoqué une accumulation grandissante de solutés au niveau de la zone de transfert hydrique, générant ainsi un gradient de pression osmotique d'autant plus fort que la mesure se prolonge. Ainsi, la différence de potentiel hydrique n'est plus correctement estimée par la pression hydrostatique appliquée au système racinaire mais diminue au cours du temps. La durée nécessaire à la mesure en mode 'flux constant' est donc un handicap pour les mesures sur systèmes racinaires, surtout lorsque ceux-ci sont particulièrement actifs en matière d'absorption de solutés et où la pression osmotique de la sève brute n'est pas négligeable.

FONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE D'ESPECES FORESTIERES DE GUYANE FRANÇAISE

R. Huc
D Bonal
H. Cochard
T Barigah
JM Guehl
A Granier

Le fonctionnement hydraulique de quatre espèces forestières de Guyane a été analysé en relation avec les observations sur le comportement hydrique et les échanges gazeux foliaires effectués en plantation par Bonal et al., 2000. Les arbres étudiés, *Diploptropis purpurea*, *Eperua falcata*, *Goupia glabra* et *Virola surinamensis*, se distinguent soit par leur appartenance à des cortèges floristiques spécifiques (pionnières, espèces climaciques), soit par leur préférence pour des sols à contrainte pédologiques particulière (sols bien drainés ou hydromorphes).

Les études antérieures Bonal et al. 2000, Huc, Guehl et Fehri, 1994, ont montré une réponse différenciée de ces espèces (état hydrique, fonctionnement stomatique, flux de sève brute) en relation avec la saison. La variation saisonnière de la teneur en eau du sol affecte peu ces paramètres chez *Eperua falcata* alors qu'à l'opposé *Virola surinamensis* effectue une régulation stomatique très importante en saison sèche. Le potentiel hydrique journalier (mesuré à la bombe de Scholander) reste notamment supérieur à -0.3 MPa pour cette dernière espèce en saison humide et -0.16 MPa en saison sèche. Les plus faibles valeurs de potentiel journalier relevées pour les autres espèces sont de -2.0, -1.55 et -1.6 MPa respectivement pour *Eperua falcata*, *Diploptropis purpurea* et *Goupia glabra*.

Les mesures de conductivité obtenues en relation avec le diamètre de tige (ou de pétiole) et avec la surface foliaire n'ont pas permis de faire apparaître de différence marquée entre les espèces. Toutefois, à diamètre égal ou à surface foliaire équivalente, l'espèce pionnière *Goupia glabra* présente une conductivité légèrement supérieure et *Virola surinamensis* une conductivité plus faible. Des cartes hydrauliques ont été dressées à partir du modèle de Tyree, afin de représenter la chute de potentiel au cours du trajet de la sève, entre une insertion de branche et la base des limbes de feuilles ou de folioles. La transpiration moyenne a été ici fixée à $2 \text{ mmol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ pour toutes les espèces. Les cartes hydrauliques obtenues pour *Diploptropis purpurea* et *Eperua falcata* restent très voisines. Chez ces deux espèces une importante chute de potentiel intervient dans le trajet pétiolaire de la sève brute. La meilleure efficacité hydraulique a été obtenue pour *Virola surinamensis*. Ce résultat viendrait à l'appui de l'une des hypothèses émises par Bonal et al. pour expliquer le potentiel hydrique foliaire plus élevé chez cette espèce sans pour autant valider les très hautes valeurs observées. Les courbes de vulnérabilité obtenues par pressurisation font également apparaître une vulnérabilité plus précoce chez *Virola surinamensis*, avec une PLC50 induite à -2.67 MPa pour les tiges et le rachis de feuilles. A l'opposé, la PLC50 est plus tardive chez *Eperua falcata* (-3.34 MPa). Ces valeurs restent équivalentes à celles rencontrées sur différentes espèces de feuillus tempérés. Chez *Virola surinamensis* elles sont cependant très éloignées du potentiel hydrique journalier. La fermeture stomatique très précoce ne serait donc pas associée à un processus d'évitement de l'embolie sur les rameaux aériens de cette espèce. L'hypothèse d'évitement lié à l'embolie racinaire pour une espèce généralement inféodée à des sols hydromorphes est avancée.

INTERACTIVE EFFECTS OF DROUGHT STRESS, AND HIGH DENSITY STEM-INOCULATIONS WITH LEPTOGRAPHIUM WINGFIELDII, ON HYDRAULIC PROPERTIES OF YOUNG SCOTS PINE TREES.

L. Croise
F. Lieutier
H. Cochard
E. Dreyer

Drought induced changes in susceptibility of Scots pine to a bark-beetle associated fungus (*Leptographium wingfieldii*, from *Tomicus piniperda*) were tested in an experiment with potted saplings submitted to contrasted watering regimes. 6 year-old-trees, grown for the second year in 50L pots, were submitted to several successive, 3 week long drought cycles, with predawn water potential dropping below -2 MPa at peak stress intensity. They were thereafter mass-inoculated with the fungus, at a density close to the critical threshold density of inoculations above which tree resistance is overcome (400 m⁻²). Inoculation of well-watered trees resulted in the occurrence of induced reaction zones around the inoculation points, and in very limited damage (resinosis) in the sapwood. Drought alone had no long-lasting consequences on tree water relations, besides a decrease of hydraulic conductance in the youngest segments of the main stem. But the conjunction of mass-inoculation and drought stress after the inoculation resulted in a dramatic impact on hydraulic conductivity of the whole stem, that was affected by a severe loss of conductivity, paralleled by important damage of the sapwood (resinosis, drying and blue staining). There was a strong correlation between the amount of visible damage and the severity of the loss of hydraulic conductivity. In the meantime, the intensity of induced reactions in the phloem remained unaffected. These results evidence a decrease of tree defense against weak pathogens during drought stress. The decrease is mainly affecting sapwood and not phloem.

CRYO-SEM OBSERVATIONS OF VESSEL CONTENT DURING TRANSPIRATION IN WALNUT PETIOLES: FACTS OR ARTIFACTS?

H. Cochard
C. Bodet
T. Améglio
P. Cruiziat

Recently, cryo-scanning electron microscopy (cryo-SEM) observations of xylem vessels content have questioned the validity of the "Cohesion-Tension" theory of sap ascent in plants. In this study, cryo-SEM observations of walnut petioles frozen intact on the tree in a bath of liquid nitrogen (LN₂) have confirmed the previous finding: vessels were water-filled at dawn, became partially air-filled when transpiration increased, were up to 30% embolised at midday and recovered at night. These observations were in clear contradiction with the percentage of loss of hydraulic conductivity (PLC) of excised petiole segments, which remained close to 0 % throughout the day. One of these techniques had to be erroneous. We first analyzed the possibility that PLC values were rapidly returned to zero when the xylem pressures were released. We used the centrifugal force to measure the xylem conductance of petiole segments exposed to very negative pressures and established the relevance of this technique. We then analyzed the possibility that vessels were becoming partially air-filled when exposed to LN₂. Cryo-SEM observations of petiole segments frozen shortly after their xylem pressure was returned to atmospheric values agreed entirely with the PLC values. We confirmed with water-filled capillary tubes exposed to a centrifugal force that it was not possible to freeze intact their content with LN₂. We concluded that partially air-filled conduits were artifacts of the cryo-SEM technique in our study. Cryo-SEM observations published recently should probably be reconsidered in the light of our results before they may be used as arguments against the Cohesion-Tension theory.

SEASONAL VARIATION OF XYLEM PRESSURE IN WALNUT TREES: ROOT AND STEM PRESSURE.

F. Ewers
T. Ameglio
H. Cochard
M. Martignac
M. Vandame
C. Bodet
P. Cruiziat

Measurements of air and soil temperature and xylem pressure were made on 17-year-old orchard trees of walnut (*Juglans regia*) as well as on five-year-old potted trees in cooling chambers to determine the roles of carbohydrates and temperature in pressure formation. Pressure transducers were attached to twigs of intact plants, to root stumps and to excised shoots as the potted trees were subjected to various temperature regimes in Autumn, Winter and Spring. The osmolarity of the xylem sap (apoplast) was measured, as were the sugar and starch concentration of the stem parenchyma (symplast). In Autumn and Spring, xylem pressures of up to 100 kPa were closely correlated with recent soil temperature and were not associated with sucrose in the xylem sap. Autumn and Spring pressures were formed in root stumps as well as intact plants but not in excised shoots. In contrast, Winter xylem pressures, which formed in excised shoots as well as in intact plants, were inversely proportional to the previous 48-hour air temperature and positively correlated with the osmotic concentration of the xylem sap. Plants kept at 1.5°C developed positive xylem pressures up to 40 kPa, associated with xylem sap osmolarities of about 200 mosmol.l⁻¹. There was no significant change in the symplast carbohydrates with the temperature treatments. The Autumn and Spring xylem pressures were interpreted as due to root pressure, whereas Winter pressures appeared to be of stem origin.

WINTER STEM PRESSURE: AN OSMOTIC AND PHYSIC MECHANISMS.

T. Ameglio
F. W. Ewers
H. Cochard
M. Martignac
M. Vandame
C. Bodet
P. Cruiziat

Winter stem pressures were examined in orchard trees and potted trees of walnut (*Juglans regia*). Experimental plants were defoliated in the late summer and early autumn to lower the level of stored carbohydrates. Pressure transducers were attached to twigs of intact plants and subjected to various temperature regimes, including freeze-thaw cycles, in cooling chambers. In winter, xylem pressures were inversely proportional to the previous 48-hour air temperature, but positively correlated with the osmotic concentration of the xylem sap. Defoliated trees had significantly lower levels of stored carbohydrates and significantly lower osmolarity in their xylem sap than control trees. Plants kept at 1.5 C developed xylem pressures up to 40 kPa, just 4 to 7% of the theoretical osmotic pressure of the xylem sap. However, cool resting temperatures followed by freeze-thaw cycles resulted in pressures over 210 kPa, which was 39% of the theoretical osmotic pressure. It appeared that winter pressures were of stem origin with freeze-thaw cycles having a synergistic effect on the osmotically-based stem pressures.

