

FORÊT • NATURE



Tiré à part du Forêt.Nature n° 173, p. 34-41

LA CIRCULATION DE L'EAU DANS L'ARBRE ET LES MÉCANISMES DE RÉSISTANCE DES ARBRES À LA SÉCHERESSE

Hervé Cochard (UCA-INRAE), Nicolas Martin-StPaul (INRAE)



La circulation de l'eau dans l'arbre et les mécanismes de résistance des arbres à la sécheresse

Hervé Cochard¹ | Nicolas Martin-StPaul²

¹ Université Clermont Auvergne, INRAE, UMR-PIAF

² INRAE, URFM

Les mortalités d'arbres liées aux sécheresses augmentent de manière globale depuis quelques décennies et il est à craindre que cette situation s'aggrave. Comprendre les bases physiologiques des dépérissements dus à la sécheresse est essentiel. Cet article fait le point sur les connaissances acquises sur la circulation de l'eau dans les plantes. Elles permettent de proposer un modèle offrant la possibilité de comprendre leur réponse et leur résistance à une sécheresse.



Introduction : au milieu coule une rivière

Les arbres sont capables d'une prouesse physique remarquable aspirer de l'eau jusqu'au faite de leur feuillage, souvent à des dizaines de mètres au-dessus du sol, alors que les meilleures pompes construites par l'homme trouvent leur limite à seulement 10 mètres. La quête de ce mécanisme fut une longue épopée scientifique, bien résumée dans l'article de CRUIZIAT⁵. Depuis les travaux fondateurs de DIXON⁶, les principes physiques du transport de l'eau dans la plante sont bien établis et nous rappellerons les grandes lignes de sa théorie de la « tension-cohésion ». Ce qui questionne les scientifiques actuellement concerne la capacité des arbres à faire circuler cette eau dans leur tissu vasculaire dans un contexte climatique changeant rapidement, et où les épisodes de sécheresse sont de plus en plus fréquents et intenses. Cette circulation peut-elle s'arrêter brusquement ? La pompe hydraulique des arbres peut-elle se désamorcer si le climat devient trop sec ? Quelles conséquences pour la vie, voire la survie, des arbres peut-on alors prévoir ? Les travaux sur la circulation de l'eau dans les plantes menés durant ces dernières années, apportent les premières réponses à ces questions. Et il y a malheureusement matière à inquiétude.

Cet article est paru initialement dans la revue Forêt Méditerranéenne XLV-1, mars 2024. Il est reproduit avec l'aimable autorisation de la rédaction.
foret-mediterraneenne.org

Un mal nécessaire

Nous traitons ici uniquement de la circulation de la sève brute, de ce mouvement ascendant d'eau très diluée au travers de l'aubier (xylème). Nous n'aborderons pas la circulation de la sève élaborée, descendante, riche en sucre, et empruntant la voie phloémienne. Mais avant d'entrer dans la physique de la circulation de cette sève, posons-nous cette question : pourquoi les plantes font-elles circuler autant d'eau ? En été, la quantité d'eau qui circule dans le tronc d'un arbre adulte se chiffre en centaines de litres par jour. Toute cette eau est puisée par les racines dans le sol, transportée dans les vaisseaux de l'aubier, et évaporée par les feuilles. Pourquoi consommer tant d'eau, au risque d'épuiser la réserve stockée dans le sol et de s'exposer rapidement à un stress hydrique si les pluies viennent à manquer ? La réponse à cette question est donnée quand on comprend le fonctionnement physiologique des feuilles. Les feuilles sont des usines chimiques qui utilisent l'énergie solaire pour transformer le gaz carbonique (CO₂) contenu dans l'air en sucres grâce au processus de photosynthèse. Ces sucres servent à couvrir les besoins énergétiques de la plante et à assurer la croissance, ce qui permet aussi de stocker une petite partie du CO₂ fossile que nous émettons chaque année. Les molécules de CO₂ pénètrent dans les feuilles à travers les stomates, de minuscules trous dans la cuticule imperméable qui recouvre les feuilles. C'est le gradient de concentration relativement faible entre l'intérieur des feuilles et l'atmosphère qui permet la diffusion des molécules de CO₂. La réaction chimique

