

University of Vermont
USDA-Forest Service
Northeastern Forest Experiment Station

Université Paris Sud
Centre d'Orsay

INRA, Centre de Nancy
Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière

Thèse en Science de la Vie

par

Hervé COCHARD

Vulnérabilité à la cavitation de quelques espèces forestières feuillues et résineuses :
Aspects méthodologiques, importance écophysiologique.

soutenue le 17 décembre 1991 devant la commission d'examen :

MM. B. SAUGIER	Président
P. CRUIZIAT	Rapporteur
H.J. JONES	Rapporteur
G. AUSSENAC	Examineur
A. GRANIER	Examineur

"...admirable series of publications...Overall, the book is well produced with contribution of a uniformly high standard, and I expect the book to be of value to the target of advanced students and research workers in agriculture, botany, crop science, ecology and forestry."

H. G. JONES

"L'auteur propose un ouvrage d'une grande clarté et d'une grande facilité de lecture pour le non spécialiste. D'une grande rigueur scientifique, cet ouvrage de conception moderne, fait le point sur [ces] phénomènes à la lumière des dernières acquisitions scientifiques...En somme un ouvrage bien structuré, bien présenté qui sera d'un réel secours pour les forestiers intéressés par [ces] problèmes."

G. AUSSENAC

"Cet ouvrage est un 'monument'. Il a le mérite essentiel de regrouper en un seul volume l'essentiel des connaissances actuelles dans le domaine embrassé... Quand il le juge souhaitable pour étayer sa présentation, l'auteur n'hésite pas devant quelques incursions dans les disciplines connexes plus 'pointues'... L'iconographie est abondante et de qualité, du moins en ce qui concerne les nombreux schémas et les dessins au trait."

M. BECKER

"Cet ouvrage constitue une très bonne mise au point sur l'essentiel de ce qui est connu dans le domaine... Il mérite d'être facilement accessible à de nombreux chercheurs forestiers."

M. BONNET-MASIMBERT

"Brilliant exposition, tightly argued but kept readable by plentiful recourse to analogies and examples... Highly recommended."

THE TIMES

"... ouvrage rassemblant une information très large et d'une excellente qualité dans un nombre de pages qui a su rester très raisonnable."

J. PARDÉ

"Cet ouvrage de synthèse extrêmement complet permet de combler une lacune dans la littérature sur ce sujet... Cet ouvrage fournit des informations de base aux chercheurs qui travaillent dans le domaine de la forêt, des produits forestiers, de la botanique, de la microbiologie, de la mycologie, de l'écologie et de la biochimie."

F. LE TACON

"...il est peut-être le seul cavitologue, mais il est le plus grand !"

J. LE GOUIS

"... ces diverses techniques ont comme intérêt commun l'espoir de surmonter les contraintes de dimension et surtout de durée que rencontre l'amélioration génétique des arbres."

P. BOUVAREL

"The book is very well produced and admirably illustrated by clear diagrams..."

J. L. MONTEITH

"... the papers in this book do provide a valuable summary of information about the topics covered... this book contains many good, interesting and useful papers..."

P.G. JARVIS

"L'ouvrage contient aussi quelques reproductions d'oeuvres artistiques concernées par le bois à des degrés divers... Un livre digne d'intérêt, pour des raisons multiples. A lire et à garder..."

J.-M. OTTORINI

"Il est encore trop tôt pour dire si ces recherches peuvent déboucher sur des vergers à graines interraciaux commerciaux."

Y. BIROT

"Beautifully and superbly written... It is completely understandable but it has the cadence of impassioned speech. Every page rings of truth. It is one of the best science books - one of the best of any books - I have ever read."

LOS ANGELES TIMES

"L'Auteur suppose a et c vérifiés et déduit de son expérience que pour un volume donné la variance est de la forme D^2H ... Les tests statistiques et les intervalles de confiance employés généralement n'ont donc plus de signification. L'Auteur donne sa théorie de la méthode des moindres carrés pondérés, et l'applique à quelques exemples forestiers."

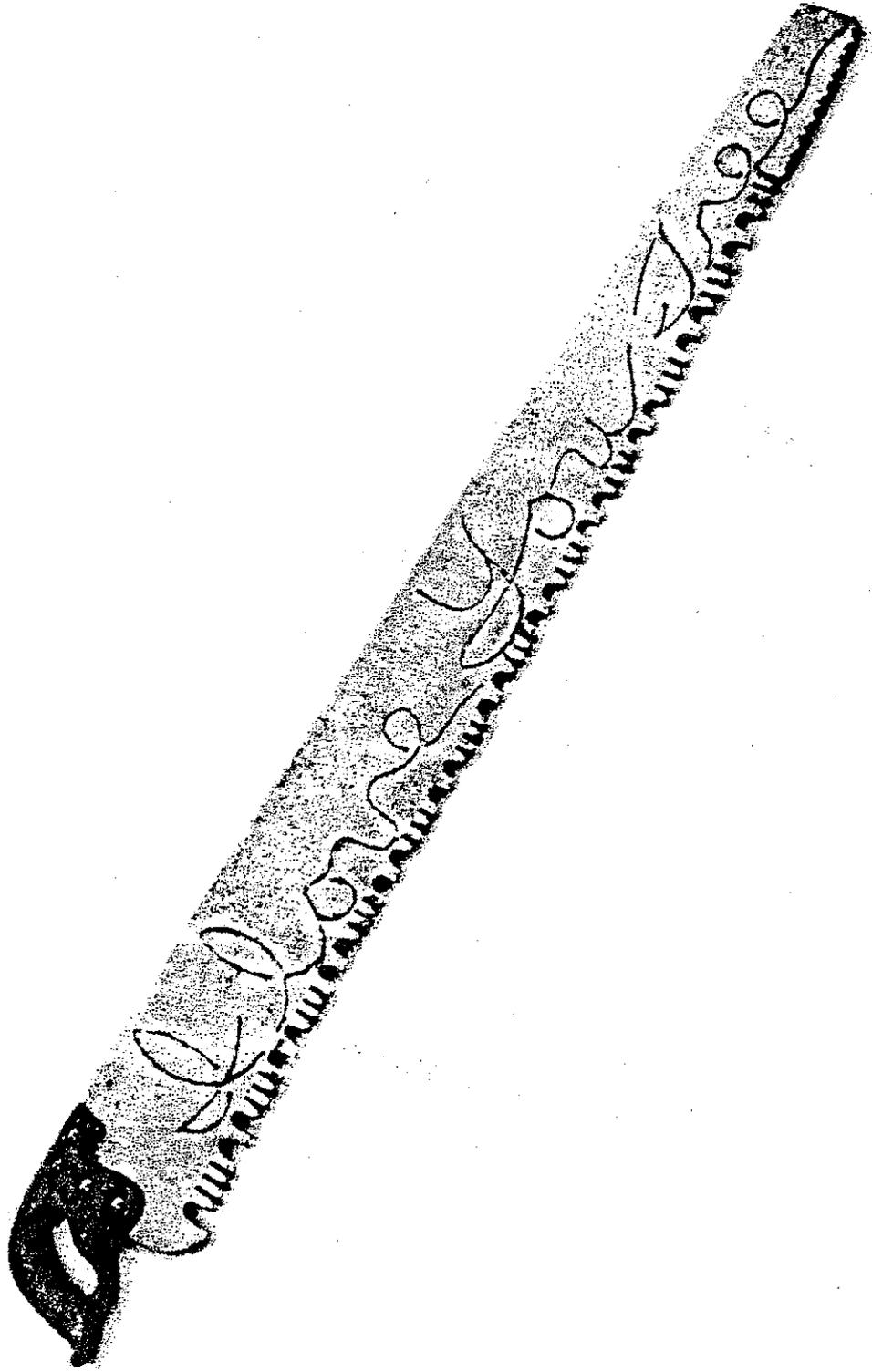
J. BOUCHON

"You will surely enjoy and admire the vigour of his style, his agile and fertile mind, and his protean scholarship... Only one rival comes to mind : T. H. Huxley."

NATURE

A mes parents, à ma famille.

A la mémoire de Marcel Baron.



Remerciements

A l'issue de ce travail, je tiens particulièrement à remercier:

Gilbert Aussenac de m'avoir proposé ce sujet de thèse et imparti beaucoup de son temps pour en assurer un parfait déroulement. Je le remercie également de m'avoir fait part, à de nombreuses reprises, de ses connaissances sur l'Ecophysiologie des essences forestières.

Bernard Saugier pour avoir accepté de présider mon jury de thèse et fait part de ses remarques.

André Granier d'avoir eu la rude tâche d'essayer d'encadrer une partie de mon travail, et de ne pas m'avoir retenu lorsque, d'aventure, je m'égarais au delà des limites de ce cadre.

Pierre Cruiziat pour son amitié, son enthousiasme, ses passionnantes discussions au gré des chemins auvergnats et pour avoir jeté un oeil d'expert (et le bon !) sur mes résultats.

Erwin Dreyer et **Jean-Marc Guehl** pour l'intérêt qu'ils ont toujours manifesté à l'égard de mon travail, et dont les remarques ont toujours été constructives.

Patrick Gross pour m'avoir fait partager, avec patience et désintéressement, ses compétences en électronique et d'avoir permis, toujours à temps, d'épargner la vie de quelques fusibles, d'au moins 2 centrales de mesure et d'un nombre encore indéfini d'ordinateurs.

L'équipe technique (**Bernard Clerc, François Willm, Jean-Marie Desjeunes, Jean-Marie Gioria, Jean-Frédéric Muller**) et administrative (**Jacqueline Bohin, Rosine Gross, Claude Parvé**) du Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière de m'avoir facilité mon travail tant sur le terrain, au laboratoire, que dans les méandres des procédures administratives.

Nathalie Bréda de ne m'avoir jamais refusé une aide ou un service et qui, avec un soupçon d'insistance, aurait réalisé, seule, l'ensemble de mon travail !

Tous mes **Zamis** PIDM, PNDM, PXDM, PEDM et même PUDM pour..., de...? D'être mes Zamis.

Mr IBM pour avoir conçu de si belles machines.

MM Ritchie et **Kerninghan** pour avoir inventé un si beau langage.

Mr Scholander d'avoir doté la science d'une arme si prodigieusement diabolique.

Mr Moulinex pour sa cafetière Type 933 code 110 sans qui nombre de mes journées n'eussent été qu'ombre de mes nuits.

Mimine de m'avoir supporté et donné quelques moments d'évasion lors mes trop peu nombreuses escapades Vendéennes.

Marie Antoinette pour s'être royalement conduite tout au long de ce voyage.

Acknowledgment

I would also like to acknowledge :

Melvin Tyree for introducing me to the world of Cavitation. Without his contribution and skillful assistance this work would not have been conceivable.

Hamlyn G. Jones who accepted to evaluate my work.

John Sperry for initiating me with his technique of embolism measurement.

All the staff of the USDA-Forest service, Northeastern Forest Experiment Station, for having made my stay so pleasant in Vermont.

Jim Davis for entertaining me during this work, and, many years from now, for the interest he will let to this writing.

Table des Matières

Remarques préliminaires	2
PARTIE I : SYNTHÈSE	
Introduction	4
I- Mécanismes de formation de l'embolie	7
A- Le cadre anatomique	7
B- Les mécanismes	8
1- Contrainte mécanique	8
2- Contrainte hydrique	8
3- Contrainte thermique	9
C- Conclusion	9
II- Techniques d'étude des phénomènes de cavitation et d'embolie	10
A- Détection hydraulique de l'embolie	10
1- Techniques de coloration	10
2- Mesure de perte de conductance hydraulique	11
B- Détection acoustique de la cavitation	13
1- L'activité acoustique et son interprétation	13
2- Événement acoustique et cavitation	14
3- Conclusion	15
C- Etablissement des courbes de vulnérabilité	15
III- Importance écophysiological des phénomènes de cavitation et d'embolie	17
A- Embolie hivernale	17
B- Embolie liée à la contrainte hydrique	18
1- <u>Régulation des phénomènes de cavitation</u>	19
a- Architecture Hydraulique	19
- Vulnérabilité à la cavitation	19
- Conductivité hydraulique	19
- Segmentation de l'appareil conducteur	20
b- Régulation stomatique	21
2- <u>Stratégies de réponse à une contrainte hydrique</u>	23
a- Espèces tolérantes	23
b- Espèces évitantes	24
c- Espèces opportunistes	24
d- Conclusion	24
3- <u>Mécanismes de restauration</u>	25
C- Conclusion	26
IV- Perspectives de recherche	27
Références bibliographiques	29
PARTIE II : ARTICLES	

Remarques préliminaires

Cette thèse en Science de la Vie a été délivrée par l'Université Paris-Sud, centre d'Orsay. Le travail expérimental a été réalisé dans les laboratoires suivants:

- University of Vermont, Botany Department et USDA-Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station sous la direction de Melvin T. Tyree,
- INRA, centre de Nancy, Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière sous la direction de Gilbert Aussenac,
- INRA, centre de Clermont-Theix, Laboratoire de Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier, sous la direction de Pierre Cruiziat.

Ce travail est présenté sous la forme d'une **synthèse**, en français, et de 4 **articles** rédigés en anglais. Ces différentes parties se complètent mais certaines répétitions n'ont pu être évitées. Dans la partie synthétique, par souci de clarté et d'homogénéité, nous avons préféré faire référence directement aux **figures** des articles pour appuyer la discussion plutôt qu'au texte. Ces figures seront identifiées par l'article dans lequel elles apparaissent (I,II,III ou IV selon l'ordre de leur présentation) et par leur numérotation respective dans chacun des articles. Certaines figures sont propres à cette synthèse et ne sont référencées que par une seule numérotation.

L'étrange comportement de mes plantes

Les plantes ont parfois un étrange comportement.

Exemple :

Dans mon jardin, j'ai un chêne.

Un chêne !

Depuis quelque temps, j'ai l'impression qu'il sent sa dernière heure arriver.

Il sent déjà le sapin !

J'ai observé que dès que la nuit tombait, il avait peur.

Il a peur dans le noir, comme un enfant.

C'est un arbre poltron, quoi !

La nuit dernière, il y avait de l'orage et, à chaque éclair, je voyais ses branches se hérissier sur son tronc !

Hah!... Hah!...

Tout ça dans un bruit de chêne !

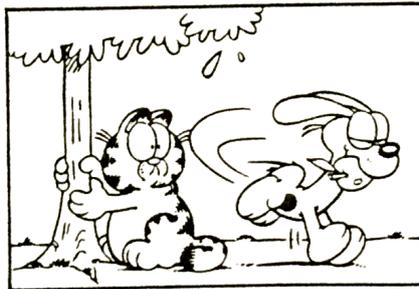
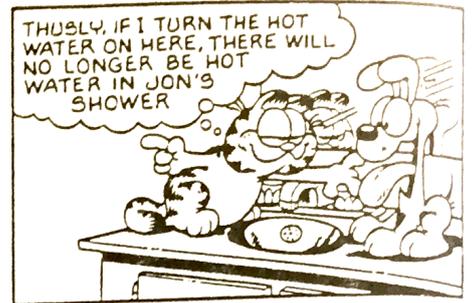
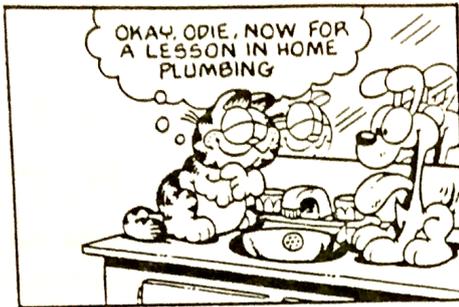
Parce qu'un chêne qui a peur, ca fait du bruit !

C'est comme un claquement de dents... mais dehors !

Ce sont ces glands qui, sous l'effet de la peur, s'entrechoquent !..

Il claque des glands, quoi !

[...]



Partie I

Synthèse

*Je n'ai faite celle-ci plus longue que parce que
je n'ai eu le loisir de la faire plus courte.*

Montesquieu, *Lettres Persannes.*

Introduction

Les premières formes de vie apparues sur terre se sont développées dans l'eau des océans. S'ils ont réussi à coloniser les terres immergées, les êtres vivants sont restés très tributaires de cet élément pour leurs fonctions végétatives ou sexuelles. La teneur en eau de leurs tissus est en général extrêmement élevée (>90%) et leur intégrité est rapidement compromise dès qu'ils subissent une perte en eau même limitée. Le succès des êtres vivants hors de leur milieu aquatique originel est donc, pour partie, étroitement lié aux possibilités qu'ils ont de maintenir leurs tissus au-dessus d'un seuil létal de déshydratation. Les solutions adoptées par les différentes formes de vie terrestres font preuve d'une remarquable diversité.

L'eau et la plante

Les végétaux n'étant pas doués de motricité, ils vont dépendre des conditions hydriques très locales de leur milieu. Ils puisent l'eau qui leur est nécessaire directement dans le sol qui les maintient, grâce à leurs racines. Ces racines sont capables d'extraire l'eau du sol parfois jusqu'à des profondeurs étonnantes, mais surtout jusque dans ses plus petites fissures, grâce à la présence de fines racelles et peut-être aux hyphes des champignons auxquels elles sont associées.

La plupart des fonctions végétatives et sexuelles se réalisant à l'air libre, au-dessus du sol, les plantes doivent être en mesure de transporter l'eau depuis les racines jusqu'aux extrémités de leur appareil aérien. Ce flux vertical d'eau, ou de sève brute, a plusieurs fonctions essentielles. La première, nous l'avons signalé, est de maintenir les tissus dans un état d'hydratation suffisant. Les pertes en eau par les parties aériennes des végétaux sont inévitables car l'air ambiant est en général extrêmement sec comparé aux cellules vivantes. L'eau a donc naturellement tendance à s'évaporer et les cellules sont sujettes à des risques très sérieux de déshydratation. La lutte contre ces risques de perte en eau et le maintien d'une teneur en eau élevée à l'intérieur de la plante ont sans doute été les toutes premières étapes à franchir pour la colonisation des milieux aériens par les êtres vivants. Les tissus de la plante directement en contact avec l'air limitent remarquablement ces pertes en eau. L'écorce des tiges et l'épiderme circulaire des feuilles constituent des barrières très efficaces à la diffusion des molécules d'eau.

Si les pertes en eau subies par les organes aériens représentent des risques potentiels très sérieux, elles sont néanmoins indispensables à la régulation thermique, à l'alimentation carbonée et à la croissance des végétaux. Cette situation paradoxale provient du fait que les plantes puisent leur carbone (un élément essentiel à la synthèse de la plupart des molécules constitutives des êtres vivants) directement dans l'air. Or les propriétés chimiques et physiques de l'eau et du dioxyde de carbone (CO₂) sont telles que l'absorption de l'une est inmanquablement accompagnée de la perte de l'autre. Ces échanges gazeux s'effectuent au niveau de structures très spécialisées : les stomates. Ce sont de fins orifices qui tapissent la surface des feuilles et dont l'ouverture est modulable. Au-dessous de chacun de ces orifices se trouve une cavité délimitée par des cellules dont les parois ne sont plus protégées par un épiderme imperméable, et permettent donc le passage, par diffusion, du CO₂ depuis l'air ambiant jusque dans les cellules chloroplastiques du mésophylle. Mais simultanément à ce flux entrant de CO₂, un flux sortant d'eau prend place. La plante est donc placée face à un dilemme : augmenter l'ouverture des stomates pour favoriser l'absorption de CO₂, ou limiter les pertes en eau en réduisant cette ouverture.

Au delà de ces fonctions purement hydriques, le flux de sève brute a également pour rôle de transporter, vers les

parties aériennes, certaines substances minérales ou organiques dont la source ou la synthèse est dépendante du sol ou des racines.

Le flux de sève vertical apparaît donc essentiel à la survie et à la croissance des végétaux supérieurs. De son efficacité et de sa sécurité va dépendre, en partie, la réussite des plantes en milieu aérien hostile. Les études réalisées jusqu'à présent ont démontré la remarquable adaptation du tissu conducteur de sève à cette fonction, particulièrement chez les arbres où la sève peut alimenter des feuilles situées jusqu'à plus de 100 mètres au-dessus du sol !

Mécanismes de la montée de la sève

La théorie de l'ascension de la sève dans les arbres telle que nous la connaissons actuellement a été établie dès le début de ce siècle par Dixon (1914) et clairement énoncée depuis (voir par exemple les synthèses de Pickard, 1981; Zimmermann, 1983 et Cruiziat et Tyree, 1990). Cette théorie a reçu le nom de "tension-cohésion", car c'est la cohésion des molécules d'eau et les tensions qui se développent dans la sève qui vont être essentielles à son ascension.

Le tissu conducteur de sève est formé de conduits rigides, cloisonnés, donc de dimensions finies, mais qui communiquent librement entre eux à la faveur des très nombreux orifices qui tapissent leurs cloisons. Nous consacrons une partie de ce travail à la caractérisation anatomique du système conducteur des arbres. Un point essentiel de la structure de ce tissu du point de vue de l'ascension de la sève est qu'il va pouvoir contenir des colonnes d'eau **continues** depuis les racines jusqu'aux feuilles. La **cohésion** des molécules d'eau entre elles, et la rigidité des parois des conduits sont alors telles que, si une force est exercée à l'une des extrémités du système, elle sera transmise jusqu'à l'autre. Les forces en jeu dans la montée de la sève sont des **tensions** qui se développent au niveau des sites même d'évaporation de l'eau dans la paroi des cellules de la cavité sous-stomatique.

Cette paroi est constituée de microfibrilles ménageant entre elles des espaces extrêmement fins. Au niveau de ces pores, l'interface entre la phase liquide et la phase gazeuse se fait au niveau de **ménisques** que l'on peut caractériser par leur rayon de courbure. Lorsque, par évaporation, des molécules d'eau passent d'une phase à l'autre, le rayon de courbure des ménisques tend à diminuer, ce qui génère des **tensions capillaires** à leur niveau. Ces tensions sont transmises, du haut vers le bas, au reste de la colonne d'eau jusqu'aux sites d'absorption de l'eau dans les racines. La sève est donc tirée vers le haut, et c'est l'évaporation qui est le moteur de cette ascension. Plus l'évaporation est importante, plus les tensions sont élevées dans les feuilles et peuvent même devenir très largement inférieures à celles créées par le vide (elles sont alors négatives). Le potentiel hydrique, qui mesure l'état de contrainte hydrique dans la plante, montre des valeurs variant fréquemment entre 0 et -3 MPa. Mais la taille des pores des parois évaporatoires est telle que des tensions bien supérieures encore pourraient, en théorie, être supportées par le tissu conducteur des végétaux si d'autres limitations n'existaient par ailleurs.

L'apparition de potentiels hydriques négatifs dans le tissu conducteur des plantes est donc nécessaire à l'ascension de la sève, mais elle est également nécessaire à l'extraction de l'eau du sol. L'eau dans le sol n'est pas toujours libre, elle peut, à la faveur d'une sécheresse par exemple, être également sous tension (potentiel hydrique négatif). Or un flux d'eau passif ne peut aller à l'encontre d'un gradient de potentiel et se fera toujours du point de potentiel le plus élevé au point de potentiel le plus faible. Le potentiel hydrique des racines doit être au plus égal à celui du sol (en d'autres termes, les tensions doivent être plus grandes dans les racines que dans le sol) pour qu'un flux passif d'eau s'opère.

Les risques de cavitation

De par l'intensité des tensions qui s'y développent, l'eau liquide est dans un état **instable** dans les conduits du xylème et peut à tout moment évoluer vers une phase plus stable, gazeuse. Ce changement brusque de phase constitue le phénomène de **cavitation**. Ce passage vers un état de plus grande stabilité se traduit par une relaxation très rapide (de l'ordre de la μ s) des tensions dans le conduit. La sève contenue dans la lumière du conduit cavité se trouve alors à un potentiel hydrique bien supérieur à celui des conduits qui l'entourent. En quelques fractions de secondes (selon les dimensions du conduit) la lumière va se vider de son eau qui ne sera alors occupée que par de la vapeur d'eau à sa tension de vapeur saturante. Si l'eau est alors dans des conditions stables dans le conduit cavité,

il n'en est pas de même pour les autres gaz (N₂, O₂, CO₂ principalement) qui vont progressivement diffuser dans le conduit tant que la pression partielle de ces gaz ne sera pas en équilibre avec les quantités dissoutes dans la sève. A l'équilibre, le conduit sera occupé par une phase gazeuse dont la pression ne pourra être inférieure à la pression atmosphérique (Tyree et Yang, 1992). Le conduit sera alors embolisé. La cavitation et l'embolie sont donc étroitement liées mais représentent chacune des phénomènes très distincts.

Du point de vue du fonctionnement hydrique et hydraulique de la plante, la conséquence immédiate de la cavitation d'un conduit est son inaptitude à véhiculer la sève puisque la colonne d'eau est rompue. Cela signifie donc que l'efficacité du transport de l'eau depuis les racines vers les feuilles est altérée et que si tous les conduits sont amenés à caviter, l'alimentation en eau des parties aériennes ne se fait plus et leur intégrité est alors fortement compromise. Sans aller jusqu'à ce point extrême de dysfonctionnement, la perte d'un certain nombre de conduits tend à augmenter les résistances au transfert de la sève et donc à augmenter l'état de contrainte hydrique dans les parties périphériques de la plante, les feuilles en particulier. On peut alors penser que certaines activités physiologiques sont perturbées.

La gravité des conséquences liées à la cavitation des conduits du système conducteur pour les plantes implique nécessairement l'existence de mécanismes de protection (anatomiques, physiologiques...) qui vont lui permettre de les éviter ou d'y remédier.

Objet de l'étude

L'objet de ce travail est double. Il s'agit d'abord d'établir les risques potentiels qu'encourent certaines essences forestières d'intérêt sylvicole en France face aux risques de cavitation, et d'établir leur degré de *vulnérabilité*.

Cette étude est particulièrement motivée par la compréhension des causes de dépérissements répétés observés en France sur le Chêne pédonculé à la suite d'épisodes de sécheresse. Il est en effet apparu que seule cette espèce montrait des symptômes de dépérissement alors que, dans les mêmes stations, le Chêne sessile, une espèce taxonomiquement très proche, semblait beaucoup plus résistante (Becker et Lévy, 1982 ; Guillaumin *et al* 1982). Des études écophysiologicals antérieures (Dreyer *et al*, 1990 ; Vivin *et al*, 1992) n'ayant pas permis d'établir des différences significatives entre ces deux espèces, nous voulons vérifier l'hypothèse selon laquelle le dysfonctionnement du Chêne pédonculé est d'origine hydraulique et lié à des phénomènes de cavitation.

Il s'agit également d'étudier les risques réels de cavitation qu'encourent des arbres en conditions naturelles au cours des différentes phases de leur période de végétation et particulièrement en relation avec le développement d'une sécheresse édaphique estivale. Cette étude a été réalisée sur des espèces de Chênes.

Ces études doivent nous apporter des informations sur l'importance réelle des phénomènes de cavitation mais également sur les mécanismes ou les stratégies adoptées par les arbres pour y faire face.

Cette synthèse est constituée de quatre parties distinctes. Dans la première nous ferons quelques rappels anatomiques indispensables à la compréhension des mécanismes d'induction de l'embolie. Puis nous porterons un jugement critique sur les méthodologies dont on dispose actuellement pour étudier ces phénomènes. La troisième partie sera une discussion sur l'importance écophysiological des phénomènes de cavitation telle que nous la percevons actuellement. Enfin, nous proposerons quelques perspectives de recherches qui, à nos yeux, méritent d'être développées.

I- Mécanismes de formation de l'embolie

Depuis l'introduction même de la théorie de la tension-cohésion par Dixon en 1914, il a été reconnu que la conduction sous tension de la sève pouvait donner lieu à des phénomènes de cavitation et d'embolie. Avant de passer en revue les différents mécanismes susceptibles d'être à l'origine de ces dysfonctionnements, il nous semble important, dans un premier temps, de préciser rapidement le cadre anatomique dans lequel vont prendre place ces phénomènes.

A- Le cadre anatomique

Plusieurs catégories de cellules constituent le bois : parmi elles on distingue des cellules vivantes (parenchymes, rayons ligneux) et des cellules mortes (vaisseaux, trachéides, fibres). Si les rayons ligneux peuvent jouer un rôle dans les transferts latéraux de la sève brute, nous nous intéresserons uniquement aux cellules mortes, support du flux de sève vertical.

L'anatomie du xylème des conifères est la plus simple. La conduction de la sève n'est assurée que par des trachéides très peu différenciées. Tout au plus, les trachéides formées pendant l'été ont des parois plus épaissies et une lumière plus réduite et joueraient plus un rôle de soutien. Les dimensions de ces trachéides sont assez peu variables, quelques millimètres de longueur et 15-30 μm de diamètre en moyenne (Zimmermann, 1983).

L'anatomie du bois des feuillus témoigne d'un niveau supérieur d'organisation. On assiste à une spécialisation des cellules. Les fibres sont de petites cellules à parois fortement épaissies, elles jouent essentiellement un rôle de soutien. Les autres cellules sont destinées au transport de la sève brute. Les trachéides existent également chez les feuillus et sont assez semblables à celles des conifères. Nous avons montré qu'elles étaient capables d'assurer, seules, une bonne alimentation en eau de branches de chênes excisées (I). Leur rôle dans la conduction de la sève peut donc être important. Seuls certains feuillus en sont dépourvus, le frêne par exemple (C. Cluzeau, communication personnelle). Les vaisseaux sont des structures qui optimisent l'efficacité du transport de la sève. Ils sont constitués de l'empilement d'un grand nombre de cellules élémentaires (les éléments de vaisseau) dont les parois axiales sont résorbées lors de leur différenciation. La résistance au transfert de la sève est donc diminuée. Les dimensions des vaisseaux varient fortement d'une espèce à l'autre et au sein d'un même arbre. Pour les espèces à pores diffus ils ne sont qu'au plus de quelques décimètres de longueur alors que les vaisseaux du chêne, espèce à zone poreuse, peuvent atteindre plusieurs mètres (fig I-2, Zimmermann, 1983).

Que ce soit chez les conifères ou les feuillus, le passage de la sève entre deux conduits de même type s'effectue toujours par des punctuations aréolées (Siau, 1984). Ce sont des orifices dans lesquels seule la membrane primaire des parois est conservée. Cette membrane est poreuse, simple chez les feuillus, mais présente un épaississement central (le tore) chez la plupart des conifères. La taille des pores de cette membrane a fait l'objet de peu d'études. Chez l'érable à sucre ils atteindraient 0.1 μm (Sperry et Tyree, 1988), alors que chez les conifères les pores de la marge sont bien plus larges (1 X 2 μm Siau, 1984). La taille de ces pores est importante à connaître car il semblerait que ce soit à leur niveau que se situe la limite de fonctionnalité des vaisseaux et des trachéides.

Le tissu conducteur des plantes vasculaires est donc un système cloisonné formé de conduits poreux.

B- Les mécanismes

De nombreux mécanismes ont été proposés pour expliquer l'apparition d'embolies dans les conduits du xylème (Pickard, 1981). Un certain nombre d'entre eux ont reçu des preuves expérimentales importantes. Si les notions de cavitation et d'embolie connotent en général un dysfonctionnement d'origine hydrique, ils peuvent être corrélés à d'autres types de contraintes, mécaniques et thermiques en particulier.

1) Contrainte mécanique

C'est le mécanisme le plus trivial. Il se produit à la faveur d'une blessure occasionnée au tissu conducteur. La blessure rompt l'intégrité des vaisseaux ou des trachéides, la sève qu'ils contiennent se trouve alors à un potentiel nul, bien supérieur à celui des tissus environnants. Les tissus endommagés se vident donc rapidement de leur sève. L'étendue de l'embolie est gouvernée par la dimension des conduits du xylème car l'entrée d'air est stoppée par les cloisons transversales des vaisseaux ou trachéides. En effet, la taille des pores de la membrane des ponctuations présentes sur ces cloisons est suffisamment petite pour que les tensions capillaires qui se développent à l'interface air-eau puissent maintenir les ménisques dans un état stable. Les sources de blessure sont nombreuses et fréquentes dans la nature : piqures et morsures d'insectes herbivores ou xylophages, dommages liés au vent, à la grêle, etc. Il faut donc s'attendre à trouver un certain nombre de conduits embolisés dans les feuilles et les tiges, même en l'absence de toute contrainte hydrique.

2) Contrainte hydrique

Les mécanismes d'induction de l'embolie liés aux contraintes hydriques sont ceux qui ont fait l'objet du plus grand nombre d'études. Pickard (1981) distingue deux mécanismes possibles : formation d'une bulle d'air au sein même de la phase liquide (nucléation homogène) ou à l'interface entre la phase liquide et une autre phase, solide ou gazeuse (nucléation hétérogène). Les tensions requises pour engendrer une nucléation homogène dans une colonne d'eau pure (>10 MPa) sont bien au-delà de celles mesurées dans le xylème des plantes. Il est donc probable que les risques de nucléations homogènes ne soient qu'exceptionnels chez les végétaux. Des nucléations hétérogènes sont donc plus vraisemblablement à l'origine de la cavitation des conduits.

Deux types de nucléations hétérogènes ont été discutées par Pickard : celles qui mettent en cause la présence de microscopiques bulles d'air dans des fissures hydrophobiques sur la paroi des conduits, ou celles qui sont liées à la rupture de ménisques air-eau de la membrane des ponctuations. Cette dernière hypothèse, dite du "germe d'air" (*air-seeding*) (Zimmermann, 1983), est celle qui actuellement a reçu le plus de preuves expérimentales. Selon la loi de Jurin (Siau, 1984), la rupture d'un ménisque air-eau interviendra lorsque la différence de pression entre l'air et l'eau excédera la valeur $2T/r$ où r est le rayon du pore retenant le ménisque et T la tension superficielle entre les deux phases. Sperry et Tyree (1988) ont montré qu'en diminuant la tension superficielle de l'eau (par adjonction d'acide oxalique et de calcium) la vulnérabilité à la cavitation était effectivement accrue.