MODULATION DE LA VULNERABILITE A LA CAVITATION DE RAMEAUX DE SEMIS FORESTIERS, PAR LA DISPONIBILITE EN LUMIERE.

T. Ibrahim
D. Lemoine
E. Dreyer

Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, F54280 Champenoux.

La lumière est un facteur important modulant croissance et caractéristiques écophysiologiques des semis dans les régénérations forestières. En particulier, les caractéristiques hydrauliques des arbres sont partiellement conditionnées par les conditions de croissance. Plus précisément, il a été montré que dans une couronne de hêtre, la quantité du rayonnement lumineux reçu par les feuilles d'un rameau joue sur sa vulnérabilité à la cavitation et sur l'anatomie de son xylème; la vulnérabilité est plus élevée dans les rameaux des branches d'ombre que dans ceux des branches de lumière (Cochard, Lemoine, & Dreyer, 1999). Lemoine (2000) a montré également que les branches de lumière présentent des vaisseaux de diamètre plus élevé que les branches d'ombre, et une plus forte densité de ces vaisseaux. Nous avons voulu vérifier l'existence de cet effet en réponse au climat lumineux sur des semis d'essences présentant différents degrés de tolérance à l'ombrage. Il s'agit de 4 espèces feuillues ayant des caractères biologiques et des exigences écologiques différents (*Fagus sylvatica*, *Betula verrucosa*, *Quercus petraea* et *Quercus robur*).

Les jeunes plants (2 ans) étaient cultivés sous ombrière en polyéthylène aluminisé permettant d'obtenir différentes intensités de rayonnement incident (48%, 18% et 8% du rayon global extérieur avec un traitement en pleine lumière comme témoin). Les mesures ont été effectuées sur les pousses de l'année de 3 plants par espèce et par traitement. 3 rameaux latéraux de 20 à 30 cm étaient soumis à 3 différentes pressions pour induire l'embolie (respectivement 1.5; 2 et 2.5 MPa) pour le Bouleau et (2; 2.5 et 3 MPa) pour les autres espèces dans une chambre à pression (30 à 40 minutes). 10 segments de 2 à 3 cm de long ont été coupés sous eau sur chaque rameau et pour chaque pression, et placés dans conductimètre. Nous avons estimé la conductivité initiale (K_i) à partir du flux d'eau traversant le segment sous faible pression hydrostatique (0.006 MPa) puis la conductivité maximale (K_m) obtenue à pleine saturation lorsque l'embolie a été résorbée par des perfusions successives sous haute pression (0.1 à 0.15 MPa). La perte de conductivité est estimée par:

$$PLC = (1 - K_i / K_m) * 100$$

3 arbres par espèce et par traitement ont été utilisés pour une étude de l'anatomie du bois. Sur chaque arbre nous avons prélevé 3 à 5 segments de 2-3 cm de long qui ont ensuite été imprégné de polyéthylène glycol 1500 (3 concentrations 30, 50 et 100%); 3 coupes ont été préparées et colorées par la safranine 0,5 % et imprégnées de baume de Canada. Deux mesures ont été ensuite effectuées: le diamètre de 100 vaisseaux par coupe (environ) et la densité de vaisseaux (nombre de vaisseaux mm^{-2}).

Les courbes de vulnérabilité des 4 espèces étudiées sont présentées figure 1; elles révèlent:

- une vulnérabilité plus élevée pour le bouleau (espèce héliophile) que pour les trois autres espèces, qui présentaient des vulnérabilités très similaires;
- Une augmentation graduelle de vulnérabilité avec l'augmentation d'ombrage dans toutes les espèces, avec des différences entre potentiels induisant 50 de perte de conductivité d'environ 1 MPa pour les traitements extrêmes.

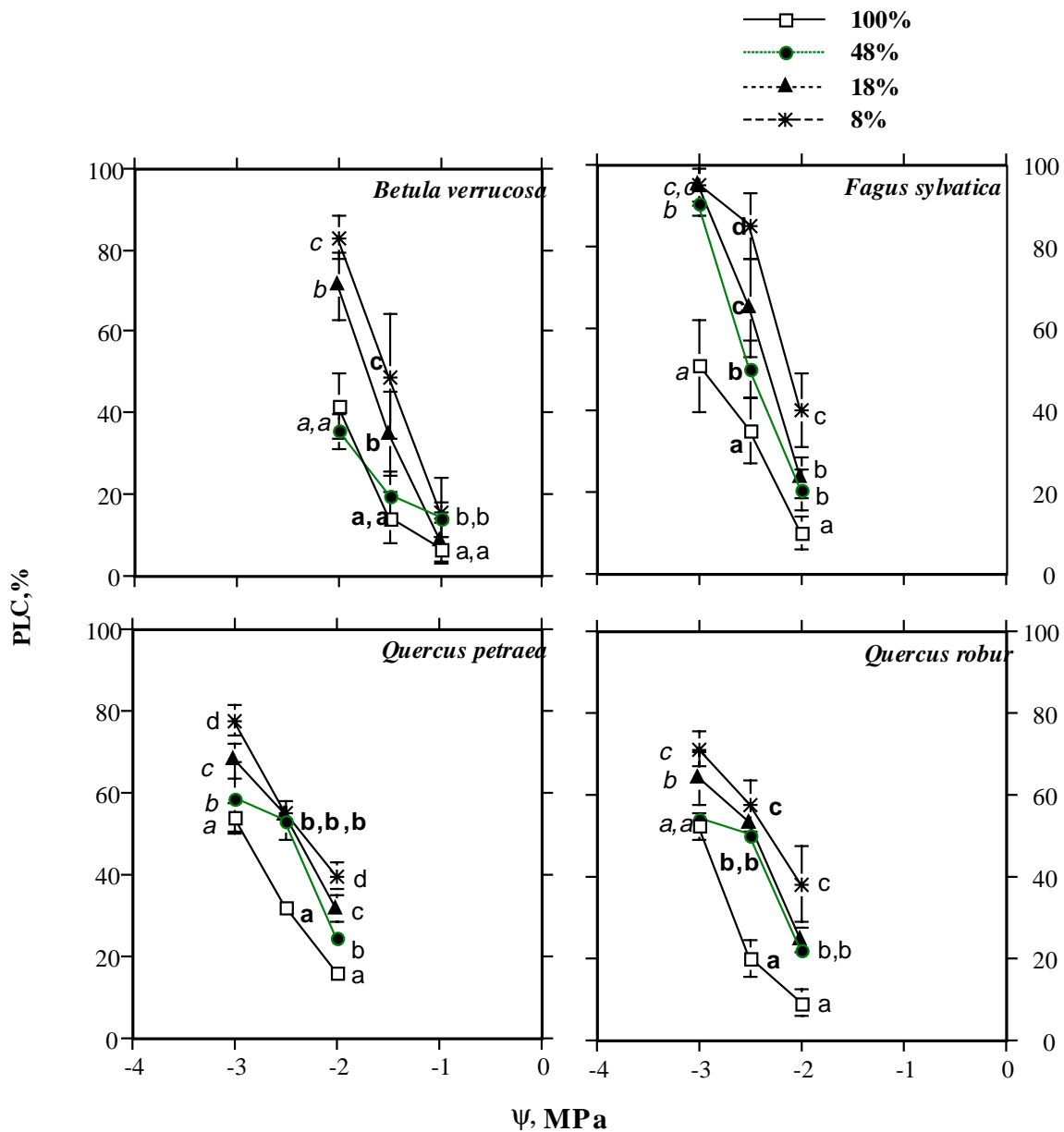


Figure 1. Courbes de vulnérabilité à la cavitation de rameaux de l'année de semis de quatre espèces forestières soumises à quatre niveaux de rayonnement lumineux incident (100 à 8% du rayonnement global extérieur).

L'anatomie du xylème a elle aussi présenté une sensibilité marquée au rayonnement extérieur (Tableaux 1 et 2).

- Le chêne pédonculé présentait globalement les vaisseaux les plus larges et corrélativement les densités de vaisseaux les plus faibles; suivi par le chêne sessile, puis par le hêtre et le bouleau;
- L'impact du climat lumineux était très net, avec une diminution graduelle du diamètre et de la densité des vaisseaux en faible lumière avec une nette diminution du diamètre et de la densité des vaisseaux dans toutes les espèces.

Ces données très préliminaires illustrent l'importance et la complexité de l'action des niveaux lumineux sur la mise en place de l'appareil conducteur. Les impacts sur l'anatomie correspondent globalement à ce qui est attendu d'après les informations antérieures. L'importance des différences de vulnérabilité est par contre plus surprenante et constitue un résultat original. Enfin, ces résultats illustrent la complexité des interactions vulnérabilité à la

cavitation/anatomie: la vulnérabilité est sans doute expliquée par des caractéristiques structurales indépendantes de paramètres comme le diamètre des vaisseaux.

	Pleine lumière	48%	18%	8%
Hêtre	28,7 ± 3,6 (a)	26,3 ± 2,9 (b)	23,7 ± 2,4 (c)	23,5 ± 2,56 (c)
Bouleau	28,9 ± 4,8 (a)	26,6 ± 4,34 (b)	27,9 ± 4,9 (c)	23,6 ± 4,1 (d)
Chêne pédonculé	50,5 ± 10,5 (a)	40,6 ± 7,76 (b)	37,7 ± 7,0 (c)	34,0 ± 8,4 (d)
Chêne sessile	38,7 ± 6,6 (a)	35,8 ± 7,25 (b)	36,1 ± 7,1 (b)	31,9 ± 6,5 (c)

Tableau 1: Diamètre moyen des vaisseaux (μm)

	Pleine lumière	48%	18%	8%
Hêtre	368,4 ± 24,4 (a)	329,5 ± 23,3 (b)	248,1 ± 32,1 (c)	230,8 ± 25,34(c)
Bouleau	328,3 ± 38,7 (a)	248,7 ± 32,7 (b)	259,9 ± 25,3 (b)	240,9 ± 30,9 (b)
Chêne pédonculé	141,2 ± 23,9 (a)	127,6 ± 20,7(a,b)	111,1 ± 22,5 (b)	108,2 ± 22,8(b)
Chêne sessile	160,6 ± 21,6 (a)	132,6 ± 19,3 (b)	122,6 ± 26,3 (b)	108,2 ± 18,8 (c)

Tableau 2: densité moyenne de vaisseaux (mm^{-2})

Références

- Cochard, H., Lemoine, D., & Dreyer, E. (1999). The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell and Environment*, 22, 101-108.
- Lemoine, D. (2000). *Fonctionnement hydraulique du hêtre: architecture hydraulique et sensibilité à la cavitation*. Thèse de Doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy.