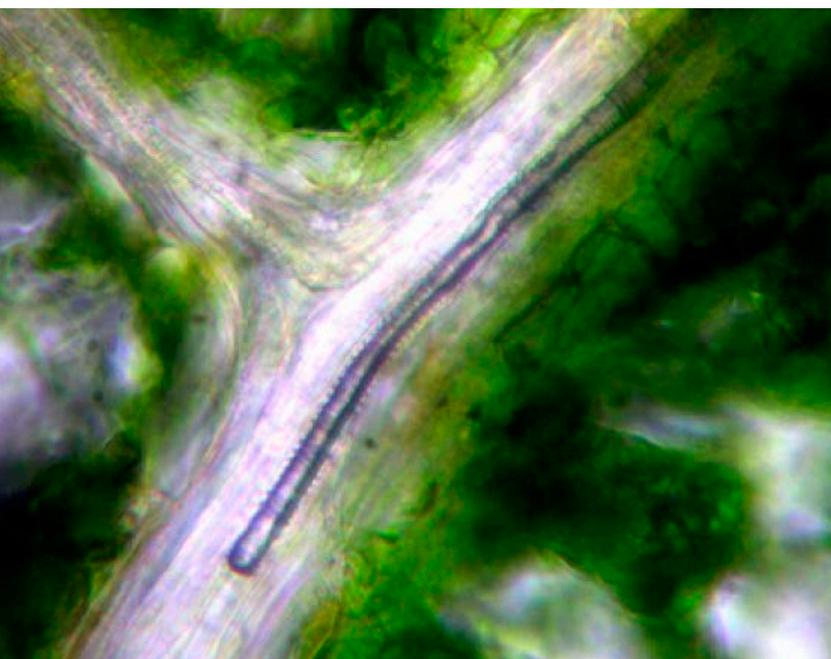
RÉSUMÉ

Les événements de mortalité d'arbres liés aux sécheresses augmentent de manière globale depuis quelques décennies et il est à craindre que cette situation s'aggrave avec l'augmentation du risque de sécheresses caniculaires. Comprendre les bases physiologiques de ces dépérissements peut aider à identifier des espèces ou des génotypes mieux adaptés, mais peut aussi améliorer les modèles de prédiction des risques liés aux sécheresses en forêt (mortalité, incendie). Une sécheresse modifie les fonctionnements hydriques et hydrauliques d'un arbre, et ceci d'autant plus que la sécheresse est intense. Au-delà d'une certaine intensité, des événements d'embolie peuvent se produire dans les vaisseaux du xylème, ce qui peut conduire à la dessiccation puis à la mort des houppiers. La vulnérabilité à l'embolie apparaît donc comme un processus physiologique clé de la mortalité des plantes exposées à des sécheresses. Ce phénomène a été étudié en détail depuis les années '80 et les travaux portent actuellement sur la notion du risque de rupture hydraulique. Ce risque intègre la

vulnérabilité intrinsèque du xylème à l'embolie, mais aussi la contrainte hydrique subie par les arbres en période de sécheresse. C'est principalement la régulation de la transpiration de l'arbre (contrôle stomatique et transpiration résiduelle cuticulaire) qui détermine la vitesse de déshydratation, la contrainte hydrique et donc le risque d'embolie. Pour évaluer ce risque, il faut intégrer l'ensemble de ces processus physiologiques dans un modèle de fonctionnement hydrique et hydraulique de l'arbre. Les prédictions de tels modèles illustrent le rôle clé de la vulnérabilité du xylème à l'embolie, du contrôle stomatique et des pertes cuticulaires dans le processus de mortalité. En particulier, un risque élevé d'embolie existe lorsque la température foliaire passe un seuil critique, ce qui pourrait expliquer l'effet aggravant des canicules. Par ailleurs, le modèle prédit une augmentation très forte du risque d'embolie avec le réchauffement climatique global, la variabilité génétique et la plasticité phénotypique des essences forestières semblant trop faibles pour limiter ce risque.

qui transforme le CO_2 en sucre s'opère en phase liquide, le CO_2 de l'air doit donc préalablement se dissoudre dans l'eau. Cette dissolution a lieu au niveau des parois des cellules du parenchyme lacuneux des feuilles, qui sont donc gorgées d'eau liquide. On a donc la situation suivante : un air ambiant souvent sec, des stomates grands ouverts pour laisser diffuser le CO_2 et des parois internes des cellules des feuilles qui saturant en vapeur d'eau l'air à leur contact. Le très fort gradient de concentration en vapeur d'eau entre la feuille et l'atmosphère va créer une diffusion massive de molécules d'eau vers l'atmosphère. C'est la transpiration. En moyenne, quand une molécule de CO_2 passe à travers un stomate, 400 molécules d'eau s'échappent en même temps vers l'atmosphère. La plante doit donc laisser s'échapper de très grandes quantités d'eau pour assimiler suffisamment de CO_2 pour couvrir ses besoins. Ainsi, la transpiration est un « mal nécessaire » pour permettre la photosynthèse. Une plante qui consomme beaucoup d'eau est une plante en bonne santé qui absorbe beaucoup de CO_2 pour une croissance optimale. On voit aussi que ce processus de transpiration nécessite la présence d'un système hydraulique performant pour irriguer les feuilles et compenser en permanence l'eau perdue par transpiration. Si ce système hydraulique défaille, la feuille risque de se déshydrater, voire de se dessécher irrémédiablement. C'est pour cela que le fonctionnement hydraulique des plantes est étudié avec tant d'attention.

Figure 1. Présence d'une bulle d'air dans une veinule d'une feuille de noyer. La bulle crée une embolie gazeuse qui bloque la circulation de la sève.