Si l'hypothèse du germe d'air est la bonne, alors créer une différence de pression au niveau d'un ménisque en développant une tension dans la phase aqueuse ou en appliquant une surpression dans la phase gazeuse doit produire les mêmes effets (Tyree et Sperry, 1989). En insufflant de l'air sous pression dans les conduits d'Erable, Sperry et Tyree (1988) ont confirmé cette hypothèse. Nous l'avons également confirmée en suivant l'évolution de la conductance de branches soumises à des compressions pneumatiques (fig IV-2 et IV-3). Les courbes de vulnérabilité ainsi dressées par pression sont très semblables à celles obtenues par tension. Dans notre expérimentation, les possibilités de cavitations homogènes ou liées à la présence de bulles d'air piégées dans des fissures sont nulles car elles requièrent la présence de tensions dans la phase aqueuse. Les courbes de vulnérabilité en tension et en pression étant semblables, on peut conclure que l'hypothèse du germe d'air suffit à expliquer le développement de l'embolie dans les tissus conducteurs.

La taille des pores de la membrane des ponctuations chez l'Erable est comparable à celle prédite par la loi de Jurin (Sperry et Tyree, 1988). En revanche les pores de la marge chez les conifères correspondent à une différence de pression prédite bien inférieure à celle induisant réellement de la cavitation. Il semble que chez ces conifères le mécanisme soit différent. Ce n'est pas la taille de ces pores qui est déterminante mais la rigidité des fibres de cette marge (Sperry et Tyree, 1990). L'entrée d'air ne serait pas due à la rupture d'un ménisque mais à la rupture de ces ligaments.

3) Contrainte thermique

L'importance des phénomènes thermiques (basses températures) sur le développement de l'embolie n'est encore documentée que pour un faible nombre d'espèces.

Sperry *et al.* (1988a) ont montré chez l'Erable à sucre le développement progressif d'une embolie hivernale très importante dans le xylème. L'embolie se développe à la faveur de températures très faibles (-20 à -30 °C) et est surtout localisée aux faces des branches exposées aux rayons du soleil. Ces auteurs pensent que le mécanisme d'induction de l'embolie fait intervenir, chez cette espèce, des phénomènes de **sublimation** de la sève. Les vaisseaux sont donc progressivement vidés de leur sève.

Le déterminisme de formation de l'embolie hivernale chez les Chênes est tout autre. Nous avons en effet constaté (fig I-5 et II-6) qu'une embolie presque totale apparaissait très rapidement (en une nuit !) suite aux premières gelées de l'automne et pour des températures peu négatives (> -6 °C). Nous pensons que les bulles d'air qui se forment dans la sève gelée des vaisseaux du Chêne sont suffisamment grosses pour ne pas se dissoudre spontanément lorsque la sève dégèle. Les tensions dans le xylème n'étant pas nulles (rameaux encore feuillés), ces bulles d'air vont pouvoir s'étendre, et en peu de temps complètement occuper la lumière des vaisseaux. Nous avons vérifié expérimentalement, en conditions de laboratoire, qu'une réduction très nette de conductance était notée dans une branche ayant subi un cycle gel-dégel (fig I-6). Just et Sauter (1991) ont démontré de plus que, chez le Peuplier, une embolie n'était induite dans les vaisseaux à la suite d'un cycle gel-dégel que si l'eau présente dans les vaisseaux contenait des gaz dissous.

Les trachéides des conifères semblent en revanche beaucoup plus résistantes aux basses températures. Nous n'avons noté aucune perte significative de conductivité dans les rameaux d'un certain nombre de conifères après un hiver moyennement rigoureux. Ceci peut être lié à la taille même de ces trachéides, et donc des éventuelles bulles d'air qui peuvent s'y former, ainsi qu'au développement de pressions positives dans la sève lors de sa congélation (Robson et Petty, 1987).

C- Conclusion

Les mécanismes d'induction de l'embolie dans les conduits du xylème soulignent leur étroite relation avec l'anatomie de ces structures. La taille des cellules semble importante à considérer pour expliquer la formation de l'embolie hivernale. En revanche, c'est à une toute autre échelle que l'on doit rechercher le déterminisme des cavitations induites par une contrainte hydrique. C'est, suivant l'hypothèse du germe d'air, la taille des pores de la membrane des punctuations et la rigidité de cette membrane qui est déterminante. Contrairement à l'idée souvent admise, il n'existe aucune relation évidente entre la taille d'un conduit et sa vulnérabilité à la cavitation induite par contrainte hydrique. Des conifères (Pin sylvestre) se montrent **plus** vulnérables que certains feuillus à zone poreuse (Chêne sessile) par exemple. En revanche, il semble qu'**au sein d'un même tissu conducteur**, une certaine relation taille/vulnérabilité puisse être établie. Les trachéides de printemps sont plus vulnérables que celles formées pendant l'été par exemple. Deux phénomènes peuvent expliquer une telle relation. D'un point de vue purement statistique, si la distribution de la taille des pores est gaussienne, augmenter le nombre de pores (conduits plus grands) tendra à augmenter la taille du plus gros pore de la distribution. Or, c'est précisément par le plus gros de ces pores que le ménisque air-eau rompt en premier. Des questions de différenciation cellulaire peuvent également être évoquées. Il est en effet possible que la croissance plus rapide qui caractérise les cellules formées au printemps conduise à une plus grande porosité.

Enfin, une autre conséquence de l'hypothèse du germe d'air et de la loi de Jurin est que le paramètre hydrique qui détermine le degré d'embolie d'un tissu conducteur est le potentiel hydrique **minimum** jamais subi par le tissu en question. C'est l'évolution de ce paramètre qui est pertinente pour les études liées aux phénomènes de cavitation et d'embolie.

II- Techniques d'étude des phénomènes de cavitation et d'embolie

Introduction

Dans le chapitre introductif nous avons montré que deux événements principaux caractérisaient les phénomènes de cavitation et d'embolie : la rupture brusque d'une colonne d'eau sous tension et le passage d'une phase aqueuse à une phase gazeuse dans la lumière des vaisseaux. Les techniques d'étude de la cavitation et de l'embolie se sont développées autour de ces deux particularités. Le phénomène de cavitation peut être caractérisé par les émissions acoustiques produites lors de la rupture de la colonne d'eau et l'embolie par son effet sur les propriétés hydrauliques du tissu conducteur.

Dans ce chapitre, nous discuterons des techniques employées au cours de ce travail : détection ultrasonique de la cavitation, perte de conductivité liée à l'embolie et techniques de colorations du système conducteur. Nous analyserons également les diverses méthodologies d'établissement des courbes de vulnérabilité. Il ne s'agit pas ici de présenter en détail les méthodologies utilisées (on se référera à ce sujet aux parties méthodologiques des articles en annexes et à la bibliographie) mais plutôt de porter un jugement critique sur ces différentes techniques et d'en présenter les principales limites.

A- Détection hydraulique de l'embolie

Les conduits embolisés étant inaptes à la conduction de la sève brute, elles augmentent la résistance au transfert de l'eau dans le xylème. On peut donc estimer l'étendue de l'embolie d'un tissu soit en matérialisant ses parties conductrices, à l'aide d'un colorant spécifique, soit en évaluant la perte de conductance hydraulique qu'elle occasionne.

1- Techniques de coloration

Il s'agit de colorer, à l'aide d'une substance spécifique injectée de façon non perturbatrice, les voies de passage de la sève dans le tissu conducteur. Il s'agit donc de trouver un colorant, miscible à l'eau, qui puisse être librement véhiculé dans les conduits fonctionnels du xylème. Nous avons utilisé trois colorants : Rouge Congo, Safranine O et Fuschine Acide pour des colorations effectuées *in situ* ou sur segments excisés. A la suite de ces diverses colorations, il est apparu que ces produits ne répondaient pas à toutes les exigences précédemment énoncées.

Le Rouge Congo semble circuler librement dans les vaisseaux mais non dans les trachéides vasocentriques des Chênes qui entourent ses vaisseaux. Il s'est cependant révélé adéquat pour mettre en évidence la présence de thylles dans les vaisseaux de Chêne (fig I-3 et I-4) puisque seuls les vaisseaux libres de thylles sont colorables.

La Fuschine et la Safranine colorent à la fois les vaisseaux et les trachéides mais leur circulation n'est pas libre: il semble qu'elles doivent d'abord saturer des "sites de fixation" sur les parois avant de pouvoir progresser plus avant dans les conduits du xylème. Nous avons en effet constaté que l'estimation du volume coloré dans une branche ou un tronc est bien inférieure au volume de colorant absorbé. Il faut donc perfuser suffisamment longtemps un échantillon pour espérer colorer tout son système conducteur, sinon, seuls les plus gros conduits fonctionnels risquent d'être mis en évidence par le colorant. Cela résulte du fait que le flux de sève y est plus important et que le rapport du volume interne à la surface des parois est bien plus faible dans les trachéides que dans les vaisseaux. Pour ces différentes raisons, les colorations que nous avons effectuées *in situ* sur des troncs de Chênes annelés doivent être analysées avec précautions. Il est en effet apparu que seul le cerne de l'année était coloré, mais c'est aussi dans ce cerne que l'on trouve les seuls vaisseaux fonctionnels, le reste de la conduction étant assuré par des trachéides vasicentriques sur l'ensemble de l'aubier. Des mesures indépendantes de flux de sève (Granier, non publié) montrent en effet que les parties profondes de l'aubier assurent une part non négligeable du flux total. Les colorations effectuées sur de petits segments excisés sont en revanche beaucoup plus riches d'enseignements. En respectant certaines règles lors de l'excision du segment (voir paragraphe suivant) et en le perfusant sous une faible tension (pour ne pas résorber l'embolie) on peut espérer colorer toutes les parties effectivement conductrices du xylème.

En conclusion, par rapport aux autres méthodes utilisées pour étudier l'embolie, les techniques de coloration permettent de localiser l'embolie dans un tissu conducteur. Il a ainsi été possible de montrer que, chez les conifères, les trachéides de printemps sont plus vulnérables que les trachéides formées pendant l'été (III, Sperry and Tyree, 1990), ou que chez l'Erable à sucre l'embolie hivernale se développe préférentiellement sur les faces des branches exposées aux rayons du soleil (Sperry *et al.*, 1988b). Ce sont donc des méthodes simples et complémentaires d'autres techniques de quantification de l'embolie, la mesure de perte de conductance hydraulique en particulier.

2- Mesure de perte de conductance hydraulique

Sperry (1985) fut le premier à avoir l'idée de quantifier l'embolie d'un tissu conducteur via son effet sur la perte de conductance hydraulique. Le principe est simple : il consiste à mesurer le flux d'eau qui traverse un segment végétal en présence d'une faible pression hydrostatique (typiquement moins de 0.01 MPa, ou 1m d'eau) puis de mesurer, sur le même échantillon, le flux à pleine saturation, c'est-à-dire lorsque l'embolie a été totalement résorbée par des perfusions successives sous haute pression (0.1, 0.2 MPa) (voir fig 1 et articles I II et III pour détails). On exprime alors l'embolie par le pourcentage de perte de flux ou, ce qui est équivalent, par le pourcentage de perte de conductance (ou de conductivité) hydraulique dans chaque segment. C'est donc une mesure destructrice qui, en théorie, peut être appliquée à n'importe quelle partie du système conducteur d'un arbre, du tronc aux nervures des feuilles.

Si le principe est simple, sa mise en oeuvre et son interprétation soulèvent de nombreuses questions. Tout d'abord, un tissu conducteur peut-il montrer naturellement une perte significative de conductance tout en étant à sa pleine fonctionnalité ? Prenons par exemple le cas des Chênes tempérés, dont nous avons montré que les vaisseaux produits pendant l'année s'embolisent dès les premières gelées de l'automne, et qui ne semblent pas en mesure de restaurer leur système conducteur au printemps (fig I-5 et II-6). Il faut donc s'attendre, chez ces espèces, à trouver dans les branches âgées de plus d'un an une certaine embolie naturelle indépendante de toute contrainte hydrique subie par l'arbre. Il est même probable que sur les parties les plus âgées de l'arbre, la perte de conductance ainsi mesurée par cette méthode soit très élevée en raison du nombre important de vaisseaux embolisés par rapport à celui produit pendant l'année courante. C'est une des raisons pour lesquelles nous avons mesuré les pertes de conductance chez les Chênes uniquement dans les pétioles et les pousses de l'année.

D'autres problèmes peuvent être liés à la possibilité de resaturation des éléments conducteurs embolisés. En effet, de nombreuses espèces feuillues développent des thylls ou gommés qui obstruent la lumière des vaisseaux embolisés. Chez les Chênes nord-américains, nous avons montré (fig I-3 et I-4) que les vaisseaux embolisés à l'automne étaient colonisés par des thylls l'année suivante. Nous ne savons cependant pas dans quelle mesure et avec quelle rapidité des vaisseaux cavités à la suite d'une contrainte hydrique estivale peuvent devenir obstrués par des thylls. Un autre problème que nous avons rencontré est celui de l'aspiration des tores des ponctuations chez les conifères. Il semble

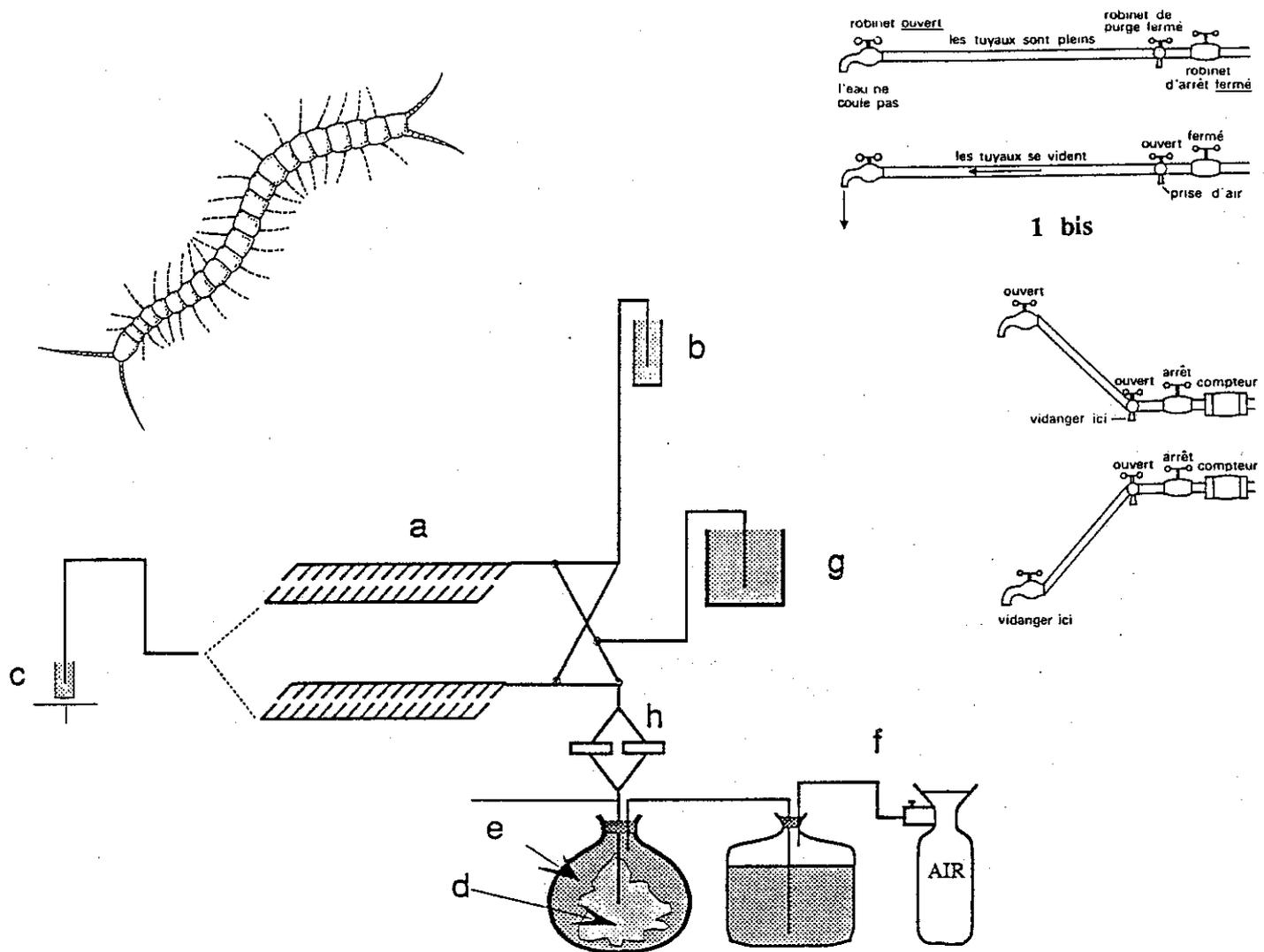


figure 1 : Schéma du dispositif de mesure des pertes de conductances hydrauliques dues à l'embolie (Sperry *et al*, 1988a). Les échantillons (pétioles ou segments de tiges) sont excisés sous l'eau et ajustés dans des tuyaux en plastique des rampes de conductivité ou millepattes (a). Les rampes sont placées dans un bac rempli d'eau à température connue (non représenté). 30 échantillons peuvent ainsi être analysés. Le flacon (g) sert de réservoir d'eau distillée pendant cette phase d'installation. Chaque échantillon est en contact avec deux réservoirs, l'un en hauteur (b) l'autre en contre-bas (60 cm) sur une balance analytique (c). Connaissant la pression P hydrostatique à laquelle est soumise chaque spécimen (hauteur de la colonne d'eau entre les deux réservoirs) et le flux F d'eau qui traverse chacun des échantillons, on peut mesurer leur conductance hydraulique initiale $K_i = F/P$. La seconde partie de la méthode consiste à resaturer le système conducteur de tous les échantillons afin de connaître leur conductance hydraulique maximale K_m . Ceci est réalisé en perfusant sous une pression de 0.1 MPa les échantillons avec de l'eau distillée, dégazée et acidifiée maintenue dans un ballon de plage (d) en suspension dans un grand réservoir plein d'eau (e). L'eau autour du ballon est comprimée à 0.1 MPa par le dispositif (f). L'eau de perfusion est de plus filtrée à 0.22 μm (h) à l'entrée du dispositif. Suite à une première perfusion de 20 min, on mesure la nouvelle conductance de chacun des échantillons dans les mêmes conditions que celles utilisées lors de la mesure de K_i . On répète alors le cycle perfusion 20 min / mesure conductance jusqu'à ce que la conductance devienne maximale. L'embolie est alors calculée par la perte de conductance hydraulique $1 - K_i/K_m$.

figure 1 bis : Détail de l'appareil et principe du fonctionnement. Selon Pierre Auguste, *La plomberie*, ENCYCLOPÉDIE PRATIQUE DU BRICOLAGE, Le Livre de Poche, 1979.

en effet que lorsqu'une branche de conifère est soumise à une contrainte hydrique poussée, on ne puisse que partiellement resaturer son tissu conducteur. On peut se rendre compte de ce problème en examinant les relations entre la conductivité hydraulique après resaturation et le diamètre de l'échantillon (figure III-2). La relation est linéaire (en représentation log-log) pour des spécimens peu stressés, mais, pour certaines espèces, les échantillons fortement déshydratés s'écartent significativement de cette relation. Sperry et Tyree (1990) attribuent ce problème à une aspiration irréversible des tores sur la paroi des ponctuations aréolées diminuant ainsi la conductance hydraulique de l'échantillon à pleine saturation. Néanmoins, à partir des relations établies pour les échantillons peu stressés, nous avons pu calculer, *a posteriori*, la conductance théorique à pleine saturation des échantillons stressés connaissant leur diamètre. Ces deux phénomènes (développement de thylles, aspiration des tores) peuvent conduire à sous-estimer la conductance hydraulique à pleine saturation et donc à sous-estimer l'embolie.

Une dernière difficulté est liée à la préparation des échantillons en vue de la mesure de leur perte de conductance. Il faut tout d'abord s'assurer qu'aucune embolie n'est induite artificiellement lors de l'excision des échantillons. En effet les branches coupées sur l'arbre étant toujours sous tension, il faut s'attendre à ce que de l'air soit aspiré dans les vaisseaux depuis le point d'excision et au maximum jusqu'à la première cloison transversale rencontrée dans la lumière de chacun des vaisseaux. Il est donc important de connaître la longueur maximale atteinte par ces vaisseaux pour pouvoir utiliser les parties non contaminées lors de la coupe. Nous avons montré (fig I-1 et I-2) que les vaisseaux des Chênes étaient très longs dans les parties âgées (plusieurs mètres), plus courts dans les pousses de l'année (quelques décimètres tout au plus). C'est pour cette autre raison que nous avons mesuré l'embolie, chez ces espèces, uniquement dans les pétioles et la partie terminale des pousses de l'année (excisés sous l'eau) sur des branches âgées en général de plus de deux ans. Ce problème ne se pose pas pour les conifères puisque les trachéides sont au maximum de quelques millimètres de longueur ce qui localise l'embolie induite dans une portion très restreinte de l'échantillon.

Compte tenu de leurs dimensions, de nombreux vaisseaux d'espèces feuillues sont ouverts (c'est-à-dire sans cloison transversale) sur un échantillon de 2-3 cm de longueur. Nous le vérifions aisément en insufflant de l'air sous basse pression (0.1 MPa) à l'une des extrémités du spécimen et en notant l'apparition de bulles d'air à l'autre extrémité, ou par le fait qu'un "flush" d'eau distillée de quelques secondes nous suffit en général à restaurer 90% de la conduction d'un échantillon entièrement embolisé. Ceci signifie qu'il suffit d'exercer à l'une des extrémités une pression légèrement supérieure à la pression capillaire se développant dans chaque vaisseau embolisé pour expulser les bulles d'air qu'il contient. Selon la loi de Jurin, on peut prédire, en première approximation, que des pressions équivalentes à des colonnes d'eau d'au moins 3 m, 1 m et 10 cm seront suffisantes pour dé-emboliser des capillaires de diamètre 10, 30 et 300 μm respectivement. La pression hydrostatique sous laquelle se fait la mesure de la conductance hydraulique initiale des échantillons ne doit pas excéder ces valeurs limites au risque de sous-estimer l'embolie du xylème. Les mesures de conductance hydraulique ont été effectuées, dans ce travail, avec une pression équivalente à 60 cm d'eau environ, ce qui correspond à un diamètre maximal de 50 μm , supérieur au diamètre moyen des vaisseaux de Chêne dans la pousse de l'année (Tableau I-1). Réciproquement, des pressions capillaires égales à ces colonnes d'eau se développent dans les cellules de ces tailles respectives. L'embolie risque donc de se résorber naturellement et ce d'autant plus vite que les cellules embolisées auront un plus faible diamètre. On peut donc se demander si une dissolution de l'embolie n'intervient pas pendant ou avant la mesure de conductance. On risque alors de sous-estimer le degré d'embolie. Certaines observations semblent soulever l'importance de ces phénomènes (Simonin, 1991). Pour des tissus conducteurs constitués de petits vaisseaux (petits pétioles par exemple), la mesure de la conductance initiale doit donc être effectuée rapidement après que les échantillons aient été excisés, à moins d'être en mesure de les maintenir sous une tension hydrostatique annulant la pression capillaire avant la mesure.

En conclusion, la méthodologie développée par Sperry se montre, à l'usage, techniquement et pratiquement simple à mettre en oeuvre. Lorsque suffisamment de précautions ont été prises, elle nous a permis d'obtenir des résultats très reproductibles. Selon le dispositif et le matériel végétal utilisés, de très nombreux échantillons peuvent être analysés au cours d'une journée d'expérimentation. Enfin, et surtout, elle repose sur la mesure d'un paramètre primordial dans la définition de l'état hydrique d'un tissu conducteur : la conductance hydraulique. C'est à nos yeux une méthode de référence à laquelle les autres techniques, détection acoustique en particulier, pourront être comparées.

B- Détection acoustique de la cavitation

L'utilisation des émissions acoustiques pour l'étude des contraintes internes se développant dans les matériaux a fait l'objet de nombreux travaux. Milburn (1973) fut le premier à appliquer cette technologie à l'étude des phénomènes de cavitation chez les plantes. La rupture de la colonne d'eau sous tension dans l'élément conducteur de sève s'accompagne d'une forte libération d'énergie dont une partie est produite sous forme d'émissions acoustiques. Le spectre des fréquences émises est très large, depuis le domaine audible jusqu'aux fréquences ultrasoniques. L'utilisation des fréquences audibles (Milburn, 1973) pose d'évidents problèmes pratiques alors qu'en domaine ultrasonique (Tyree et Dixon, 1983) l'expérimentation est facilitée. Dans ce travail, nous avons employé un "4615 Drought Stress Monitor" (Physical Acoustic Corp), (4615DSM) un compteur à ultrasons filtrant les fréquences des émissions acoustiques entre 100 et 300 kHz ce qui, selon Tyree et Sperry (1989b), correspondrait aux fréquences ultrasoniques spécifiquement liées aux phénomènes de cavitation dans les cellules conductrices. Nous avons utilisé cet appareil sur différentes espèces ligneuses : conifères (III), Chênes (I et non publié) et Noyer (non publié). La détection acoustique de la cavitation semble donner de bon résultats pour les conifères mais l'interprétation des profils acoustiques est bien plus délicate pour les feuillus. La discussion à suivre portera sur la pertinence et le bien fondé de cette méthode d'étude ainsi que sur les performances du "Drought Stress Monitor".

1- L'activité acoustique et son interprétation

La possibilité de mettre en évidence des phénomènes de cavitation par voie acoustique est attrayante à plus d'un titre. C'est en effet une méthode non destructrice, très peu perturbatrice et qui de plus est très simple à mettre en oeuvre. Ceci explique sans doute pourquoi de nombreux laboratoires se sont investis dans cette voie de recherche au cours de ces dernières années. Grâce à cette technique, il est possible de quantifier "l'activité acoustique" d'un matériel végétal en un endroit et à un instant donnés. Par "activité acoustique" nous entendons le nombre d'émissions acoustiques perçues par un compteur (ultra)sonique en un temps donné. Se pose alors le problème de la signification spatiale et temporelle de cette activité acoustique et des paramètres pouvant l'affecter.

Une première source de variations est liée à l'appareillage lui-même et à son installation sur le matériel végétal. Un compteur acoustique est généralement constitué de trois parties : (1) un transducteur qui transforme le signal acoustique en un signal analogique, c'est lui qui est mis en contact avec le végétal ; (2) un système d'amplification et de filtration de ce signal analogique, et (3) un dispositif de traitement et de comptabilisation des signaux. Le 4615DSM ne comptabilise que les signaux analogiques qui, après amplification, ont un voltage supérieur à une valeur seuil (1 Volt). Le réglage du taux d'amplification a une conséquence immédiate sur l'activité acoustique. Il est donc important de travailler à amplification constante au cours d'une expérimentation et d'étalonner les différents appareillages (transducteurs et systèmes d'amplification) pour qu'un même événement acoustique soit traduit par un même signal analogique. Il semblerait de plus que la température ait un rôle non négligeable sur les performances de ces appareils (Tyree, communication personnelle). L'activité acoustique va aussi dépendre du "couplage" acoustique entre le transducteur et le végétal. La force avec laquelle est appliqué le transducteur peut être une source de variabilité. Nous l'avons maintenue constante au cours de nos expérimentations soit à l'aide d'une ressort de constante élastique connue, soit en appliquant une pression pneumatique produisant une force équivalente.

Nous pensons également que les caractéristiques anatomiques du bois au contact du transducteur sont à l'origine d'une source importante de variabilité de l'activité acoustique. Le 4615DSM ne perçoit les émissions acoustiques que dans un volume très restreint autour du transducteur (fig III-6, Tyree et Sperry, 1989a, Jones et Pena, 1986). Le nombre de cellules présentes dans ce volume, lié au diamètre de la branche ou du tronc sur lequel est appliqué le transducteur et à la densité des cellules, influence donc fortement l'activité acoustique perçue par le transducteur.

Au-delà de la variabilité liée à l'instrumentation et à l'échantillonnage spatial, à laquelle on peut envisager d'apporter des corrections (standardisation de la mesure, calibration des appareillages, relativisation des données, etc), il nous apparaît important de prendre en compte la variabilité temporelle de l'activité acoustique. Nous avons en effet montré qu'une branche de Chêne (fig I-8) ou de conifère (fig III-1) soumise à une déshydratation dans des conditions d'évapotranspiration constantes présentait un profil d'activité acoustique d'une grande variabilité. L'activité acoustique varie donc avec l'état hydrique de la plante mais de façon irrégulière. Lorsque les conditions environnementales sont fluctuantes, cette variabilité est encore accrue. De façon générale, l'activité acoustique augmente avec le pouvoir évaporant de l'air.

En conclusion, l'activité acoustique produite par un tissu conducteur et enregistrée par un compteur sonique est sujette à une source de variabilité telle qu'elle ne peut, à nos yeux, constituer un paramètre écophysologique suffisamment précis pour être retenu. Tout au plus peut-elle indiquer qu'un organe végétal est stressé (ce qui en soi est une information importante, en vue d'une irrigation contrôlée par exemple) mais qui ne nous semble pas révélateur de l'état de contrainte hydrique de l'organe en question. Pour prendre un exemple extrême, deux branches, l'une parfaitement hydratée, l'autre sèche, auront la même activité acoustique (nulle!). La méthode acoustique, contrairement à l'approche hydraulique, ne peut intégrer les dysfonctionnements ayant eu lieu dans le passé récent de l'organe.

En revanche, les profils cumulés d'émissions acoustiques tels que ceux que nous avons établis sur conifères (fig III-4 et III-5) nous paraissent beaucoup plus riches d'informations parce qu'ils sont comparables aux profils de pertes de conductance hydraulique et donc corrélés à l'état de contrainte hydrique dans le végétal. L'établissement de ces profils suppose la déshydratation complète d'un tissu conducteur initialement à sa pleine fonctionnalité de façon à connaître le nombre total cumulé d'émissions acoustiques. Le caractère non destructeur de la méthode acoustique nous semble, dans ces conditions d'utilisation, remis en cause.

2- Evènement acoustique et cavitation

Un des prérequis de base de la méthode acoustique de détection des phénomènes de cavitation est qu'il existe une corrélation entre les évènements acoustiques et la cavitation. Pour que cette technique mette en évidence le dysfonctionnement hydraulique d'un tissu conducteur, il faut de plus que ces émissions acoustiques soient corrélées à la cavitation des conduits du xylème. Enfin, pour espérer quantifier le dysfonctionnement hydraulique, la méthode doit permettre d'individualiser un signal acoustique provenant de la cavitation d'un vaisseau de celui produit par une trachéide, la perte de fonctionnalité d'un vaisseau ayant, quantitativement, des conséquences hydrauliques bien plus importantes.

La liaison émission acoustique/cavitation a fait l'objet de nombreuses publications (Tyree *et al.*, 1984 ; Sandford et Grace, 1985 ; Tyree et Dixon, 1986) et est globalement acceptée par les auteurs.

En comparant les courbes de vulnérabilité obtenues par les méthodes acoustique et hydraulique sur le Chêne rouge, nous avons démontré qu'un grand nombre d'émissions acoustiques était produit alors qu'aucune perte de conductance n'était encore détectée (fig I-8). Nous avons observé les mêmes phénomènes chez les Chênes européens (non publié). Chez ces espèces, toutes les émissions acoustiques ne sont donc pas corrélées à la cavitation de cellules jouant un rôle effectif dans la conduction de la sève. Nous avons attribué ces évènements acoustiques à des phénomènes de cavitation produits par des fibres ou autres cellules non conductrices. En revanche, pour les conifères, nous avons démontré que la corrélation entre les deux méthodes était en général bonne (fig III-4), ce qui tend à montrer qu'elles mesurent toutes deux les mêmes phénomènes. Il est toutefois important de noter que même chez ces conifères, un nombre élevé (plusieurs milliers) d'émissions acoustiques sont produites avant qu'aucune perte de conductance hydraulique ne soit notée. Mais ce nombre est négligeable comparé aux quelques millions produits en fin de déshydratation. Ceci souligne une fois de plus la nécessité de comparer un nombre d'émissions acoustiques au nombre total produit par un tissu en fin de déshydratation et donc de raisonner en cumul relatif d'émissions acoustiques.