MODELISATION DE L'ARCHITECTURE HYDRAULIQUE DU SYSTEME RACINAIRE : INTERET ET APPLICATIONS – EXEMPLES DU MAÏS ET DU PECHER

C. Doussan
G. Vercambre

Le système racinaire, du point de vue de son fonctionnement pour le prélèvement hydrique dans le sol, ne peut être considéré comme une entité aux propriétés moyennes distribuée de façon homogène dans le sol. Cette vision, prédominante actuellement, a généré un grand nombre d'expressions semi-empiriques, nombre qui dénote la difficulté à prendre en compte la complexité d'un système racinaire dans ses interactions avec le sol ou son fonctionnement propre. Contrairement à cette vision moyenne, le système racinaire est un système discret dont l'organisation spatiale va mener à différents modes d'exploitation de l'eau du sol. D'autre part, c'est un système vivant qui croît et vieillit en ses différentes parties et va donc présenter une hétérogénéité d'âge de tissus et d'organes (dans l'espace et dans le temps) qui a une influence au niveau des capacités d'absorption et de transport au sein du système racinaire. Une meilleure représentation du fonctionnement local (au niveau hydrique) du système racinaire est actuellement possible car, d'une part, on dispose d'observations expérimentales de plus en plus détaillées sur les racines (fonctionnement hydrique et croissance) et, d'autre part, des modèles architecturaux réalistes, basés sur des lois de croissance, existent pour les systèmes racinaires (Pagès et al. 1989).

On débouche ainsi sur un modèle d'architecture hydraulique du système racinaire en couplant architecture racinaire et lois du transfert de l'eau vers/dans les racines (Doussan et al., 1998). Ce transfert peut se conceptualiser comme un ensemble de résistances variables avec l'âge, ou le type de racine, simulant des transferts radiaux (du sol au xylème) et axiaux (dans le xylème). Etant donné un certain nombre de connaissances sur (i) la croissance du système racinaire et (ii) sur les paramètres hydriques des racines, ce type de modèle permet d'estimer des comportements d'absorption (flux hydrique, potentiel du xylème) de l'échelle de la racine à celle du système racinaire pour divers types de plantes. Par exemple, le comportement comparatif de l'absorption hydrique du maïs et du pêcher a été analysé en condition de bonne disponibilité en eau avec ce type de modèle, montrant que les spécificités architecturales et hydrauliques des 2 espèces donnent des figures d'absorption hétérogènes (malgré l'homogénéité des conditions extérieures) et très différentes entre les 2 plantes (Doussan et al., 1999).

D'un point de vue relation modélisation/expérimentation, les prédictions concernant la distribution des conductances hydrauliques dans le système racinaire du maïs ont été comparées à des mesures de conductance sur segments de racines de maïs poussant sous serre. Il ressort une bonne adéquation mesure/prévision (en terme de valeur absolue et de distribution dans le système racinaire), en particulier pour la conductance axiale, la conductance radiale présentant une incertitude de mesure plus importante.

Enfin, une expérimentation au verger avec des pêchers (en split-root) a permis : (i) d'estimer l'architecture, et la croissance, racinaire de ce ligneux, (ii) d'estimer les propriétés hydrauliques de racines de pêcher, en relation avec l'âge ou le diamètre, (iii) d'estimer le comportement hydrique du pêcher en conditions de disponibilité homogène et hétérogène de l'eau (Vercambre, 1998). L'application de la modélisation de l'architecture hydraulique au système racinaire du pêcher nous montre que : (i) les flux au collet simulés sont inférieurs au flux mesurés, ce qui peut être lié à un problème d'échantillonnage et de mesure des conductances hydrauliques racinaires, en particulier dans les parties jeunes, ou d'effet capacitif non pris en compte, (ii) les comportements hydriques (flux et potentiels hydriques) sont bien restitués lorsque la distribution de l'eau dans le sol devient de plus en plus hétérogène.

En conclusion, ce type de modélisation permet d'examiner le rôle des différents axes racinaires sur le prélèvement et le transfert de l'eau, d'analyser les effets interactifs entre disponibilité de l'eau du sol et prélèvement, l'influence de l'architecture et de la disposition dans l'espace sur ce même prélèvement. Cependant, le module de transfert d'eau dans sol jusqu'à la racine doit être encore amélioré pour arriver à un outil intégré d'étude des transferts sol – plante.

Références :

Doussan C., Pagès L., Vercambre G., Modelling of the hydraulic architecture of root systems: an integrated approach to water absorption – Model description, *Ann. Bot.* 81 (1998) 213-223.

Doussan C., Vercambre G., Pagès L., Water uptake by two contrasting root systems (maize, peach tree): results from a model of hydraulic architecture, *Agronomie*, 19 (1999), 255-263.

Pagès L., Jordan M.O., Picard D., A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant Soil*, 119 (1989) 147-154.

Vercambre G., Modélisation de l'extraction de l'eau par une architecture racinaire en condition de disponibilité hydrique non uniforme, Ph.D. Thesis, Institut National Agronomique Paris-Grignon, France, 1998.

K_LEAF: UN MODELE D'ARCHITECTURE HYDRAULIQUE FOLIAIRE.

H. Cochard

L. Coll

L'objectif de ce modèle est de calculer le potentiel hydrique et les flux de sève dans les veinules d'un limbe foliaire de Noyer. Le modèle repose sur une représentation réaliste de la vénéation. Six ordres de nervures ont été identifiés. La densité (mm/mm²) a été mesurée pour chaque ordre. La conductivité hydraulique a été calculée à partir de données anatomiques. Pour les ordres 1 et 2 une proportionnalité de 1:1 a été trouvée entre le calcul et une mesure directe de la conductivité. Les nervures sont supposées être des conduits parfaits, la sève ne pouvant quitter le réseau de nervure qu'à l'extrémité des ultimes nervure d'ordre 6. Au total, le foliole a été discrétisé en 125000 segments. La distribution des flux et des potentiel est calculée de manière itérative en attribuant une capacitance virtuelle à chaque élément. Le régime stationnaire est atteint lorsque le flux entrant dans le limbe est égale à la transpiration, après environ 30 10⁶ itérations (35 jours de calcul). Les premières simulations montrent que, malgré des conductances élémentaires très faibles, la conductance de l'ensemble est très grande. Le potentiel moyen dans les plus fines nervures est de l'ordre de -1... Les simulations montrent également une très grande homogénéité spatiale du potentiel dans le limbe. La structuration en réseau des nervures semble donc les rendre hydrauliquement très efficaces.

I. Poggi-Limongi

JJ. Polidori

T. Ameglio

H. Cochard

Dans un contexte européen de surproduction et de forte concurrence, les kiwiculteurs doivent augmenter leur compétitivité et proposer aux consommateurs des fruits de qualité. Celle-ci est estimée sous différents aspects tels que le calibre, critère important qui détermine la rémunération du producteur, l'équilibre sucres/acides pour la qualité gustative et l'aptitude à la conservation.

Les facteurs susceptibles d'influer sur ces critères de qualité sont multiples. L'un d'entre eux est la **disponibilité en eau** qui dépend des conditions pédo-climatiques du lieu de production et des pratiques d'irrigation des arboriculteurs. Or, ces pratiques opérées au cours de la période estivale résultent encore souvent d'une approche très empirique.

Pour atteindre l'objectif technique qui repose sur l'optimisation de la gestion des apports d'eau pour maximiser la qualité, nous avons donc préalablement **analysé le comportement hydrique de la plante au cours de la phase de croissance du fruit.**

Une première étude a été conduite en 1998 dans 2 sites climatiques de la plaine Orientale de la Corse au sein desquels on a été retenus 2 vergers mis en place sur deux formations géologiques distinctes que sont les alluvions anciennes (AA) et récentes (AR) des cours d'eaux. Ainsi nous avons mené notre étude dans quatre parcelles expérimentales présentant des comportements hydriques contrastés avec des réserves utiles variant de 75 à 210 mm. Cette variabilité naturelle a été augmentée en appliquant 3 régimes hydriques : le régime normal (N) qui consistait à mener les lianes en conditions d'alimentations hydriques optimales durant toute la période estivale (les irrigations étaient déclenchées aux variations de diamètres du tronc). Le régime stress précoce (SP) qui consistait à réduire les apports ($\frac{1}{4}$ du N) durant la phase de fort grossissement du fruit (1/6-20/7). Le traitement stress tardif (ST) qui consistait à réduire les apports ($\frac{1}{4}$ du N) durant la phase de faible grossissement du fruit (21/7-10/9). Les mesures de potentiel hydrique foliaire (potentiel de base et potentiel minimum) ont été réalisées tous les 21j sur feuilles préalablement emballées. De plus, 2 cinétiques journalières ont été effectuées. Les micro-variations de diamètres du tronc ont été enregistrées en continu.

Une deuxième étude plus complète a été effectuée en 1999: au champ nous avons appliqué 2 cycles de sécheresse ($\frac{1}{8}$ -11/8, 13/8-6/9) et enregistré les micro-variations de diamètres des troncs et des cannes, les flux de sève et les potentiels hydriques. Des mesures d'embolie ont également été réalisées.