Suspendues à un fil

Pour comprendre le mécanisme d'ascension de la sève brute en été, il faut quelques notions d'anatomie. La sève brute circule dans l'aubier, tissu formé de minuscules tuyaux (les vaisseaux), remplis d'eau, et qui connectent les sites d'évaporation foliaires aux sites d'absorption racinaires. Il y a donc un continuum hydraulique entre les feuilles et les racines, assuré par des colonnes d'eau suspendues aux feuilles par des forces capillaires. La transpiration est le moteur de l'ascension de la sève brute. Elle génère des tensions capillaires dans les feuilles qui « tirent » sur les colonnes d'eau des vaisseaux. Du fait de la cohésion des molécules d'eau entre elles, ces tensions sont transmises jusqu'aux racines qui peuvent alors absorber l'eau du sol, mettant en mouvement toute la colonne d'eau. C'est DIXON⁶ qui le premier a formalisé ce mécanisme auquel il a donné le nom de « tension-cohésion ». La singularité de ce mécanisme, c'est que l'eau se trouve sous tension (une pression négative), c'est-à-dire dans un état physiquement métastable*. Plus la transpiration est forte, plus le sol est sec, plus ces tensions sont grandes. On mesure typiquement des tensions de l'ordre de plusieurs mégapascal (ou dizaines de bars), bien plus élevées donc que celle créée par des pompes à vide (0,1 MPa ou 1 bar). Les plantes vivent donc suspendues à un fil et sous le risque permanent d'une vaporisation subite de la sève par un phénomène dit de « cavitation ».

Accident de circulation

Comme pour une pompe aspirante, l'entrée d'air dans le circuit hydraulique est le talon d'Achille du mécanisme de circulation de l'eau dans la plante, car elle rompt la continuité hydraulique indispensable à l'ascension de la sève (figure 1). Dixon lui-même avait clairement identifié cette limite à sa théorie. Mais ce n'est qu'à partir des années '60, avec le développement de techniques pour mesurer la fonctionnalité de l'aubier, que ce risque de dysfonctionnement a pu être quantifié. On sait maintenant que ce risque est bien réel, qu'il n'est pas lié à un phénomène de cavitation au sens précis des physiciens, mais à une rupture capillaire d'un ménisque situé sur la paroi des vaisseaux. Ce ménisque se situe très probablement au niveau des ponctuations, ces trous dans la paroi qui permettent le passage de la sève d'un vaisseau à l'autre. La stabilité de ce ménisque suit la loi

* Dans l'arbre l'eau est dite « métastable » car elle maintenue liquide en dépit d'importantes tensions qui pourraient à tout moment la transformer en gaz. Cette transformation arrive lorsque la tension est excessive en condition de sécheresse extrême. Ce changement de phase est appelé cavitation.

de Young-Laplace, il existe donc une tension de sève seuil, au-delà de laquelle une bulle d'air est aspirée à travers un pore de ces ponctuations. Cette pression critique est d'autant plus élevée que la porosité de la ponctuation est faible. Une fois aspirée, la bulle d'air s'épand jusqu'à occuper toute la lumière du vaisseau. Ceci crée une embolie gazeuse, une thrombose qui bloque irréversiblement le flux de sève dans ce vaisseau. Comment les plantes peuvent-elles limiter ce risque d'embolie ?

Mourir de faim ou mourir de soif

Comme on vient de le voir, le risque d'embolie est lié, d'une part, à l'anatomie fine des vaisseaux et, d'autre part, à l'état de tension de la sève dans ces vaisseaux. Dès lors, il existe deux possibilités pour les plantes de limiter le risque d'embolie. La première est de modifier l'anatomie des parois des vaisseaux. On a longtemps pensé que cette possibilité était exclue car les vaisseaux sont des cellules mortes, dépourvues de cytoplasme. Mais des travaux récents¹⁰ montrent que certaines plantes semblent capables d'ajuster la résistance à l'embolie d'un vaisseau au cours d'une saison. La seconde possibilité offerte aux plantes pour réduire le risque d'embolie est de contrôler la tension de la sève en réduisant la transpiration. Au cours d'une journée, on observe une relation assez linéaire entre la transpiration des feuilles et la tension de sève, ce qui traduit l'existence d'une résistance hydraulique constante à cette échelle de temps. Dès lors, si les stomates se ferment, la transpiration diminue et la tension de sève est aussi réduite ce qui peut permettre de la maintenir en deçà du seuil critique d'embolie. Mais, si les stomates se ferment pour limiter la sortie de vapeur d'eau, le CO₂ ne pénètre plus dans la feuille, la photosynthèse est ralentie voire stoppée, ce qui peut à terme affecter son métabolisme. En période de stress hydrique les plantes font donc face à ce grand dilemme : mourir de faim ou mourir de soif. Des travaux récents, synthétisés par ADAMS *et al.*¹, suggèrent que le risque de rupture hydraulique l'emporte sur le risque de faim carbonée, même si ce problème carboné peut aggraver le risque de mortalité. Il existe un seuil critique de taux d'embolie au-delà duquel les dommages infligés au circuit hydraulique de la plante sont irréversibles, ce qui conduit inévitablement à sa mort. Ce seuil semble assez variable selon les espèces et situé entre 50 et 95 % des vaisseaux en état d'embolie. Clairement, en période de stress hydrique intense, les plantes meurent de soif par défaut d'alimentation en eau lié à une rupture hydraulique du système de circulation de la sève ascendante.