Pour déterminer si le 4615DSM permettait de distinguer des émissions acoustiques produites par différents types de cellules, nous avons essayé d'éliminer les émissions acoustiques produites par des cellules ayant un rôle nul ou faible dans la conduction de la sève des espèces feuillues (c'est-à-dire fibres et trachéides). Notre hypothèse de travail était que l'amplitude des ondes acoustiques (et donc des signaux analogiques) était corrélée à la taille des conduits (Ritman et Milburn, 1988). Sachant que ne sont comptabilisés par le 4615DSM que les signaux ayant une amplitude supérieure à une valeur seuil, si l'on diminue progressivement l'amplification on ne doit conserver les émissions acoustiques que de conduits de plus en plus gros. Nous avons réalisé l'expérience sur coupes transversales de branches de Chênes et de Noyer, suffisamment fines (2-3 mm) pour que l'intégrité d'aucun vaisseau n'ait été conservée. On est ainsi certain que les émissions acoustiques ne sont pas produites par des vaisseaux mais par d'autres cellules faiblement conductrices. Les résultats sont représentés sur la figure 2. Nous avons constaté que le nombre total d'émissions acoustiques diminuait évidemment avec l'amplification mais, et même aux niveaux d'amplification les plus faibles, le nombre d'émissions acoustiques produites est demeuré d'un ordre de grandeur

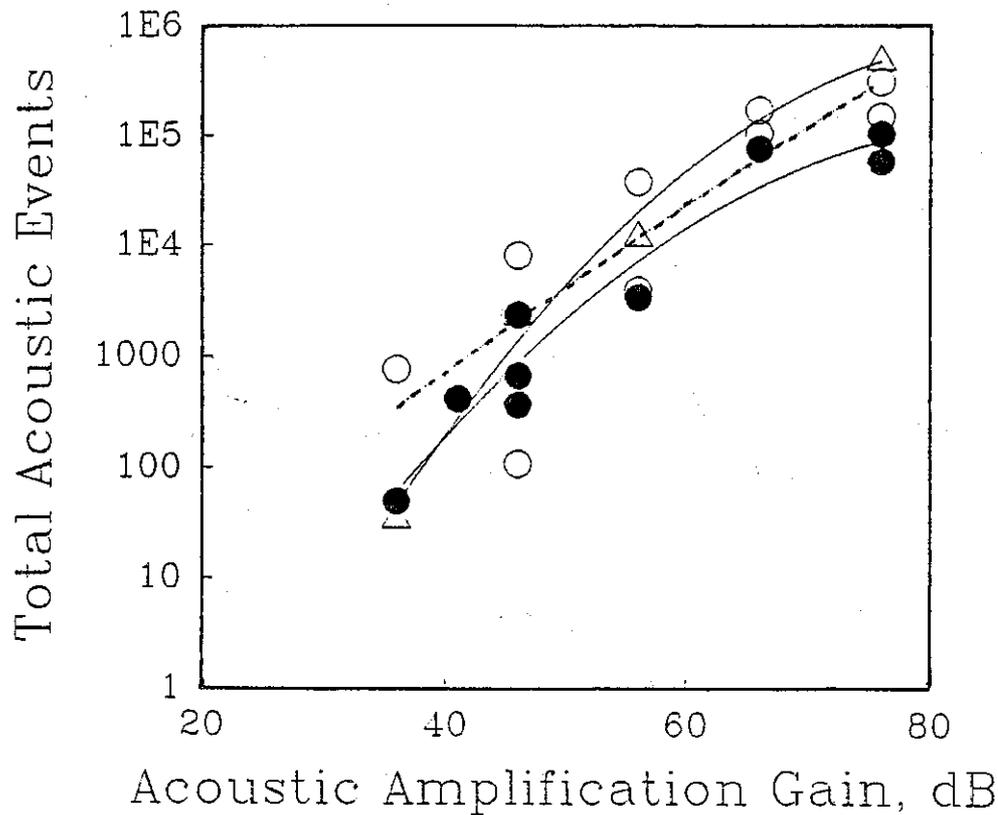


figure 2 : Effet de l'amplification du signal acoustique (dB) sur le nombre d'émissions acoustiques produites en fin de déshydratation de tissus initialement à saturation. Cette expérience a été réalisée (1) sur des rondelles (2-3 mm d'épaisseur) prélevées sur des tiges de 1 an de Chêne sessile (cercles blancs) et de Noyer (triangles blancs) et (2) sur des tiges de 1 an de branches entières d'au moins 2 ans (cercles noirs). La différence entre ces deux traitements est que dans le cas des rondelles tous les vaisseaux sont coupés et ne doivent produire d'émissions acoustiques alors que l'intégrité des vaisseaux est préservée dans les branches entières. Ces résultats montrent que le nombre d'émissions acoustiques perçues par le compteur à ultrasons diminue avec l'amplification du signal et qu'aucune différence significative n'apparait entre les deux traitements. Nous avons utilisé une échelle logarithmique pour le nombre d'émissions acoustiques parce que les décibels sont définis avec la même échelle.

*Oh ! Quel farouche bruit font dans le crépuscule
Les chênes qu'on abat pour le bûcher d'Hercule !*

Victor Hugo.

comparable au nombre présumé de vaisseaux présents dans de telles branches. De plus, le nombre d'émissions acoustiques produites par des branches entières de même diamètre, aux mêmes amplifications, n'étaient pas significativement différentes (fig 2). Il nous semble donc que, dans sa configuration actuelle, le 4615DSM ne permette pas d'individualiser les émissions acoustiques produites par les vaisseaux des Chênes et du Noyer par rapport à celles d'autres cellules n'intervenant pas dans la conduction de la sève.

3- Conclusion

La technique de détection acoustique de la cavitation nous semble tout à fait indiquée pour l'étude des dysfonctionnements du xylème chez les conifères. Ceci résulte du fait que la majorité des émissions acoustiques sont effectivement corrélées à la cavitation de trachéïdes qui assurent seules la conduction de la sève. De plus, les trachéïdes étant de dimensions relativement comparables dans un tissu conducteur, chacune d'entre elles doit contribuer de façon semblable à la conduction totale du tissu. On peut donc s'attendre à une bonne corrélation entre les courbes de vulnérabilité établies par méthodes acoustiques et hydrauliques chez ces conifères. Mais les résultats n'ont de réelle signification que s'ils sont exprimés en **cumuls relatifs** d'émissions acoustiques. Le problème est tout autre chez les feuillus que nous avons étudiés. La conduction de la sève y est assurée par un petit nombre de gros conduits que l'on ne peut pas singulariser acoustiquement avec le 4615DSM. De plus, certaines émissions acoustiques se produisent alors que le système conducteur ne souffre d'aucun dysfonctionnement hydraulique. On ne peut donc espérer avoir de bonnes corrélations entre les deux techniques chez ces feuillus.

C- Etablissement des Courbes de Vulnérabilité

Les courbes de vulnérabilité à l'embolie traduisent les relations existantes entre le degré d'embolie d'un tissu conducteur et son état de contrainte hydrique. La contrainte hydrique est estimée par le potentiel hydrique et l'embolie par voie hydraulique ou acoustique. Il faut donc qu'à la fois la mesure du potentiel hydrique et celle de l'embolie soient représentatives du segment analysé. Diverses méthodes peuvent conduire à l'établissement de telles courbes selon la façon dont l'embolie est induite dans le tissu conducteur.

La méthode "classique" (Sperry *et al.* 1988a) consiste à déshydrater, en conditions de laboratoire, une branche excisée jusqu'à un certain potentiel hydrique, puis à mesurer le degré d'embolie (par voie hydraulique). En répétant la procédure, avec différentes branches déshydratées à différents potentiels hydriques, on dresse ainsi une courbe allant de la pleine fonctionnalité à la perte totale de conductance dans le tissu conducteur.

Une méthode proche de la première consiste non plus à déshydrater des branches excisées mais des plants intacts, en pots (Tyree *et al.*, 1992 ; Simonin, 1991) ou en conditions naturelles.

Nous avons développé deux autres méthodes d'établissement des courbes de vulnérabilité (II, III et IV). Les branches, excisées, ne sont plus déshydratées par évapotranspiration mais par compression pneumatique dans une chambre de Scholander.

Ces méthodes diffèrent par:

1- l'intégrité du système conducteur des échantillons déshydratés. Il est concevable que le fait de déshydrater une branche excisée puisse accentuer sa vulnérabilité puisqu'une partie des conduits est directement au contact de l'air. Tyree *et al.* (1992) ont récemment démontré que, pour de jeunes plants de Peuplier et de Chênes, l'artefact lié à l'excision était inexistant. Nous estimons de plus que nos expériences de déshydratation dans une chambre à pression lèvent également ce doute. Nous avons démontré que l'embolie était induite pendant la phase de compression (fig IV-2 et IV-3) et non lorsque des tensions se développent dans le xylème lors de la phase de décompression. Le point d'excision étant à l'extérieur de la chambre, il n'est soumis qu'à une pression atmosphérique lorsque l'embolie est induite. Il n'y a donc pas de possibilité d'entrée d'air par ce point d'excision dans cette expérience. En ce sens, nous pensons que les conditions d'induction de l'embolie par cette méthode sont très semblables à celles des plants intacts. Le fait que les courbes de vulnérabilité obtenues, sur rameaux excisés, par déshydratation à l'air et par pressurisation soient identiques peut donc constituer une démonstration supplémentaire du bien-fondé des résultats obtenus sur branches excisées.

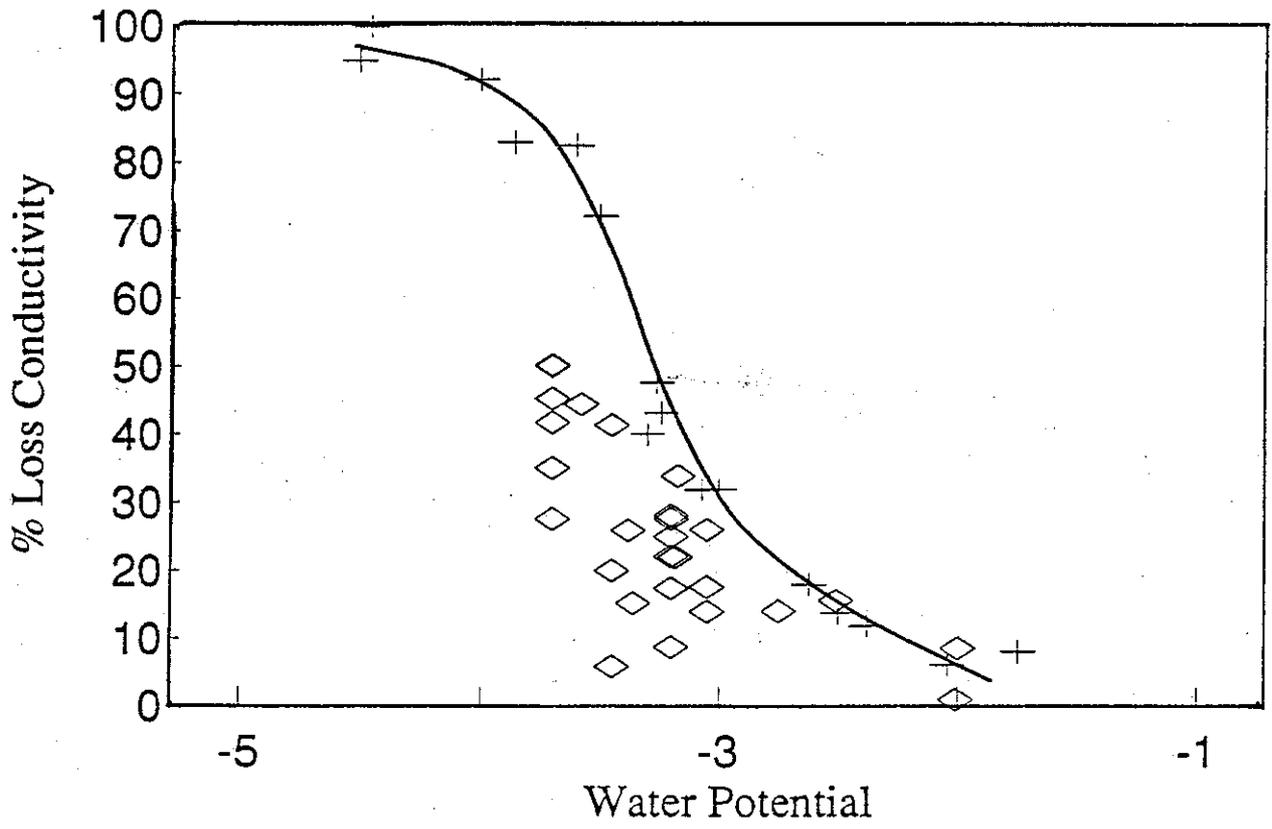
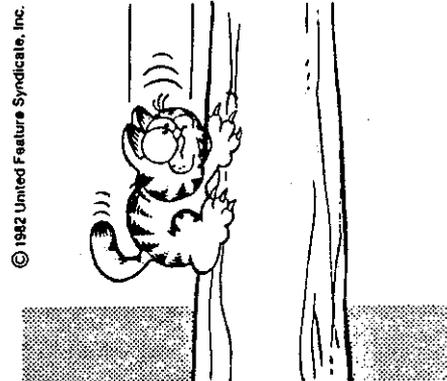
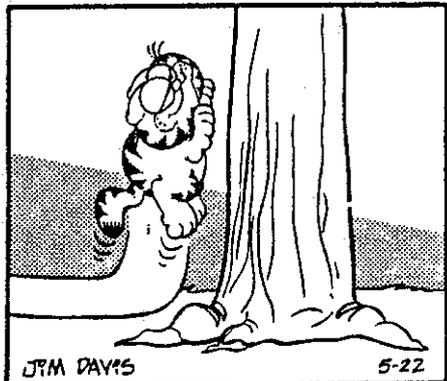


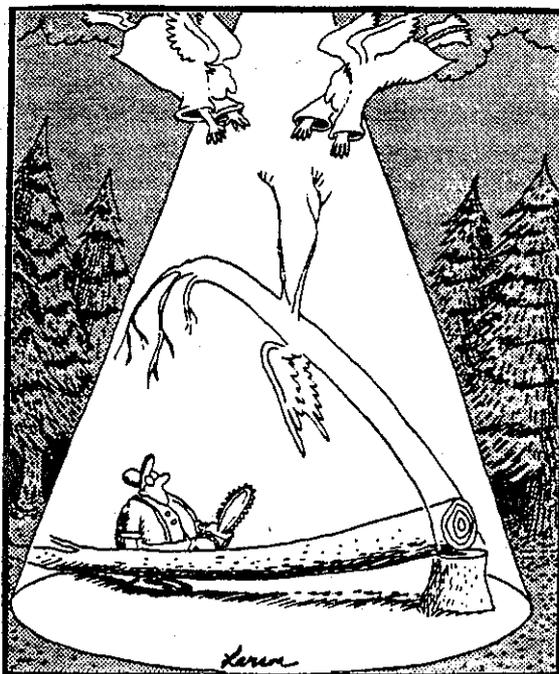
figure 3 : Courbes de vulnérabilité établies sur Chêne sessile par déshydratation à l'air de branches excisées (croix) ou d'arbres adultes intacts en conditions naturelles (losanges). Pour ces derniers, la valeur du potentiel hydrique (MPa) est celle obtenue en milieu de journée.



2- les flux transpiratoires traversant les échantillons en déshydratation. Ce flux est nul dans le cas des déshydratations par pressurisation lorsque la branche est à son potentiel d'équilibre. Il est faible, mais non nul, pour les branches excisées soumises à une déshydratation à l'air en conditions de laboratoire. Le flux de sève peut en revanche être relativement important chez les arbres en pots ou en conditions naturelles soumis à une sécheresse édaphique. La conséquence directe de la relative présence de ces flux dans les tissus conducteurs en cours de déshydratation est que des gradients de potentiels hydriques peuvent s'y développer. Les branches soumises à la méthode de la chambre à pression sont isopotentielles alors qu'il a été démontré (Tyree *et al.*, 1991) que des gradients importants étaient présents dans les parties terminales des branches (feuilles, pétioles et petits rameaux). Les mesures de potentiel étant effectuées sur feuilles ou, chez certains conifères, sur des petits rameaux, elles conduisent à sous-estimer (plus négatives) les valeurs réelles du potentiel hydrique présentes dans les parties du système conducteur où est mesurée l'embolie. Ceci explique en partie pourquoi, en conditions naturelles, des tissus conducteurs intacts apparaissent moins vulnérables à l'embolie que sur des branches excisées (Simonin 1991 ; fig 3).

3- les durées relatives à leur réalisation. Il faut des mois pour induire (péniblement) de l'embolie dans le tissu conducteur d'une Chêne adulte en conditions naturelles, des semaines pour de jeunes plants en pot, une journée ou plus sur des branches séchées à l'air et seulement quelques heures avec la méthode de la chambre à pression. Au-delà de l'intérêt pratique, on peut éviter certaines complications en diminuant le temps de déshydratation. Il n'est en effet pas exclu que des thylles ou des gommés se développent dans les vaisseaux ou que des tores deviennent irréversiblement accolés aux parois des ponctuations aréolées des conifères.

En conclusion, il semble que la technique de la chambre à pression que nous avons développée soit la mieux indiquée pour l'établissement des courbes de vulnérabilité. Outre le gain de temps, elle assure une grande maîtrise du degré de déshydratation de la branche avec peut-être une meilleure homogénéité. Nous l'avons testée sur de nombreuses espèces : conifères (*Abies alba*), Chênes (*Quercus rubra*, *pubescens*, *robur*, *petraea*), Noyer (*Juglans regia*), Peuplier (*Populus deltoides*) et Saule (*Salix alba*), donc pour des tissus conducteurs très variés. Nous avons également développé une technique utilisant la chambre à pression et qui permet d'établir une courbe de vulnérabilité complète avec une seule branche (IV) sans nécessité de resaturer le système conducteur pour en évaluer la perte de conductance. Cette méthode nous semble particulièrement prometteuse pour l'étude de la variabilité de la vulnérabilité des espèces à l'embolie.



III- Importance écophysiological des phénomènes de cavitation et d'embolie

Introduction

Bien que leur existence ait été présumée depuis longtemps (Tyree et Sperry, 1989), les phénomènes de cavitation et d'embolie n'ont connu un regain d'intérêt qu'au cours des deux dernières décennies. Ceci résulte de la conjonction de plusieurs faits. La mise au point récente de techniques de mesure, acoustiques puis hydrauliques, ont mis en évidence dans un premier temps les réels risques de cavitation qu'encouraient la plupart des plantes. Depuis ces premiers travaux, la vulnérabilité à la cavitation a été étudiée chez un nombre croissant d'espèces ligneuses ou herbacées. Ces études révèlent l'importance de la prise en compte des phénomènes de cavitation pour comprendre la survie des espèces ; ces phénomènes pourraient constituer pour nombre d'entre elles une limite à leur fonctionnement. Dans ce chapitre, nous illustrerons, à partir des espèces que nous avons étudiées et des données disponibles dans la bibliographie, l'importance de ces phénomènes et les risques qu'ils constituent pour les arbres ainsi que les "stratégies" qu'ils ont développées pour y remédier. Nous distinguerons les dysfonctionnements hivernaux, liés aux basses températures, et ceux liés au développement d'une contrainte hydrique.

A- Embolie hivernale

Pour les espèces caducifoliées des régions tempérées, l'hiver est une saison de repos végétatif où les activités physiologiques sont fortement ralenties. Le flux de sève dans les tissus conducteurs est très faible puisque les surfaces évaporantes ont disparu. Les risques de cavitation liés à des contraintes hydriques sont certainement limités mais la possibilité de rencontrer des températures inférieures au point de congélation de la sève peut causer de sérieux problèmes aux arbres.

L'apparition d'embolie dans les tissus conducteurs à la suite d'expositions à de faibles températures a été étudiée pour quelques espèces seulement (voir chapitre I). Nous avons démontré la très grande susceptibilité des vaisseaux de différentes espèces de Chênes au gel. Une température légèrement négative (-6 °C au minimum) suffit à induire une embolie totale (fig I-5 et fig II-6). Nous pensons que de nombreuses espèces à zones poreuses doivent présenter la même vulnérabilité au gel. De telles températures sont communes en hiver dans l'aire de répartition de ces espèces. Il est donc fort probable qu'une embolie totale se développe chaque hiver dans leurs vaisseaux. Les températures nécessaires à induire de l'embolie dans le xylème de l'Erable à sucre, espèce à pores diffus, sont bien inférieures (-20 à -30 °C). Ce sont néanmoins des températures qui se rencontrent fréquemment en hiver dans le nord des Etats-Unis. Les trachéides des conifères sont bien plus résistantes au froid (Hammel, 1967).

Ces exemples montrent la très large gradation de vulnérabilité au gel chez les arbres. Cette gradation doit être corrélée aux caractéristiques anatomiques du xylème. Il semble en effet que le mécanisme d'induction de l'embolie hivernale soit, pour partie, liée à la taille des bulles d'air qui se forment dans la lumière des conduits suite à un cycle gel-dégel (voir chapitre I). La taille maximale de ces bulles d'air est donc déterminée par les dimensions des conduits.

Pour nombre d'essences forestières, l'apparition d'une embolie hivernale semble "normale", c'est-à-dire qu'elle s'intègre parfaitement dans le cycle végétatif de ces espèces. Elle ne constitue pas à proprement parler un dysfonctionnement puisque les espèces survivent naturellement à son développement. Ceci implique l'existence de mécanismes ou de comportements qui remédient à la présence d'une embolie très importante dans les tissus conducteurs à la fin de l'hiver. Ces mécanismes existent et sont très diversifiés. L'Erable, par exemple, est en mesure de restaurer complètement la fonctionnalité de son tissu conducteur à la fin de l'hiver, avant le débourrement. Il y parvient en développant des pressions positives de sève qui vont progressivement dissoudre l'embolie des vaisseaux (Tyree, 1983 ; Sperry *et al.*, 1988b). La Vigne montre un comportement très comparable (Sperry *et al.* 1987).

Les Chênes que nous avons étudiés ne semblent en revanche pas en mesure de produire de pressions positives suffisantes pour restaurer la conductance de leurs vaisseaux embolisés. Il y a donc de fortes présomptions pour que ces vaisseaux ne soient fonctionnels que durant l'année de leur formation. De plus, nous avons montré qu'au cours de leur seconde année les vaisseaux des Chênes nord-américains étaient obstrués par des thylls (fig I-3 et I-4) et donc ne pouvaient plus jouer un rôle dans la conduction de la sève. Nous pensons qu'il doit en être de même pour les Chênes européens. Au lieu de restaurer leur système conducteur, nous avons constaté que les Chênes construisaient une nouvelle assise de vaisseaux conducteurs avant le débourrement. Lorsque celui-ci se produit, l'ébauche de cerne en cours de formation semble en mesure d'alimenter en sève les structures en croissance. Il est fort probable que les trachéides vasicentriques des cernes plus âgées contribuent également de façon significative au flux de sève.

Le comportement des conifères est tout autre. Ceux-ci sont en effet capables de tolérer de très faibles températures sans subir aucun dommage hydraulique. C'est une caractéristique très importante et qui contribue certainement au succès des conifères en altitude et aux hautes latitudes, là où la plupart des feuillus atteignent la limite de leurs aires de répartition.

B- Embolie liée à la contrainte hydrique

Introduction

Pendant leur période de végétation, les arbres peuvent rencontrer deux types de contraintes hydriques. La première est **dynamique** et résulte directement du flux transpiratoire qui traverse le système conducteur. Le flux de sève depuis les racines jusqu'aux chambres sous-stomatiques n'est pas libre, il est soumis à un certain nombre de résistances vasculaires et extra-vasculaires. La conséquence de la présence de ces résistances au transfert de la sève est que des tensions vont s'y développer, d'autant plus grandes que l'on s'éloignera des racines et que la transpiration sera élevée. Les potentiels hydriques des différentes parties du tissu conducteur vont donc fluctuer au cours d'une journée en fonction de l'intensité de la transpiration. Typiquement, le potentiel hydrique sera maximal en fin de nuit et proche alors du potentiel hydrique du sol (potentiel de base), minimal en milieu de journée. Une seconde tendance, plus **statique** car à beaucoup plus long terme, va se développer à la faveur de l'établissement d'une sécheresse édaphique. Celle-ci va occasionner une diminution progressive du potentiel hydrique de base mais également du potentiel hydrique minimum. Dans les deux cas (contrainte statique, contrainte dynamique) le système conducteur de l'arbre peut être soumis à des potentiels hydriques minimum susceptibles d'induire de la cavitation et de l'embolie dans les conduits. Nous avons souligné, dans la partie introductive, les sérieuses conséquences qu'encourait une plante dont le xylème était exposé à des risques de cavitation. Si les plantes survivent à de fortes demandes évaporatoires et à des sécheresses parfois poussées, c'est que des mécanismes de protection, structuraux ou fonctionnels, doivent intervenir lorsque les conditions deviennent défavorables. Dans cette partie, nous nous intéresserons aux mécanismes dont disposent les plantes pour limiter le développement d'embolie dans leurs tissus, et comment ils s'agencent entre eux pour y parvenir. Ceci nous permettra de dégager différentes "stratégies" de réponse des plantes à ces risques d'embolie.

1- Régulation des phénomènes de cavitation

Nous avons souligné dans le premier chapitre que, selon l'hypothèse vraisemblable du "germe d'air", c'est la taille des pores de la membrane des ponctuations et le potentiel hydrique minimum subi par un conduit qui déterminent les risques de cavitation. Le développement de l'embolie est donc lié à certaines propriétés intrinsèques du système conducteur ("architecture hydraulique") et aux possibilités pour la plante de maintenir des potentiels hydriques supérieurs au seuil de cavitation.

a- Architecture hydraulique

Ce terme, introduit par Zimmerman (1978), désigne, de façon globale, la structure du tissu conducteur dans ses rapports avec le fonctionnement hydraulique de l'arbre. Il fait référence aux propriétés élémentaires du xylème (vulnérabilité, conductivité, porosité, etc...) et à certaines propriétés d'ensemble, combinaisons des précédentes (segmentation hydraulique, segmentation de vulnérabilité, etc...).

Vulnérabilité à la cavitation

La capacité intrinsèque d'un tissu à supporter des tensions de plus en plus élevées peut être appréciée par l'établissement de **courbes de vulnérabilité**. Celles-ci donnent les relations, pour une espèce et un tissu donnés, entre l'état de contrainte hydrique interne (estimé par le potentiel hydrique) et le degré d'embolie (estimé par perte de conductance hydraulique ou par cumul d'émissions acoustiques)(cf chapitre II). Nous avons établi de telles courbes pour un nombre élevé d'essences, recouvrant des espèces structurellement très différentes (fig I-7, II-1, II-2, III-4, III-5, IV-2, IV-3).

De façon très générale, ces courbes se caractérisent par une plage de potentiels plus ou moins étendue, comprise entre 0 et une valeur seuil, n'induisant aucun développement significatif d'embolie dans les tissus. Au-dessous de cette valeur critique du potentiel hydrique, le développement de l'embolie est très rapide, une chute de 1MPa étant généralement suffisante pour induire près de 100 % d'embolie dans les conduits.

Ce seuil de dysfonctionnement varie grandement entre espèces, allant de -1MPa chez le Saule et le Peuplier, jusqu'à -4MPa chez le Cèdre. Les seuils de cavitation rencontrés chez les Chênes blancs européens (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*) sont très comparables entre eux et voisins de -2.5 MPa (fig II-2). En revanche le développement de l'embolie au-delà de ce seuil est bien plus rapide pour le Chêne pédonculé que pour les deux autres espèces : une embolie de 50% est induite par un potentiel hydrique de -2.7 MPa chez le pédonculé, valeur atteinte à seulement -3.3 MPa pour le sessile et le pubescent.

Des **variations spatiales** significatives existent également entre les différentes parties d'un système conducteur. Les pétioles des Chênes sont légèrement plus vulnérables que les tiges qui les portent (fig II-1), les petites branches des conifères sont moins vulnérables que des branches de plus fort diamètre (fig III-4). Mais c'est surtout chez le Noyer que nous avons rencontré les plus grandes différences de seuil de cavitation entre les tiges et les pétioles. Chez cette espèce, l'embolie commence à se développer dans les pétioles à des potentiels proches de -1.2MPa et est totale à -2MPa, potentiel auquel les tiges ne montrent encore aucune perte significative de conductivité (fig 4). Au-delà de cette variation spatiale, il semble également exister une **variabilité temporelle** chez certaines espèces. La vulnérabilité des tiges du Peuplier semble en effet s'accroître au cours du temps et correspondrait à une augmentation de la taille des pores de la membrane des ponctuations (travaux de J. Sperry, M. Tyree communication personnelle). Il importe donc de relier la notion de vulnérabilité à l'organe et au degré de maturité du tissu conducteur. Pour des comparaisons d'espèces, les pétioles des feuilles constituent probablement l'un des matériels les plus homogènes et qui possède le plus faible variabilité intra-individuelle.

Conductivité hydraulique

Au-delà de la résistance même du xylème à la cavitation, certaines propriétés hydrauliques du tissu conducteur peuvent tendre à limiter les pertes de charges le long du trajet en phase liquide de la sève.

L'évolution du gradient de potentiel hydrique dans le xylème, induit par ces pertes de charges, est déterminée, dans un système à flux conservatifs, par les valeurs de sa LSC (Leaf Specific Conductivity). Cette mesure est calculée

en divisant la conductivité hydraulique d'un segment par la surface foliaire qu'il porte. L'intérêt de ce paramètre est qu'il est directement relié au gradient de potentiel (dP/dx) dans un segment. Si E est l'évaporation des feuilles portées par un segment alors $dP/dx = E/LSC$. La diminution du potentiel hydrique, est donc liée d'une part à la surface foliaire, d'autre part à la **conductivité hydraulique**. Cette mesure caractérise la porosité du xylème en un point donné. Toute augmentation de cette conductivité améliore l'alimentation en sève et le statut hydrique de la plante. Selon la loi de Poiseuille, la conductivité spécifique (par rapport à la surface conductrice) augmente avec le nombre de conduits par unité de surface et le diamètre moyen de ces conduits. Mais l'augmentation de conductivité n'est pas sans risques pour la plante. Une augmentation du nombre de vaisseaux se fait au détriment du nombre de cellules de soutien, les propriétés mécaniques du tronc et des branches étant alors affectées. Une augmentation de la taille des conduits pourra diminuer la "sûreté" du tissu conducteur. Nous avons signalé qu'au sein du même tissu, les vaisseaux les plus gros étaient également les plus vulnérables. La redondance du xylème du système conducteur diminuera de même avec une augmentation de la taille des conduits. Si l'alimentation en eau des parties feuillées ne repose que sur un faible nombre de gros vaisseaux, la perte de l'un d'eux (par embolie) aura des conséquences hydrauliques bien plus graves que si un parmi de nombreux petits conduits devenait non fonctionnel.

La plante semble donc placée devant un dilemme d'"efficiency versus safety" (Zimmermann, 1983). Une amélioration de l'efficacité de la conduction de la sève et donc de l'état hydrique de la plante doit conduire à perte de sûreté. Nous avons vérifié l'existence de cette relation chez les conifères : la vulnérabilité des trachéides augmentent avec leur conductivité. La vulnérabilité des jeunes branches situées aux extrémités du système conducteur (constituées de petites trachéides) est plus faible que celle des branches plus âgées (fig III-4). Mais cette relation ne semble pas se généraliser lorsque les tissus conducteurs de différentes espèces sont comparées. Le Cèdre est bien plus résistant à la cavitation que le Sapin blanc mais possède également une bien meilleure efficacité de transfert de l'eau (fig III-3 et III-5).

Segmentation de l'appareil conducteur

Nous avons signalé que, pour de nombreuses espèces, des différences de vulnérabilité et de conductivité spécifique pouvaient se rencontrer au sein d'un même tissu conducteur. Ces données peuvent être discutées en termes de segmentation de l'appareil conducteur. L'hypothèse de segmentation a été introduite par Zimmermann (1983) et suppose que le tissu conducteur doit être construit de telle sorte qu'en cas de sécheresse, les parties terminales, renouvelables, soient sacrifiées en faveur des zones plus âgées de l'arbre. Si au cours de l'établissement d'une sécheresse édaphique, l'embolie se développe en premier dans les parties périphériques de la plante, les pertes en eau sont stoppées, ce qui pourrait éviter la propagation de l'embolie dans les parties hautement investies en carbohydrates.

Zimmermann a fondé son hypothèse sur la **segmentation hydraulique** du système conducteur. Le potentiel hydrique de la sève diminue le long du système vasculaire. Les parties périphériques sont donc soumises à des potentiels plus faibles que les parties plus anciennes. La chute de potentiel peut être accrue par la présence de zones de constriction des conduits du xylème dont la conductivité est plus faible. C'est le cas en particulier chez le Rhapsis (Sperry, 1985), un palmier qui montre une forte constriction vasculaire dans les feuilles par rapport au stipe. Lors d'une sécheresse prolongée, l'embolie se localise uniquement aux feuilles alors que le stipe ne subit aucun dommage. Chez les conifères, il a été montré (Tyree *et al.*, 1983 ; Tyree 1988) que, de par leur architecture hydraulique, la chute principale de potentiel se localisait dans les dernières ramifications des branches. Mais nous avons démontré (fig III-4) que ces ultimes ramifications étaient **moins** vulnérables que celles qui les portent. On ne peut donc prédire avec certitude à quel endroit l'embolie se développera en premier, et s'il y a ou non segmentation de l'appareil conducteur.

L'exemple précédent illustre la nécessité d'étendre le concept de segmentation hydraulique à celui de **segmentation de vulnérabilité** (Tyree *et al.*, 1991). La vulnérabilité des différentes parties de l'appareil conducteur doit être prise en compte dans l'étude de la segmentation. Le déterminisme de l'induction d'embolie dans un organe étant lié à la valeur de son potentiel hydrique de sève et à sa vulnérabilité, la segmentation d'une plante sera la conjonction de sa segmentation hydraulique et de sa segmentation de vulnérabilité. La segmentation doit donc être étudiée sur des plants en conditions naturelles car ni les gradients de potentiels (liés à la transpiration) ni la vulnérabilité ne doivent être modifiés. Elle peut également être prédite par des modèles dynamiques (Tyree, 1988).