En situation de stress hydrique sévère (sol à faible Ru et forte restriction hydrique), on observe une réaction rapide de la plante qui se traduit d'une part, par une décroissance marquée du tronc accompagnée de fortes amplitudes de contractions ; les valeurs respectives atteintes par ces paramètres sont de -0.27mm et 0.54mm . Ce qui traduit une forte mobilisation des réserves de la plante. Dès la remise en eau la croissance reprend immédiatement. Durant la même période, les lianes témoins présentent une croissance régulière.

D'autre part, les potentiels hydriques de base des lianes stressées chutent très rapidement pour atteindre -0.6 à -0.8MPa la veille de la remise en eau, alors que les lianes témoins affichent des valeurs de 0 à -0.2Mpa . Concernant le potentiel hydrique diurne, on note également les valeurs significativement plus faibles en conditions de restrictions hydriques.

De plus les cinétiques journalières révèlent que qu'en situation de stress l'écart entre le potentiel et le potentiel diurne est très faible (-0.3MPa): comportement caractéristique des lianes.

Enfin, nous avons également constaté une diminution du flux de sève lorsque la disponibilité en eau devient limitante.

En revanche, lorsque la plante bénéficie d'un confort hydrique naturel (sol à forte RU), le statut hydrique de la plante est peu sensible : l'application d'une restriction hydrique induit une faible modification de son statut hydrique (diminution lente des potentiels hydriques, faibles décroissance et amplitudes de contractions du tronc).

L'analyse et l'interprétation des résultats est en cours. Les travaux conduits en 1999 devraient nous permettre de modéliser la relation entre potentiel hydrique et variations de diamètres du tronc. La mesure du potentiel n'est pas automatisable et reste très contraignante. L'application de ce modèle dans les 4 parcelles expérimentales devrait permettre d'appréhender la relation entre les 2 indicateurs du statut hydrique de la plante au cours de la saison.

CARACTERISTIQUES HYDRAULIQUES DE 4 ESPECES DE CONIFERES MEDITERRANEENS.

F. Froux

La forêt méditerranéenne est soumise périodiquement à la sécheresse. Les espèces qui coexistent dans ce milieu peuvent adopter, en réponse à une faible disponibilité en eau, différentes stratégies d'utilisation de l'eau. Le but général de notre étude est de comprendre ces stratégies grâce à l'étude des caractéristiques fonctionnelles des espèces.

Les caractéristiques hydrauliques ont été déterminées sur 4 conifères méditerranéens (*Pinus nigra var Austriaca*, *Pinus halepensis*, *Cedrus atlantica* et *Cupressus sempervirens*) âgés de 1 an, à deux périodes de la saison de végétation (avril et septembre). Pour cela, les résistances au flux de sève ont été mesurées par conductimètre ainsi que la vulnérabilité à la cavitation (embolie obtenue par pressurisation). Nous avons montré qu'il existait entre les 4 espèces un gradient de vulnérabilité, en septembre le pin noir étant le plus sensible puisqu'on observe 50% de perte de conductivité (PLC50) à un potentiel de 2,7 MPa, viennent ensuite le cèdre et le pin d'Alep avec des valeurs de 3,8 et 4,6 MPa. Le cyprès est peu vulnérable, sa PLC50 est de 4,8 MPa. Il est important de noter ici que le cèdre, espèce dite "tolérante" c'est à dire capable de fonctionner à des potentiels faibles perd 10% de sa conductivité à un potentiel de 1.7 MPa, la progression de l'embolie est ensuite lente. Le cyprès a un fonctionnement différent puisqu'il conserve une conductivité intacte jusqu'à des potentiels de 4.3 MPa mais l'embolie est rapidement généralisée à tout le xylème.

Concernant les conductances spécifiques (1/R), nous avons pu séparer le pin noir et le cyprès qui ont des valeurs fortes (respectivement de 68 et 123 mol m⁻¹ s⁻¹MPa⁻¹) du pin d'Alep et du cèdre qui ont des valeurs significativement plus faibles (49 et 34 mol m⁻¹ s⁻¹MPa⁻¹). Les calculs de conductivités spécifiques foliaires (LSC) donnent des classements similaires. Il est cependant nécessaire de rappeler que les mesures de surfaces projetées peuvent sous estimer les surfaces de feuille en trois dimension telles que le cyprès.

Des différences entre saisons ont été notées pour les mesures de conductivité et de vulnérabilité. Elles pourraient être expliquées par la présence de bois d'été qui n'a pas les mêmes propriétés conductrices, sur le segment prélevé en avril ou par une embolie hivernale qui diminuerait sa conductivité.

Nous avons montré ici que chaque espèce a des caractéristiques hydrauliques propres. Il nous reste à les relier au fonctionnement de la plante entière pendant la sécheresse et notamment au fonctionnement stomatique.

RELATION ENTRE LA CROISSANCE PRIMAIRE ET SECONDAIRE DU TRONC ET LA FORMATION DE RAMEAUX EPICORMIQUES. LE CAS DE VIEUX HETRES (FAGUS SYLVATICA L.) DE SOUS-BOIS.

E Nicolini
B. Chanson

Introduction

Les rameaux épïcormiques constituent un défaut majeur, dépréciant la qualité d'un bois, parce qu'il laisse des traces dans le bois. A cause de cela, les gens se posent des questions sur les causes de leur formation.

Les divers travaux ayant trait à la formation des rameaux épïcormiques montre que cette potentialité peut-être associée à des éléments de différentes natures. Ainsi, de fortes sécheresses (Lanier dans Roussel 1978), des grands froids ou des tempêtes (Blum 1963, Kazarjan 1969, Roloff 1986 et 1989), des attaques d'insectes (Batzer 1973) sont mis en cause lors de l'apparition de rameaux tardifs sur de nombreuses essences.

Cette potentialité peut aussi revêtir un caractère spécifique (Kendig 1937, Kozlowsky 1971, Evans 1983). Blum (1963) rapporte que le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) produit de nombreux rameaux épïcormiques tandis que le hêtre américain (*Fagus grandifolia* Ehrh.) en produit peu. De la même manière, le chêne blanc (*Quercus alba* L.) montre une claire tendance à former plus souvent des rameaux épïcormiques que le chêne noir (*Quercus velutina* Lam.) selon Ward (1966) qui évoque une prédisposition génétique de certaines espèces.

L'apparition des rameaux épïcormiques est souvent associée à des changements brutaux de la structure du milieu dans lequel les arbres vivent : leur formation (Walhenberg 1950, Huppuch 1961, Ward 1966, Evans 1987) ou bien simplement leur pérennisation au sein de la plante (Ward 1966, Dale et Sonderman 1984, Sonderman 1985, Wignall et Browning 1988b, Hibbs 1989) sont souvent associés à des éclaircies plus ou moins fortes d'un peuplement. Les éclaircies donnent lieu à une exposition soudaine à la lumière plus ou moins excessive considérée comme une cause majeure de la formation des rameaux épïcormiques (Fabricius 1932, Cosens 1952, Krammer et Kozlowsky 1979, Vogt et Cox 1970, Evans 1982a et 1987, Hibbs et al 1989) alors qualifiés de « gourmands de lumière » (Roussel 1978). Sur les troncs des arbres, ils peuvent être plus nombreux sur les faces les plus exposées (Walhenberg 1950), souvent orientées au Sud (Blum 1963). L'action de la lumière, pénétrant l'écorce en quantité suffisante (Roussel 1978), consisterait en une photo-oxydation de l'auxine dans la région cambiale, ce qui aurait pour effet de libérer les bourgeons latents d'une éventuelle inhibition auxinique (Bernsten 1961, Roussel 1978). Chez l'Eucalyptus et chez d'autres plantes, les substances inhibitrices se concentrent sur les faces du tronc à l'ombre, tandis que les rameaux épïcormiques sont formés sur les faces éclairées (Jacobs 1955, Léopold 1955).

Les rameaux épïcormiques peuvent être aussi formés à la suite d'une augmentation de l'ombrage (Büsgen 1931, Courraud 1987). Ces rameaux communément appelées « branches d'agonie » (Büsgen 1931), « gourmands d'ombre » ou « gourmands de souffrance » (Roussel 1978) se développent sur le tronc d'individus surcimés appartenant à de nombreuses espèces ligneuses telles que le bouleau, le hêtre, le charme et leur formation reste beaucoup plus délicate à interpréter vis à vis de l'influence de la lumière (Roussel 1978).

La potentialité à former des rameaux épïcormiques semble aussi évoluer avec l'âge des arbres. Les jeunes arbres ont généralement moins de rameaux épïcormiques que les vieux arbres (Blum 1963). Plus un arbre sera âgé, plus son architecture aura tendance à inclure des rameaux tardifs apparaissant spontanément sur les parties les plus vieilles des couronnes en développement (Kormanik et Brown 1969, Remphrey et Davidson 1991, Drénou 1994, Nicolini 1997) et assurant un rôle de maintenance (Bachelard 1969). En revanche, passé un certain stade de développement, les arbres perdraient la potentialité à former des rejets de souche (Aumeeruddy 1984, Marion 1956, Khan et al. 1989) ou des gourmands (Evans 1983) en raison de la déconnection et de la mort des bourgeons latents (Smith 1962).

Le diamètre des axes principaux est également invoqué. Le nombre de rameaux épïcormiques diminue lorsque le diamètre du tronc augmente (Hedlund 1964, Bruner 1964, Cosens 1952, Drénou 1994). Le diamètre du tronc d'un arbre est fonction de son statut social dans un peuplement, facteur largement reconnu comme inducteur de la formation des rameaux tardifs : les arbres dominants en produisent moins que les arbres codominants et dominés indépendamment des traitements d'éclaircie (Perrin 1952, Krajicek 1959, Bruner 1964, Bachelard 1969). De brusques changements de milieu ne font qu'accentuer cette réaction (Courraud 1987) : les arbres de classes de cime inférieures et de moindre «vigueur» dans un peuplement donné montrent une plus grande tendance à former des rameaux tardifs après une éclaircie que les sujets «vigoureux» dominants (Rohmeder 1935, Cosens 1952, Hedlund 1964, Bruner 1966, Jemison and Schumacher 1948).