* On fait appel à la notion de compromis fonctionnel lorsque des fonctions qui permettent d'être performant dans un milieu peuvent, au contraire, être délétères dans un milieu différent.

Autour de la vulnérabilité à l'embolie, une diversité de réponse à la sécheresse

Quel est le risque de rupture hydraulique pour une plante ? Ce risque dépend principalement de deux paramètres : (1) la vulnérabilité intrinsèque des vaisseaux à l'embolie, et (2) le degré d'exposition à la sécheresse. Intéressons-nous dans un premier temps à la vulnérabilité à l'embolie des espèces. Grâce à l'introduction de méthodes innovantes de phénotypage, le spectre de la résistance à l'embolie des espèces est bien connu et il est remarquablement large. Les espèces les plus vulnérables sont totalement embolisées à des tensions de 1 MPa, alors que les plus résistantes sont capables de supporter des tensions de 18 MPa. Cette variabilité ne se distribue pas de manière aléatoire, les espèces des milieux arides étant bien plus résistantes à l'embolie que celles de milieux humides. Dans un milieu aride, posséder un appareil vasculaire très résistant à l'embolie semble donc un caractère adaptatif. Dans un milieu humide, cela semble au contraire maladaptatif, car toutes les espèces de ce milieu sont vulnérables. Cela illustre la notion de compromis fonctionnel*. Les espèces des milieux secs ont aussi des bois très denses, et des capacités de croissance réduites. Mises dans un milieu humide, elles sont moins compétitives que les espèces plus vulnérables qui poussent plus vite et acquièrent plus rapidement les ressources du milieu. Est-ce que les espèces très résistantes à l'embolie des milieux secs sont pour autant moins exposées au risque d'embolie ? On en vient au second aspect, celui de l'exposition au risque. L'exposition dépend bien sûr du climat subi par un arbre, mais pas seulement. Il faut aussi tenir compte des caractéristiques propres à l'espèce telles que le contrôle de la transpiration par la fermeture des stomates et la perte d'eau par les cuticules. Pour illustrer l'importance des deux phénomènes, on peut s'intéresser aux caractéristiques du xylème et au contrôle de la transpiration de deux espèces typiquement méditerranéennes : le chêne vert et le pin d'Alep. Ces deux espèces coexistent dans des climats parmi les plus secs et chauds d'Europe, mais ont développé des manières sensiblement différentes de s'y adapter. La figure 2, réalisées à partir de mesures de laboratoire, illustre ces différences. Le chêne vert apparaît très résistant à l'embolie du xylème, une tension d'environ 7 MPa étant nécessaire pour emboliser 50 % du système vasculaire. Ce niveau de tension est ce qu'on appelle le « P50 ». Toutefois, on peut observer qu'il exerce un contrôle stomatique assez lâche, en maintenant une ouverture stomatique jusqu'à des niveaux de tension d'environ 4 MPa. À l'inverse, et alors qu'on peut le rencontrer dans des zones d'Afrique du Nord encore plus arides que le chêne vert, le pin d'Alep apparaît moins résistant à l'embolie avec un P50 de seulement -5 MPa. Cette