Le Noyer est, jusqu'à présent, la seule espèce pour laquelle une segmentation de vulnérabilité ait été clairement établie. Nous avons en effet démontré que chez cette espèce, les rachis des feuilles s'embolisent entre -1.25 et -2 MPa (0% et 100% d'embolie respectivement) alors que les tiges cavitent entre -2 et -3 MPa (*idem*) (fig 4). Au cours

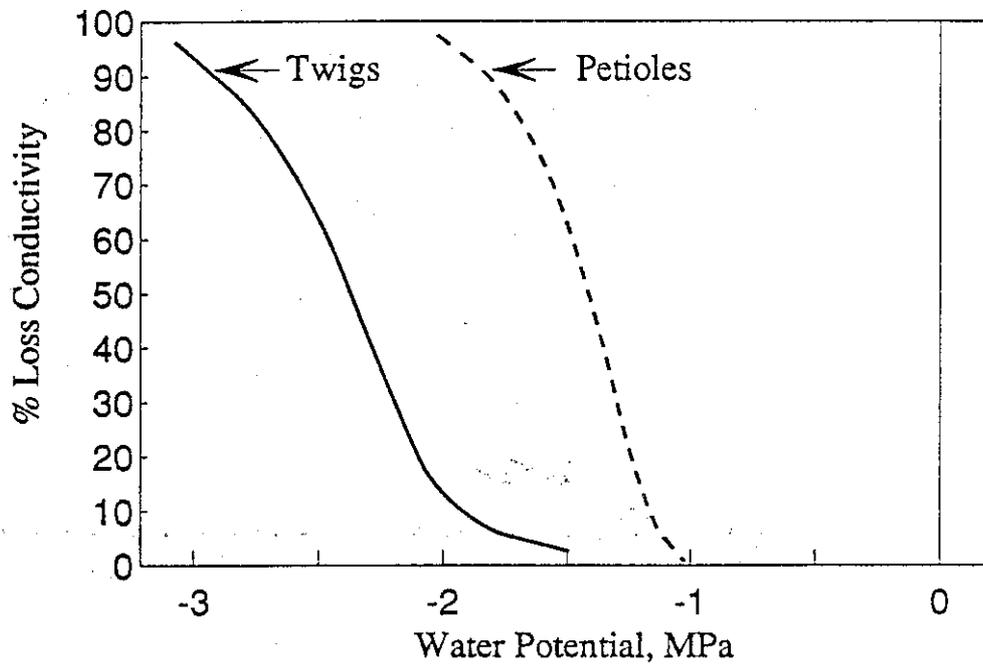
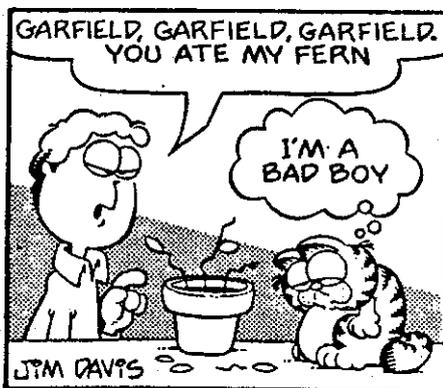


figure 4 : Représentation schématique des courbes de vulnérabilité établies sur Noyer (*Juglans regia*) sur des pétioles (tiretés) et des tiges de 1 et 2 ans (trait plein) (données non publiées de Cochard, Cruiziat, Sinclair et Tyree).



de l'établissement d'une sécheresse, nous avons constaté que les rachis des feuilles s'embolisent effectivement en premier puis tombent rapidement dès que l'embolie atteint 100%. Les feuilles jaunissent alors rapidement et tombent en quelques jours. Lorsque toutes les feuilles sont tombées, l'embolie dans les tiges est encore très faiblement développée et puisque les pertes en eau de la plante sont alors très réduites il faut plusieurs semaines pour induire une embolie significative. C'est un mécanisme de survie à la sécheresse apparemment très efficace car dès que les arbres sont réhydratés, de nouvelles feuilles réapparaissent rapidement (Améglio, 1991). Dreyer (1984) a même noté une reprise de la floraison après un tel cycle. Les relations entre l'embolie et le mécanisme de sénescence des feuilles ne sont pas établies. Nous ne savons pas si le jaunissement des feuilles et la mise en route des mécanismes d'abscission sont induits par une perte quasi totale de conductance hydraulique ou s'ils ne lui sont que corrélés. Ces relations méritent d'être étudiées.

Cette étude sur le Noyer souligne également l'intérêt de caractériser les phénomènes de cavitation dans les pétioles ou les rachis des feuilles. Les travaux publiés à ce jour sur la segmentation hydraulique des feuillus semblent avoir négligé cette partie du système conducteur. Or il nous semble que les pétioles constituent certainement l'une des clés de voûte de la segmentation des feuillus, pour plusieurs raisons. Tout d'abord, la base des pétioles étant souvent le lieu d'une importante segmentation hydraulique (diminution du diamètre des vaisseaux), on doit s'attendre à y trouver des gradients de potentiels élevés. De plus, les feuilles des ligneux caducifoliés sont des organes annuels, renouvelables et il semble qu'une défoliation totale ne soit pas fatale à la survie de la plupart des espèces (cas du noyer ci-dessus, et de feuillus entièrement défoliés par des chenilles dans le Vermont). Enfin, les pétioles constituent l'ultime partie du système conducteur avant les surfaces évaporantes. La perte de conductance des pétioles suffira donc à stopper le flux transpiratoire et protégera l'intégrité des organes pérennes.

La segmentation de l'appareil conducteur du **Chêne sessile** est bien moins marquée. Les pétioles des feuilles sont légèrement plus vulnérables que les tiges (fig II-1) et leur LSC probablement plus faible. En conditions naturelles, les pétioles sont seulement légèrement plus sensibles à la contrainte hydrique que les tiges (fig II-6) bien que des potentiels hydriques plus faibles s'y développent. La segmentation de l'appareil conducteur de cette espèce ne suffit donc pas à préserver les tiges de toute embolie. Ce sont d'autres mécanismes qui lui permettent de supporter des contraintes hydriques intenses, incluant un système conducteur relativement peu vulnérable et une bonne régulation stomatique.

b- Régulation stomatique

L'ouverture des stomates est, pour partie, fonction du statut hydrique de la plante (Laffray et Louguet, 1990). En cas de sécheresse atmosphérique ou édaphique, on observe généralement une fermeture plus ou moins complète des stomates. Cette fermeture stomatique a pour effet de réduire les pertes en eau et, en conséquence, d'améliorer l'état hydrique de la plante et de préserver la réserve en eau du sol. Cette baisse de conductance est, en contre-partie, accompagnée par une diminution de la diffusion du CO₂ vers le mésophylle et donc de l'assimilation nette de CO₂. Le rôle de la régulation stomatique n'est pas encore clairement établi. La fermeture stomatique en cas de sécheresse est souvent supposée permettre la protection des tissus foliaires contre la déshydratation et préserver ainsi leurs capacités photosynthétiques. Mais des études récentes montrent d'une part que l'état de déshydratation des tissus n'est pas nécessairement lié à la contrainte hydrique, le potentiel hydrique foliaire d'arbres témoins pouvant être inférieur à celui d'arbres en sécheresse (Jones, 1990). D'autre part, les capacités potentielles de l'appareil photosynthétique, appréciées par fluorescence de la chlorophylle (Epron et Dreyer, 1992) ou par assimilation nette de CO₂ à très forte concentration (Cornic *et al.*, 1989), ne semblent altérées qu'à des degrés élevés de déshydratation. Enfin, des mesures *in situ*, montrent qu'il n'y a pas d'altération à long terme de l'appareil photosynthétique d'arbres soumis à une sécheresse édaphique (Epron et Dreyer, 1991). Il semble donc devenir de plus en plus évident que le rôle premier de la fermeture des stomates n'est pas de protéger les fonctions physiologiques foliaires contre les effets d'une déshydratation. Au contraire, une diminution de conductance stomatique peut même leur être dommageable (photoinhibition, augmentation des températures foliaires, etc...).

Une autre hypothèse récemment émise (Jones et Sutherland, 1991 ; Tyree et Ewers 1991) est de voir dans cette régulation stomatique un contrôle des risques de cavitation et d'embolie. La limitation du flux transpiratoire permettrait de maintenir le potentiel hydrique au dessus du seuil de cavitation. Cette hypothèse est appuyée par des observations écophysologiques et les résultats de certaines modélisations.

L'établissement des courbes de vulnérabilité nous a montré que l'embolie ne se développe dans les conduits du xylème que lorsque le potentiel hydrique devient inférieur à une valeur seuil, variable selon l'espèce et l'organe mesuré. Il est assez remarquable de constater que pour de nombreuses espèces, cette valeur seuil est très proche du potentiel hydrique minimum foliaire rencontré chez des plants bien hydratés ne montrant aucune régulation stomatique.

Sur le site expérimental de Champenoux, au cours de l'année de végétation 1990, le potentiel hydrique foliaire des Chênes sessiles témoins était au minimum de -2.5 MPa (fig II-5) ce qui correspond approximativement au potentiel seuil induisant de l'embolie dans les pétioles (fig II-3). Des mesures directes de perte de conductance hydraulique sur ces mêmes arbres ont montré que le degré d'embolie dans les pétioles était d'ailleurs demeuré très faible (<10%) (fig II-6). Chez le noyer, qui possède une forte segmentation de vulnérabilité (cf a), le potentiel hydrique foliaire minimum atteint en milieu de journée sur des plants à saturation avoisine -1.2 Mpa (Ameglio, 1991), valeur très proche du point de dysfonctionnement des pétioles (fig 4). Les exemples peuvent être multipliés, d'autres comparables ont également été soulignés dans la bibliographie (Sperry, 1985 ; Tyree et Sperry 1988).

Tyree et Sperry (1988) ont modélisé le développement de l'embolie dans les conduits du xylème en fonction du flux transpiratoire et du potentiel hydrique qui lui est lié. Ils démontrent qu'effectivement les plantes fonctionnent à la limite du point de dysfonction du xylème et qu'une légère augmentation supplémentaire du flux transpiratoire induirait un développement catastrophique de l'embolie. Si le xylème est soumis à un potentiel hydrique inférieur au seuil de cavitation, sa conductance hydraulique diminue, ce qui, si le flux transpiratoire demeure constant, induit une chute supplémentaire de potentiel et donc accroît à nouveau le degré d'embolie. Si l'embolie dépasse une valeur critique, ce cercle vicieux conduit à un "emballement de l'embolie" ("runaway embolism") et, théoriquement, à une perte totale de conductance du tissu conducteur. Cette modélisation souligne l'importance du contrôle du flux transpiratoire pour la plante et donc de la régulation stomatique. En effet, si une fermeture stomatique survient lorsque le potentiel hydrique approche ou dépasse la valeur seuil, toute chute ultérieure de potentiel hydrique sera prévenue, il sera alors maintenu en-deçà du point de dysfonctionnement catastrophique. Tyree et Sperry (1988) ont montré que le degré d'embolie entraînant l'emballement de l'embolie n'est pas nul et varie notablement selon les espèces : 5% pour l'Erable, 15% chez le *Thuja* et 20 à 30% chez *Cassipourea*. Ces niveaux d'embolie correspondent d'ailleurs à ceux observés chez ces mêmes espèces en conditions naturelles. Sur les bases d'un modèle très simple, Jones et Sutherland (1991) ont émis l'hypothèse que ces degrés d'embolie pourraient être liés à une maximisation de l'ouverture stomatique et donc la productivité des arbres. La fermeture stomatique a deux conséquences antagonistes pour la plante : diminution de l'assimilation nette de CO₂ (donc de la productivité) avec risque de photoinhibition, et limitation des risques de dysfonctionnements hydriques. Ce modèle montre que les arbres peuvent, dans certaines conditions, avoir "intérêt" à perdre une partie de la fonctionnalité de leur tissu conducteur de façon à maximiser l'ouverture stomatique et leur productivité. Si la maximisation de la productivité est effectivement une fonction essentielle à la survie et à la reproduction des arbres, cette hypothèse pourrait nous aider à comprendre pourquoi l'embolie n'est en général pas nulle dans un tissu conducteur et peut varier d'une espèce à l'autre.

En conditions naturelles, sur le site de Champenoux, les arbres témoins ont montré au cours des journées où le pouvoir évaporant de l'air (ETP) était très élevé une très nette fermeture stomatique en milieu de journée ("dépression de midi") (Epron et Dreyer, 1991). Il est très probable qu'en l'absence de cette régulation stomatique, une embolie significative et peut-être même catastrophique aurait été induite dans le xylème des branches de ces Chênes. Il nous semble néanmoins prématuré de conclure que, dans ce cas, la fermeture stomatique était destinée à éviter le développement d'une embolie. Il est en effet possible que ce comportement écophysologique ne soit qu'une simple corrélation sans relation directe de cause à effet. La fermeture stomatique peut être destinée à protéger une toute autre fonction vitale de la plante (qui est peut-être encore inconnue) indépendante des risques de cavitation. D'un point de vue évolutif, il est alors concevable que le système conducteur, dont le point de dysfonctionnement catastrophique correspond précisément au potentiel critique lié à cette fonction vitale, soit celui qui correspond à l'optimum fonctionnel. En effet, un système conducteur de plus grande vulnérabilité est défavorisé puisque c'est alors le point d'emballement de l'embolie qui devient la fonction vitale critique qui limitera la productivité de l'arbre à court terme. Un tissu moins vulnérable risque en revanche d'être moins efficace dans le transport de la sève et de conduire également à une limitation de productivité à court terme.

En conclusion, il semble que le potentiel hydrique seuil d'induction de l'embolie dans les conduits, ou mieux, le potentiel hydrique correspondant au degré critique d'embolie catastrophique, soit **corrélé** pour de nombreuses espèces ligneuses à une limite supérieure de fonctionnalité au-delà de laquelle certains mécanismes de régulation apparaissent. Il est probable que pour certaines espèces particulièrement vulnérables ce potentiel hydrique critique **constitue** cette limite supérieure de fonctionnalité. Dans les deux cas, l'établissement d'une courbe de vulnérabilité apportera des renseignements sur l'étendue des potentiels hydriques auxquels une espèce est adaptée et, dans une certaine mesure, sur sa "stratégie" de réponse à une contrainte hydrique. La régulation stomatique des risques de cavitation est une hypothèse qui, si elle se vérifie, pourrait apporter un regard nouveau sur le fonctionnement et le contrôle de l'activité stomatique (Jones et Sutherland, 1991).

2- Stratégies de réponse à une contrainte hydrique

La contrainte hydrique induit de nombreuses réponses morphologiques, anatomiques, physiologiques et phénologiques chez les plantes supérieures (Ludlow, 1989). Ces réponses ne sont pas indépendantes entre elles mais montrent au contraire une certaine cohérence d'ensemble que l'on désigne par le terme de "stratégie". Les différentes stratégies ont jusqu'à présent généralement été définies à partir de données morphologiques (type d'enracinement, forme des feuilles) ou physiologiques (régulation stomatique) (Lo Gullo et Salleo, 1988). Il nous semble intéressant de prendre en compte également dans ces définitions certaines données liées à l'architecture hydraulique des espèces.

Les espèces ligneuses, les arbres plus particulièrement, sont des espèces pérennes dont la longévité est remarquable. Cela signifie que des mécanismes leur permettent de résister aux accidents climatiques plus ou moins graves (sécheresses) qu'ils subissent au cours de leur existence. On peut donc s'attendre à trouver principalement des attitudes "conservatrices" chez ces espèces longévives et peu d'attitudes "opportunistes". Les espèces conservatrices privilégient leur survie en adoptant une stratégie soit "d'évitement" soit de "tolérance" alors que les opportunistes tendent à maximiser leur productivité à court terme (Jones et Sutherland, 1991).

a- Espèces tolérantes

Les espèces de ce groupe manifestent en général une faible régulation de leurs pertes en eau, ce qui se traduit par une fermeture stomatique progressive et tardive au cours de l'établissement d'une sécheresse édaphique. L'assimilation nette de CO₂ et la transpiration sont en conséquence maintenues jusqu'à de très faibles potentiels hydriques.

Du point de vue de l'architecture hydraulique, le système conducteur de ces espèces doit donc être en mesure de supporter des tensions très fortes. On doit donc s'attendre à trouver dans le groupe des espèces tolérantes des espèces **peu vulnérables** à la cavitation. Il semble en effet peu probable que des espèces vulnérables puissent maintenir une activité physiologique normale à des contraintes hydriques poussées alors que leur tissu conducteur n'est plus fonctionnel. Une forte LSC peut également constituer un avantage pour les espèces tolérantes puisque celle-ci tendra à diminuer l'état de tension hydrique dans les conduits du xylème. Une LSC élevée peut être liée à une faible surface foliaire et (ou) une forte conductivité hydraulique.

L'architecture hydraulique du **Cèdre** semble correspondre à cette définition de la tolérance. C'est en effet une espèce très peu vulnérable, l'embolie ne commençant à se développer dans les trachéides des branches que pour des potentiels hydriques inférieurs à -4 MPa (fig III-4 et III-5). La conductivité hydraulique des espèces de ce genre est de plus la plus élevée parmi les conifères que nous avons étudiés (fig III-3). Cette espèce est par ailleurs connue pour sa fermeture stomatique tardive et par le maintien d'une activité photosynthétique à de faibles potentiels hydriques (Grieu *et al.*, 1988 ; Guehl *et al.*, 1991).

Dans une moindre mesure, les **Chênes** européens montrent également une stratégie de tolérance. Leur système conducteur est relativement résistant à la cavitation et la fermeture stomatique n'est que progressive au cours de l'établissement d'une sécheresse édaphique (Bréda *et al.*, 1992). Cela se traduit notamment par une diminution globalement **parallèle** du potentiel hydrique de base et du potentiel minimum atteint en milieu de journée au cours du temps. La conductance hydraulique globale de l'arbre, quotient du flux transpiratoire et du gradient de potentiels entre les racines et les feuilles, n'est affectée qu'en cas de forte sécheresse chez les Chênes. Ce comportement est tout à fait différent de celui de certains conifères (Granier et Colin, 1990).

b- Espèces évitantes

Chez les espèces évitantes, la régulation stomatique intervient très précocement lors de l'établissement d'une sécheresse édaphique. Ceci aura pour conséquence de limiter à long terme la chute du potentiel hydrique. L'assimilation nette de CO₂ est donc fortement limitée dès le début de l'installation d'une sécheresse édaphique.

Les espèces conservatrices qui présentent en outre un système conducteur fortement vulnérable ne peuvent se permettre d'adopter une stratégie qui ne minimise pas la chute du potentiel hydrique minimum. La régulation des pertes en eau peut être obtenue par des mécanismes physiologiques (fermeture stomatique) mais également hydrauliques (segmentation de l'appareil conducteur).

Le Pin sylvestre est le conifère le plus vulnérable que nous ayons étudié (fig III-5). Le potentiel seuil au-dessous duquel l'embolie se développe significativement dans les branches se situe autour de -2.5 MPa. L'évitement se manifeste physiologiquement chez cette espèce par une régulation stomatique très précoce. Le Noyer est également une espèce très vulnérable chez laquelle la régulation stomatique précoce est couplée avec une segmentation de vulnérabilité très nette. L'embolie se développe dans les pétioles bien avant que dans les tiges, ce qui semble provoquer une chute rapide des feuilles lorsque la contrainte hydrique apparaît. Les pertes en eau deviennent alors extrêmement limitées.

c- Espèces opportunistes

La stratégie opportuniste correspond à une maximisation de la productivité à court terme, donc à une maximisation de l'assimilation photosynthétique. La croissance méristématique est conditionnée par le statut hydrique de la plante (McIntyre, 1987). Chez de nombreuses espèces l'effet d'une sécheresse se traduit d'abord par un arrêt de croissance. La régulation stomatique limite fortement l'activité photosynthétique et ne semble donc pas compatible avec une stratégie opportuniste. D'un point de vue hydraulique, l'état hydrique de la plante et la productivité seront fortement favorisés par une LSC élevée (Tyree *et al.*, 1991).

Parmi les espèces à stratégie opportuniste, on trouve un certain nombre d'espèces pionnières des milieux humides ou des forêts tropicales. *Schefflera morototoni* est une espèce tropicale colonisant rapidement les nouvelles trouées dans la canopée dont l'architecture hydraulique a été étudiée par Tyree *et al.* (1991). Elle possède une LSC extrêmement élevée, conjonction d'une forte conductivité hydraulique et d'une faible surface foliaire. Le système conducteur est si efficace que la chute de potentiel hydrique dans le tronc et les feuilles suit de très près la chute de potentiel due à la gravité. En conséquence, le potentiel de turgescence des cellules méristématiques apicales doit donc être en permanence proche de son niveau maximum possible, et l'ouverture stomatique doit également être maximale. Le Saule et le Peuplier sont deux espèces pionnières des milieux humides présentant une croissance rapide et qui probablement possèdent une architecture hydraulique qui optimise de façon comparable la productivité. Remarquons que la vulnérabilité de ces trois espèces est la plus élevée des espèces documentées à ce jour. L'embolie des tiges se développe dès que le potentiel hydrique devient inférieur à -1 MPa et est totale à -2 MPa. Nous reviendrons sur ce point en conclusion.

d- Conclusion

Les propriétés hydrauliques du tissu conducteur des espèces étudiées à ce jour semblent fournir des éléments intéressants pour caractériser et comprendre leur comportement en présence d'une contrainte hydrique. Nous avons principalement discuté des notions de vulnérabilité et de LSC mais d'autres paramètres hydrauliques peuvent jouer un rôle important (capacitance, redondance,...). Les stratégies retenues ici (opportunisme, tolérance, évitement) ne constituent que des comportements caricaturaux extrêmes, chaque espèce devant se situer à une distance plus ou moins grande de chacun de ces pôles. Néanmoins, certaines particularités hydrauliques peuvent être caractéristiques d'une stratégie, d'autres présenter une incompatibilité comportementale. Les espèces vulnérables ne peuvent se permettre d'adopter une stratégie de tolérance, il n'est par contre pas improbable que des espèces peu vulnérables soient évitantes. Elles en seront d'ailleurs d'autant plus évitantes et conservatrices.

La cohérence d'ensemble que montrent les espèces semble toutefois assez remarquable, ce qui justifie d'ailleurs la définition de stratégies. Nous étudions des espèces certainement en harmonie avec leur milieu et dont les comportements et les caractéristiques sont l'aboutissement d'un équilibre évolutif. Il ne faut donc peut-être pas rechercher dans les corrélations que nous observons des relations déterministes. Nous avons déjà souligné cette

question à propos du déterminisme de la régulation stomatique. Les plantes pionnières illustrent également ce propos. On peut être tenté de dire, et certains l'ont fait, que certaines plantes pionnières ont une LSC très élevée et voient leur habitat restreint aux zones humides parce qu'elles sont très vulnérables. Cette conclusion est peut-être abusive et en tous cas prématurée. La forte productivité qui caractérise ces espèces, est très probablement dépendante d'une bonne alimentation en eau des tissus en croissance et peut être directement reliée à la croissance en milieu humide et à une forte LSC, mais pas nécessairement à une forte vulnérabilité. En revanche, il est probable que dans ces milieux humides rarement soumis à la sécheresse, une faible vulnérabilité ne représente qu'un avantage sélectif limité, voir négatif si elle est dans une certaine mesure corrélée avec une plus faible conductivité. On peut donc supposer que le système conducteur de ces espèces ait dérivé vers une plus grande vulnérabilité.

La stratégie de réponse d'une espèce conservatrice à une contrainte hydrique ne préjuge pas nécessairement de sa résistance ou de son degré d'adaptation à la sécheresse. Une espèce vulnérable et évitante pourra tout aussi bien survivre à un tel accident climatique qu'une espèce tolérante et peu vulnérable. De nombreux autres paramètres sont impliqués dans les chances de survie d'une espèce : réserve hydrique du sol, volume exploité par les racines, durée de la sécheresse, etc... Mais il est plus probable que la productivité d'une espèce en période de déficit hydrique dépendra plus étroitement de sa stratégie, les espèces tolérantes étant alors seules capables de maintenir une assimilation nette de CO₂ significative. Dans un souci d'optimisation de la production des essences forestières, la caractérisation de la stratégie adoptée par une espèce, et donc la prise en compte de son architecture hydraulique pourra apporter des enseignements significatifs.

3- Mécanismes de restauration

Dans le paragraphe consacré au développement de l'embolie hivernale chez les ligneux, nous avons signalé la présence de certains mécanismes (génération de pressions de sève positives) ou comportements (production de nouveaux vaisseaux) pouvant remédier à ce type de dysfonctionnement. Il semble par contre qu'aucun mécanisme de restauration à court terme de la fonctionnalité d'un tissu conducteur soumis à une contrainte hydrique n'ai été clairement démontré à ce jour. Les bases théoriques et physiques de la dissolution des bulles d'air encloses dans des cellules cavitées ont récemment été étudiées chez l'Erable par Tyree et Yang (1991). La pression d'équilibre d'une bulle d'air étant au minimum égale à la pression atmosphérique, elle ne peut se dissoudre que si elle est soumise à une légère surpression. Cette surpression est égale à la somme algébrique de la pression de sève et de la pression capillaire ($2T/r$ avec T tension superficielle de l'eau et r rayon de courbure du ménisque air-eau). La dissolution de l'embolie ne peut donc se produire en théorie que si le potentiel de pression de la sève devient supérieur à $-2T/r$.

Tyree et Yang ont expérimentalement vérifié que la dissolution de l'embolie stoppait dès que des segments d'Acer étaient soumis à une pression de sève inférieure à -6 kPa, ce qui est en accord avec les prévisions de leur modèle. Borghetti *et al.* (1991) ont également vérifié que chez des segments de Pin sylvestre une restauration de la conductance hydraulique était possible à des pressions de sève négatives (-2 kPa dans cette expérience). Ce résultat est également en accord avec la théorie développée par Tyree et Yang puisque, compte tenu du diamètre des trachéides, une pression supérieure à -9.7 kPa est suffisante pour dissoudre l'embolie. En revanche Borghetti *et al.* ont également observé une resaturation du tissu conducteur de jeunes Pins intacts à des potentiels semble-t-il bien inférieurs à -9.7 kPa. La dissolution de l'embolie ne serait donc pas simplement d'origine capillaire dans ce cas mais ferait intervenir certaines propriétés chimiques des parois des trachéides qui seraient capables d'augmenter le potentiel de pression de la sève. Des recherches supplémentaires sont probablement nécessaires pour établir l'existence de tels mécanismes permettant une dissolution de l'embolie alors que le potentiel hydrique de la plante reste faible. Dans l'état actuel de nos connaissances, cette dissolution n'est prévisible qu'en présence d'une pression de sève proche de zéro, il est donc probable qu'elle ne se manifeste qu'exceptionnellement, chez les espèces tempérées ou des régions sèches, en période estivale. Il est probable que, pour les arbres tempérés, la restauration de l'embolie liée à la contrainte hydrique soit différée dans le temps et ne puisse intervenir qu'à certains moments seulement dans le cycle végétatif de ces espèces (printemps).

C- Conclusion

Les études récentes sur les phénomènes d'embolie chez les ligneux nous montrent que les risques de dysfonctionnement d'origine hydraulique sont réels. Nous ne possédons qu'une vue encore très partielle de l'ensemble de ces phénomènes et des risques qu'ils représentent pour les plantes. Les conclusions que l'on peut être tenté de tirer ne sont certainement que provisoires et demanderont à être confirmées dans des recherches futures.

L'embolie hivernale semble inévitable pour nombre d'espèces feuillues et se développe de façon annuelle en climat tempéré. Seuls les conifères possèdent un système conducteur qui résiste à l'effet des très basses températures. Les espèces sont en mesure de faire face à ces types de dysfonctionnements et ont développé des mécanismes pour les pallier (dissolution de l'embolie, production de nouveaux cernes). Le succès de ces mécanismes est certainement lié aux conditions hydriques internes très favorables que possèdent les arbres en fin de période hivernale. On peut se demander si les températures hivernales qui caractérisent les hautes altitudes et latitudes ne représentent pas des obstacles majeurs pour le développement de certaines espèces feuillues en raison précisément de leurs conséquences hydrauliques.

L'embolie liée aux contraintes hydriques semble en revanche bien plus exceptionnelle pour les espèces que nous avons étudiées. Une sécheresse totale de plusieurs mois n'a induit qu'un degré d'embolie limité dans les tiges et les pétioles d'une groupe de Chênes sessiles adultes et n'a ni profondément altéré leur physiologie après réhydratation ni compromis leur survie. Paradoxalement peut-être, nous pensons que ces observations soulignent les risques très sérieux que peuvent constituer une perte significative de fonctionnalité du système conducteur par embolie pour ces espèces. Les essences forestières que nous étudions sont, pour le plupart, des espèces climaciques dans leur aire naturelle. On peut donc s'attendre à trouver des stratégies plus conservatrices qu'opportunistes, optimisant avant tout la survie des individus et minimisant les risques de mortalité. Le fait que ces individus survivent aux accidents climatiques "normaux" pendant des périodes remarquables atteste peut-être de cette stratégie et de sa réussite. Si tel est le cas, il est probable que les risques d'embolie soient minimisés, c'est-à-dire que des mécanismes structurels ou fonctionnels puissent les prévenir. De tels mécanismes ont été mis en évidence chez les espèces que nous avons étudiées, et mettent entre autres en jeu le fonctionnement stomatique ou l'architecture hydraulique du système conducteur. La mise en action de ces mécanismes semble fortement corrélée à la vulnérabilité des conduits du xylème, et on peut être tenté de voir ici une relation déterministe.

Il semble donc que les risques réels d'embolie catastrophique pour les espèces forestières que nous avons étudiées ne soient que limités lorsque les conditions hydriques sont "normales" dans l'aire de répartition naturelle de l'espèce. En revanche, en conditions d'exceptionnelle sécheresse dans un tel milieu, il est fort probable que les mécanismes prévenant du développement d'une embolie catastrophique atteignent la limite de leur efficacité et que l'intégrité du système conducteur soit compromise. En ce sens, les différences significatives de vulnérabilité que nous avons pu mettre en évidence entre le Chêne pédonculé et le Chêne sessile suffisent peut-être pour qu'en conditions d'extrême sécheresse (de l'ordre de celle de l'été 1976 en France) seul le système conducteur du Chêne pédonculé soit affecté par l'embolie. Nous ne savons pas encore si le développement prévisible de l'embolie lors de ces accidents climatiques exceptionnels est en relation directe avec les dépérissements et les mortalités qui leur font suite. De même, dans des régions qui ne correspondent pas à l'optimum écologique d'une espèce, les risques d'embolie peuvent devenir réels et compromettre la réussite d'une plantation.

Plus que les risques réels, ce sont peut-être les risques potentiels que représente l'embolie pour une espèce qu'il est important de considérer, puisqu'ils sont corrélés à la mise en action de mécanismes de protection. De par leur nature, ces mécanismes affectent fortement la productivité des espèces en condition de contrainte hydrique. Dans un souci d'optimisation de cette productivité, il importe donc de prendre en compte l'architecture hydraulique et la vulnérabilité à la cavitation des différentes espèces forestières et de connaître les paramètres qui les déterminent.

IV- Perspectives de Recherche

L'étude des phénomènes de cavitation et d'embolie chez les plantes n'en est encore qu'à ses débuts et de nombreux travaux restent à réaliser. De plus, la plupart des conclusions et des hypothèses que nous avons pu émettre dans ce mémoire demandent à recevoir un plus ample support expérimental.

L'architecture hydraulique et la vulnérabilité à la cavitation des essences forestières n'ont à ce jour été documentées que pour un faible nombre d'espèces. Certaines espèces de toute première importance forestière en France n'ont pas encore été étudiées (Hêtre, Pin maritime, Pin noir, feuillus précieux, etc...). Au-delà des espèces forestières qui ont particulièrement reçu l'attention des chercheurs, le comportement des plantes herbacées vis-à-vis des phénomènes de cavitation est encore bien moins connu. Ce travail de documentation est important car il permettra dans un premier temps d'avoir une vision générale de l'ensemble des mécanismes dont disposent les plantes face aux risques d'embolie, puis de reconnaître dans ces mécanismes différentes stratégies. Le choix des espèces pour la mise en évidence de ces différents mécanismes n'est pas sans importance. Il n'est pas sûr en effet que les essences forestières de nos régions tempérées soient celles qui présentent les adaptations les plus marquées puisque qu'elles ne sont soumises que de façon exceptionnelle à des sécheresses intenses. La situation est toute autre pour les essences des milieux xériques pour lesquelles l'alimentation en eau constitue l'un des facteurs les plus limitants. Il en est de même pour les espèces des régions tropicales humides à saison sèche marquée (Amérique centrale par exemple, Panama en particulier). La possession de mécanismes de tolérance ou d'évitement doit être vitale pour ces espèces.

Nous n'avons encore qu'une idée très partielle de la variabilité des courbes de vulnérabilité et des paramètres pouvant l'influencer. Cette variabilité peut intervenir à de nombreuses échelles : spatiale, temporelle, inter-individuelle, et on peut présumer que les conditions de croissance peuvent également avoir une action importante sur la vulnérabilité d'un individu ou d'une espèce. Les courbes de vulnérabilité ont été établies jusqu'à présent sur un nombre limité d'individus par espèce, on n'a donc aucune idée de la plasticité de ce paramètre. Selon l'hypothèse du germe d'air, c'est la taille des pores de la membrane des ponctuations qui détermine les risques de cavitation pour un conduit. Les paramètres qui modifient la taille de ces pores modifient également la vulnérabilité du système conducteur. La différenciation et la croissance des cellules du xylème sont sous contrôle hormonal (Roberts *et al.*, 1988) mais dépendent également des conditions environnementales (alimentation hydrique et minérale en particulier). Plus l'accroissement cellulaire est rapide et moins la différenciation cellulaire est grande, plus le maillage des fibres celluloses de la paroi primaire est lâche (Roberts *et al.*, 1988). Il semble donc pertinent d'étudier l'influence des conditions de croissance sur la vulnérabilité des espèces. Dans une modification à long terme des conditions de croissance ("*global change*") ce type d'expérimentations revêt un intérêt tout particulier.

Nous pensons que la réalisation de telles recherches est assez dépendante des résultats d'autres recherches, plus fondamentales, qui auront pour objet de déterminer l'intérêt (d'un point de vue appliqué ou cognitif) de la prise en compte de l'architecture hydraulique et de la vulnérabilité des espèces.

Dans ce sens, les corrélations qui ont pu être établies entre l'architecture hydrauliques des espèces et leur fonctionnement stomatique nous semblent de première importance et demandent à être plus amplement étudiées. Meinzer et Grantz (1990) ont en effet montré que, chez la Canne à sucre, il existait une relation linéaire entre la conductance stomatique et la conductance hydraulique du tissu conducteur. Si ces corrélations constituent des règles générales, on peut par exemple espérer, en étudiant l'architecture hydraulique d'une plante, ou plus simplement en établissant sa courbe de vulnérabilité, avoir dans une certaine mesure accès à son comportement écophysologique et à sa stratégie de réponse à une contrainte hydrique. Il importe donc de préciser la nature des relations liant la

vulnérabilité à la fermeture stomatique. Les expériences réalisées jusqu'à présent ne permettent pas de répondre à de telles questions puisque l'embolie n'est pas manipulée de façon indépendante de la contrainte hydrique. Si l'on est en mesure d'induire de l'embolie dans un tissu conducteur sans pour autant le soumettre à une déshydratation, la modification du comportement stomatique lui sera directement imputable. On pourra alors également savoir si l'embolie peut être, seule, responsable directe de la mortalité d'un arbre. Nous pensons que l'induction d'embolie par pressurisation des tissus sera particulièrement adaptée à ce type d'expérimentation.