En définitive, les arbres les plus disposés à former des rameaux épïcormiques sont ceux montrant une activité cambiale faible, les arbres dominés des forêts préservées par exemple (Bachelard 1969). Cet auteur suggère aussi une compétition entre l'activité cambiale et la production de rameaux épïcormiques. Il ajoute aussi que les rameaux épïcormiques sont surtout produits pendant les phases de faible activité du cambium, comme cela est le cas chez les arbres dominés (Bachelard 1969).

Il ressort de la littérature que les observations ont porté sur de nombreuses espèces encore peu connues en matière de développement et de comportement des individus dans différents milieux. Elle propose en général peu, voire aucune information sur l'architecture et l'ontogénie des arbres décrits, éléments cruciaux pour pouvoir apprécier l'importance du phénomène des rameaux tardifs chez une plante. Se replaçant dans le cadre d'arbres forestiers, les rameaux tardifs, révélateurs d'un état de déséquilibre (Busgen et al. 1929, Geete 1946, Courraud 1987), sont formés par des arbres ayant suivi certaines voies de développement conditionnées par le milieu et qui arborent une architecture particulière. C'est donc dans l'histoire de ces arbres et dans leur morphologie qu'il faut rechercher les causes des rameaux tardifs et les éléments permettant d'apprécier leur importance au sein du développement de la plante.

Au regard des nombreuses observations, 2 situations opposées conduisent les arbres forestiers à former des rameaux tardifs sur leur tronc : (i) lorsque le milieu se referme ou (ii) lorsque le milieu est brutalement ouvert. Le second cas représente celui d'un peuplement géré au sein duquel, des arbres (dominant et codominant) subissent successivement fermetures et ouvertures de milieu. L'histoire de tels arbres intègre alternativement les 2 situations énumérées, compliquant un peu plus l'appréciation du phénomène ; car ce sont généralement ces arbres qui ont été étudiés. En revanche, les arbres surcimés de sous-bois, écartés des études puisqu'ils ne présentent aucun intérêt sylvicole, pourraient fournir une image plus claire du phénomène puisque que les rameaux épïcormiques se développent dans un milieu de plus en plus ombragé, excluant tout excès de lumière.

Notre objectif sera d'une part (i) de rechercher des éléments architecturaux, morphologiques ou anatomiques annonciateurs de la formation des rameaux tardifs chez des hêtre surcimés en utilisant l'analyse architecturale, méthode permettant de reconstituer l'histoire de la croissance d'arbres forestiers et d'autre part, (ii) de replacer le phénomène de formation des rameaux tardifs dans le contexte du développement des arbres forestiers en général.

Matériel et méthodes

Les arbres étudiés et leur lieu d'étude.

La majeure partie des arbres étudiés fait partie du sous-étage (catégories des « moribonds », classification de Kraft 1884 dans Lanier 1986). Ces individus se sont développés sous un couvert de plus en plus fermé. Notre choix a porté sur des individus portant un grand nombre de rameaux tardifs, afin de décrire une expression bien tranchée des différents phénomènes préluant à leur formation. Ces arbres sont constitués d'un tronc vertical, long et grêle qui porte un manchon de rameaux tardifs et un petit houppier tabulaire sommital (fig. 1A). Cinq arbres de ce type (arbre « tabulaire ») ont été prélevés dans différentes forêts. Un individu

que nous appellerons « Bonnet », provient de la forêt de Bonnet (48°32' Nord, 5°25' Est, 380 m d'altitude, Meuse, France), un autre, « Salem », provient de la forêt de Herrschaftshau (47°50' Nord, 9° Est, 500 m d'altitude, Bade-Wurtemberg, Allemagne) et tandis que « Chavi1 », « Chavi2 » et « Chavi3 » sont 3 individus issus de la forêt de Chavigny (48°40' Nord, 6°10' Est, m d'altitude, Meurthe et Moselle, France). Ces arbres ont des hauteurs différentes bien qu'ils présentent la même organisation générale : 6m pour « Bonnet », 8m pour « Chavi1 » et « Chavi3 », 10m pour « Chavi2 » et 12m pour « Salem ». Un sixième arbre tabulaire, « Aigoual », différents des autres individus puisqu'il est dépourvu de rameau tardif, a aussi été prélevé. Il est haut de 5 m et provient du massif du Mont Aigoual (44°8' Nord, 3°34' Est, 1450 m d'altitude, Gard, France).

Nous avons aussi décrit, à titre de comparaison, la structure d'un arbre faisant aussi partie du sous-étage, mais appartenant à la catégories des « vivants » selon la classification de Kraft (1884, dans Lanier 1986). Cet arbre haut de 20 m s'est développé au sein d'un peuplement dense qui a subi plusieurs éclaircies ces dernières années. Il est constitué d'un tronc vertical qui porte un manchon de rameaux tardifs et un petit houppier sommital (fig. 1B) jouxtant la base du houppier d'arbres dominants. Cet individu, nommé « Vascoeuil », provient de la forêt de Vascoeuil (49°24' Nord, 1°30' Est, m d'altitude, Eure, France).

Un individu adulte faisant partie de l'étage des « dominants » et « codominants » (Classification de Kraft 1884 dans Lanier 1986) a aussi été décrit. Cet arbre centenaire, haut de 30m, s'est développé au sein d'une futaie dense qui a subi des éclaircies régulières. Il est constitué d'un tronc puissant dépourvu de rameaux tardifs et portant une couronne bien développée (fig. 1C). Cet arbre, nommé « Moyeuivre », provient de la forêt de Moyeuivre (° ' Nord, ° ' Est, m d'altitude, Moselle, France).

Les méthodes d'observation.

Mesure de la croissance primaire de l'axe principal et de ses rameaux.

Les méthodes d'observations sont destructives. Après abattage, chaque arbre a fait l'objet d'une description de la longueur des pousses annuelles successives constituant un axe principal au sein de sa structure ramifiée. Cette description s'effectue par la reconnaissance a posteriori de marqueurs morphologiques, résultant du fonctionnement rythmique des méristèmes primaires, qui subsistent durant plusieurs années imprimés dans l'écorce des axes (Nicolini et Caraglio 1994, Nicolini 1998). Malgré cela, les pousses annuelles entrant dans la constitution des parties les plus anciennes des arbres n'ont pu être décrites. Ces parties situées au niveau des parties les plus basses constituent une portion d'environ 0,3 à 1m pour les arbres tabulaires du sous étage (base de tronc), de 9 m pour l'arbre de Vascoeuil (base de tronc) et de 25 m (totalité du tronc et partie basse de la couronne) pour l'arbre adulte.

Cette description est accompagnée de l'identification des différents types de rameaux latéraux, tardifs ou séquentiels présents en prenant soin de noter le niveau d'insertion de chacun d'eux sur l'axe principal (année de formation de la pousse porteuse).

L'identification des rameaux est suivie d'une description de la longueur des pousses annuelles successives de leur axe principal respectif. Tous les rameaux n'ont pas été décrits. Lorsqu'une pousse annuelle du tronc porte plusieurs rameaux séquentiels, seul le plus long est décrit. De même, lorsqu'elle porte plusieurs rameaux tardifs, seul le plus long est décrit, les autres faisant uniquement l'objet d'un dénombrement de leurs pousses annuelles constitutives.

Mesure de la croissance secondaire de l'axe principal.

Une analyse anatomique est effectuée afin d'avoir un aperçu de la structure et de la quantité de bois formée chaque année.

Une rondelle de bois est prélevée à la base de l'axe principal de chaque arbre en prenant soin de noter l'année de formation de la pousse annuelle sur laquelle la rondelle est prélevée, suivant au moins 2 rayons opposés, situés de part et d'autre de la moelle de la tige. Sur chacun des rayon choisis, des coupes de 20 à 30 µ d'épaisseur ont ensuite été réalisées. Ces coupes sont ensuite immergées dans une série de bains nécessaires à la réalisation d'une coloration qui soulignera les limites des différents tissus internes (eau de Javel à 30% durant 5 mn, rinçage à

l'eau distillée, acide acétique à 30% durant 2 mn, rinçage à l'eau distillée, alcool à 30% et 70%, coloration à la Safranine dans l'éthanol absolu durant 24h, rinçage à l'éthanol absolu). Les coupes sont ensuite passées dans un bain de n-butyle acétate puis montées entre lame et lamelle dans du baume du Canada.

L'observations des coupes est effectuée à l'aide d'un microscope optique en transmission ou en épiscopie UV. La mesure consiste en un comptage du nombre de cernes de bois et une mesure de la largeur de chacun d'eux sur chacun des rayons choisis ; la largeur des cernes concentriques permet d'avoir accès par la suite à une estimation convenable de la surface de chaque cerne. Dans les cas les plus difficiles (cernes très minces, coalescents, partiels ou absents), les mesures ont été réalisées par 2 opérateurs et parfois sur plus de deux rayons.

Sur certains individus, Chavi2, Chavi3, Vascoeuil et Moyeuivre, ces mesures anatomiques ont aussi été réalisées sur des rondelles prélevées plus haut sur le tronc, de manière à décrire l'évolution de la surface (croissance radiale et tangentielle du cambium) des cernes tout au long de l'axe principal.

Résultats

L'âge des arbres.

La description de l'axe principal des hêtres du sous étage montre que ceux-ci peuvent être relativement vieux, bien qu'ils n'aient pas atteint des dimensions importantes. Chavi2 est le plus âgé des arbres tabulaires décrits avec au moins 66 ans tandis que Chavi3 est le plus jeune avec environ 36 ans ; « Aigoual », « Bonnet », « Salem » et « Chavi1 » sont respectivement âgés d'au moins 39, 40, 53 et 61 ans. « Vascoeuil » est âgé d'une soixante d'années et « Moyeuivre » a vraisemblablement plus de 120 ans.

La croissance en longueur de l'axe principal.