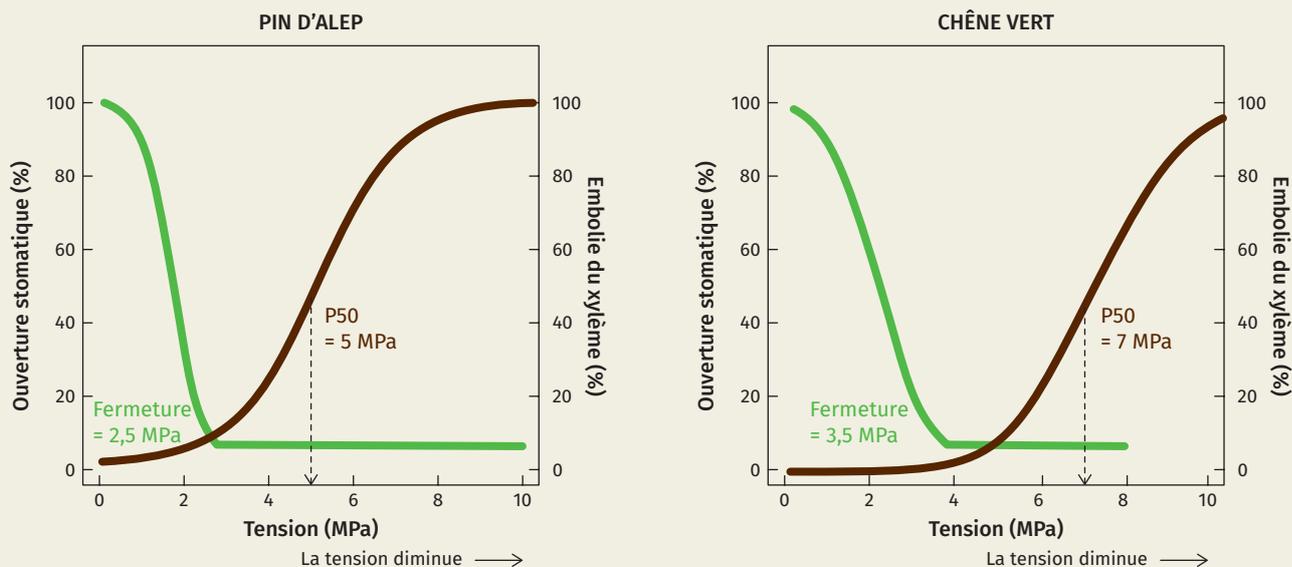


Figure 2. Illustration de la vulnérabilité à l'embolie et du contrôle stomatique de deux espèces d'arbres méditerranéens : le chêne vert et le pin d'Alep. L'axe des abscisses représente le niveau de tension dans le système vasculaire (en Mpa, plus la valeur est négative plus la tension est grande) et l'axe des ordonnées l'évolution en pourcents du taux d'ouverture stomatique (en vert) et du taux d'embolie (en marron). Cette illustration a été réalisée à partir d'outil de phénotypage de laboratoire.

moins résistance à l'embolie est en fait compensée par une régulation plus stricte de la transpiration, car les stomates du pin d'Alep sont complètement fermés pour une tension d'environ 2,5 MPa.

De telles différences de fonctionnement qui conduisent à une adaptation similaire à la sécheresse font écho à la notion de « stratégies de résistance à la sécheresse ». Ces stratégies peuvent donc être différentes d'une espèce à l'autre. Ainsi, bien que tous les arbres soient contraints de développer un système vasculaire résistant à l'embolie, particulièrement dans les milieux secs, d'autres caractéristiques physiologiques et morphologiques permettent de concourir à la résistance. Outre la régulation de la transpiration par les stomates, la conductance cuticulaire et la profondeur d'enracinement peuvent jouer des rôles très importants et différencier les espèces.

Les forêts du globe sur le fil du rasoir

Comme évoqué précédemment, dans un milieu sec, les tensions exercées sur les colonnes de sève des vaisseaux sont naturellement bien plus grandes que dans un milieu humide. Il faut calculer la marge de sécurité hydraulique, la différence entre la tension de sève seuil causant l'embolie (par exemple le P50) et la tension de sève régulièrement subie par la plante dans son milieu. CHOAT *et al.*² ont calculé ces marges

de sécurité hydraulique pour un grand nombre d'espèces provenant de milieux très différents. Ils ont fait le constat remarquable que ces marges de sécurité sont relativement faibles (de l'ordre de 2 MPa en moyenne) et surtout constantes entre milieux. Elle n'est pas beaucoup plus élevée dans une forêt méditerranéenne que dans une forêt tropicale humide. Cette convergence de fonctionnement suggère également l'existence du compromis physiologique évoqué ci-dessus, avec un degré optimum de résistance à l'embolie pour chaque niche écologique, voire chaque type d'écosystème. Dans leur milieu naturel, les plantes semblent donc vivre sur le fil du rasoir du risque de rupture hydraulique. La conséquence directe de cette convergence fonctionnelle, est que le risque d'embolie s'accroît dans tous les milieux, dès lors que celui-ci devient anormalement plus sec. Avec le réchauffement climatique global, on peut donc s'attendre à voir des dépérissements affecter l'ensemble des écosystèmes forestiers de la planète. Les inventaires en cours semblent déjà confirmer cette tendance⁷.

Prise de risque

Les connaissances acquises sur la circulation de l'eau dans les plantes permettent maintenant de proposer un modèle conceptuel offrant la possibilité de comprendre leur réponse et leur résistance à une