Dans un tout autre domaine de recherche, nous pensons que les maladies fongiques vasculaires méritent d'être étudiées en regard de leurs conséquences hydrauliques pour la plante. Certains champignons sont connus pour produire des toxines susceptibles de diminuer la tension superficielle de la sève. S'il est démontré que cette chute est significative on peut supposer que la vulnérabilité du xylème sera affectée. Dans le cas de la maladie de l'Orme, une corrélation a été clairement établie entre la présence du champignon dans les vaisseaux et l'embolie du système conducteur. Il semble que les hyphes mycéliens ne se rencontrent que dans des vaisseaux embolisés. Le mécanisme de formation de cette embolie est inconnue. S'agit-il directement d'une action lytique du champignon sur les parois ? S'agit-il d'une modification du seuil de vulnérabilité ? S'agit-il d'une modification du fonctionnement des stomates qui pourrait conduire à une embolie catastrophique ? Certaines substances produites par des pathogènes sont connues pour augmenter l'ouverture stomatique (fusiococcine).

De ces études résulteront une meilleure compréhension du fonctionnement des arbres, plus particulièrement en conditions hydriques limitantes, ce qui pourra contribuer au choix raisonné des espèces et des variétés en fonction des conditions de milieu.



Le passé étant beaucoup moins incertain que le futur, le sage sera fort avisé de se plonger dans l'Histoire plutôt que de patauger dans l'Avenir.

Fucius (cité par P. Desproges)

Références bibliographiques

- Ameglio 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.
- Becker M. and Lévy G. 1982. Le dépérissement du Chêne en forêt du Tronçais. Les causes écologiques. *Ann Sci For* 36:439-444.
- Borghetti M., Edwards W.R.N., Grace J., Jarvis P.G. and Raschi A. 1991. The refilling of embolized xylem in *Pinus sylvestris* L. *Plant Cell Environ* 14:357-369.
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. and Aussenac G. 1992. Water transport in oak trees submitted to drought: hydraulic conductivity and xylem dysfunctions *Ann Sci For* (submitted paper).
- Cornic G., Le Gouallec J.L., Briantais J.M. and Hodges M. 1989. Effect of dehydration and high light on photosynthesis of two C3 plants (*Phaseolus vulgaris* L., *Elatostoma repens*). *Planta* 177:84-90.
- Cruziat P. and Tyree M.T. 1990. La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche* 220:406-414.
- Dixon H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London : Macmillan.
- Dreyer E. 1984. Comportement physiologique d'une plante pérenne soumise à des contraintes hydriques: réponses de jeunes Noyers à des épisodes de sécheresse. Thèse de Docteur Ingénieur. Université Clermont-Ferrand II.
- Dreyer E., Bousquet F. and Ducrey M. 1990. Use of pressure volume curves in water relation analysis on woody shoots: influence of rehydration and comparison of four European oak species. *Ann Sci For* 47:285-297
- Epron D. and Dreyer E. 1991. Summer drought and regulation of photosynthesis in Oak trees. *Plant Science Today*. INRA, Paris.
- Epron D. and Dreyer E. 1992. Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* Matt. Lieb : photosystem II efficiency, photochemical and non photochemical quenching and electrolyte leakages. *Tree Physiol* (in press)
- Granier A. and Colin F. 1990. Effects d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann Sci For* 47:189-200.
- Grieu P., Guehl J.M. and Aussenac G. 1988. The effect of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. *Physiol Plant* 73:97-104.
- Guehl J.M., Aussenac G., Bouachrine J., Zimmermann R., Pennes J.M., Ferhi A. and Grieu P. 1991. Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric and soil drought and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can J For Res* 21 (in press).
- Guillaumin J.J., Bernard C., Delatour C. and Belgrand M. 1983. Le dépérissement du Chêne à Tronçais : pathologie racinaire. *Rev For Fr* 35:415-424.
- Hammel H.T. 1967. Freezing of xylem sap without cavitation. *Plant Physiol* 42:55-66.
- Jones H.G. 1990. Physiological aspects of the control of water status in horticultural crops. *Hort Science* 25:19-26.
- Jones H.G. and Pena J. 1986. Relationship between water stress and ultrasound emission in apple (*Malus domestica* Borkh.) *J Exp Bot* 37:1245-54.
- Jones H.G. and Sutherland R.A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ* 14:607-612.
- Just J. and Sauter J.J. 1991. Changes in hydraulic conductivity upon freezing of the xylem of *Populus x canadensis* Moench "robusta". *Trees* 5:117-121.
- Laffray D. and Louguet P. 1990. Stomatal responses and drought resistance. *Bull Soc Bot Fr*, 137, Actual Bot 1:47-60.
- Lo Gullo M.A. and Salleo S. 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol* 108:267-276.
- Ludlow M.M. 1989. Strategies of response to water stress. in *Structural and functional responses to environmental stresses* 269-281. edited by Kreeb K.H., Richter H. and Hinckley T.M. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands.
- McIntyre G.I. 1987. The role of water in the regulation of plant development. *Can J Bot* 65:1287-1298.
- Meinzer F.C. and Grantz D.A. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ* 13:383-388
- Milburn J.A. 1973. Cavitation studies in whole *Ricinus* by acoustic detection. *Planta* 112:333-42.
- Pickard W.F. 1981. The ascent of sap in plants. *Prog Biophys Mol Biol* 37:181-229.
- Ritman K.T. and Milburn J.A. 1988. Acoustic emissions from plants: ultrasonic and audible compared. *J Exp Bot* 39:1237-48.

- Roberts L.W., Gahan P.B. and Aloni R. 1988. *Vascular differentiation and plant growth regulators*. Springer-Verlag, Berlin, 154 p.
- Robson D.J. and Petty J.A. 1987. Freezing in Conifer xylem. *J Exp Bot* 196:1901-1908.
- Sandford A.P. and Grace J. 1985. The measurement and interpretation of ultrasound from woody stems. *J Exp Bot* 36:298-311.
- Siau J.F. 1984. *Transport Process in Wood*. Springer-Verlag, Berlin, 245 p.
- Simonin G. 1991. Implantation de *Ophiostoma quercus* dans le système vasculaire de Chênes pédonculés et action sur le fonctionnement hydrique. Mémoire DEA Biologie Forestière, Université Nancy I.
- Sperry J.S. 1985. Xylem embolism in the palm *Rhapis excelsa*. *IAWA Bull n.s.* 6:283-292.
- Sperry J.S., Donnelly J.R. and 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. and Tyree M.T. 1988b. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *Am J Bot* 75:1212-18.
- Sperry J.S., Holbrook N.M., Zimmermann M.H. and Tyree M.T. 1987. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiol* 83:414-17.
- Sperry J.S. and Tyree M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol* 88:581-87.
- Sperry J.S. and Tyree M.T. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ* 13:427-436.
- Tyree M.T. 1983. Maple sap uptake, exudation and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiol* 73:277-85.
- Tyree M.T. 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiol* 4:195-217.
- Tyree M.T., Alexander J. and Machado J.L. 1992. Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiol* (in press)
- Tyree M.T. and Dixon M.A. 1983. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L. ? Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiol* 72:1094-99.
- Tyree M.T. and Dixon M.A. 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol Plant* 66:397-405.
- Tyree M.T., Dixon M.A., Tyree E.L. and Johnson R. 1984. 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. and Ewers F.K. 1991 The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* (in press).
- Tyree M.T., Graham M.E.D., Cooper K.E. and Bazos L.J. 1983. The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis*. *Can J Bot* 53:1078-84.
- Tyree M.T., Snyderman D.A. and Machado J.L. 1991. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*) : Data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol*, (in press).
- Tyree M.T. and 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* 88:574-80.
- Tyree M.T. and Sperry J.S. 1989a. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Phys Mol Bio* 40:19-38.
- Tyree M.T. and Sperry J.S. 1989b. Characterization and propagation of acoustic emission signals in woody plants: towards an improved acoustic emission counter. *Plant Cell Environ*.
- Tyree M.T. and Yang S. 1991. Hydraulic conductivity recovery versus water pressure in xylem of *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ* (in press).
- Vivin Ph., Aussenac G. and Levy G. 1992. Effect of edaphic water stress and fertilization on gas exchanges, growth and mortality of three oak species (*Quercus petraea* (Mtt.)Liebl., *Q. robur* L., and *Q. rubra* L.) (in preparation)
- Yang S. and Tyree M.T. 1991. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ*. (in press).
- 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, 143 p.

Partie II

Articles

*où il apparaît à l'évidence
que tout homme plongé
dans la Science subit une poussée
de bas en haut susceptible
de lui remonter le moral.*

Pierre Desproges
Vivons heureux en attendant la mort, Seuil 1983.

Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism

HERVÉ COCHARD¹ and MELVIN T. TYREE²

¹ *Station de Sylviculture et de Production, INRA, Centre de Recherches Forestières de Nancy, Champenoux 54280 Seichamps, France*

² *Northeastern Forest Experiment Station, P.O. Box 968, Burlington, Vermont 05402, USA*

Received January 16, 1990

Summary

The seasonal progression of xylem dysfunction from tyloses and embolism induced both by cavitation and frost was studied in *Quercus rubra* L. and *Quercus alba* L. branches. Vessel lengths and diameters were measured in current-year rings of branches of various ages. Vessels in current-year shoots are about the same size as those in many diffuse porous trees, but vessels in older branches are two to six times larger in diameter and typically more than 10 times longer. Large *Quercus* vessels were more vulnerable to cavitation than small vessels. The small vessels in current-year shoots were more vulnerable to cavitation than vessels of comparable size in diffuse porous species. Earlywood vessels are completely blocked by tyloses within a year of their formation. Tylose growth starts in winter, but the vessels are not fully blocked until the next summer. Many latewood vessels, by contrast, remain free of complete blockage for several years. In *Q. rubra*, loss of hydraulic conductivity in current-year shoots due to cavitation reaches 20% by August and >90% after the first hard frost. Both laboratory and field observations confirm that the role of frost in causing loss of hydraulic conduction by embolism is much more dramatic in *Quercus* than in conifers and diffuse porous hardwoods.

Introduction

Interest has been renewed in the vulnerability of xylem to stress-induced dysfunction (Tyree and Sperry 1989). The most common kind of xylem dysfunction is an air embolism that interrupts water transport in xylem conduits (i.e., vessels or tracheids). Embolism can be induced by winter desiccation (Sperry et al. 1988b) or cavitation events. Cavitations have been a recognized cause of xylem dysfunction ever since the introduction of the cohesion theory of sap ascent ascribed to H.H. Dixon (1914). According to the cohesion theory, water is conducted in xylem in a metastable state, because water pressure is subatmospheric. Cavitations are now thought to occur by an air-seeding mechanism; whenever the xylem pressure potential, Ψ_{xp} , becomes too low, an air bubble is sucked into the xylem conduit through a pore in the conduit wall or through a pit membrane adjacent to an already embolized conduit (Crombie et al. 1985, Sperry et al. 1987b, Sperry and Tyree 1988).

Before methods were developed to measure the vulnerability of xylem conduits to cavitation, it was suggested frequently that there must be a trade-off between efficiency and vulnerability based on conduit size. Big conduits (large diameter and long) were viewed as being efficient for hydraulic conduction but highly vulnerable to cavitation compared to small conduits (e.g., Carlquist 1977, Baas 1982 and

Zimmermann 1983). There is evidence that these concepts apply when comparing large to small conduits in a stem (Tyree and Sperry 1989). Unfortunately, these ideas have no support in fact when making interspecific comparisons. Vulnerability curves have been measured in four conifers and three dicotyledonous species to date. Three of the conifers that have conduits (tracheids) much smaller than the dicotyledonous conduits (vessels) are *more* vulnerable to cavitation events than the conduits of dicotyledonous species (Tyree and Sperry 1989). The vessel-bearing species observed so far have been diffuse porous species that are known to have smaller vessels than many species. Ring porous species are known to have the largest and most hydraulically efficient vessels in woody species. The possibility still remains that these very large vessels could be more vulnerable to cavitation events than all other conduits.

The purpose of this study was to correlate vessel size with vulnerability in *Quercus*, one of the most common ring porous genera. Because xylem dysfunction in ring porous trees can be caused by tylose formation as well as by embolism, we have developed techniques to address both mechanisms. Ellmore and Ewers (1986) report that long vessels of ring porous trees become nonconductive after the first growing season; and the role of frost in causing this dysfunction has been suggested (Zimmermann 1983, Ellmore and Ewers 1986). In this study we examined the role of freezing on embolism formation and on the contribution of large earlywood vessels to hydraulic conduction.

Materials and methods

Most observations were conducted on *Quercus rubra* L. and some were repeated on *Q. alba* L. Samples were collected from University of Vermont land, Burlington, or from Camp Johnson, Winooski, Vermont.

Vessel lengths were measured by Zimmermann's method (Zimmermann and Jeje 1981). A solution of blue pigment (a suspension of mineral crystals used to color Benjamin Moore³ latex paint) was diluted 100:1 in water and passed through a 5- μ m filter. The solution was perfused through stem segments from the apical end at a pressure of 2 to 2.5 MPa for 0.5 h (occasionally at 0.2 MPa for 2 h). The branches were dried overnight and then sectioned into segments of equal length (4 to 40 cm long depending on the experiment). The number of vessels filled with pigment was counted under a dissecting microscope for each ring in vessels > 20 μ m diameter.

Tylose blockage was measured in samples collected at weekly intervals from mid-March to late May 1989. Branches, 4 or more years old, were cut with pole pruners from *Q. rubra* and *Q. alba* trees and transported immediately to the laboratory where they were immersed in water. Internodal segments, each 22 cm in length,

³ The use of trade, firm, or corporation names in this publication is for the information and convenience of the reader. Such use does not constitute an official endorsement or approval by the US Department of Agriculture or the Forest Service of any product or service to the exclusion of others that may be suitable.

were cut from internodes ranging in age from 1 to 6 years. To determine if vessels were embolized, the segments were perfused from the base with Congo red (1 kg m^{-3}) at a pressure of 2 kPa (20 cm water head). Previous experiments demonstrated that this pressure was not enough to blow air bubbles out of "open" vessels, i.e., vessels free of vessel ends and tyloses, so only water-filled vessels should stain with dye. Congo red was chosen because preliminary experiments indicated that it stained only pit fields of vessels, leaving most of the wood fibers and tracheids unstained, thereby making the counting of stained vessels easier.

A perfusion time of 1 h should have been adequate for Congo red to travel more than 1 m in vessels $> 20 \mu\text{m}$ diameter (Zimmermann 1983 p. 63) at the applied pressure gradient. After staining, the last 2 cm of segment farthest from the site of dye application was excised and the presence of dye was checked under a dissecting microscope at $50\times$ magnification. The remaining 20-cm-long segment was then perfused with water at 0.1 MPa for 0.5 h; this is enough pressure to blow air bubbles out of open vessels and to dissolve air bubbles in most closed vessels. The segments were then perfused with Congo red for 1 h at 2 kPa to stain vessels without tylose blockage. The stained segments were dried overnight and sectioned in the middle (10 cm from the site of dye application), and the number of stained vessels was counted in each ring under a dissecting microscope. Counts were made of earlywood vessels (mostly $>60 \mu\text{m}$ diameter) and latewood vessels (mostly $<30 \mu\text{m}$ diameter).

Dye uptake by the transpiration stream was measured using Congo red and safranin (both at 1 kg m^{-3}) in leaf-bearing stems during the day. Stems were cut in one of three separate ways: (1) stems cut while immersed in dye; (2) stems cut in air and allowed to transpire for 5 to 10 minutes and then the basal end recut under dye about 1–2 cm from the end; and (3) stems cut in air and allowed to transpire in air and then placed in dye solution without recutting. The movement of dye in the stems was observed by sectioning stems at appropriate locations.

Seasonal changes in embolism were measured on stems collected at approximately weekly intervals from early August until mid-November 1989. Tylose studies in early 1989 indicated that vessels formed and functional in 1988 were embolized by March 1989; so, these measurements were undertaken to determine when current-year vessels embolize.

Branches 3 to 5 years old (at the base) were cut with pole pruners from the crown of dominant *Q. alba* and *Q. rubra* trees growing at Camp Johnson. The branches were immediately recut under water and after a few minutes all the current-year shoots were recut under water. The current-year shoots were immersed in water and transported to the laboratory. While immersed in water, short pieces of the shoot (usually 4 to 6 cm long) were taken from the upper 1/2 or 1/3 of the shoot. The cut surfaces of the segments were shaved with a new razor blade, and leaf blades were excised leaving the petiole and half of the midrib vein attached. This both reduced transpiration and reduced leaks in subsequent steps.

The level of embolism was measured by its effect on the percentage loss of hydraulic conductivity using a Sperry conductivity system (Sperry et al. 1987a). Conductivities were measured using 0.9 kg m^{-3} oxalic acid solution degassed under

vacuum for 45–60 min and filtered through a 0.22 μm inline filter. Resaturation of the solution with air was reduced by storing it in a commercial “captive air” tank. The tank holds water in a plastic bag, which can be filled without air bubbles through a connecting pipe, and the bag is inside a metal pressure vessel that can be pressurized to about 0.4 MPa. The solution can be delivered under constant pressure by use of a compressed air tank and a pressure regulator. The source reservoir in the Sperry apparatus was changed to a beach ball filled with a solution free of air bubbles. The initial conductivity, k_i , of the stem segments was measured at a pressure difference of about 6 kPa (not enough to blow air bubbles out of open vessels in current-year shoots, although enough to blow bubbles out of older shoots). The maximum conductivity, k_m , was measured by flushing the segments for 20 to 30 min at a pressure of 170 kPa. Maximum conductivity was usually achieved with one flush and was confirmed by repeated flushes until the maximum had been reached. Percentage loss of hydraulic conductivity, which is a measure of the embolism level, was calculated from $100(k_m - k_i)/k_m$. See Sperry et al. (1987a) for other details.

Vulnerability to cavitation is represented by a graph of percentage loss of hydraulic conductivity *versus* xylem water potential. Vulnerability was determined on current-year shoots and on leaf petioles of *Q. rubra*. Shoots 3 to 5 years old were cut from large trees with pole pruners and then immediately recut under water to remove the lower 10 to 20 cm of stem. Shoots were immediately transported to the laboratory and allowed to rehydrate. Usually 1 h was sufficient to raise xylem pressure potential, Ψ_{xp} , to > -0.1 MPa. The shoot was then removed from the water and allowed to dehydrate. Shoot xylem pressure potential was estimated by the pressure bomb technique on randomly chosen leaves. In most experiments, ultrasonic acoustic emissions (AEs) were also monitored as an indication of cavitation events using a model 4615 drought stress monitor (Physical Acoustics Corp., Lawrenceville, NJ). The ultrasonic transducer was attached to the stem (bark removed) with a spring-loaded clamp with a force of 30 Newtons applied to I15I transducer (PAC, Lawrenceville, NJ). Different branches were dehydrated to Ψ_{xp} values ranging from -1.5 to -4.5 MPa; once the desired Ψ_{xp} had been achieved, the shoot was wrapped in a black plastic bag to reduce transpiration and hold Ψ_{xp} at a fixed value for at least 12 h, to allow air to diffuse into recently cavitated vessels. At the end of the holding period, Ψ_{xp} was remeasured. Current-year shoots were cut at the base under water and left to rehydrate for about 0.5 h. A short segment (4 to 6 cm long) was excised from the upper 1/2 or 1/3 of the shoot, and the cut surface recut with a new razor blade. In other instances, entire petioles, which are 2 to 2.5 cm long in *Q. rubra*, were excised with a fresh razor blade. Percentage loss of conductivity was then measured on shoot segments and petioles as described above.

Freezing-induced embolism was measured after it had been observed that frost seemed to induce a large increase in embolism in vessels under field conditions. *Quercus rubra* shoots were collected and rehydrated as above. Shoot segments about 60 cm long, including the current-year shoots, were excised under water. The shoots were placed in an insulated, refrigerated box so that the apical 5 cm and the basal 30 cm of each shoot remained outside the box and approximately 25 cm of the

current-year shoot remained in the box. The apical and basal ends were fitted with water-filled tubing and source and sink reservoirs used for continuous perfusion of water. The temperature of the box was controlled by circulating cold ethanol through a heat exchanger inside the box. The temperature of the ethanol and thus of the box were set by a model RTE-110 bath circulator (Neslab, Newington, NH). Water flowed continuously through the branch under a slight tension achieved by placing the sink reservoir about 0.7 m below the source. The temperature in the box was measured by an LM335 temperature sensor attached to the stem surface and interfaced to a computer that also measured the water flow rate through the stem and stem hydraulic conductivity as described by Sperry et al. (1987a). The shoot sections inside the box were taken through freezing and thawing cycles while continuously measuring flow rate and conductivity.

Results

Vessel lengths and diameters

Vessels measured in current-year shoots were much shorter than in other parts of *Q. rubra* and *Q. alba* trees. When current-year shoots were cut less than a third of the way back from the apex and perfused with pigment, over 70% of the vessels were less than 4 cm long. Generally less than 10% of the vessels were more than 20 cm long. If more than half of the current-year shoot was excised before perfusion, then some vessels that extend for more than 50 cm were cut open. Representative data for *Q. rubra* are shown in Figure 1; length distributions for *Q. alba* were comparable and

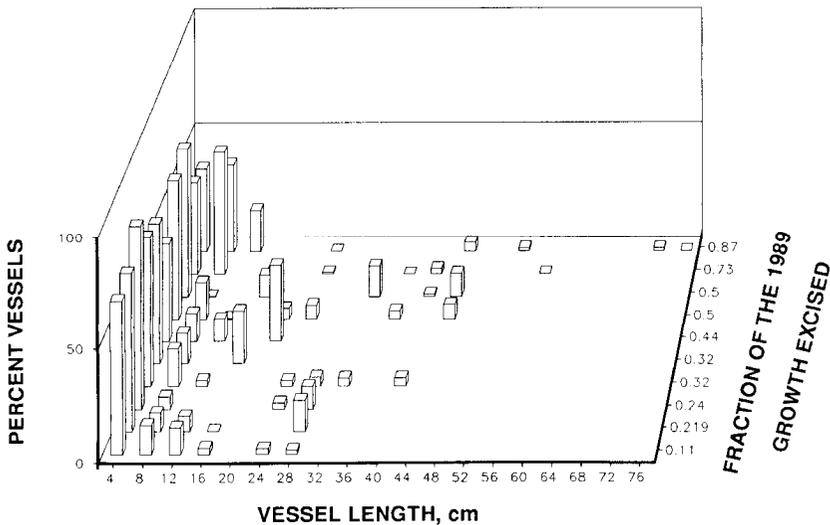


Figure 1. Vessel length distribution in current-year shoots (leaf-bearing shoots grown in 1989). The y-axis for vertical bars is percent of vessels in a size class (multiples of 4 cm) given on the x-axis. The z-axis is used to separate different shoots on the basis of the fraction of the current-year growth excised prior to pigment infusion from the apex.

are, therefore, not shown. When 2-year-old shoots were perfused with pigment, some vessels extended for more than 1 m in the 1989 ring. Vessels in the 1988 ring were plugged with tyloses so pigment penetrated less than 5 cm in over 75% of the vessels (Figure 2). In larger stems, some vessels were often several meters long (data not shown, cf. Zimmermann and Brown 1971). Latewood vessels, which were included in Figures 1 and 2, made up the majority of the vessels less than 4 cm long. Mean vessel diameters are shown in Table 1. In current-year shoots, there was no clear difference between earlywood and latewood vessels. The first-formed vessels nearest the pith were as small as the latewood vessels; vessels near the middle of the wood ring were largest. In all other rings, earlywood and latewood vessels were clearly distinguishable. Vessels in current-year shoots of *Q. alba* and *Q. rubra* were about the same, or up to 30% larger in diameter than vessels found in the third to fifth annual rings of *Acer saccharum*, *Rhizophora mangle* and *Cassipourea elliptica* (Sperry et al. 1988a, 1988b, Sperry and Tyree 1988, and unpublished results). But vessels in second-year rings of *Q. alba* and *Q. rubra* were two to three times larger in diameter.

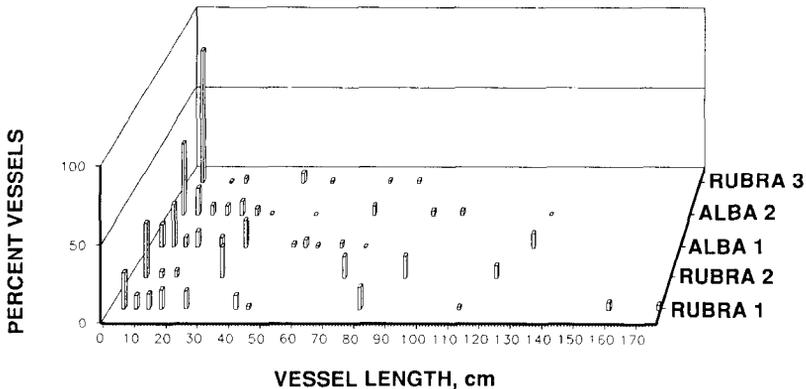


Figure 2. Similar to Figure 1 except pigment perfusions were done on 2-year-old shoots. Rubra 1 and 2 are vessel-length distributions for two *Q. rubra* shoots measured in 1989 rings. Alba 1 and 2 are vessel-length distributions for two *Q. alba* shoots measured in 1989 rings. Rubra 3 is representative data measured in the 1988 ring on 3-year-old shoots. These vessels are blocked with tyloses.

Table 1. Vessel diameter (μm) in young stems of *Quercus alba* and *Q. rubra*. Values are means \pm standard deviation with number of measurements given in brackets. First rings refer to vessels measured in current-year shoots and second rings refer to vessels measured in the outermost ring of 2-year-old shoots.

Species	First rings		Second rings	
	Earlywood + Latewood		Earlywood	Latewood
<i>Quercus alba</i>	35.8 \pm 10.6 (100)		79.9 \pm 15.4 (50)	22.0 \pm 4.7 (50)
<i>Quercus rubra</i>	29.1 \pm 6.8 (100)		79.7 \pm 21.5 (50)	29.1 \pm 6.8 (50)

Tylose formation

We found no evidence of progressive tylose formation in our weekly sample collections from mid-March to mid-May. Although intensive sampling was not continued into the 1989 growth season, it was clear that 1988 earlywood vessels formed tyloses in the 1989 growth season. During the weekly collections, virtually all 1988 earlywood vessels were found to be embolized (based on the first low pressure dye perfusion results). Subsequent high pressure perfusions demonstrated that few 1988 vessels were blocked by tyloses, whereas most vessels more than 1 year old were closed by tyloses. In Figure 3, we plot the percentage of dyed earlywood vessels (vessels free of tyloses) on the y-axis. The years of growth of the rings are indicated by different symbols and the age of the internodes (i.e., number of rings) are plotted on the x-axis. Lines connect rings of the same age between internodes of different ages. With the exception of vessels in 1-year-old internodes (i.e., shoots grown in 1988), few of the vessels formed in 1988 were blocked with tyloses. But > 85% of the earlywood vessels in the 1987 rings were blocked by tyloses. The vessels in current-year shoots may have been blocked by emboli rather than tylose; the emboli may have been trapped in vessels that are typically less than 4 cm long in current-year shoots. The stems were perfused with water at 0.1 MPa for 0.5 h, which should have eliminated emboli. To confirm this we perfused current-year (1989) shoots at 0.1 MPa for 0.5 h while measuring the gradual increase in hydraulic conductivity and confirmed that our treatment did eliminate emboli in December. So we concluded that tylose blockage is completed in current-year shoots by mid-winter. Tyloses were frequently visible under the microscope in nonstained vessels, but as tyloses generally do not fill the entire length of the vessel, microscopic observations proved less

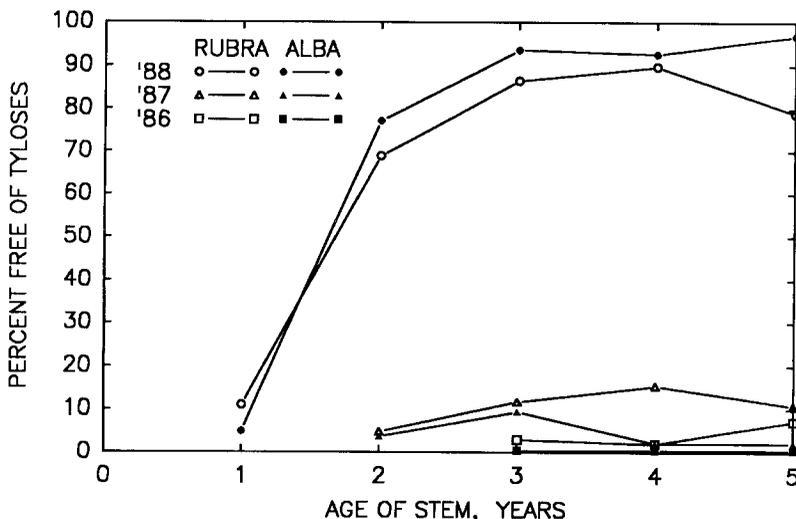


Figure 3. Percentage of earlywood vessels free of tyloses in 20 cm segment lengths (y-axis) versus segment age (x-axis). Lines connect rings formed in the same growth season. Rubra (open symbols) and alba (closed symbols) refer to *Q. rubra* and *Q. alba*, respectively.

reliable than staining methods. The pattern of tylose formation in latewood vessels is different (Figure 4). More than 50% of the 1988 latewood vessels were plugged by May 1989, but tylose plugging increased slowly in older rings. Some conduction was still evident even in 6-year-old rings.

Seasonal changes in embolism formation

Seasonal changes in embolism formation were followed in the 1989 growth season to determine when embolisms occur. The percentage loss of hydraulic conductance was stable around 20% during August and September 1989 (Figure 5), but a significant increase to 60 or 70% occurred after the first hard frost, and a subsequent increase to > 95% loss of conductance occurred after the second hard frost. Dates of subzero temperatures at the Burlington International Airport (about 1 km from the collection site) are indicated on Figure 5 by arrows together with the minimum temperatures reached. During these frost events, leaves were still on the trees so the xylem pressure may have been subatmospheric. It is well known that air bubbles come out of solution during freezing of xylem water (Ewers 1985); so, if the water was under tension, a large drop in conductance might have occurred.

Freezing-induced embolism was confirmed under laboratory conditions in a few experiments. The results of one representative experiment are shown in Figure 6. At time zero, the bath circulator was set at -30°C and the temperature measured on the surface of the stem began to fall. At the point marked "E," the brief temperature increase marks the onset of the freezing exotherm and the stem conductivity fell to nearly zero. Because the xylem pressure potential was controlled in the unfrozen stem apex and base at approximately -10 to -17 kPa during the entire experiment, the air bubbles formed on freezing expanded when the box was again warmed. The start of the warming phase is marked "W" in Figure 6. The stem never returned to

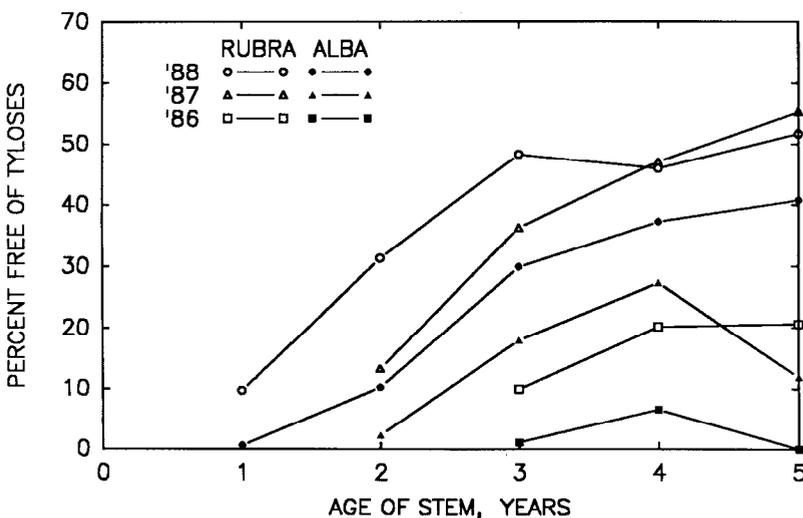


Figure 4. Similar to Figure 3 but for latewood vessels.

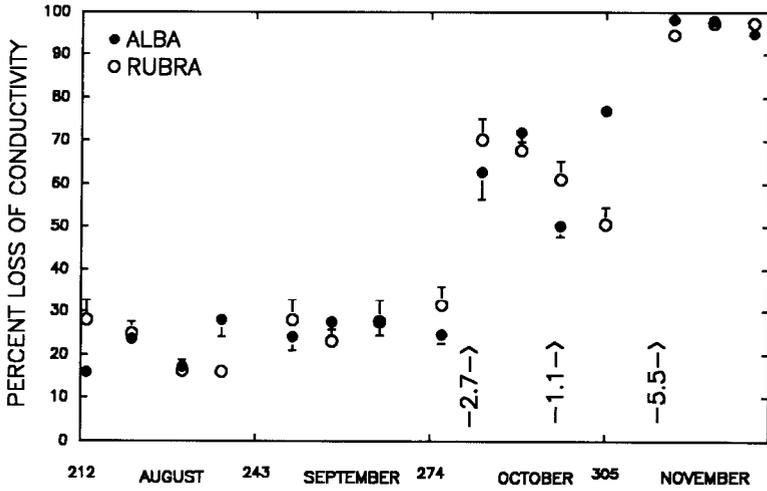


Figure 5. Seasonal change in percentage loss of hydraulic conductance due to embolism in *Q. rubra* (open symbols) and *Q. alba* (closed symbols). Numbers on x-axis refer to Julian day of year. Arrows indicate the approximate date of subzero minimum temperatures and the numbers next to the arrows indicate temperature.