Un examen des graphes (fig. 2) figurant les exemples de Bonnet, Salem et Chavi3 permet de constater que les courbes d'évolution de la longueur des pousses annuelles, tout en montrant des fluctuations prononcées, peuvent être divisées en 3 parties : la première et la deuxième partie présentent respectivement une augmentation, puis une diminution de la longueur des pousses annuelles successives (pousses de 15 à 60 cm de long), tandis que la troisième partie montre une stabilisation de leur longueur (formation quasi exclusive de pousses courtes allant de 0,5 à 5 cm de long). En ce qui concerne Chavi1, Chavi2 et Aigoual, cette dernière phase est aussi clairement observée. Cependant, les fluctuations de la longueur des pousses annuelles formées antérieurement sont plus délicates à interpréter.

En ce qui concerne les arbres de Vascoeuil et Moyeuivre (fig. 3), la courbe d'évolution de la longueur des pousses annuelles de chacun d'eux montre que, malgré des fluctuations prononcées, Vascoeuil a tendance à former des pousses de moins en moins longues, tandis que Moyeuivre tend à former des pousses de longueur constante.

La croissance en épaisseur de l'axe principal.

A la base de l'axe principal.

A la base des arbres étudiés la croissance secondaire peut être globalement caractérisée par quatre phases principales : une augmentation rapide de la surface puis une diminution qui conduit à la formation de cernes extrêmement fins. Ces deux premières phases sont dans presque les cas bien corrélées avec celles de la croissance primaire sauf pour Chavi2 entre 1961 et 1967.

La troisième phase s'exprime parfois par des cernes partiels sur la circonférence avec des phénomènes de coalescences (fig. 2), voire des cernes apparemment absents certaines années (cas de Chavi1, Chavi2 et Chavi3).

Enfin une reprise plus ou moins forte de la croissance secondaire lorsque il y a peu de rameaux tardifs (cas de Bonnet) ou lorsque leur nombre augmente faiblement (Salem, Chavi 2 et 3). Par contre Chavi 1 se distingue par son absence de reprise de la croissance secondaire malgré un nombre de rameau tardif quasiment stable.

A différents niveaux de l'axe principal.

Des mesure de la surface des cernes à différentes hauteurs dans l'arbre (fig. 4) montrent non seulement des cinétiques de croissance du même types aux différents niveaux étudiés mais également un remarquable synchronisme de la chute de la croissance secondaire tout le long de l'axe principal. Cette crise de la croissance s'estompe progressivement de la base vers le sommet de l'axe principal.

Modalités de formation des rameaux tardifs sur l'axe principal.

Evolution du nombre total de rameaux tardifs sur le tronc des arbres décrits.

Pour l'ensemble des arbres formant des rameaux tardifs sur leur tronc, l'évolution du nombre total de rameaux décomptés chaque année sur le tronc de chacun d'eux à l'allure d'une sigmoïde (fig. 2 et 3) : absents durant la majeure partie du développement de la plante, les premiers rameaux tardifs apparaissent sur le tronc lorsque sa phase de formation du tronc par empilement de pousses annuelles plus ou moins longues prend fin. Le nombre de rameaux tardifs présents augmente rapidement au cours de la phase de formation des premières pousses courtes et des premiers cernes coalescents, comme cela est le cas pour Bonnet, Salem, Chavi1, Chavi2 et Chavi3, puis cette augmentation diminue en intensité pour parfois quasiment s'annuler, comme cela est le cas chez Chavi2.

Chez Vascoeuil, bien que l'évolution générale du nombre de rameaux tardifs présents sur son tronc soit similaire à celle observée chez les arbres tabulaires et liée à une diminution de sa croissance en longueur et en épaisseur, elle n'est pas associée à une phase de formation pousses courtes, ni de cernes coalescents. Moyeuivre, arbre adulte maintenant une croissance en longueur et en épaisseur constante, ne forme pas de rameau tardif sur son tronc.

Répartition spatiale et temporelle des rameaux tardifs.

Les rameaux tardifs ne sont pas répartis de manière aléatoire sur le tronc des arbres. Chez Bonnet, Chavi1, Chavi2, chavi3 et Vascoeuil, les premiers (les plus vieux) sont plutôt formés au niveau de la première moitié basale de l'axe principal, à 2 ou 3 m au dessus du collet (fig. 5) ; Salem exprime moins nettement ce phénomène. Par la suite, des rameaux sont aussi formés de part et d'autre de cette zone, épaississant et agrandissant l'étage plus rapidement vers le haut que vers le bas (fig. 5, à gauche). Après quelques années, la portion du tronc ayant produit les premiers rameaux tardifs, cesse d'en produire de nouveaux (absence de très jeune rameau à ce niveau). Par la suite, ce phénomène d'arrêt de production des rameaux tardifs s'étend aux parties situées de part et d'autre de cette zone.

Synthèse et discussion

L'intégration de rameaux tardifs dans le développement d'un individu est un phénomène pouvant totalement s'affranchir d'un changement soudain du climat lumineux comme l'observent de nombreux auteurs (Kormanik et Brown 1969, Courraud 1987, Remphrey et Davidson 1991). L'analyse architecturale des hêtres de sous-bois montre clairement que la formation des rameaux tardifs est un phénomène organisé, étroitement lié à la structure des arbres qui expriment cette potentialité, ceci probablement pour pallier à une inefficacité croissante de leur système caulinaire séquentiel évoluant dans un milieu de moins en moins énergétique.

L'ontogénie des arbres tabulaires ou de l'arbre de Vascoeuil fait ressortir intuitivement que tôt ou tard, les arbres dominés, de par leur proportions, sont confrontés à des difficultés relatives à la circulation de l'eau jusque dans les parties les plus hautes des arbres. L'intervention d'un système d'hormone n'est en fin de compte que l'établissement d'un système de dialogue et de réalisation entre les différentes parties du végétal (racines – cambium - méristèmes terminaux) confrontées à telle ou telle situation de déséquilibre.

La restauration de la croissance cambiale survenant au terme du phénomène de régénération du végétal par le biais des rameaux tardifs constitue un événement marquant du développement des arbres dominés et conforte l'idée d'une recherche de l'origine de leur formation à un niveau fonctionnel global du végétal.

..... houpier séquentiel
—— houpier de rameaux tardifs

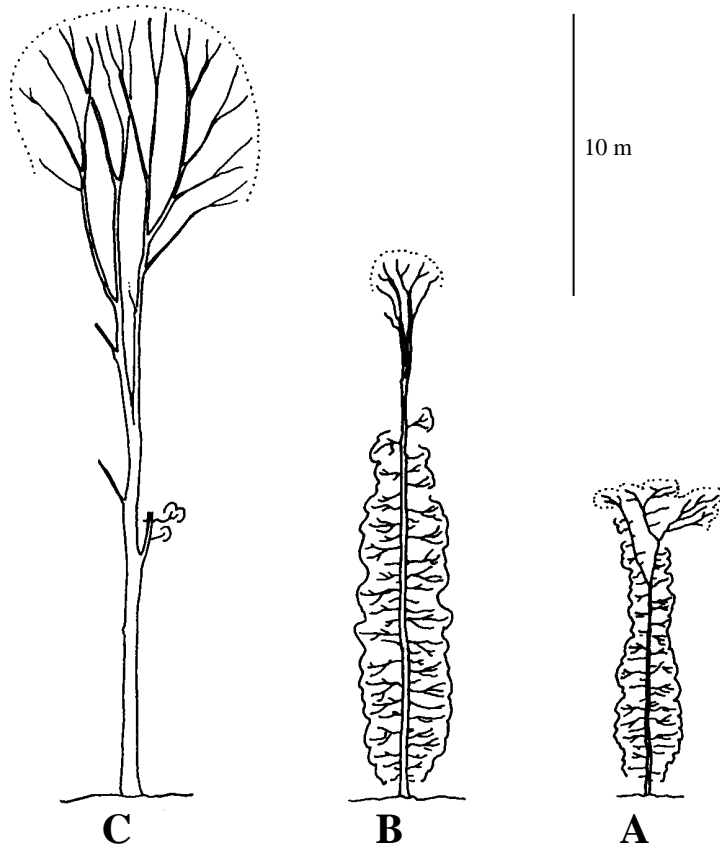


Figure 1. Les types d'arbres décrits.