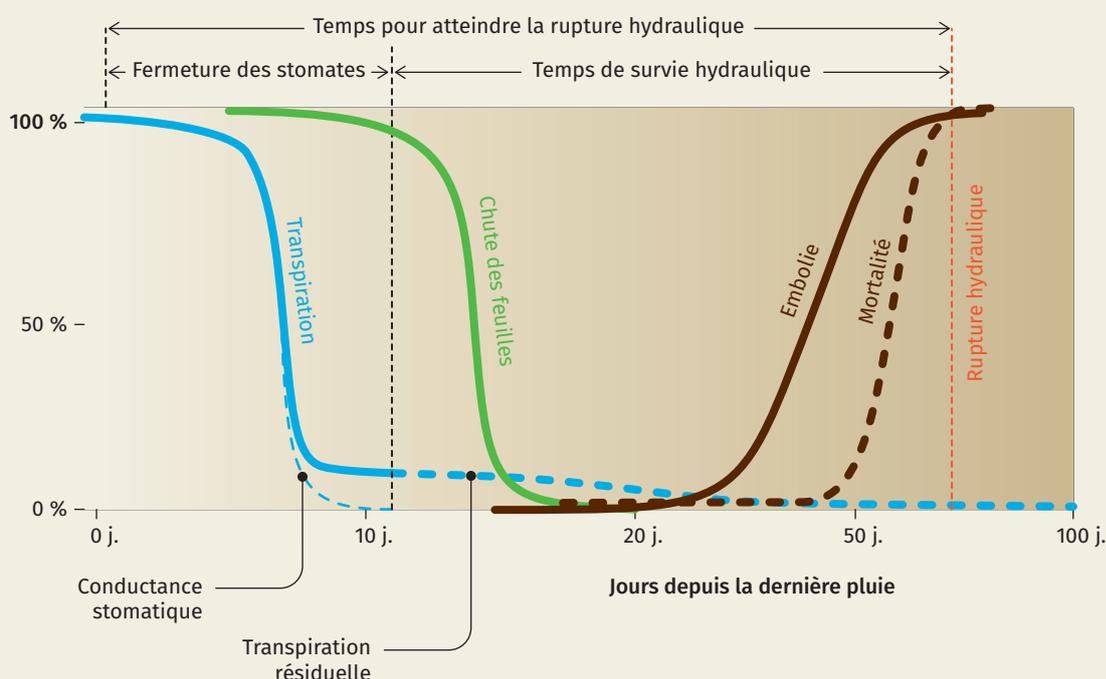
sécheresse. On peut représenter ce modèle sous la forme d'un graphique montrant l'évolution temporelle au cours d'une sécheresse de quelques variables physiologiques clés du fonctionnement de la plante (figure 3). Lorsque l'eau du sol est encore pleinement disponible, les stomates sont grand ouverts, la transpiration est élevée, la tension de la sève faible et la photosynthèse et la croissance sont optimales. C'est la zone de confort hydrique des plantes recherchée en agriculture par exemple. Lorsque la teneur en eau du sol s'épuise (typiquement en dessous de 40 % de sa réserve utile), les stomates se ferment, ce qui réduit la transpiration et maintient la tension de sève en dessous du seuil d'embolie. La photosynthèse et la croissance sont également réduites, mais la plante peut rapidement retrouver à ce stade un fonctionnement optimum dès que le stress hydrique est levé. Si la sécheresse perdure, les stomates se ferment complètement mais la plante continue de se déshydrater à un rythme beaucoup plus lent car l'eau s'évapore du sol directement et, surtout, à cause des pertes en eau résiduelles à travers les cuticules des feuilles. On accorde beaucoup d'attention actuellement à ces pertes cuticulaires car ce sont elles qui vont déterminer la suite des événements. On montre par exemple que ces pertes sont très sensibles à la température, avec là aussi des effets de seuils qui pourraient expliquer l'impact si délétère des sécheresses caniculaires sur la mortalité des arbres. Un certain nombre d'espèces perdent leurs feuilles pendant un épisode de sécheresse. Ce mécanisme réduit encore plus la transpiration résiduelle de la plante qui

se limite alors aux pertes en eau à travers l'écorce des branches et du tronc. Mais cette stratégie présente un coût métabolique fort pour la plante, marquant probablement déjà l'entrée dans une zone de survie. Si la sécheresse perdure, l'embolie finit par se former et, lorsqu'elle atteint un seuil critique, un point de non-retour est franchi engendrant la mort d'une partie du houppier ou de l'arbre dans son entièreté. On voit donc bien que le temps qui sépare l'arrivée de la dernière pluie à celle de la mort de l'arbre par rupture hydraulique va dépendre d'un grand nombre de paramètres, intégrant les caractéristiques du tissu conducteur, le fonctionnement stomatique, les propriétés des cuticules, et, bien entendu, les conditions pédoclimatiques locales. Prendre en considération tous ces paramètres relève d'un certain défi. Une manière de le relever est de les intégrer dans un modèle numérique de fonctionnement hydrique et hydraulique de la plante⁹.

Le pire reste à venir

Le fonctionnement hydrique (aussi appelé fonctionnement hydraulique) d'une plante repose sur des principes thermodynamiques connus depuis longtemps. On peut donc assez facilement mettre en équations ces principes et les intégrer dans un modèle mécaniste structure-fonction de la plante. Il existe de nombreux modèles de cette sorte⁴, mais aucun ne décrit finement les processus clés qui conduisent à la rupture hydraulique au-delà du point de ferme-