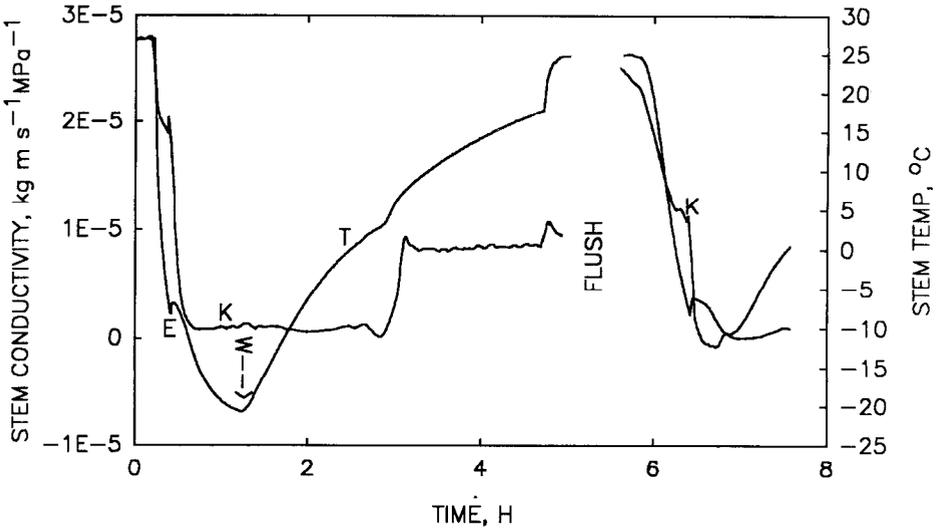


Figure 6. Change of hydraulic conductivity of stems (*Q. rubra*) versus time during a freeze-thaw cycle. "K" indicates the conductivity (left y-axis) and "T" indicates the stem temperature (right y-axis). On the temperature plot, "E" marks the freezing exotherm and "W" the beginning of the rewarming. "FLUSH" indicates the 0.5-h period when air bubbles were dissolved by flushing the stem with degassed water at 170 kPa pressure head.

the original conductivity until after a positive pressure flush.

Vulnerability to cavitation

Vulnerability to cavitation of current-year shoots and petioles is shown in Figure 7. The minimum percentage loss of conductivity averaged about 20%. Higher losses did not occur until Ψ_{xp} fell below -2 MPa. This is probably because shoot Ψ_{xp} typically reached minimum values of -2 MPa during the summer. Vulnerability curves for petiole and current-year shoots were similar, except for the petioles that had been exposed to the first frost on October 10, 1989 (solid squares), which all had higher embolism values. Vulnerabilities could not be measured in older stems because stems had to be cut longer than the longest vessel, and in older stems this meant that we would have to dehydrate stems several meters in length. The vulnerability curve shows a 50% loss of hydraulic conductivity at $\Psi_{xp} = -2.5$ MPa indicating that *Q. rubra* is more vulnerable than *Acer saccharum*, which does not reach 50% loss of conductivity until $\Psi_{xp} = -3.8$ MPa. The vulnerability of *Q. rubra* is about the same or less than that of two conifers, *Abies balsamea* and *Tsuga canadensis* (Tyree and Sperry 1989).

Loss of hydraulic conductivity and the onset of ultrasonic AEs is not correlated in *Q. rubra*. Figure 8 is representative of many replicate experiments. It was common to find many ultrasonic AEs as excised branches 1.5 to 2.5 m long were dehydrated from 0 to -2 MPa, but the percentage loss of conductivity stayed at 20% whether the shoots were rehydrated overnight to $\Psi_{xp} = 0$ MPa and sampled or dehydrated to

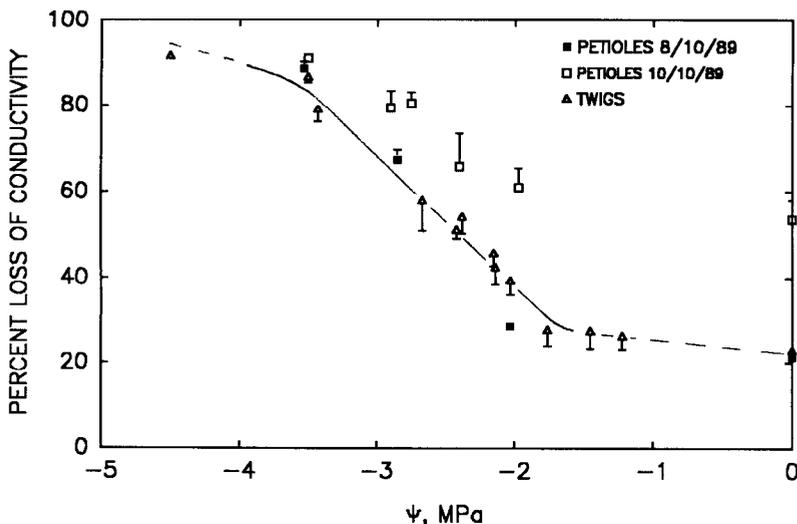


Figure 7. Vulnerability of *Q. rubra* stems and petioles to loss of hydraulic conductivity due to embolism. The y-axis is the percentage loss of conductivity versus the water potential (on the x-axis) to which excised shoots were dehydrated. Petioles collected after October 10, 1989 (\square) had a higher level of embolism due to the frost event of the night preceding the collection date compared with petioles collected two days earlier before the frost (\blacksquare).

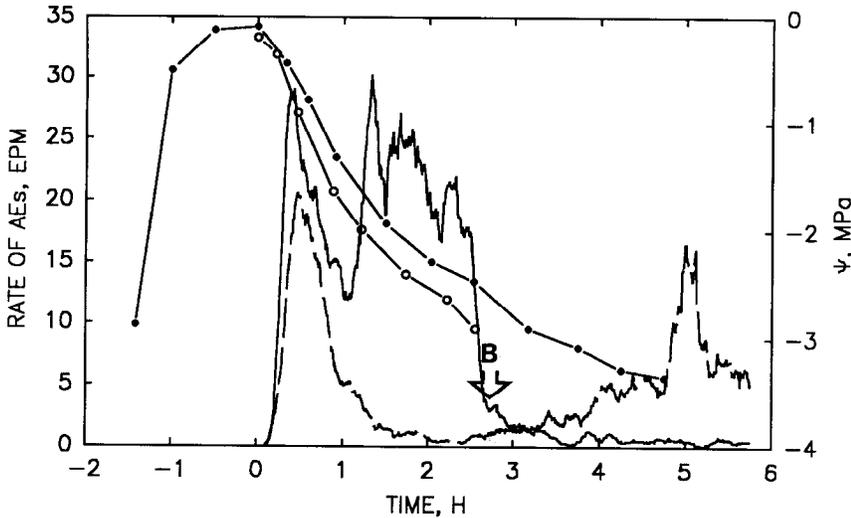


Figure 8. Effect of repeated dehydration on acoustic emissions (AEs). Positive times on the x -axis give the time since the beginning of the dehydration period for both dehydration events; negative times indicate rehydration after the first dehydration. The rate of AEs (10 min running means) are indicated by solid and dashed lines without symbols for the first and second dehydration, respectively. Water potentials, Ψ_{xp} , are indicated by solid lines with open and closed circles for the first and second dehydration, respectively. After 2.8 h of the first dehydration, Ψ_{xp} had reached -3 MPa; the shoot was covered in a plastic bag to reduce transpiration and the rate of AEs declined. After 20 h, the water potential had changed little as indicated by the reading at -1.5 h (closed circle). The negative times (closed circle) indicate a 1.5-h period of rehydration after the base of the shoot was placed in water (without recutting the stem). At time zero the second dehydration began. Fewer AEs were found on the second dehydration but once Ψ_{xp} had fallen below the previous low (-3 MPa at 3.2 h during the second dehydration) more AEs were observed.

-2 MPa before sampling of current-year shoots. In the first dehydration in Figure 8, the shoot was dehydrated to $\Psi_{xp} = -2.8$ MPa and then placed in a black plastic bag at the time marked "B." The rate of AEs recorded fell to nearly background levels soon after the shoot was placed in the bag and Ψ_{xp} remained at -2.8 MPa for 20 h. The shoot was then recut under water (removing only 2 cm of the base of the stem) and the leaf Ψ_{xp} recovered to nearly 0 MPa within 1 h (see closed circles on the negative part of the time scale). On the second dehydration there was still significant AE activity (but less than before) as Ψ_{xp} fell from 0 to -2 MPa. The rate of AEs fell to a low value for Ψ_{xp} between -2 and -2.8 MPa then resumed again at lower water potentials. If the AEs between 0 and -2 MPa indicated cavitation, this may have been confined to wood fibers or the smallest latewood vessels and wood tracheids. In any case, cavitation, if it occurred was evidently insufficient to cause a measurable decline in hydraulic conductivity.

Although individual xylem tracheids do not contribute much to water conduction, collectively the vast number of these small tracheids and vessels may have an important influence on the water balance of *Quercus* species. This idea is supported by the results of some preliminary experiments which were as follows. Several 2- to

5-year-old *Q. rubra* branches were cut by pole pruner during bright sunny days and allowed to dehydrate in the air for 5 to 15 minutes. The lower 1 to 2 cm of wood was then recut under water and the branches left to transpire for 2 to 12 h in direct sunlight. Branches were placed in either Congo red (which primarily stains early-wood vessels) or safranin (a general stain) for most of the transpiration period. In some instances, the ultrasonic AE detector was attached during the transpiration period. Near the end of the transpiration period, leaf water potentials were measured and the stems were cut into sections to determine the movement of dye and some were cut under water to check for air bubbles in the larger vessels. Our observations were as follows. (1) Large vessels were filled with air and Congo red traveled in earlywood vessels only a few cm consistent with capillary rise. (2) Leaf water potentials remained between -0.1 and -0.2 MPa. (3) AEs did not exceed background rates. (4) Safranin traveled throughout the small vessels and tracheids of the 1989 ring and through much of the latewood vessels of the 1988 ring. (5) High rates of transpiration (1.2 to 2.5×10^{-4} kg s⁻¹ m⁻²) were measured by rate of water uptake and from some occasional measurements made with a Li-Cor steady state porometer. Because earlywood vessels were quite long and probably embolized over their entire length, and because the leaf water potentials and transpiration were high, this indicates that the smallest vessels and tracheids were quite efficient conductors of water over distances of 1 m or more. Successive dehydration experiments like those of which results are shown in Figure 8 also demonstrated that substantial water uptake could occur when stems are returned to water without recutting them under water (data similar to those in Figure 8). Although the dehydrations were performed under low-light laboratory conditions, water uptake was always sufficient to return leaf Ψ_{xp} to > -0.1 MPa within 1 h. Before rehydration, leaf Ψ_{xp} was always < -2 MPa and therefore all cut vessels must have been fully embolized. To account for the observed rehydration, we conclude that numerous short tracheids at the cut base of the stem must rapidly refill with water and become functional again. Water transport in minor vessels and tracheids of *Quercus* species clearly deserves further study.

Discussion

Vessel diameter in 1- to 2-year-old stems of *Q. rubra* and *Q. alba* was only a half or a third the diameter of vessels in main stems, which are typically 200 to 300 μ m in diameter based on our observations (unpublished) and previous observations (Zimmermann and Brown 1971 p. 195, Akachuku 1987). Fortunately vessel lengths in current-year shoots were < 20 cm, allowing us to impose negative xylem Ψ_{xp} by dehydrating excised shoots. If vessels had extended from the boles throughout the current-year shoots, it would have been necessary to dehydrate whole trees to establish vulnerability curves.

Tyloses begin to form in many trees at the end of the growing season (Zimmermann 1979) and can begin to form within a day in *Q. alba* in response to wounding (Meyer 1967). Our results show that tylose growth is not enough to block earlywood vessels completely in undamaged wood until the next growth season; although others

report tylose growth is complete by December (Fujita et al. 1978, Zimmermann 1983). Our results suggest that the life history of *Quercus* vessels can be summarized by the following sequence: growth in early spring; functional water conduction until early fall with a loss of perhaps 20% of water transport capacity by August; irreversible embolism of vessel by the first hard frost in fall; and gradual growth of tyloses until the vessels are completely blocked by the following summer. The presence of air embolism before tylose growth seems to be an absolute requirement (Klein 1923).

We were surprised to find a 50% loss of hydraulic conductivity in current-year shoots at a Ψ_{xp} of -2.5 MPa. We did not observe such negative values of Ψ_{xp} under field conditions (unpublished), but our measurements were not very extensive. Others have reported Ψ_{xp} values reaching -3 MPa in *Q. alba* (Hinckley and Bruckerhoff 1975, Hinckley et al. 1979) and predawn values of -2.8 MPa for *Q. rubra* and *Q. alba* (Parker et al. 1982). This seems to indicate that there is little margin of safety against catastrophic loss of hydraulic conductivity in these species. Two alternative possibilities must be considered. (1) The Missouri provenances studied in the above papers may have been less vulnerable to cavitation than Vermont provenances, which are rarely exposed to the drought common in Missouri. (2) Our samples may have been made more vulnerable as a result of excision. Normally, in intact trees, air emboli would be sucked in through vessels opened in recently damaged leaves and twigs, e.g., damaged by insects, wind, hail, etc. If the pit membranes at the apical extremities have smaller pores than the pit membranes exposed by excising branches, then (according to the air-seeding hypothesis) intact trees would be more able to withstand drought-induced embolism than would excised branches. These possibilities deserve more study. It should be emphasized, however, that the small earlywood vessels in current-year wood of 1- to 2-year-old twigs of *Q. rubra* are no more vulnerable to water stress-induced embolism than the tracheids of two species of conifers (Tyree and Sperry 1989), so the vulnerability cannot be attributed to the diameter of the vessel lumina.

The role of frost in causing embolism in *Quercus* is unusually significant. The onset of frost does not cause much embolism in *Acer saccharum* (Sperry et al. 1988b), or in several other conifers and northeastern hardwoods (Sperry, personal communication). Embolism becomes quite extensive during prolonged periods of subzero temperatures because of winter desiccation, but this is the first time we have seen extensive embolism resulting from a relatively brief frost. This may be due to a combination of factors. Some stems undergo pressurization during freeze-thaw cycles (Hammel 1967, Sucoff 1969, Tyree 1983, Johnson et al. 1987) and this could prevent bubble formation or the growth of bubbles. An alternative explanation is that the size of bubbles formed during a freeze depends on the diameter of the conduit and that large bubbles take a long time to dissolve and thus are more likely to be enlarged by tensions induced by transpiration after the thaw (Ewers 1985). This would make many ring-porous trees particularly vulnerable to frost-induced embolism.

Acknowledgments

The senior author thanks the Institut National de la Recherche Agronomique, Station de Sylviculture et de Production, Nancy, France, for salary and travel funds to conduct this research. Other research costs were provided by the US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station and by grant number USDA 88-33520-4073. We thank Maj. Alan L. Nye of the Vermont National Guard for permission to collect oak samples at Camp Johnson.

References

- Akachuku, A.E. 1987. A study of lumen diameter variation along the longitudinal axis of wood vessels in *Quercus rubra* using cinematography. IAWA Bull (NS) 8:41–45.
- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy—history and perspectives. In *New Perspectives in Wood Anatomy*. Ed. P. Bass. Martinus Nijhoff, The Hague, pp 23–58.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64: 887–896.
- Crombie, D.S., M.F. Hipkins and J.A. Milburn. 1985. Maximum sustainable xylem sap tension in *Rhododendron* and other species. *Planta* 163:27–33.
- Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the ascent of sap in plants*. Macmillan, London.
- Ellmore, G.S. and F.W. Ewers. 1986. Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana*. *Amer. J. Bot.* 73:1771–1774.
- Ewers, F.W. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and liana. IAWA Bull. (NS) 6:309–317.
- Fujita, M., K. Nakagawa, N. Mori, H. Harada. 1978. The season of tylosis development and changes in parenchyma cell structure in *Robinia pseudoacacia* L. *Bull. Kyoto Univ. For.* 50:183–190.
- Hammel, H.T. 1967. Freezing of xylem sap without cavitation. *Plant Physiol.* 42:55–66.
- Hinckley, T.M. and D.N. Bruckerhoff. 1975. The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Can. J. Bot.* 53: 62–72.
- Hinckley, T.M., P.M. Dougherty, J.P. Lassoie and J.E. Roberts. 1979. A severe drought: impact on tree growth, phenology, net photosynthetic rate and water relations. *Amer. Midland Nat.* 102:307–316.
- Johnson, R.W., M.T. Tyree and M.A. Dixon. 1987. A requirement for sucrose in xylem sap flow from dormant maple trees. *Plant Physiol.* 84:495–500.
- Klein, G. 1923. Zur Aetiologie der Thyllen. *Z. Bot.* 15:418–439.
- Meyer, R.W. 1967. Tyloses development in white oak. *For. Prod. J.* 17:50–57.
- Parker, W.E., S.G. Pallardy, T.M. Hinckley and R.O. Teskey. 1982. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus-Carya* forest type. *Ecology* 63:1259–1267.
- Sperry, J.S. and M.T. Tyree. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* 88:581–587.
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly and M.T. Tyree. 1987a. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell Environ.* 11:35–40.
- Sperry, J.S., N.M. Holbrook, M.H. Zimmermann and M.T. Tyree. 1987b. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiol.* 83:414–417.
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly and M.T. Tyree. 1988a. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *Amer. J. Bot.* 75:1212–1218.
- Sperry, J.S., M.T. Tyree and J.R. Donnelly. 1988b. Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of *Rhizophoraceae*. *Physiol. Plant.* 74:276–283.
- Sucoff, E. 1969. Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiol. Plant.* 22:424–431.
- Tyree, M.T. 1983. Maple sap uptake, exudation and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiol.* 73:277–285.
- Tyree, M.T. and J.S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 40:19–38.
- Zimmermann, M.H. 1979. The discovery of tylose formation by a Viennese lady in 1845. IAWA Bull. (NS) 2–3:51–56.
- Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 143p.

Zimmermann, M.H and C.L. Brown. 1971. Trees: structure and function. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

Zimmermann, M.H. and A.A. Jeje. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. Can. J. Bot. 59:1882–1892.

Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L)

H Cochard *, N Bréda, A Granier, G Aussenac

Laboratoire d'Écophysiologie Forestière, Station de Sylviculture et Production
INRA, Centre de Nancy, F-54280 Champenoux, France

(Received 14 October 1991; accepted 14 January 1992)

Summary — The vulnerability to water-stress induced cavitation and the petiole leaf specific conductivity (LSC) have been studied on excised branches of *Quercus petraea*, *Q pubescens*, *Q robur* and *Q rubra*. Seasonal evolution of xylem embolism in the petioles and twigs of mature *Q petraea* has been followed together with increasing soil water deficit. Field experiments showed that *Q petraea* suffered from embolism damage in both petioles and twigs after heavy drought. Large differences in terms of vulnerability to cavitation and LSC have been found between species. *Q pubescens* presented the highest LSC and the lowest vulnerability together with *Q petraea*. *Q robur* was found to be more vulnerable than *Q petraea* although with comparable LSC. *Q rubra* was the most vulnerable species and exhibited the lowest LSC. It was concluded that these species could be classified according to how their hydraulic mechanism is conceived to resist cavitation events: *Q pubescens* was the most resistant followed in order by *Q petraea*, *Q robur*, and *Q rubra*. Results are discussed in terms of plant segmentation and drought resistance.

***Quercus* spp = oaks / xylem cavitation / hydraulic architecture / hydraulic conductivity / drought resistance**

Résumé — Vulnérabilité à l'embolie de trois espèces de chênes européens (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L). La vulnérabilité à la cavitation induite par stress hydrique et la conductivité spécifique foliaire (LSC) ont été étudiées sur des branches excisées de *Q petraea*, *Q pubescens*, *Q robur* et *Q rubra*. L'évolution saisonnière de l'embolie xylémienne des pétioles et des tiges de *Q petraea* adultes a été suivie au cours de l'établissement d'une sécheresse édaphique. L'expérimentation en conditions naturelles a montré que l'on pouvait induire de l'embolie dans les pétioles et les tiges de *Q petraea* après une sécheresse. De grandes différences en terme de vulnérabilité à la cavitation et de LSC ont été trouvées entre les espèces. *Q pubescens* présente la plus grande LSC et, avec *Q petraea*, la plus faible vulnérabilité, *Q robur* est plus vulnérable que *Q petraea* bien que sa LSC soit comparable. *Q rubra* est l'espèce la plus vulnérable et celle qui montre la plus faible LSC. A la suite de ces résultats nous arrivons à la conclusion que ces espèces peuvent être classées selon leur résistance à la cavitation: *Q pubescens* est le plus résistant suivi

* Correspondence and reprints

dans l'ordre par Q petraea, Q robur et Q rubra. Ces résultats sont discutés en termes de segmentation de l'appareil conducteur et de résistance à la sécheresse.

Quercus spp = chênes / embolie / cavitation / architecture hydraulique / conductivité hydraulique / résistance à la sécheresse

INTRODUCTION

After the exceptional drought that occurred in France in 1976, significant dieback symptoms were noticed in mid European oak trees. Preliminary observations showed that, in mixed stands, only one species, *Quercus robur*, was declining (Becker and Lévy, 1982) whereas the closely related species *Q petraea* was more drought-resistant. Another related species, *Q pubescens*, is mostly found in Southern Europe where severe drought develops every summer. The subgenus *Lepidobalanus* section *robur* (Krüssmann, 1978), which includes all the above species, thus exhibits very different responses to water stress. Since 1976, a number of ecological studies have been undertaken to determine the mechanisms of this drought-related dieback (eg Guillaumin *et al*, 1983; Dreyer *et al*, 1990; Vivin *et al*, unpublished data), but no striking differences have yet been found between *Q robur* and *Q petraea* that could explain their ability to support or not support water stress.

The vulnerability of the xylem to cavitation and air embolism has been examined in a number of recent studies (eg Tyree and Sperry, 1989; Sperry and Tyree, 1991). Large differences in susceptibility to cavitation and hydraulic architecture have been found between species. In most of these species, embolism was likely to develop during severe drought. The main consequence of embolism formation in the conducting tissue is an increase of resistance to water flow along the sap pathway.

The water relations of the whole tree might thus be seriously affected and crown desiccation be predictable. The vulnerability of the European oak species to cavitation is undocumented and the possible implication of xylem dysfunctions due to air embolism in oak decline is a feasible hypothesis.

In order to investigate this hypothesis we compared the susceptibility to drought-induced air embolism and the hydraulic properties of *Q petraea*, *Q pubescens* and *Q robur*. Vulnerability curves (VC), the relations between water potential and the extent of embolism in the xylem, were obtained by drying out excised branches using 2 different techniques. We also compared these laboratory experiments with the natural development of embolism in mature *Q petraea* trees submitted to artificial water shortage.

MATERIALS AND METHODS

Vulnerability curves

For each species, VCs were obtained from 2–4-year-old branches excised from mature trees growing on open areas at the INRA station, near Nancy, eastern France. *Q robur* and *Q petraea* were 2 native trees, and *Q pubescens* was a planted specimen originating from southern France. Some experiments were also conducted on a planted *Q rubra*. Branches were collected in the morning with pruning on the southern part of the trees, they were then recut under water and rehydrated for about 1 hour. Two methods were used to induce embolism in the xylem:

– for each species, several branches were first dehydrated using the traditional method by drying them on a laboratory bench over a variable period of time. Increasingly stressed branches were thus obtained, with water potentials ranging from -2 to -5 MPa;

– other branches excised from the same trees were enclosed in a large pressure chamber, pressurized to 2–4 MPa until the pressure equilibria of the samples were obtained. At this point the pressure was slowly released down to atmospheric pressure. With both techniques the branches were then kept overnight in a plastic bag in order to induce pressure equilibrium and air diffusion into the cavitated vessels. Before cutting segments for embolism measurement, samples were soaked under water for at least half an hour in order to release xylem tension.

Embolism was estimated *via* its effect on loss of hydraulic conductivity (Sperry *et al.*, 1988). Embolism was evaluated in the terminal part of the current-year twigs and in the petioles. Embolism of the samples dehydrated in the pressure chamber was analyzed only in the petioles. On each branch, usually 15 samples (8 leaves and 7 twigs) 2–3 cm long were cut under water with a razor blade. When the petioles were less than 2 cm long, the leaf blades were detached, the samples thus containing part of the mid rib. Hydraulic conductivity was measured by perfusing samples with a 65-cm head of degassed distilled water containing 0.1% of HCl (pH = 2). Conductivity was restored by repeated flushes of perfusion solution pressurized to 0.1 MPa. A 20-min flush was usually sufficient to fully resaturate the samples, but a second flush was performed to confirm the previous value and to detect any plugging of the xylem during the flush. The leaf area was measured for *Q. petraea* and *Q. robur*, and occasionally for *Q. pubescens* and *Q. rubra*.

Natural development of embolism

Field experiments have been conducted in a 30-year old stand of *Quercus petraea* in the forest of Champenoux near Nancy, eastern France. Average height of the stand was 15 m in 1990 and estimated leaf area index 6 (Brejda *et al.*, 1992). Two representative plots of 4 trees each were selected for measurements. One of the

plots was maintained in a well hydrated condition by successive irrigation throughout the summer. The second was submitted to a water shortage by digging a 1.2-m deep ditch around the plot and covering it with a watertight roof. In both plots, a 15-m scaffolding enabled direct sampling from the crown of the trees. Air temperature at the crown level was measured continuously with a platinum probe. On a weekly basis, midday leaf water potential of all the trees of the 2 treatments was measured with a pressure chamber. All the measurements were performed on sunny days. From the beginning of June 1990 to late December 1990, 1–3-year-old branches were periodically cut from the crown of the same trees with pruning shears. One-year-old branches were immersed in water before cutting. Preliminary observations showed that no significant embolism was induced in the petioles and in the apical parts of the twigs by cutting the samples in this manner. Samples cut early in the morning were brought to the laboratory in air-tight bags and allowed 0.5 h to rehydrate, soaked under water before measurements were taken. On each branch, embolism was measured in 10 randomly chosen leaves, and in all the terminal parts of the current year twigs (1–10 samples; average 5). Embolism was measured as described for vulnerability curves. A VC was also established on the petioles of a control tree by means of the pressure chamber dehydration technique.

RESULTS

Vulnerability curves

Within-tree (twigs *versus* petioles) variations of vulnerability to embolism are shown in figure 1 for the 3 studied oak species. We have also replotted on the same graph data obtained on *Q. rubra* by Cochard and Tyree (1990). Although VCs of petioles and twigs were similar, at low water potentials embolism was significantly more developed in the petioles than in the twigs. In figure 2 we plotted, on the same graph, the VCs of the 4 species for both

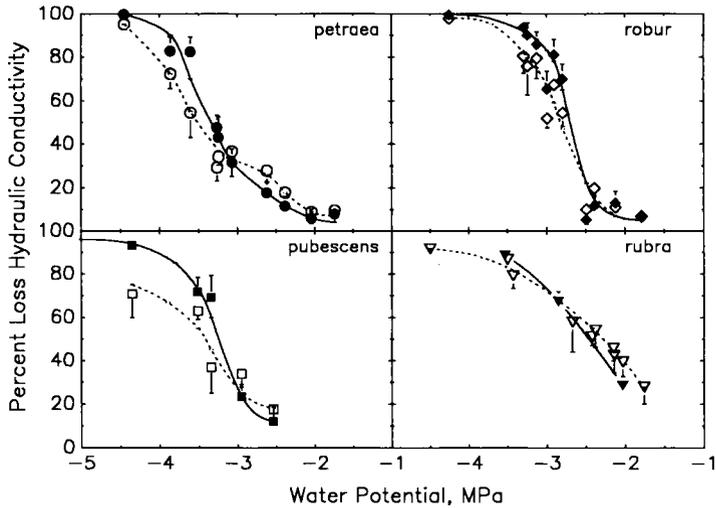


Fig 1. Vulnerability to cavitation of petioles (closed symbols) compared to 1-year-old twigs (open symbols) of 4 species of oak. Excised branches were dried out on a laboratory bench. The x-axis is the minimum water potential reached by each branch. Embolism was estimated *via* its effect on hydraulic conductivity. Errors bars are 95% confidence intervals ($n = 7-10$).

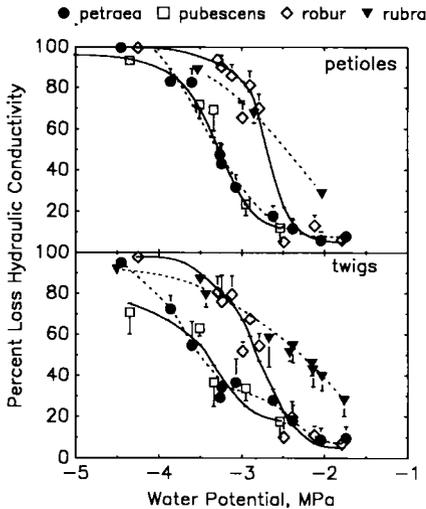


Fig 2. Between species variations of petioles (upper) and twigs (lower) vulnerability to cavitation. Same data as in figure 1. Closed circles : *Q. petraea*, open squares : *Q. pubescens*, open diamonds : *Q. robur*, closed inverted triangles : *Q. rubra*.

petioles and twigs. Significant differences were found between species. *Q. rubra* was the most vulnerable species: embolism developed when water potential was less than -1.5 MPa and 50% loss of conductivity was noted for potentials around -2.4 MPa. The 3 European species exhibited a similar water potential threshold needed to induce significant loss of hydraulic conductivity (around -2.5 MPa) but the development of embolism was much greater in *Q. robur* than in the 2 other species. We noted 50% loss of conductivity at a water potential around -2.7 MPa for *Q. robur* as compared to -3.3 MPa for the 2 other species. VCs of *Q. petraea* and *Q. pubescens* were similar.

The comparison of VCs of petioles showed that the 2 methods used to dehydrate samples (air *versus* pressure chamber) were not significantly different (fig 3). This also pertained to *Q. rubra* although the

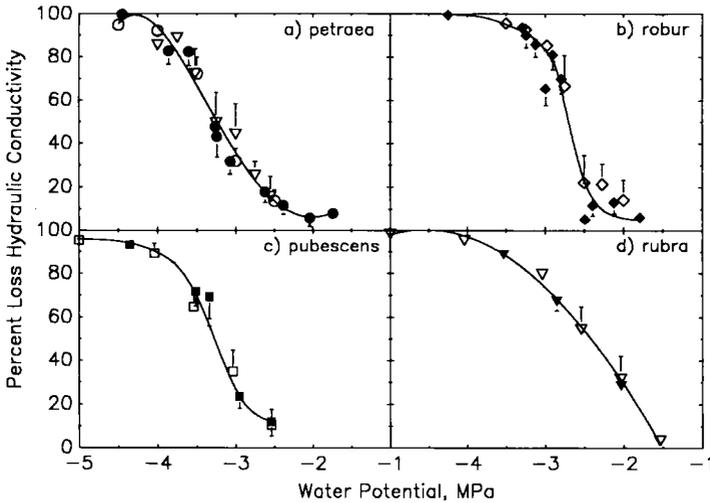


Fig 3. Vulnerability curves obtained on petioles by air (closed symbols) compared to pressure chamber (open symbols) dehydration (see text for details). Experiments were conducted on the same tree for each species except for *Q rubra* where air-dried branches were collected from trees native to Northeastern America, and a pressure-chamber dehydrated branch from a planted tree in Eastern France. In figure 3a the vulnerability curve of a tree from the forest stand of Champenoux is also plotted (open circles).

2 curves were respectively obtained on North American and European grown trees for air and pressure-chamber dehydrated branches.

The relationship between the leaf area and the hydraulic conductivity of the petioles (leaf specific conductivity, LSC) is shown in figure 4. *Quercus rubra* exhibited the lowest LSC and *Q pubescens* the highest. *Q robur* and *Q petraea* were similar. For any given leaf area, the LSC of *Q pubescens* petioles was approximately 2 times higher than the LSC of *Q petraea* or *Q robur* and 5 times higher than *Q rubra*.

Natural development of embolism in *Q petraea*

Figure 5 shows the seasonal progression of minimum water potential of *Q petraea*

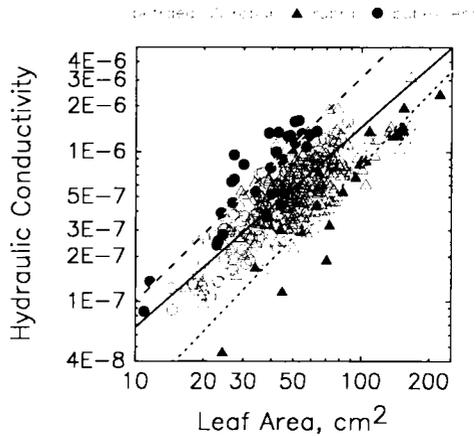


Fig 4. Hydraulic conductivity ($\text{kg m.s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) of petioles versus leaf area in the petiole of 4 species of oak. Scales are logarithmic, lines are linear regressions through log values : solid line = *Q petraea* and *Q robur*; dashed line = *Q pubescens*; dotted line = *Q rubra*.

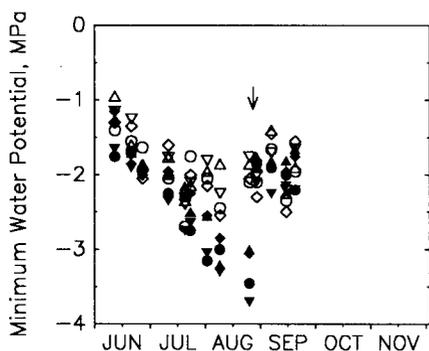


Fig 5. Seasonal progression of minimum water potential of control (open symbols) and water stressed trees (filled symbols). Different trees within each treatment are represented by different symbols. The arrow indicates rehydration following the dry treatment.

for the control and the dry treatments. Minimum water potentials of the control trees did not fall below -2.5 MPa at any time. Since the onset of the drought period (when the plot was covered with the roof) and up till rehydration (23/8/1990) the minimum water potential of the stressed trees kept decreasing down to a minimum of -3.4 MPa. After rehydration following the dry treatment, water potentials of both plots no longer differed.