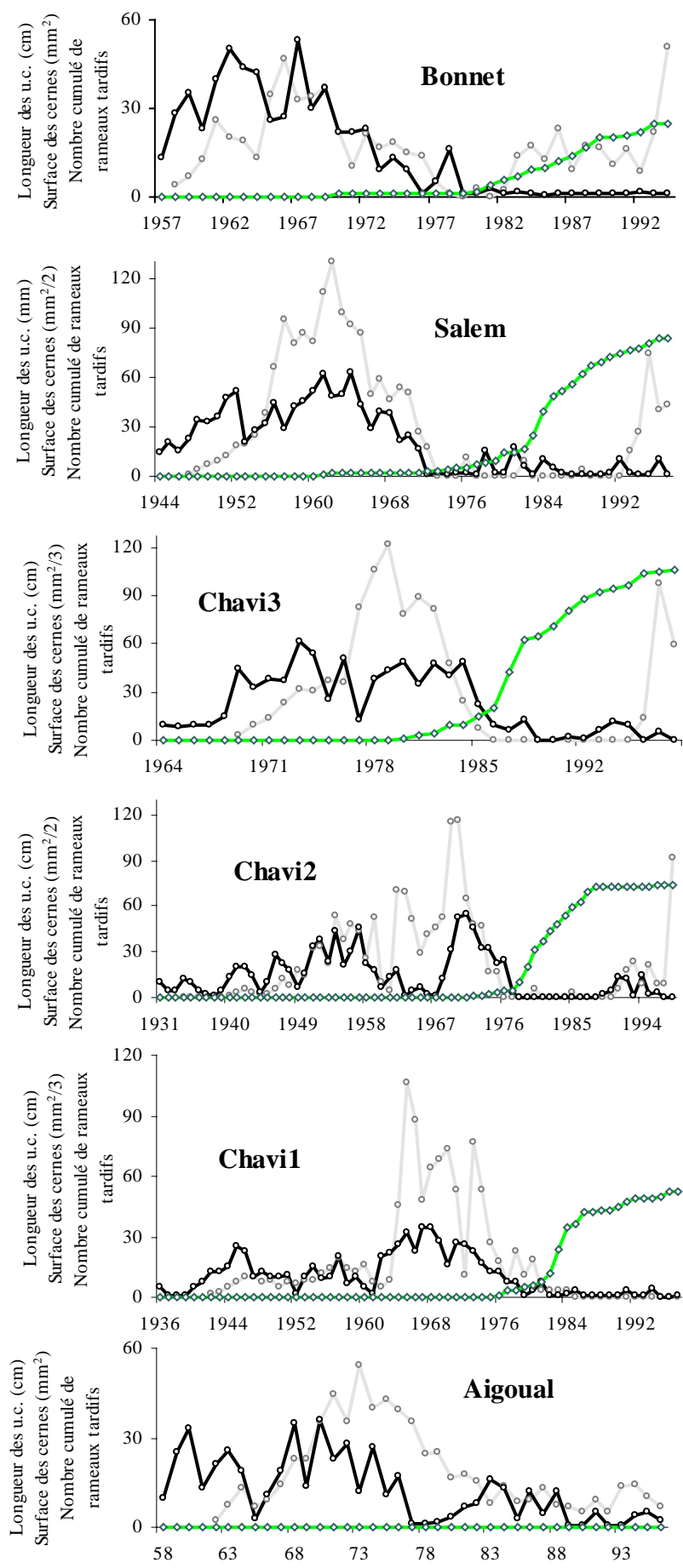


Figure 2. Croissance de l'axe principal et formation des rameaux tardifs chez les arbres « moribonds » du sous étage. La courbe noire figure l'évolution de la longueur des pousses annuelles du bas vers le haut de l'axe principal ; La courbe gris clair figure l'évolution de la surface des cernes annuelles du centre vers la périphérie d'une rondelle prélevée à la base de l'axe principal ; La courbe gris foncé figure l'évolution du nombre total de rameaux tardifs présents sur le tronc

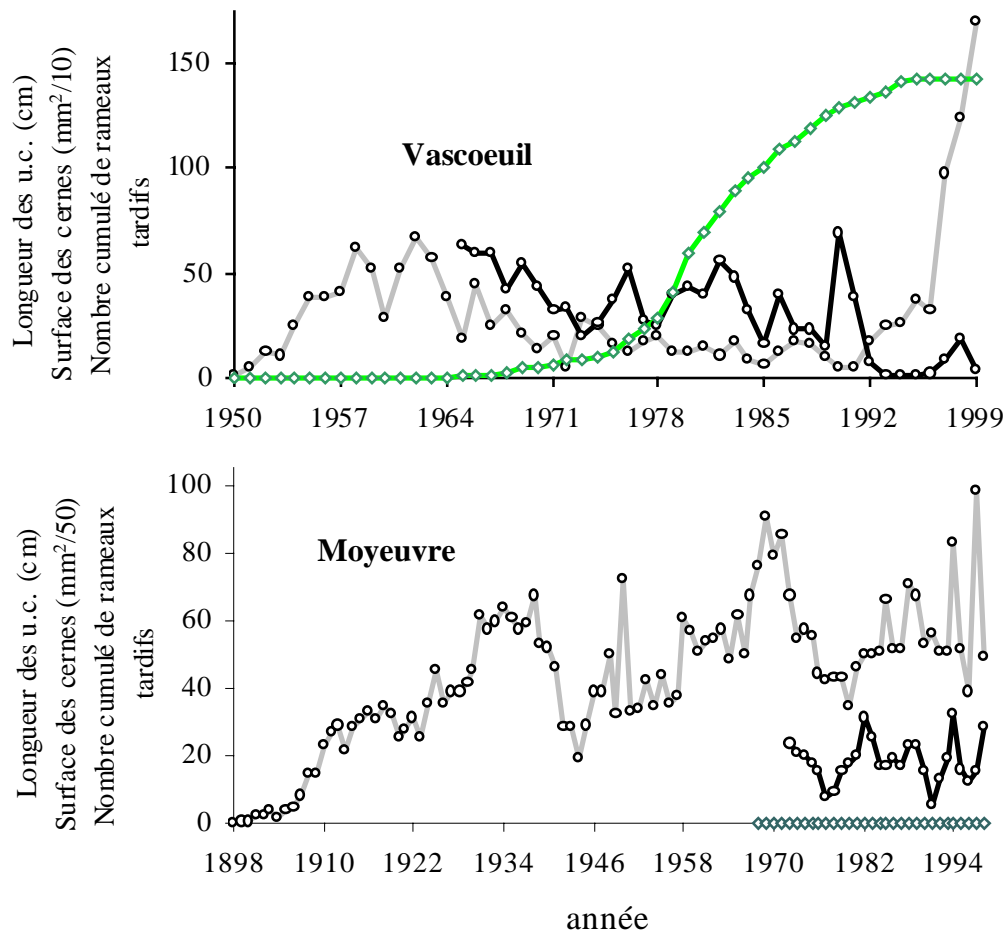


Figure 3. Croissance de l'axe principal et formation des rameaux tardifs chez un arbre « vivants » du sous étage (Vascoeuil) et un arbre adulte dominant (Moyeuivre). La courbe noire figure l'évolution de la longueur des pousses annuelles du bas vers le haut de l'axe principal ; La courbe gris clair figure l'évolution de la surface des cernes annuelles du centre vers la périphérie d'une rondelle prélevée à la base de l'axe principal ; La courbe gris foncé figure l'évolution du nombre total de rameaux tardifs présents sur le tronc année après année.

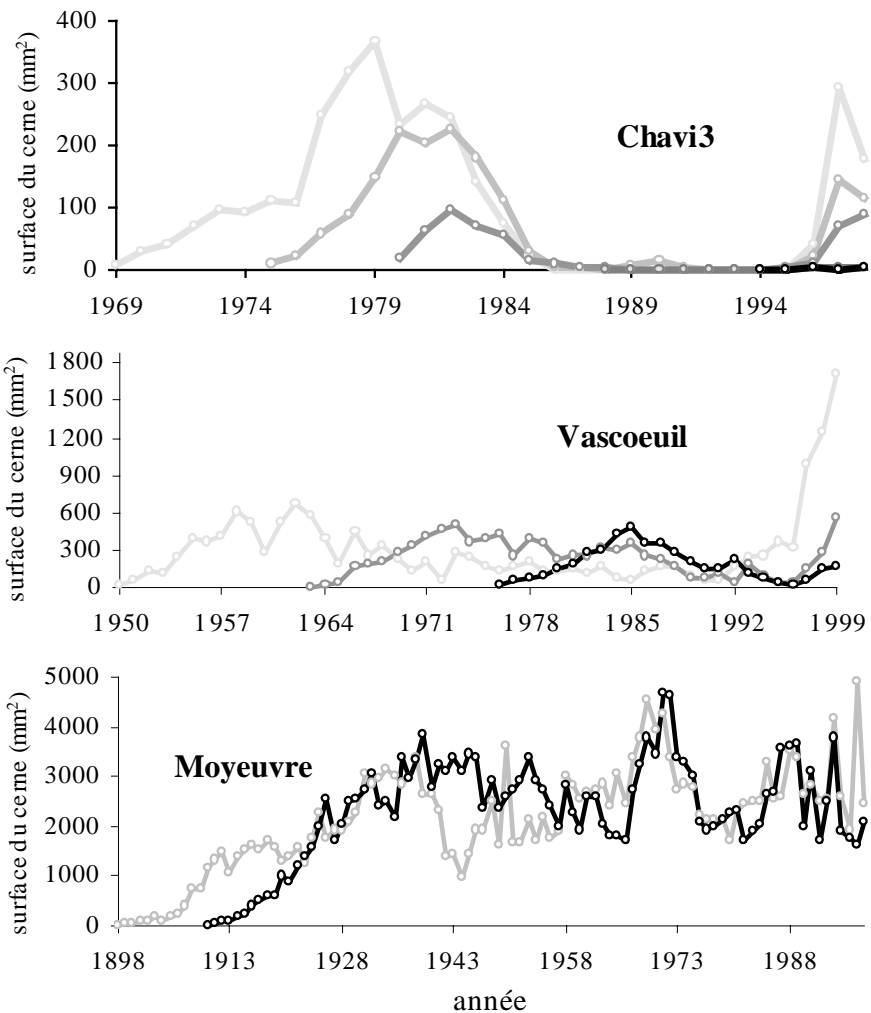


Figure 4. Croissance en épaisseur à différents hauteurs de l'axe principal chez un arbre « moribond » (Chavi3) et un arbre « vivant » (Vascoeuil) du sous étage et un arbre adulte dominant (Moyeuvre). Chaque courbe figure l'évolution de la surface des cernes annuelles du centre vers la périphérie d'une rondelle prélevée à différents niveaux sur l'axe principal : plus la courbe est foncée est plus la rondelle était située haute sur l'axe