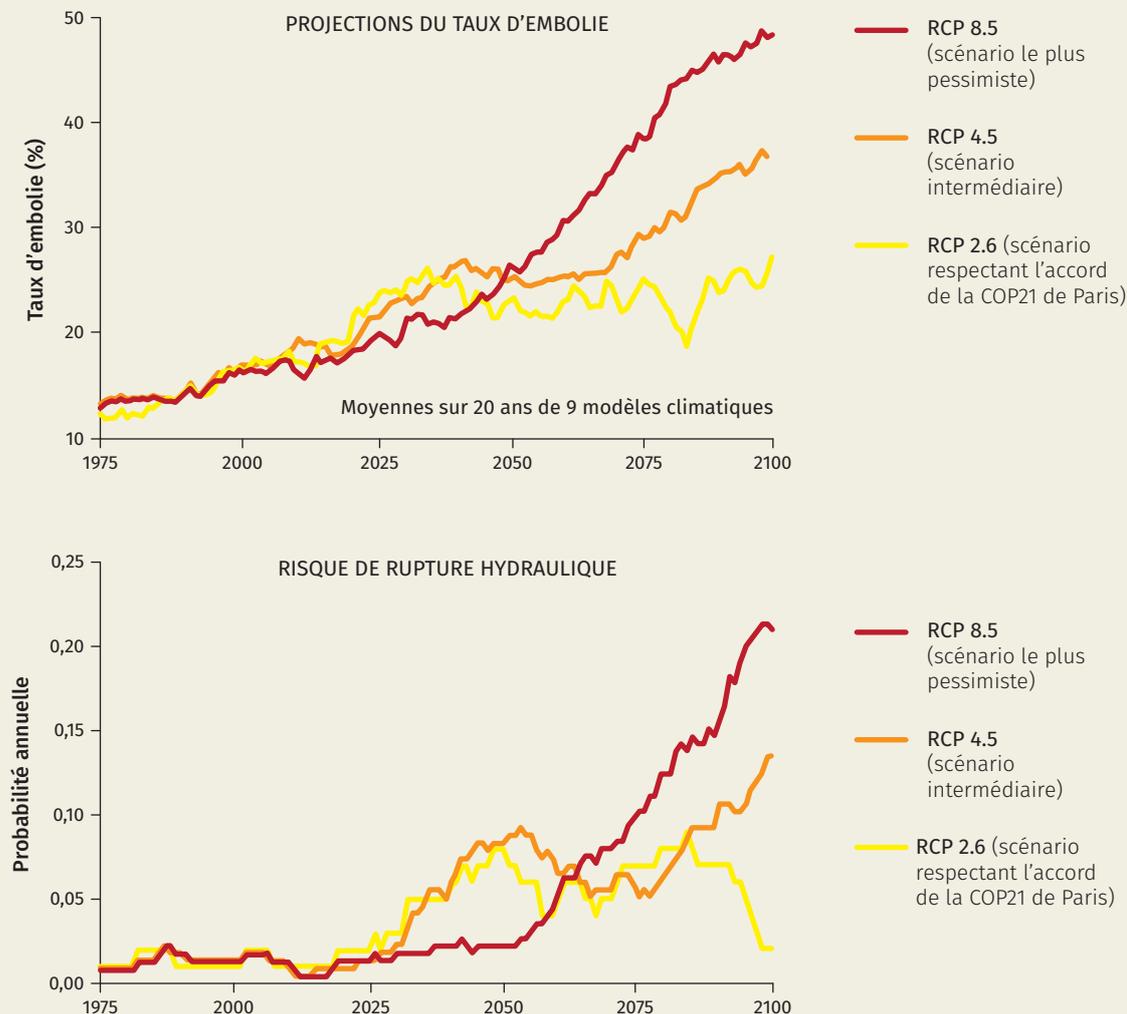
Figure 3. Schéma conceptuel de la dynamique temporelle des processus physiologiques clés qui vont conduire à la mortalité d'une plante par rupture hydraulique lors d'une exposition à une sécheresse extrême.



ture des stomates. Nous avons développé un tel modèle récemment (modèle *SurEau*^{3,9}). Le modèle repose sur une architecture simplifiée de la plante et décrit l'ensemble des processus physiques et physiologiques qui vont permettre de prédire un risque de rupture hydraulique en fonction des conditions pédo-climatiques locales. Le modèle a, par exemple, permis de mieux comprendre la nécessaire coordination entre les fonctionnements stomatiques et hydrauliques des plantes⁸. Une analyse de sensibilité de ce type de modèle permet également d'identifier les paramètres clés, ceux qui vont avoir un impact majeur sur le risque de rupture hydraulique, et donc ceux aussi sur lesquels on doit porter nos mesures et nos analyses. Le modèle est aussi utile pour prédire les risques de rupture hydraulique induits par les changements climatiques. C'est une question majeure qui déterminera la stabilité des écosystèmes végétaux et leur capacité à séquestrer une partie de nos émissions de CO₂. Nous nous sommes livrés à un tel exercice de modé-

lisation sur une chênaie de plaine⁹. Pour la partie historique (1950-2020), le modèle prédit des taux d'embolie faibles (moins de 10 %) en année moyenne, mais un taux plus important les années particulièrement chaudes et sèches (1976, 2003, 2018-2020), années également marquées par des dépérissements importants. Ceci confirme que l'embolie est un événement physiologique rare, qui ne se produit qu'en conditions climatiques extrêmes et qui peut être associée à des dépérissements. Les projections pour la période 2020-2100 dépendent évidemment des scénarios climatiques que nous allons connaître (figure 4). Dans l'hypothèse du scénario le plus pessimiste (RCP8.5), les conditions climatiques exceptionnelles comme celles de 2003 ou 2018 deviendront quotidiennes à la fin du siècle et le risque annuel de rupture hydraulique atteindra 30 %. En d'autres termes, une année sur trois les arbres seront exposés à un risque létal. Ceci est bien évidemment incompatible avec le maintien de la sylviculture du chêne en plaine en France