Seasonal progression of embolism in the petioles and the twigs for both treatments is shown in figure 6. From the beginning of June to late October, we found no significant increase in the percent loss of hydraulic conductivity in the control trees (stable value around 10%). Embolism in the dry treatment developed significantly at the end of July and reached a maximum just before rehydration. There was a large variability in terms of percent loss of conductivity within the trees of the dry plot. One tree seemed more affected by the water shortage than the others. The

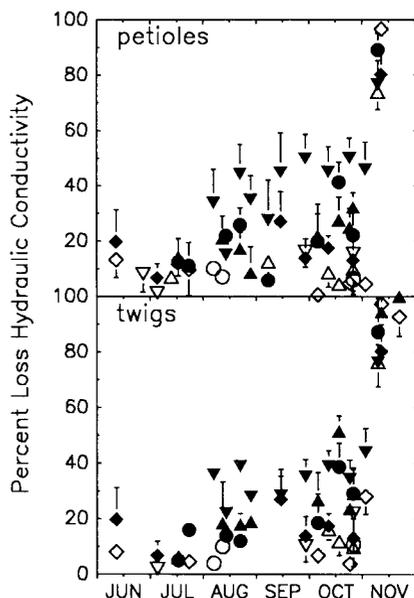


Fig 6. Seasonal progression of xylem embolism in petioles (upper section) and 1-year old twigs (lower section) for both control (open symbols) and water stressed trees (filled symbols). Different trees are represented by the same symbols as in figure 5.

loss of conductivity was around 50% for this tree as compared to 15–30% for the 3 others. After rehydration, embolism remained constant for all stressed trees. Loss of hydraulic conductivity for the same tree was usually slightly lower in twigs than in the petioles but followed the same trend throughout the seasons. Embolism in all trees, and in all parts of these trees, increased drastically at the beginning of November following the first frost (-2.6 °C) recorded in the stand. This frost-induced embolism in *Q. petraea* is comparable to what has been observed by Cochard and Tyree (1990) in north-eastern America in *Q. rubra* and *Q. alba*.

The VC of one of these trees is shown in figure 3a (open circle). No differences were found between this forest-stand-grown tree and the open-area-grown tree.

DISCUSSION

Vulnerability curves obtained with oak branches dehydrated in a pressure chamber were very similar to those acquired with twigs dehydrated on a laboratory bench. The same agreement was found in walnut petioles (*Juglans regia*) (Cochard *et al.*, unpublished data), on 2–4 year-old conifer branches (*Abies alba*) (Cochard, 1992), and in the current year twigs of 2 diffuse-porous species (*Salix alba* and *Populus deltoides*; Cochard *et al.* 1992). Two hypotheses might be considered regarding the mechanisms of embolism formation in pressure-chamber dehydrated branches. Air might be sucked inside a vessel during the decompression phase while tension develops in the xylem, or air might be pushed inside the vessels while the pneumatic pressure rises. The relative pressures that develop at the water–air meniscus are in both cases of the same order of magnitude and would have the same consequences on embolism induction.

Zimmermann (1983) introduced the principle of plant segmentation stating that embolism should develop first in the terminal part of the trees (*ie*, leaves and small branches), thus preserving the bole and the main branches from embolism damage. This segmentation is determined by the hydraulic architecture of the tree, *ie* by the leaf specific conductivity of xylem, which determines the water potential drop along the sap pathway, and also by the vulnerability of the different organs (Tyree and Ewers, 1991). Petioles of *Quercus petraea* are slightly more vulnerable than its

twigs and are submitted to lower water potential so we might expect the petioles to cavitate first. An experimental confirmation of this segmentation can only be obtained on intact drying trees, because the water potential drop along the conducting tissue will not be modified. Results from the field experiment have confirmed that embolism is more developed in petioles than in twigs, but we must conclude that the segmentation of *Q. petraea* was not sufficient to preserve the twigs from any embolism damage.

Although the vulnerability of species to air embolism is only starting to be documented, oak species might be qualified as rather “resistant” species as compared to some pioneer trees like *Salix alba* (Cochard *et al.*, unpublished data), *Populus tremuloides* (Tyree *et al.*, 1992), or *Schefflera morototoni* (Tyree *et al.*, 1991) whose vessels cavitate between -1 and -2 MPa. VCs are usually obtained from one single tree so we might question their representativeness. In this study we found that 2 *Q. petraea* trees, one growing in a forest stand, the other in an open area, exhibited very comparable VCs. Furthermore, the VCs of 2 *Q. rubra* trees from 2 different continents were also similar. In the light of these results, it seems that trees growing in climatically comparable areas exhibit only little variation in VCs. But it is conceivable that species with large amplitude of ecological habitats (mesic to xeric) also manifest intraspecific differences in their VCs. The relations between the hydraulic architecture of a species and its growing conditions deserve further study.

It has recently been proposed that the risk of xylem dysfunction due to cavitation events may determine the stomatal behavior of a plant and its ability to resist drought (Jones and Sutherland, 1991; Tyree and Ewers, 1991). The limitation of xylem embolism in a plant can both be physiological

(low transpiration rate due to stomatal closure or leaf fall) or hydraulic (low vulnerability, high LSC) or more likely a combination of these features. Our results on oak species have shown significant variations of vulnerability to cavitation and LSC between species. The LSC was measured in this study only in the petioles, so only provisional conclusions can be advanced. But it has been proved (Tyree, 1988; Tyree *et al*, 1991) that in woody plants the highest drop in water potential was found in the terminal part of the vascular system (*ie*, small branches and petioles). Consequently the hydraulic design of the petioles might be a decisive feature in characterizing the hydraulic architecture of a broad-leaved tree. Because of its high LSC and its low vulnerability *Q pubescens* minimizes the risk of cavitation events in its petioles. Conversely, *Q rubra* is the species that is the most likely to develop embolism in its xylem. Cochard and Tyree (1990) found that the native level of embolism was around 25% in the twigs of this species even in the absence of drought. *Q robur* and *Q petraea* have the same LSC but *Q robur* is more vulnerable; this species might thus be more subject to cavitation events.

Our results have shown that the European species known for being "drought-resistant" are also those whose hydraulic architecture seems to minimize the risk of cavitation events in the vessels. But we still do not have experimental confirmation under field conditions that drought-resistant species are cavitation-resistant. We also do not know how embolism affects the physiology of the tree and if can be directly responsible for mortality. This is a relevant problem for oak and other ring-porous species whose vessels naturally become embolised during the winter. Furthermore, our results have shown that among the species, studied, *Q rubra* pos-

sessed less advantageous architecture in terms of cavitation-avoidance, although this species was rather drought-resistant (Vivin *et al*, 1992, unpublished data). We conclude that cavitation resistance is only part of the strategy developed by this species to survive periods of drought. In the light of these preliminary results, it is considered that the hydraulic architecture and the vulnerability to cavitation of trees, and oak particularly, deserve further study and might have important implications in their ability to withstand drought.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was partly financed by the Water Stress, Xylem Dysfunction and Dieback Mechanisms in European Oaks research program (EEC DG XII, STEP CT90-0050-C). We thank B Clerc, P Gross, and F Willm for technical assistance at the Champenoux site. We thank MT Tyree for helpful criticism of the first draft of this manuscript.

REFERENCES

- Becker M, Lévy G (1982) Le dépérissement du chêne en forêt du Tronçais. Les causes écologiques. *Ann Sci For* 36, 439-444
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A, Aussenac G (1992) Water transport in oak trees submitted to drought: hydraulic conductivity and xylem dysfunctions. *Ann Sci For* 49 (in press)
- Cochard H, Tyree MT (1990) Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol* 6, 393-407
- Cochard H (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol* (in press)
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992) Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and possible problems for pressure-volume analysis. *Plant Physiol* (in press)

- Dreyer E, Bousquet F, Ducrey M (1990) Use of pressure volume curves in water relation analysis on woody shoots: influence of rehydration and comparison of four European oak species. *Ann Sci For* 47, 285-297
- Guillaumin JJ, Bernard C, Delatour C, Belgrand M (1983) Le dépérissement du chêne à Tronçais : pathologie racinaire. *Rev For Fr* 35, 415-424
- Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ* 14, 607-612
- Krüssmann G (1978) *Handbuch der Laubgehölze*. P Parey-Verlag, Hamburg
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11, 35-40
- Sperry JS, Tyree MT (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ* 13, 427-436
- Tyree MT (1988) A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiol* 4, 195-217
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol* 40, 19-38
- Tyree MT, Ewers FK (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* (in press)
- Tyree MT, Snyderman DA, Machado JL (1991) Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*): data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol* (in press)
- Tyree MT, Alexander J, Machado JL (1992) Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiol* (in press)
- Zimmermann MH (1983) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Verlag, Berlin, 143 p

Vulnerability of several conifers to air embolism

HERVÉ COCHARD

Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière, INRA, Centre de Nancy, F-54280 Champenoux, France

Received August 14, 1991

Summary

Hydraulic properties of xylem in seven species of conifer were studied during late winter and early spring 1991. Vulnerability to cavitation and air embolism was investigated using hydraulic conductivity and acoustic techniques. Embolisms were induced in branches excised from mature trees by air-drying them in the laboratory. Both techniques gave comparable results indicating that they both assess the same phenomenon. Within a tree, vulnerability was related to the permeability of the xylem, the largest stems tended to cavitate before the smallest ones when water deficits developed in a branch. Interspecific comparisons showed large differences in the xylem water potential needed to induce significant embolism, values ranged from -2.5 MPa in *Pinus sylvestris* to -4 MPa in *Cedrus atlantica*, but these differences did not correlate with differences in the xylem permeability of the species. The vulnerability of a species to air embolism was found to be consistent with its ecophysiological behavior in the presence of water stress, drought-tolerant species being less vulnerable than drought-avoiding species.

Introduction

Conifers have successfully colonized a variety of environments ranging from hot and dry to cold and wet. Nevertheless, the water-conducting conduits, the tracheids, vary little in dimension among conifer species. Since the work of Dixon (1914) on the ascent of sap, it has been known that the sap is transported under tension in the tracheids, i.e., in a physically metastable state. The xylem water potential of conifers in the field varies greatly according to environmental conditions and the species. Aussenac and Valette (1982) reported a minimum xylem potential of -4 MPa for *Cedrus atlantica* but only -2.2 MPa for *Pinus sylvestris* growing in a mixed stand. Evidence has accumulated in the past few years that tracheids and vessels may be subject to xylem dysfunction, caused by embolism following cavitation induced by water stress (see review by Tyree and Sperry 1989). The vulnerability of woody plants to cavitation is poorly documented. Sperry and Tyree (1990) found large differences in vulnerability in a comparative study of three conifers, with the most drought-adapted species (*Juniperus virginiana*) being the least vulnerable. Vulnerability profiles can be used to estimate the theoretical limits of water transport in the xylem (Tyree and Sperry 1989) and may provide information about the ecophysiological behavior of the plant.

In this study, I investigated the vulnerability of xylem to cavitation in several species of conifers planted in regions of France where water stress commonly develops during the summer. I tested the hypothesis that species manifesting different ecophysiological responses when subjected to water stress also differ in the vulnerability of their xylem to embolism. Embolism in trees was tested by mean of

two techniques, one based on acoustic detection and the other on hydraulic conductivity measurements. Systematic comparison of these methods on the same materials have seldom been done and their comparability has not been demonstrated.

Materials and methods

Plant material

Experiments were conducted on 5–10-year-old branches excised from mature trees growing in the Arboretum of Amance, near Nancy, France (48°44' N, 6°14' E, elevation 250 m). Species were: *Cedrus atlantica* (Endl.) Carr., *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don ex Loud., *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Abies bornmulleriana* Mattf., *Abies alba* Mill. Specific experiments were performed on *Picea abies* var. *virgata*. Branches were collected from the crown of each tree with a telescopic pruning pole during late winter and spring 1991 after a moderately cold winter (minimum temperature was -8°C). Preliminary results have shown that natural embolism in these trees was always very low during this period.

Induction of embolisms

Vulnerability profiles, which are represented by plots of embolism versus leaf water potential, were constructed by drying branches to various water potentials to induce embolisms ranging from 0 to 100 percent. Two techniques were used to induce air embolisms in the xylem.

For all the species, air embolisms were induced by allowing the branches to desiccate on a laboratory bench or in a phytotron. To facilitate drying, the bark was occasionally removed from the proximal part of the stems, always leaving the segment destined for an embolism measurement intact. Leaf water potential was monitored at regular intervals on excised shoots with a Scholander pressure chamber. When a suitable xylem pressure was reached, the branches were wrapped in a black plastic bag overnight to stop the drying and to allow air to diffuse in the newly cavitated tracheids. Immediately after the cavitation events the lumen of the tracheid was filled with a near-vacuum gas phase that progressively equilibrated with the atmospheric pressure. When the branches were large enough to provide sufficient material, sub-branches were excised from the main branch and treated as above.

For one species (*Abies alba*), a second method was used to induce air embolisms. Seven fully hydrated branches, about 30–40 cm long and 3–4-year-old, were each wrapped in a plastic bag and enclosed in a large Scholander pressure chamber. The pressure was increased to a specific value (between 1 MPa and 4 MPa), and maintained constant (within 1% of pressure probe accuracy) with an automatic regulator. When the equilibrium pressure was reached (after 1 to 4 hours, depending on the applied pressure), air pressure was released within a few minutes. As before, branches were left overnight wrapped in an airtight plastic bag before conductivity was measured. The vulnerability curves constructed from measurements obtained

with this method were compared to the vulnerability curves derived from measurements obtained from the routine air-dehydration method.

Measurement of the extent of embolisms

Two techniques were used to assess the extent of embolisms in the xylem. Air embolisms were first estimated by their effect on loss of hydraulic conductivity in the xylem (Sperry 1985, Sperry et al. 1988a). The technique is based on the measurement of hydraulic conductivity of samples ($\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) before and after repeated perfusions of 0.1 MPa pressurized solution that progressively dissolve the embolisms in the tracheids. Hydraulic conductivity was calculated by measuring the water mass flow passing through samples connected to a constant pressure reservoir (6 kPa). Water mass flow was measured with an analytical balance interfaced with a computer. The pressurized solution was de-gassed distilled water, acidified with HCl (pH 2) to limit bacterial and fungal growth. The solution was kept in an air-free beach ball enclosed in a 0.1 MPa pressure water tank and connected to two 45 mm diameter, 0.2 μm in-line filters. Before measurement, the water-stressed branches were soaked in water for about 1 hour to relax the xylem tension. From each branch, 10 segments free of side-branches, 1.8–2.5 cm long and 0.05–0.5 cm in diameter (without bark) were excised from shoots 2 to 4(5) years old (age was not checked on the two *Cedrus* species). Samples were cut under water with a new razor blade, the bark was removed and the samples were fitted into 3 mm internal diameter Exacanal tubing connected to miniature 3-way stopcocks. Teflon tape was wrapped around the samples to prevent leaks. The apparatus held 30 samples at a time. After measurements, sample length and mean diameter were measured to calculate the permeability (conductivity per cross sectional area) of each sample.

Vulnerability to cavitation was also investigated using a model 4615 drought stress monitor (Physical Acoustic Corp., Lawrenceville, NJ) that detects ultrasonic acoustic emissions (AEs). One or two 5–7-year-old branches, 1 m long, were cut from the same trees used for the conductivity measurements, recut under water and allowed to rehydrate for about 1 hour. Branches were then placed in a phytotron (25 °C, 40% relative humidity, and with the light off to limit transpiration), with the base of the branch still in water. An I51I transducer (PAC, Lawrenceville, NJ) was clamped on a 3-year-old segment (3 to 7 mm diameter) with a constant force of 30 Newtons. For best contact between the transducer and the xylem, the bark was removed and the wood covered with vacuum grease, which also prevented superficial drying around the transducer. The “Acoustic Emission Amplification Gain” (dB) of the drought stress monitor was adjusted so that a nonsignificant number of AEs was recorded on a well-hydrated branch (76 dB in this study). This gain was maintained for all of the experiments. Other setup parameters were the default ones for the instrument. After a delay of about 30 min, the phytotron light was switched on ($260 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and the branch was removed from the water and allowed to dehydrate until AE production was less than 10 AEs per minute. Bark at the base of the branches was occasionally removed to accelerate dehydration. The xylem water potential was measured with a pressure bomb on excised shoots or needles. A representative

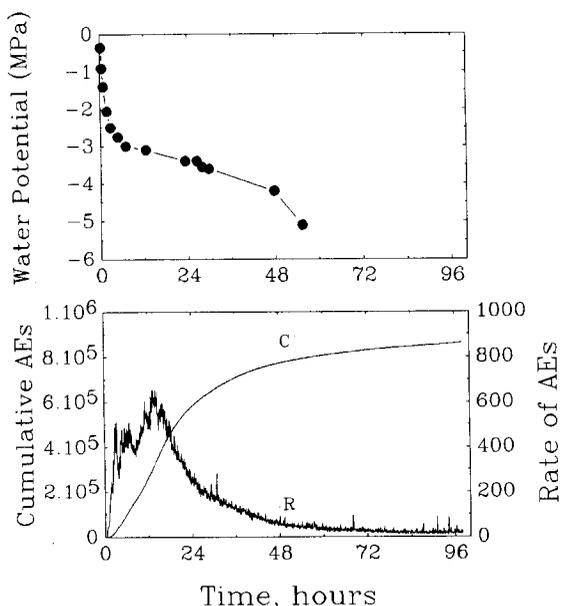


Figure 1. Changes in leaf water potential and acoustic emissions during air dehydration of an excised *Abies alba* branch that was initially waterlogged. Upper: leaf water potential (MPa); lower left: cumulative AE count (curve C); lower right: AE count rate in counts per minute (curve R).

experiment is shown in Figure 1 where the time course of xylem water potential, the cumulative AEs and the AE rate are plotted.

To determine the maximum distance at which cavitation events can be detected by the I51I acoustic transducer, *Picea abies* var. *virgata* samples 1 to 10 cm long and 3 mm in diameter, were excised from annual growth segments, debarked, centered on the transducer, clamped with a constant 30 Newton force and left to dehydrate until the AEs ceased.

Results

Conductivity of conifer wood

For each species, the relationship between saturated conductivity (after refilling) and sample diameter, after log conversion, was linear (Figure 2) fitting the equation:

$$\text{Conductivity} = 10bDa, \quad (1)$$

where a and b are coefficients and D is diameter.

The samples subjected to severe dehydration (Figure 2, open circles) had significantly different relationships from the less stressed samples. I was unable to restore initial conductivity fully in the highly stressed samples. Sperry and Tyree (1990) encountered the same problems in coniferous species and suspected irre-

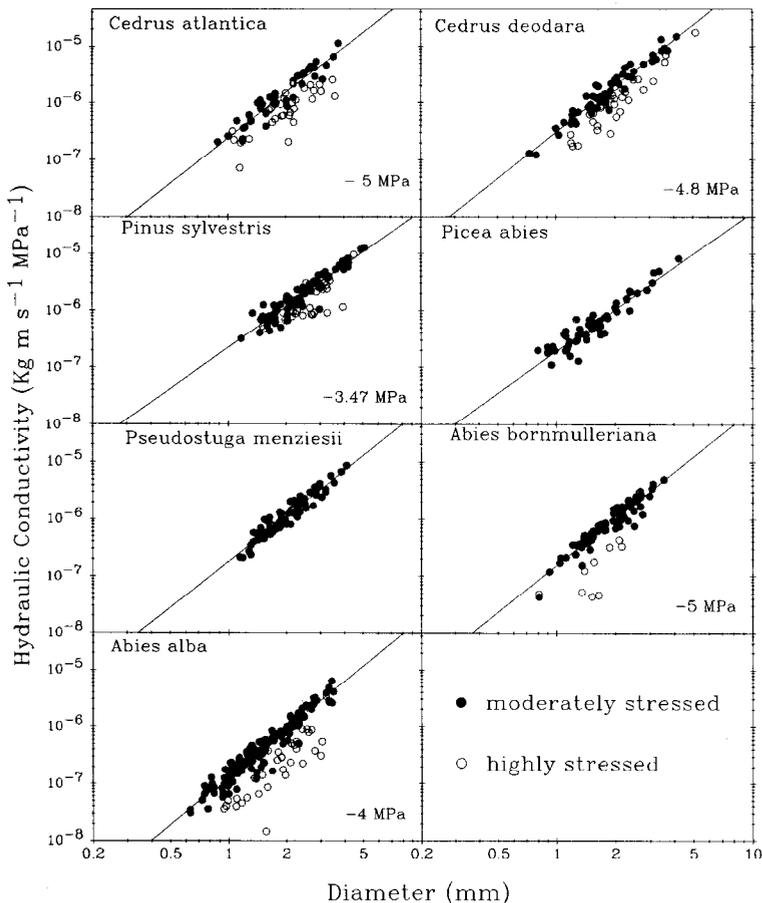


Figure 2. Saturated hydraulic conductivity *versus* sample diameter (without bark) of seven species of conifers. The saturated hydraulic conductivity is the conductivity after repeated perfusions of de-gassed water to refill the xylem of dehydrated samples. Each point represents one sample. Scales are logarithmic (base 10) to account for the wide range of conductivity values. Values in the graphs indicate the threshold water potential below which the samples are "highly stressed" (open circles). Lines are linear regressions.

versible pit aspiration after extreme dehydration.

The regression curves shown in Figure 3 gave values of coefficient a of > 2 (Equation 1), showing that permeability (conductivity per cross-sectional area) increased with increasing cross-sectional area. Figure 3 also shows that permeability differed significantly among species, *Cedrus* species exhibited the highest permeability and *Pinus sylvestris* and *Picea abies* the lowest.

Techniques for assessing embolism in conifers

Vulnerability to air embolisms for all species is shown in Figures 4a–g where the percent loss of hydraulic conductivity and the percent of total AEs are plotted against xylem water potential. For all species, there was a threshold water potential above

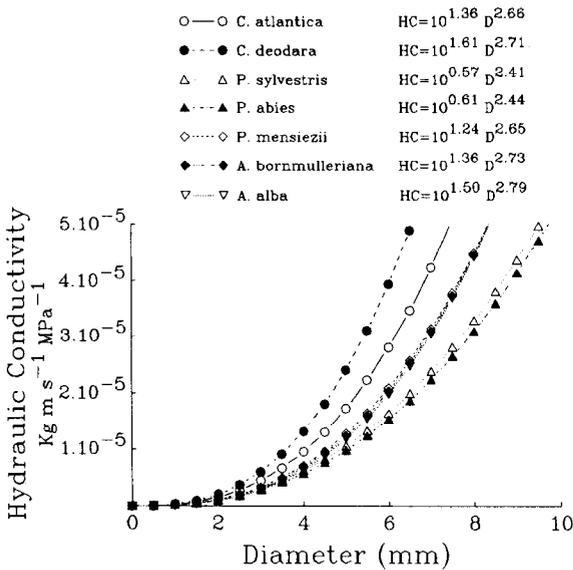


Figure 3. Linear regressions of data from Figure 4. Scales are linear. Equations of the curves are given for each species (HC = Hydraulic conductivity ($\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), D = Diameter (m)).

which no significant loss of conductivity could be detected or only a low percent of AEs was produced. Among species, there were large variations in the threshold potential needed to induce significant embolism in the xylem: *Pinus sylvestris* was the most vulnerable with a threshold potential around -2.5 MPa, whereas *Cedrus atlantica* was most resistant to cavitation with a threshold potential around -4 MPa, the other trees exhibiting similar vulnerability with threshold potentials of about -3 MPa.

Within a tree, the smallest and usually youngest branches tended to be less vulnerable than the largest branches (cf. closed and open symbols in Figures 4a–g). This was particularly evident for *Cedrus atlantica* and *Pseudotsuga menziesii*.

The vulnerability curve for *Abies alba* obtained with the pressure chamber technique is shown in Figure 4h. This method gave similar results for both small and large branches unlike the routine air-dehydration procedure, which showed increasing vulnerability with increasing branch size.

When compared with the vulnerability curves obtained by the hydraulic method, the acoustic detection of cavitation gave similarly shaped curves but with a shift toward the right (i.e., toward increased vulnerability) (Figure 4, circles versus triangles). The threshold water potentials were similar for all species except *Cedrus deodara*, where AE production started at a water potential around -3 MPa, whereas loss of conductivity was only noticeable below -4 MPa.

The effect of sample length on total AEs is shown on Figure 5. To account for size variations within a branch, I measured the weight/length ratio for each specimen and then computed the total events for a mean weight/length ratio. The x axis represents

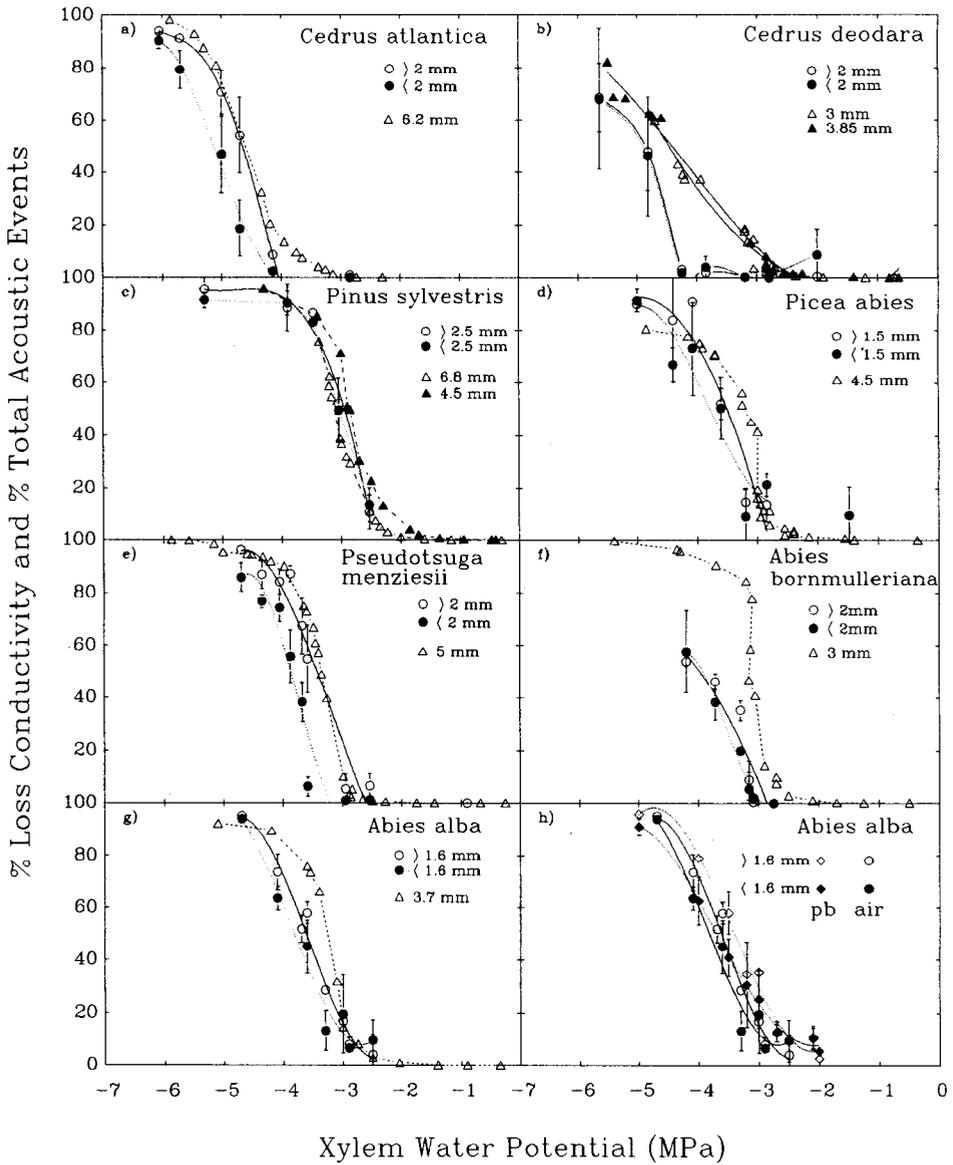


Figure 4. a–g: Vulnerability profiles of several conifers expressed as percent loss of conductivity (circles) or percent total AEs (triangles) versus xylem water potential. Acoustic profiles were obtained on one or two excised branches per species. Each point represents one water potential measurement. Values next to the triangles in the legend are stem diameters (without bark) at the acoustic transducer location. Conductivity profiles were obtained by dehydrating 5–8 branches per species to a water potential ranging from –2 to –6 MPa. On each branch, the loss of conductivity was estimated on 10 samples excised from internodes. For each species, data were divided in two classes according to their diameters: above the median diameter value (open circles) or below (closed circles). Median diameters are indicated on the graphs. Lines are polynomial fits through the means, bars are 95% confidence intervals. h: vulnerability profiles expressed as percent loss of conductivity of *Abies alba* shoots dehydrated in a pressure bomb (pb, diamonds and dotted lines) versus routine air dehydration (air, circles and solid lines).

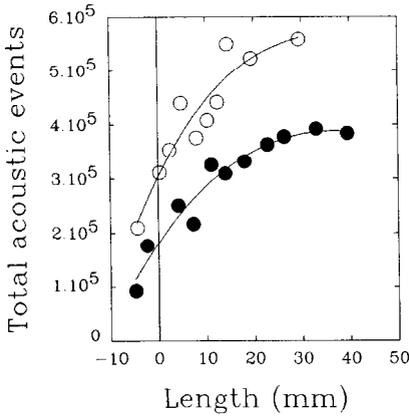


Figure 5. Recording distance of the I511 acoustic transducer. This distance was determined on ca. 3-mm diameter segments of *Picea abies* var. *virgata* of various length, debarked and allowed to dehydrate while clamped by their middle on the transducer. The distance on the x axis is $((\text{sample length} - \text{transducer diameter (20 mm)}) - \text{mean tracheid length (1 mm)})/2$, negative values correspond to samples smaller than the transducer. The y axis is the total acoustic events produced during drying. The recording distance is the point where the total AEs level off. Different symbols represent different branches. Lines are polynomial fits of the data.

the “distance” between sample and transducer (i.e., $(\text{sample length} - \text{transducer diameter (20 mm)}) - \text{mean tracheid length (1 mm)})/2$) and so negative values correspond to samples smaller than the transducer. The maximum distance from the tracheids at which AEs could be recorded by the transducer was 2–3 cm (Figure 5).

Discussion

Methods for assessing embolization in wood

The hydraulic and acoustic techniques of estimating embolisms in wood only provide comparable results if (1) most of the AEs recorded are produced by cells having conductive function (i.e., vessels and tracheids, not fibers or living cells) and (2) all of the conducting cells individually contribute the same amount to the total conductivity of the tissue. It is thus not surprising that the hydraulic and acoustic techniques gave similar results in coniferous species (Tyree and Dixon 1986) but not in hardwood species (Sperry et al. 1988b, Cochard and Tyree 1990). Our results show a tendency for profiles obtained by the ultrasonic detection of cavitation to indicate greater vulnerability than those obtained by the hydraulic method (Figure 4). This difference probably reflects a sampling problem: the acoustic transducer was clamped on stems that were larger than the ones used to establish hydraulic profiles and, as the transducer recorded AEs a few millimeters around it (Ritman and Milburn 1991), the acoustic profile only describes vulnerability to cavitation at this particular location. The results substantiate the validity of the ultrasonic method for use with conifers. The data also demonstrate that ultrasonic events are closely correlated with cavitation events in tracheids.

The good agreement between the pressure chamber and the air-drying procedures observed in *Abies alba* is also found in several other woody species, including ring-porous (*Quercus spp.*) and diffuse-porous species (*Salix*, *Populus*) (Cochard et al. unpublished observations). According to the "air-seeding" hypothesis (Zimmermann 1983), the mechanism of embolism formation is due to the breakdown of air-water menisci at the pit membrane when the pressure difference between both faces of the menisci exceeds a threshold value determined by the diameters of the pores of the membrane. In the pressure chamber experiment, embolisms might thus be induced either when tensions developed in the xylem while pressure was released inside the pressure chamber, or during the compression phase. Sperry and Tyree (1988, 1990) have shown that, in sugar maple and conifer species, embolism could be induced in xylem by injecting segments with pressurized air. In the present study, embolisms occurred as a result of air entry from tracheid to tracheid through the pit membrane when pressure was increased. The pressure chamber method of dehydrating small branches is of practical interest because it is quicker than the air-drying procedure. This may be particularly convenient when dealing with species that lose their needles as soon as water stress develops.

Variations of xylem hydraulic properties in conifers

The xylem of conifers may be characterized by its permeability (conductivity per cross-sectional area) and by its vulnerability to cavitation.

Within an annual ring, earlywood tracheids cavitate before latewood tracheids (Tyree et al. 1984, Dixon et al. 1984, Sperry and Tyree 1990). This phenomenon has also been demonstrated in wood technology studies, which have shown that the latewood remains permeable to fluid for longer during dehydration than the earlywood (Bramhall and Wilson 1971, Siau 1984).

Within a tree, vulnerability of xylem also varies with stem diameter and branch diameter. The larger the stem or branch the higher the vulnerability. Variations in hydraulic properties within a tree are also correlated with variations in tracheid characteristics: earlywood tracheids are larger than latewood tracheids, and tracheid sizes increase with age and growth rate (Edwards and Jarvis 1982, Tyree 1988, Tyree et al. 1991). The relationship between the vulnerability of a tracheid or a branch and its permeability exemplifies the "efficiency versus safety" dilemma described by Zimmerman (1983). The most efficient conductive conduits are also the most vulnerable.

Vulnerability to cavitation and xylem permeability vary among conifer species. Although there appears to be a trade-off between efficiency and safety when comparing tracheids within a single stem or tree, this is not evident when comparisons are made among species. Sperry and Tyree (1990) compared *Abies balsamea*, *Picea rubens* and *Juniperus virginiana* and found that species with the lowest specific conductivity were also the most resistant to air embolism, whereas I found that although the xylem of *Cedrus atlantica* had a high permeability, it was the most resistant to cavitation of the species examined (Figure 4).