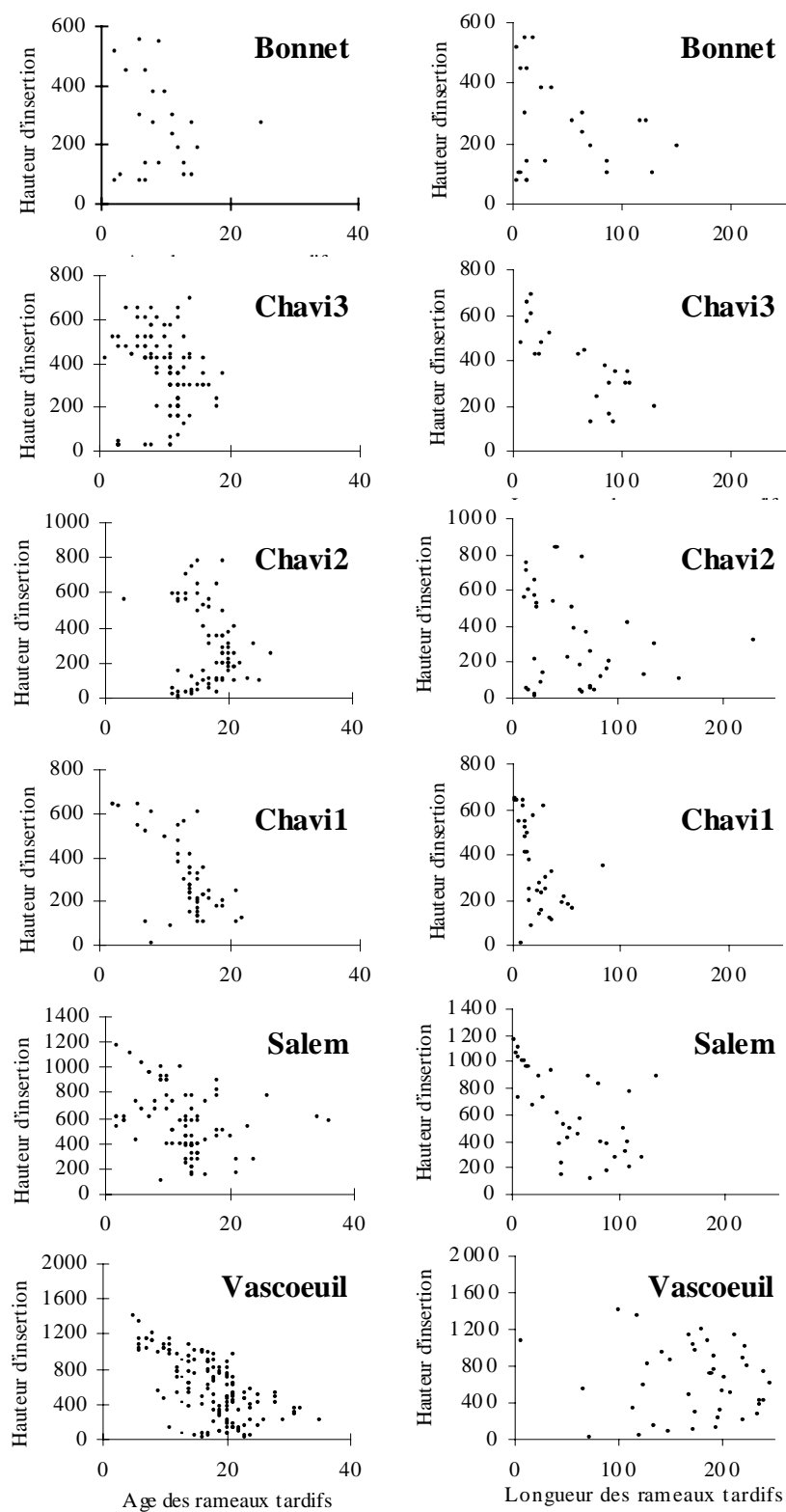


Figure 5. Age, longueur totale des rameaux tardifs présents à différents niveaux du tronc de chacun des arbres au moment de leur description.

QUELQUES REFLEXIONS SUR LES PERSPECTIVES DE RECHERCHES DANS LE DOMAINE DE L'HYDRAULIQUE DES ARBRES

E. Dreyer

La réunion du Groupe "Xylème" à Avignon, les 6 et 7 avril 2000, a permis de mettre en évidence le dynamisme des recherches menées dans ce domaine. Les chercheurs travaillant sur les transferts d'eau dans les plantes à l'intérieur de l'INRA se connaissent et ont l'habitude d'échanger des informations sur les techniques, les méthodes employées, et les résultats obtenus. Les thèmes abordés sont assez larges et complémentaires, et des avancées notables ont été obtenues dans plusieurs domaines.

Les présentations et discussions ont permis de dégager un certain nombre d'axes de recherches potentiels, et d'identifier des points sur les quels un effort particulier serait nécessaire.

1. D'une façon générale, nous disposons maintenant d'une gamme de techniques expérimentales permettant de caractériser le fonctionnement hydrique d'un grand nombre d'organes et d'espèces, tant du point de vue de leur conductivité, que de leur vulnérabilité à la cavitation. Ces techniques continuent à s'enrichir et à se développer (application aux racines depuis 2-3 ans; standardisation des techniques d'évaluation de la vulnérabilité à l'embolie par pressurisation, utilisation de la microscopie électronique et de méthodes cryogéniques pour examiner les conduits et estimer leur vulnérabilité,...). Cependant, la richesse des informations "fonctionnelles" qui sont obtenues par ces techniques contraste avec la relative pauvreté des informations anatomiques qui peuvent être mises en regard. Un investissement important sera nécessaire pour développer des méthodes d'investigation semi automatisées et quantitatives prenant en compte des paramètres tels que les diamètres de conduits, leur distribution, et les caractéristiques anatomiques des bois et des organes conducteurs des différents géotypes étudiés. Les informations nombreuses recueillies par les anatomiciens du bois sont encore peu valorisées pour les études de fonctionnement. Enfin, la question centrale des propriétés physiques des zones de contacts entre conduits dans les ponctuations (porosité de la paroi primaire, expliquant les différences de vulnérabilité) est loin d'être résolue, mais supposerait sans doute un investissement méthodologique poussé.

Conclusion 1: un effort en anatomie des conduits serait indispensable.

2. Nous disposons maintenant d'informations importantes sur le fonctionnement hydraulique des tiges de toute une gamme d'espèces ou de géotypes. Les informations sur les feuilles et les racines sont beaucoup plus limitées. Or racines et feuilles constituent sans doute les résistances les plus importantes aux flux d'eau. De plus, la vulnérabilité à la cavitation paraît sensiblement plus élevée dans les racines que dans les tiges. Sur la base des nouvelles techniques, des investigations plus poussées sur les caractéristiques hydrauliques des racines et des feuilles sont indispensables.

Conclusion 2: l'accent devrait plus être mis sur le fonctionnement hydraulique (conductivité et vulnérabilité à la cavitation) des racines et des feuilles, en employant les techniques adaptées.

3. Une partie importante des études menées dans les dernières années visait à caractériser la variabilité intra et interspécifique d'origine génétique. Quelques résultats récents ont révélé la forte plasticité des caractéristiques hydrauliques, non seulement des propriétés de conductivité (ce qui était prévisible) mais aussi de vulnérabilité à la cavitation. Des modifications induites par la lumière disponible, ont été détectées tant en fonction de la position dans les couronnes, qu'entre individus soumis à différents climats lumineux. De nombreux autres facteurs sont susceptibles d'influencer les propriétés hydrauliques des plantes (disponibilité en azote, sécheresse prolongée). Les capacités d'acclimatation sont sans doute une composante essentielle de l'adaptation à des environnements contraignants

Conclusion 3: les gains de précisions apportés par les méthodes nouvelles permettent de caractériser les phénomènes d'acclimatation des propriétés hydrauliques (conductivité et vulnérabilité) aux conditions de l'environnement qui devront être mieux pris en compte.

4. Le fonctionnement hydraulique des arbres est marqué par une forte saisonnalité. En particulier, la période hivernale, provoquant une embolisation massive dans les feuillus et pas dans les conifères, et la transition hiver-printemps (avec la reprise d'activité cambiale) sont des périodes clés. Peu de recherches ont été consacrées à ces périodes, en dehors des travaux menés à Clermont et de quelques expérimentations ponctuelles sur l'impact de cycle de gel-dégel, ou d'estimation de pressions radiculaires *in situ*.

Conclusion 4: la phase hivernale du fonctionnement hydraulique et surtout la transition hiver printemps mériteraient une attention plus approfondie.

5. Une valorisation complète des informations recueillies ne sera possible que si elles peuvent être intégrées dans des modèles de fonctionnement hydrauliques permettant de simuler les variations de potentiel hydrique en fonction de la position dans les arbres et des contraintes microclimatiques (modulant la transpiration). Un effort de modélisation est nécessaire. Les premiers développements, visant à intégrer des modules hydrauliques dans des modèles structure fonction, doivent être amplifiés, et les outils de modélisation diffusés dans le groupe. Le développement rapide de modules hydrauliques dans les modèles de fonctionnement des arbres est une nécessité, tant pour permettre aux chercheurs intéressés par l'hydraulique de pleinement visualiser les implications de leurs observations en terme de fonctionnement des arbres, que pour enrichir les modèles structure fonctionnement en cours de développement dans différents groupes.

Conclusion 5: un effort important de développement et de diffusion de modèles de fonctionnement hydraulique à différentes échelle dans les plantes est nécessaire;

Enfin, les études de fonctionnement hydraulique ne prennent tout leur sens que si les informations recueillies permettent d'apporter des éléments d'explication du fonctionnement intégré des arbres et de leur croissance. La régulation stomatique semble fortement contrainte par les propriétés hydrauliques (et ca se comprend aisément); de telles contraintes ont été observées entre espèces (avec des fermetures stomatiques à des potentiels foliaires dépendant en partie des degrés de vulnérabilité des espèces à la cavitation), ou à l'intérieur de couronnes (avec des fermetures plus précoces sur les rameaux les plus vulnérables). Cependant, nous n'avons encore aucune base physiologiques pour expliquer les corrélations observées. L'utilisation de l'outil discrimination isotopique de ^{13}C , indicateur de l'efficacité d'utilisation de l'eau, et donc indirectement de la conductance stomatique, intégrées sur des pas de temps divers, permettra peut être de progresser dans cette direction. Les premiers résultats sont encourageants. Enfin, les contraintes exercées par les propriétés hydrauliques sur la croissance sont souvent mises en avant mais rarement testées expérimentalement.

Conclusion 6: une des perspectives les plus enthousiasmantes des recherches sur l'hydraulique réside dans l'analyse plus mécaniste du couplage potentiel entre caractéristiques hydrauliques et régulation de la transpiration, et plus généralement, régulation de la croissance.

Ces quelques perspectives dessinées à gros traits dans ce texte, montrent la richesse potentielle des recherches dans ce domaine, et leurs nombreuses implications. Le groupe "xylème" pourra être le lieu de discussion de ces perspectives, et devra établir des ponts avec les autres écophysiologistes et les modélisateurs pour valoriser ces acquis.