Figure 4. Exemple d'utilisation du modèle mécaniste *SurEau* pour prédire le taux d'embolie (au-dessus) et le risque annuel de rupture hydraulique (en dessous) pour une chênaie de plaine selon trois scénarios climatiques.



en 2100. Seul le scénario qui respecte les accords de la COP21 de Paris (RCP2.6) semble permettre le maintien de la survie du chêne en plaine à l'horizon 2100. Ces simulations ne prennent pas en compte la variabilité génétique des espèces, ni leur capacité d'acclimatation aux changements climatiques. Le modèle permet d'explorer ces aspects de manière assez théorique car les données expérimentales sur ces variabilités restent encore très partielles. Les simulations suggèrent que, sous RCP8.5, le degré de variation des différents traits physiologiques requis pour maintenir un fonctionnement optimal du chêne en plaine est bien supérieur à la variabilité existant actuellement au sein des populations. Par ailleurs, le nombre de générations d'ici la fin du siècle est probablement trop faible pour permettre une adaptation génétique de cette espèce aux changements climatiques. Il est donc à craindre que, si le scénario climatique du pire se produit, les chênaies disparaissent des plaines françaises d'ici la fin du siècle.

Conclusion

La circulation de l'eau dans la plante a d'abord questionné les physiiciens et les physiologistes, ce qui a permis d'en comprendre le mécanisme et d'identifier son point faible, le risque de rupture hydraulique. Ces avancées scientifiques relativement fondamentales donnent maintenant des clés pour proposer des modèles robustes, mécanistes, du fonctionnement des plantes et de prédire et d'anticiper les effets du réchauffement climatique sur la stabilité des écosystèmes, forestiers en particulier⁹. Des efforts restent à produire pour améliorer nos connaissances sur le fonctionnement hydrique et hydraulique des plantes, pour affiner nos prédictions, transférer ces connaissances vers les gestionnaires, et apporter des solutions pour adapter nos cultures et nos forêts aux défis climatiques qu'ils vont subir dans le futur. ■

Bibliographie

- ¹ Adams H.D., Zeppel M.J.B., Anderegg W.R.L. et al. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution* 1 : 1285-1291.
- ² Choat B., Jansen S., Brodr Ibb T.J., Cochard H. et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491 : 752-755. 
- ³ Cochard H., Pimont F., Ruffault J. et al. (2021). SurEau : a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. *Annals of Forest Science* 78 : 1-23. 
- ⁴ Courbet F., Doussan C., Limousin J.-M., Martin-StPaul N., Simioni G. (2022). Forêts et changement climatique. Éd. Quae. 

POINTS-CLEFS

- ▶ Les arbres transportent de l'eau jusqu'à des hauteurs exceptionnelles grâce à la théorie de la tension-cohésion, où l'eau est aspirée des racines vers les feuilles par des forces capillaires générées par la transpiration.
- ▶ L'eau circule sous forte tension, rendant le système vasculaire vulnérable à des ruptures hydrauliques (embolies), causées par l'entrée d'air dans les vaisseaux conducteurs.
- ▶ Les tensions hydrauliques augmentent dans des conditions plus sèches, accroissant le risque d'embolie et la mortalité des arbres.
- ▶ Le modèle SurEau prévoit une augmentation des embolies sous des scénarios climatiques pessimistes. D'ici 2100, des conditions extrêmes comme celles de 2003 ou 2018 pourraient devenir la norme.

- ⁵ Cruiziat P. (2007). Comprendre la montée de la sève dans les arbres : de Hales (1727) à Dixon (1914). In Robin P., Aeschlimann J.-P., Feller C. (ed.). *Histoire et agronomie : entre ruptures et durée*. IRD éditions, 2007. 
- ⁶ Dixon H.H. (1914). *Transpiration and the ascent of sap in plants*. Macmillan and Company, limited. 
- ⁷ Hammond W.M., Williams A.P., Abatzoglou J.T., Adams H.D., Klein T., López R., Sáenz-Romero C., Hartmann H., Breshears D.D., Allen C.D. (2022). Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nature Communications* 13(1) : 1. 
- ⁸ Martin-StPaul N., Delzon S., Cochard H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology letters* 20 : 1437-1447.
- ⁹ Ruffault J., Martin-StPaul N., Druel A., Cochard H. (2024). Présentation et applications de SurEau : un modèle pour prédire les effets des sécheresses extrêmes sur les arbres forestiers. *Forêt Méditerranéenne* 45(1) : 69-74.
- ¹⁰ Sorek Y., Greenstein S., Netzer Y. et al. (2021). An increase in xylem embolism resistance of grapevine leaves during the growing season is coordinated with stomatal regulation, turgor Joss point and intervessel pit membranes. *New Phytologist* 229 : 1955-1969. 

Crédit photo. Olga Igumenova/Adobe Stock (p. 34).

Hervé Cochard¹

herve.cochard@inrae.fr

Nicolas Martin-StPaul²

¹ Université Clermont Auvergne, INRAE, UMR-PIAF
piaf.clermont.hub.inrae.fr

² INRAE, URFM
ecologie-des-forets-mediterraneennes.paca.hub.
inrae.fr