The relationship between tracheid size and vulnerability may be related to the

mechanism of embolism formation. Sperry and Tyree (1988) suggested that the cavitation threshold in conifers is a function of pit membrane flexibility and depends on the anatomy of the margo's strands. Within a tree, the flexibility of these strands may vary with the differentiation rate of the tracheids. Slow differentiation may permit more cell expansion and larger tracheids (Roberts et al. 1988) than rapid differentiation, thereby increasing the flexibility of the pit membrane. Among species, tracheids of similar size may have very different pit membrane flexibility.

Ecophysiological importance of xylem embolism

The water relations of some of the conifers used in this study are well documented. *Cedrus atlantica*, which has been classified as "drought tolerant," gradually closes its stomata when water stress develops and so is able to maintain photosynthetic activity and transpiration at very low water potential (Grieu et al. 1988, Guehl et al. 1991). "Drought-avoiding" species such as *Pinus sylvestris* or *Abies bornmulleriana*, close their stomata very rapidly in response to water stress, and so photosynthesis is reduced during the early stage of drought (Granier and Colin 1990, Guehl et al. 1991).

The xylem of *Cedrus atlantica* is able to tolerate very low water potential without any embolism induction, this species can thus afford to regulate its water losses moderately. More vulnerable species have to limit transpiration rapidly when drought develops (by means of stomatal closure or even leaf fall) to maintain their xylem potential above the point of dysfunction. Vulnerability curves may thus provide information about the range of xylem tensions a species will be confined in and about its ecophysiological behavior when exposed to drought.

Acknowledgments

The author gratefully acknowledges G. Aussenac, E. Dreyer, A. Granier, P. Gross, and J.M. Guehl for constructive discussions during this study and two anonymous reviewers for their helpful criticisms.

References

- Aussenac, G. and J.C. Valette. 1982. Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. et de divers pins dans le Mont Ventoux. Ann. Sci. For. 39:41–62.
- Bramhall, G. and J.W. Wilson. 1971. Axial gas permeability of Douglas-fir dried by various techniques. Wood Science 3:223–230.
- Cochard, H. and M.T. Tyree. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. Tree Physiol. 6:393–407.
- Dixon, H.H. 1914. Transpiration and the ascent of sap in plants. MacMillan, London.
- Dixon, M.A., J. Grace and M.T. Tyree. 1984. Concurrent measurements of stem density, leaf and stem water potential, stomatal conductance and cavitation on a sapling of *Thuja occidentalis* L. Plant, Cell Environ. 7:615–618.
- Edwards, W.R.N. and P.G. Jarvis. 1982. Relations between water content, potential and permeability in stems of conifers. Plant, Cell Environ. 5:271–277.
- Granier, A. and F. Colin. 1990. Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. Ann. Sci. For. 47:189–200.
- Grieu, P., J.M. Guehl and G. Aussenac. 1988. The effect of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. Physiol. Plant. 73:97–104.

- Guehl, J.M., G. Aussenac, J. Bouachrine, R. Zimmermann, J.M. Pennes, A. Ferhi and P. Grieu. 1991. Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric and soil drought and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can. J. For. Res.* In press.
- Ritman, K.T. and J.A. Milburn. 1991. Monitoring of ultrasonic and audible emission from plants with or without vessels. *J. Exp. Bot.* 42:123–130.
- Roberts, S.W., P.B. Gahan and R. Aloni. 1988. Vascular differentiation and plant growth regulators. Springer-Verlag, Berlin, 154 p.
- Siau, J.F. 1984. Transport process in wood. Springer-Verlag, Berlin, 245 p.
- Sperry, J.S. 1985. Xylem embolism in the palm *Rhapis excelsa*. *IAWA Bull.* 6:283–292.
- Sperry, J.S. and M.T. Tyree. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* 88:581–587.
- Sperry, J.S. and M.T. Tyree. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell Environ.* 13:427–436.
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly and M.T. Tyree. 1988a. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell Environ.* 11:35–40.
- Sperry, J.S., M.T. Tyree and J.R. Donnelly. 1988b. Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Physiol. Plant.* 74:276–283.
- Tyree, M.T. 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiol.* 4:195–217.
- Tyree, M.T. and M.A. Dixon. 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol. Plant.* 66:397–405.
- Tyree, M.T. and J.S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant. Physiol. Mol. Biol.* 40:19–38.
- Tyree, M.T., M.A. Dixon, E.L. Tyree and R. Johnson. 1984. 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., D.A. Snyderman and J.L. Machado. 1991. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*): Data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol.* In press.
- Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, 143 p.

Use of Positive Pressures to Establish Vulnerability Curves¹

Further Support for the Air-Seeding Hypothesis and Implications for Pressure-Volume Analysis

Hervé Cochard, Pierre Cruiziat, and Melvin T. Tyree*

Institut National de la Recherche Agronomique, Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière, 54280 Champenoux, France (H.C.); Institut National de la Recherche Agronomique, Laboratoire de Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier, 63039 Clermont-Ferrand, France (P.C.); and U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, P.O. Box 968, Burlington, Vermont 05402 (M.T.T.)

ABSTRACT

Loss of hydraulic conductivity occurs in stems when the water in xylem conduits is subjected to sufficiently negative pressure. According to the air-seeding hypothesis, this loss of conductivity occurs when air bubbles are sucked into water-filled conduits through micropores adjacent to air spaces in the stem. Results in this study showed that loss of hydraulic conductivity occurred in stem segments pressurized in a pressure chamber while the xylem water was under positive pressure. Vulnerability curves can be defined as a plot of percentage loss of hydraulic conductivity versus the pressure difference between xylem water and the outside air inducing the loss of conductivity. Vulnerability curves were similar whether loss of conductivity was induced by lowering the xylem water pressure or by raising the external air pressure. These results are consistent with the air-seeding hypothesis of how embolisms are nucleated, but not with the nucleation of embolisms at hydrophobic cracks because the latter requires negative xylem water pressure. The results also call into question some basic underlying assumptions used in the determination of components of tissue water potential using "pressure-volume" analysis.

Long distance transport of water from the soil through the plant occurs via xylem conduits (vessels or tracheids). Since the introduction of the cohesion theory of ascent of sap in plants (6) it has been recognized that water in conduits is under tension (negative or subatmospheric pressures, typically of -1 to -3 MPa). This means that water must remain liquid at pressure well below its vapor pressure. In this metastable state, vaporization or cavitation can occur in plants subjected to even moderately low negative pressure associated with mild water stress (21). Immediately after cavitation, the xylem conduit begins to embolize, i.e. fill with atmospheric gases, which diffuse from the surrounding tissue and come out of solution from the xylem sap into the water vapor void. The main consequence of embolism is the reduction of the hydraulic conductivity of the xylem conduits.

Methods now exist to quantify the effect of embolism on

hydraulic conductivity (10, 11, 13, 16). In essence, these methods consist of measuring, under steady-state conditions, the flux of water perfused under moderate pressure differences (2–6 kPa) across an isolated stem segment that has been subjected to a given degree of water stress. This conductivity is then expressed as a percentage of the maximum conductivity obtained after removal of emboli by "flushing" water at high-pressure difference (100–150 kPa) through the same sample. By repeating this procedure with different samples at different Ψ^2 , a "vulnerability curve" (VC) can be established. A VC expresses the percentage of loss of hydraulic conductivity versus the minimum Ψ experienced by the stems.

So far, these VCs have been obtained either from excised branches dehydrated on the laboratory bench (12, 14, 16) or from whole tree seedlings grown and dehydrated in pots (15). Theoretically, a pressure chamber can be used to induce embolism without xylem tension if, as many studies have shown (5, 12–14), the "air seeding" hypothesis is correct. According to the hypothesis, the "positive pressure needed to blow air through the largest water-filled pores should be the same in magnitude but opposite in sign to that needed to cause embolism [during drought stress]" (21). However, the question arises as to whether cavitation is induced only during the release of pressure when xylem tension arises or also during the compression phase when there is no xylem tension.

This paper has a double purpose: (a) to test the possibility of measuring VCs from samples dehydrated to a given Ψ within a pressure chamber, and (b) to test the requirement of tension for observing decreased hydraulic conductivity by embolisms.

MATERIALS AND METHODS

Current-year branches of willow (*Salix alba* L.) and eastern cottonwood (*Populus deltoides* Bartr. ex Marsch.) <6 mm

² Abbreviations: Ψ , water potential; F , water flux (kg s^{-1}); K , hydraulic conductivity ($\text{kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$); PLC , percentage loss of hydraulic conductivity; PV , pressure-volume; VC , vulnerability curve; ΔP , applied pressure difference across a stem segment (MPa).

¹ Financial support was provided by Institut National de la Recherche Agronomique.

diameter were excised from field-grown trees in September and recut under water and allowed to rehydrate for >1 h. Enough stem was cut from the base of the branches to ensure that the study samples included no air bubbles sucked into the stems after the initial cut. VCs were established by three different methods:

(I) The traditional method in which excised branches are dehydrated on a laboratory bench.

(II) A method in which the pressure chamber is used to dehydrate branches to desired Ψ s. Branches were enclosed in a pressure chamber with the cut end protruding outside the chamber. The pressure was increased at a rate of <5 kPa s^{-1} until reaching a pressure ranging from 0.75 to 2.75 MPa and maintained at the desired constant pressure until sap no longer came out (which means the branch had reached a balance pressure). Pressure was then released at <2 kPa s^{-1} to atmospheric pressure. Dehydrated branches were kept overnight in an air-tight bag (to prevent further dehydration) and embolism measured via its effect on loss of hydraulic conductivity on 2 to 3 cm stem segments excised from the main axis under water.

(III) The last method, which utilized the pressure chamber in a different way. The aim here was to progressively compress a branch, as in the previous method, but without producing tension in the xylem conduits while releasing the pressure. One-year-old branches, about 80 cm long, were excised under water, bent, and enclosed in a 20-cm diameter pressure chamber with both ends protruding out of the chamber (Fig. 1). Willow and eastern cottonwood branches were flexible enough to be bent as in Figure 1 without breaking. One cut end was connected to a 1.65-m water-filled glass tube large enough in diameter to allow the free escape of the air bubbles coming out of the cut end. This system enabled the continuous measurement of water flux

through the branch segment while the air pressure inside the chamber was gradually increased. The water flux was measured gravimetrically by collecting, over a period of 3 to 5 min, the water coming out of the free end onto a dry, preweighed, cotton collector enclosed in a plastic tube. The initial flux was measured at atmospheric pressure, and then the pressure was increased step-wise by increments up to a maximum pressure of 2 MPa. At each pressure, the flux was monitored until a constant flux was attained (usually after 1–3 h). After this compression phase, the free end of the branch was connected to a 5-cm long water-filled tube and the pressure was released slowly (<2 kPa s^{-1}) in a step-wise fashion in steps of 0.3 to 0.8 MPa. The 5-cm water-filled tube permitted the rehydration of the branch from both sides while minimizing the development of xylem tension during the decompression. At the end of each step-wise decrease, the water flux was again measured through the branch segment. By repeating this procedure, the pressure within the chamber could be reduced to atmospheric pressure without developing tensions in the branch. Hydraulic conductivity, K , was calculated from flux, F , and pressure drop, ΔP , from $K = F/\Delta P$. The extent of embolism in the xylem was calculated using the maximum K , K_{max} , which usually occurred when the branch was initially placed in the pressure chamber or after the first pressure increase in the chamber. At progressively higher pressures, K decreased. The percentage loss of hydraulic conductivity, PLC , was calculated from

$$PLC = 100(K_{max} - K)/K_{max}$$

At the end of each pressure-chamber experiment, the extent of embolism in the xylem was measured via its effect on loss of hydraulic conductivity (11) on 2- to 3-cm long samples excised under water from the main axis cut at least 15 cm from each end.

RESULTS

In Figure 2 we show the VCs obtained by all three methods on eastern cottonwood. The open circles are the vulnerability data obtained by air dehydration on excised branches (method I, reproduced from ref. 15). The open squares were obtained by air dehydration of rooted cuttings in pots (reproduced from ref. 15). Open inverted triangles were obtained by pressure-chamber dehydration in this study by method II (pressure-chamber dehydration with xylem tension following pressure release); error bars are sds of means of five to six samples. The solid circles connected by straight lines were obtained on one branch by method III (pressure-chamber dehydration without xylem tension following pressure release); the direction of the arrows indicate the progression of pressure increase and decrease.

In Figure 3 we show the VCs obtained by all three methods on willow. Data are presented as means and sd of 5 to 10 samples. Open circles were obtained by method I. Open triangles were obtained by method II. Closed symbols connected by straight lines were obtained by method III on three excised branches.

In all experiments by method III, air continuously flowed from both ends of the stem segments whenever the bomb

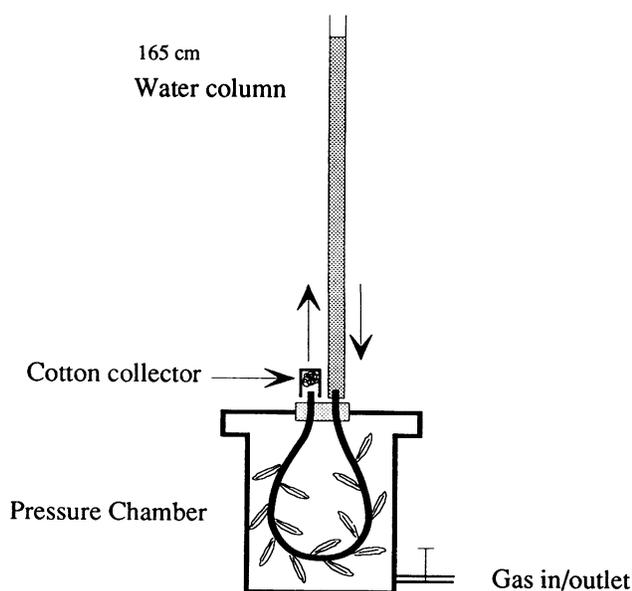


Figure 1. Diagram of equipment used to induce xylem embolism without developing xylem tension. See text for details.

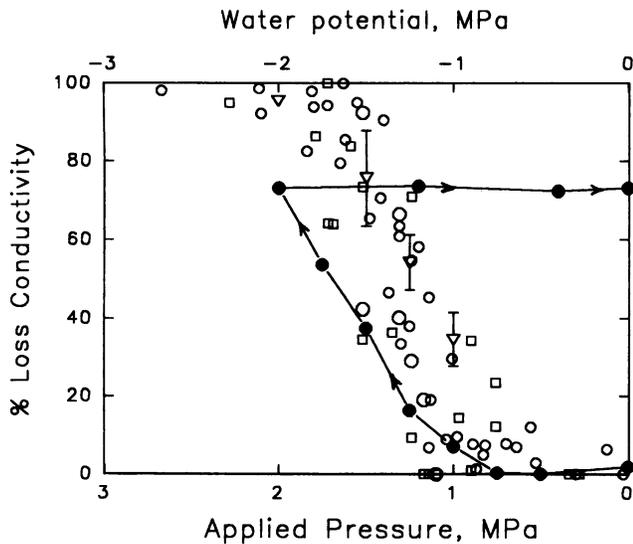


Figure 2. Vulnerability curves of cottonwood obtained by three different methods. The open circles are the vulnerability data obtained by air dehydration on excised branches (method I; ref. 13). The open squares were obtained from air dehydration of rooted cuttings dehydrated in pots (reproduced from ref. 13). The open triangles were obtained by pressure-chamber dehydration in this study by method II (pressure-chamber dehydration with xylem tension following pressure release). The solid circles connected by straight lines were obtained on one branch by method III (pressure-chamber dehydration without xylem tension following pressure release); the direction of the arrows indicate the progression of pressure increase and decrease. See text for details on the methods.

pressure was above 0.1 MPa, and the rate of air flow increased with air pressure in the bomb. This indicated that there were pathways for air to enter stem tissue. Whenever air pressure exceeded about 1 MPa, K decreased in the stems; this shows that air can enter vessels from the bomb while the pressure of the xylem fluid is positive (above atmospheric).

These two riparian trees are very vulnerable species. Embolism significantly developed when water stress in the xylem was less than approximately -1 MPa (or when applied pressure in methods II or III was above 1 MPa), and branches were fully embolized at Ψ values of -2 MPa. Branches treated as described for method III always exhibited the same water flux pattern. During the compression phase, PLC was nearly constant and near zero until the applied pressure reached a threshold value around 1 MPa. Then any increase of pressure in the pressure chamber produced significant decrease of K . When pressure was released, no further loss of K was observed. Thus, loss of K was induced only during the compression phase of the experiment. The embolism extent, measured on 2- to 3-cm segments excised from the central part of these branches, was comparable to the overall loss of conductivity (data not shown). Consequently, the loss of K was due to dissolvable embolism induced in intact vessels rather than a more permanent blockage. When compared with methods I and II, method III produced similar results for both species, although cottonwood's VC obtained by method III tended to

be shifted left on the graph (i.e. was a less vulnerable profile).

DISCUSSION

There are now known to be three species of trees that are extremely vulnerable to loss of stem conductivity by cavitation events: *P. deltooides* (this study and ref. 15), *S. alba* (this study), and *Schefflera morototoni* (Aublet) Maguire, Steyermark, Frodin (20). All three species start to cavitate at -1.0 MPa and have lost all conductivity in their stems or petioles by -2.0 MPa. Because many other species of trees routinely experience Ψ s of -1.5 to -4 MPa, this suggests that drought resistance in the above species may be determined in part by their vulnerability to cavitation. We would not be surprised to find many more species as vulnerable as those listed above. The role of cavitation in drought resistance and habitat preference of trees deserves more study.

Comparison between VCs obtained from branches dehydrated by pressure (method II) or by air (method I) gave similar results. One of us (H.C.) already obtained such VCs using method II with conifers and both diffuse and ring-porous hardwood species (2, 3) and came to the same conclusions. Therefore, we think that this method is appropriate to establish VCs for a large variety of woody species. This method has the advantage over others of being quicker and providing the possibility to dehydrate branches accurately to given values regularly spaced over the experimental range of pressures. One can expect a good agreement between method III and the other two methods only if the native level of embolism in experimental branches is very low. In other words, the branch should not have experienced Ψ s that could have induced xylem cavitation. If this is the case, the applied pressure in the pressure chamber has to be higher to induce any detectable loss of K . This would lead to an underesti-

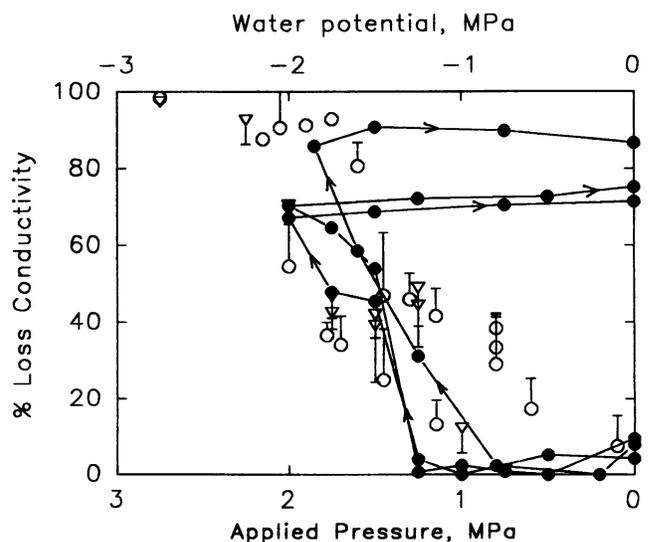


Figure 3. Same as Figure 2 for willow. Open circles were obtained by method I; open triangles were obtained by method II; closed symbols connected by straight lines were obtained by method III on three excised branches.

mation of the vulnerability of the branch. A native embolism of about 20% is enough to explain the discrepancy between methods III and I for cottonwood (Fig. 2). With this restriction, this method has the advantage over the others of enabling the establishment of an entire VC on a single branch without the necessity of resaturating the xylem to estimate the extent of embolism.

Our results have shown that xylem tension is not needed to induce loss of stem conductivity. In method III, conductivity is lost while xylem fluid is at or slightly above atmospheric pressure. Embolism was introduced into the vessels when the air-water menisci were pushed into the vessels by positive pressure. In method I (the traditional method), embolism was induced by xylem tension (negative xylem pressure); in this case, according to the air-seeding hypothesis (17, 21, 22), emboli were sucked into the vessels through micropores in the pit membranes separating embolized from water-filled vessels. Because the VCs were similar for methods I, II, and III, we feel that it is unlikely that many emboli were induced in willow and eastern cottonwood by homogeneous nucleation or by nucleation at hydrophobic cracks (9, 17). This follows because homogeneous nucleation and nucleation at hydrophobic cracks require xylem tension.

This work also has potentially serious implications for the underlying assumption in PV analysis (18, 19). The pressure chamber is frequently used to measure the dehydration isotherm of leaves and shoots, from which information can be obtained about the components of tissue Ψ , e.g. turgor potential, solute potential, cell wall elastic modulus, symplasmic and apoplastic water contents. A necessary underlying assumption is that apoplastic water content is constant during the dehydration of leaves or shoots. Because water in xylem conduits contributes to apoplastic water content, and because hydraulic conductivity can change in our experiments only if xylem water content is replaced by air, it follows that the basic assumption that apoplastic water content is constant during the dehydration of leaves and shoots is false.

Already, several authors (1, 4, 7) using different approaches came to the conclusion that the apoplastic water fraction decreases with dehydration during the generation of PV curves. However, cavitation is not the only factor involved in that change, and, furthermore, its exact role and importance is still a matter of discussion (7, 8). The importance of the error will depend on several factors, among them: the relative sizes of the apoplastic volume compared with the symplastic volume, the possibility that nonconducting dead wood fibers may also embolize during dehydration isotherms of plant tissue, and, obviously, the VC of the sample. If the apoplastic volume is large and the xylem very vulnerable, then pressure-induced embolism could introduce serious deviations. This error will be most in PV curves measured on whole shoots where apoplastic water content is one-third or more of the total water content.

Embolisms in minor leaf veins could also block water flow from certain regions of a leaf blade, thus "removing" (by hydraulic isolation) progressively more symplastic water volume from the system in the course of the dehydration of the leaf. Xylem embolism naturally occurs in air-dried branches, but we have demonstrated that this was also the case for the pressure-chamber technique, so only minor differences be-

tween these methods are to be expected. More work needs to be done to determine how much error is introduced into the estimation of the other components of tissue given the ability of the pressure chamber to displace apoplastic water and to isolate some symplastic volume by embolism of interconnecting vessels during the generation of PV curves. A complete reevaluation of the pressure-chamber technique is advisable in light of our results.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank C. Bodet for technical assistance during this work. M.T.T. also thanks the Institut de la Recherche Agronomique for financial assistance that made it possible for him to participate in this work.

LITERATURE CITED

1. Andersen PM, Jensen CR, Lösch R (1991) Derivation of pressure-volume curves by a nonlinear regression procedure and determination of the apoplastic water. *J Exp Bot* 42: 159-165
2. Cochard H (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol* (in press)
3. Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussencac G (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Ann Sci For* (in press)
4. Cortes PM, Sinclair TR (1985) Extraction of apoplastic water during pressure volume dehydrations. *Agron J* 77: 798-802
5. Crombie DS, Hipkins MF, Milburn JA (1985) Gas penetration of pit membranes in the xylem of *Rhododendron* and other species. *Planta* 163: 27-33
6. Dixon HH (1914) *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. Macmillan & Co, London
7. Hardegee SP (1989) Discrepancies between water potential isotherms measurements on *Pinus ponderosa* seedling shoots: xylem hysteresis and apoplastic osmotic potentials. *Plant Cell Environ* 12: 57-62
8. Parker WC, Pallardy SG (1988) Pressure volume analysis of leaves of *Robinia pseudoacacia* L. with the sap expression and the transpiration methods. *Can J For Res* 18: 1211-1213
9. Pickard WF (1981) The ascent of sap in plants. *Prog Biophys Mol Biol* 37: 181-229
10. Sperry JS (1985) Xylem embolism in the palm *Rhapis excelsa*. *Int Assoc Wood Anat Bull New Ser* 6: 283-292
11. Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1987) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11: 35-40
12. Sperry JS, Tyree MT (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol* 88: 581-587
13. Sperry JS, Tyree MT (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ* 13: 427-436
14. Sperry JS, Tyree MT, Donnelly JR (1988) Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Physiol Plant* 74: 276-283
15. Tyree MT, Alexander J, Machado J-L (1992) Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiol* 10: 411-415
16. Tyree MT, Dixon MA (1986) Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol Plant* 66: 397-405
17. Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 19: 345-360

18. **Tyree MT, Hammel HT** (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J Exp Bot* **23**: 267–282
19. **Tyree MT, Jarvis PG** (1982) Water in tissues and cells. In OL Lange, PS Nobel, CB Osmond, H Ziegler, eds, *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol 12B*. Springer-Verlag, Berlin, pp 35–77
20. **Tyree MT, Snyderman DA, Wilmot TR, Machado J-L** (1991) Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). Data, models, and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol* **96**: 1105–1113
21. **Tyree MT, Sperry JS** (1989) The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **40**: 19–38
22. **Zimmermann MH** (1983) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin

Monsieur HERVE COCHARD vous ordonne d'être présent à la soutenance de sa fouthèse:

PROBLEME DE PLOMBERIE CHEZ LES ARBRES (LE SAPIN EN FACE DE MON BUREAU ET LE QUERCUS SP. EN FACE DE LA CAFETIERE): ASPECT BRICOLAGE, ESSAI DE JUSTIFICATION DE MA BOURSE.

Il y aura un pot monstre (préparé par CC) après la soutenance qui se déroulera le mardi 17 décembre 1991 à 14 heures 30 à L'Université Paris-Sud, centre d'Orsay, bâtiment 338 salle 100.

V. BADEAU.

Résumé de la thèse.

La formation d'embolies gazeuses induites par cavitation a été étudiée dans le xylème de quelques espèces forestières feuillues (*Juglans regia*, *Populus deltoides*, *Quercus alba*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Q. rubra*, *Salix alba*) et résineuses (*Abies alba*, *A. bornmulleriana*, *Cedrus atlantica*, *C. deodara*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii*). Deux types d'approches expérimentales ont été réalisées.

(1) La vulnérabilité à la cavitation du tissu conducteur de ces espèces a été caractérisée par des courbes d'évolution du degré d'embolie en fonction du potentiel hydrique du xylème. L'embolie a été provoquée par déshydratation classique de branches à l'air libre ou par pressurisation dans une chambre de Scholander. Les deux méthodes ont donné des résultats très comparables quelque soit la structure du xylème. Nous avons démontré que le déterminisme d'induction d'embolies dans les deux cas était identique et, conformément à l'hypothèse du "germe d'air", impliquait la rupture de ménisques air-eau vraisemblablement au niveau des pores de la membrane des ponctuations. Le degré d'embolie dans le xylème a été estimé par mesures de pertes de conductivités et par émissions ultrasoniques. Les deux techniques ont donné des résultats comparables et reproductibles pour les espèces résineuses mais, pour les feuillus, il s'est avéré impossible de distinguer les émissions acoustiques produites par les vaisseaux de celles émises par les autres cellules du xylème. Les courbes de vulnérabilité ont été établies pour les jeunes parties ligneuses des arbres et, pour la première fois, les pétioles des espèces feuillues. La forme générale des profils de vulnérabilité est relativement constante : le degré d'embolie est faible jusqu'à ce que le potentiel hydrique atteigne une valeur seuil, puis l'embolie se développe très rapidement et est totale après une chute de -1 MPa environ. Ces courbes de vulnérabilité ont néanmoins montré une certaine variabilité intra-individuelle. Les pétioles des feuillus tendent à être plus vulnérables que les tiges qui les portent. La différence est faible pour les Chênes mais est très importante chez le Noyer. Chez cette dernière espèce, une segmentation de vulnérabilité de l'appareil conducteur a été pour la première fois clairement établie et son efficacité dans la protection des parties ligneuses de l'arbre en présence d'une sécheresse édaphique a été vérifiée. La variabilité interspécifique des courbes de vulnérabilité est très importante et se traduit notamment par des potentiels hydriques seuils de cavitation très variés. Entre espèces, ces seuils de cavitation sont indépendants de la nature et des dimensions des conduits du xylème (trachéides ou vaisseaux). Les espèces les plus vulnérables sont le Peuplier, le Saule et les pétioles des Noyers pour qui l'embolie se développe significativement dès que le potentiel hydrique devient inférieur à -1 MPa. Le Cèdre, avec un potentiel seuil de -4 MPa, est l'espèce la moins vulnérable que nous ayons étudiée. Au sein même du complexe des Chênes blancs européens (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*) des différences significatives de vulnérabilité ont pu être mises en évidence, le Chêne pédonculé étant le plus sensible à la cavitation. Ces résultats sont discutés en terme de sensibilité à la sécheresse et de dépérissement des Chênes européens. Il a été établi une corrélation entre la vulnérabilité d'une espèce à la cavitation et sa stratégie de réponse à une sécheresse. Les espèces tolérantes sont les moins vulnérables et les espèces vulnérables sont évitantes. Cette corrélation a notamment été établie avec le fonctionnement stomatique : la régulation stomatique de la transpiration semble intervenir lorsque le potentiel hydrique atteint le potentiel hydrique seuil de cavitation. Le rôle de la régulation stomatique dans la limitation des risques d'embolies est posé et discuté en terme d'évolution du fonctionnement écophysio-logique des espèces.

(2) Des suivis saisonniers du développement de l'embolie dans les tissus conducteurs de Chênes nord-américains (*Quercus alba*, *Q. rubra*) et européens (*Q. petraea*) ont été effectués en conditions naturelles de croissance dans les aires d'origine de ces espèces. En l'absence de contrainte hydrique édaphique, le degré d'embolie s'est maintenu tout au long du cycle de végétation à un niveau faible mais non nul (10-30 % selon les espèces). Une sécheresse édaphique intense a induit un embolie très significative (jusqu'à 50 %) dans les tiges et les pétioles d'un groupe de Chênes sessiles mais n'a pas compromis la survie des arbres après réhydratation du placeau. Le développement saisonnier de l'embolie en fonction du potentiel hydrique des arbres est comparé aux courbes de vulnérabilités établies sur branches excisées des mêmes arbres. En fin de période de végétation, il a été observé une très grande vulnérabilité des vaisseaux des Chênes au gel : une embolie quasi totale s'est développée dans les tiges et les pétioles des 3 espèces suite à la première gelée de l'automne (-3 -5 °C). L'absence de mécanisme de restauration de la conductivité du xylème nous a amené à conclure que les vaisseaux de ces espèces de Chênes n'étaient fonctionnels que pendant leur année de formation et qu'ils devenaient impropres à la conduction de la sève pour le reste de la vie de l'arbre. Chez les espèces nord-américaines nous avons de plus observé qu'ils s'obstruaient de thyllés au cours de leur seconde année d'existence. En revanche, les trachéides vasocentriques des Chênes semblent garder leur fonctionnalité pendant une bien plus longue période et donc sur un nombre plus élevé de cernes correspondant peut-être à l'aubier. Nous avons de plus démontré que ces trachéides vasocentriques pouvaient assurer seules une bonne alimentation en eau de l'arbre.

(voir résumés du résumé au dos)

Vulnérabilité à la cavitation de quelques espèces forestières feuillues et résineuses: Aspects méthodologiques, importance écophysiological.

Résumé : La vulnérabilité à la cavitation du xylème de quelques espèces forestières feuillues et résineuses a été caractérisée par des courbes d'évolution du degré d'embolie en fonction du potentiel hydrique du xylème et par suivis saisonniers d'arbres en conditions naturelles. Les courbes de vulnérabilité sont caractéristiques d'une espèce et d'un organe et montrent une importante variabilité intra-individuelle et inter-spécifique. Il a été mis en évidence chez certaines espèces une forte segmentation de vulnérabilité du système conducteur constituant un mécanisme efficace de protection en cas de sécheresse. Il a été établi une corrélation entre le point de fermeture des stomates et le potentiel hydrique seuil de cavitation. La stratégie de réponse d'une espèce à une sécheresse est donc en relation avec sa vulnérabilité : les espèces tolérantes sont les moins vulnérables et les espèces vulnérables sont évitantes. Ces résultats sont discutés en terme de résistance à la sécheresse et d'évolution du fonctionnement écophysiological des espèces. En conditions naturelles, le degré d'embolie dans le xylème de diverses espèces de Chênes est demeuré faible mais non nul et s'est développé progressivement avec l'établissement d'une sécheresse édaphique, brusquement en présence d'un gel. Il est conclu que les vaisseaux du Chêne ne sont fonctionnels que pendant leur année de formation.

Mots-clés : Arbre, xylème, relations hydriques, sécheresse, cavitation, embolie, conductivité hydraulique, émission acoustique.

Vulnerability to cavitation of several broad-leaved and coniferous forest species: methodological aspects, ecophysiological importance.

Summary : Vulnerability to cavitation of xylem in several broad-leaved and coniferous forest species has been assessed by mean of vulnerability curves (embolism level versus xylem water potential) and seasonal progression of embolism in field trees. Vulnerability curves were characteristic of a species or a tissue and exhibited very significant variations within a tree and between species. Some species possessed a strong xylem vulnerability segmentation which is thought to be a very protective mechanism when trees are subjected to drought. A correlation has been established between the stomatal closure and the threshold water potential below which embolisms significantly developed in xylem. The strategy of response to water stress was thus related to the vulnerability of a species : tolerant species were the least vulnerable and vulnerable species were avoidant. These results are discussed in term of drought resistance and evolution of the ecophysiological behaviour of species. Under field conditions, embolism level in xylem of several Oak species was low but not null and progressively developed with the establishment of an edaphical drought. The embolism developed rapidly when trees were exposed to frost. It is concluded that, in Oak species, vessels are functional only during the year when they are formed.

Keywords : Tree, xylem, water relation, drought, cavitation, embolism, hydraulic conductivity, acoustic emission.