Le fonctionnement hydrique des arbres sous sécheresses caniculaires

Sous l'effet des vagues de chaleur et des sècheresses, les arbres dépérissent. Il s'agit parfois de quelques branches mortes, mais il arrive aussi que des peuplements entiers meurent. Alors que se passe-t-il exactement chez les arbres qui dépérissent ?

Introduction

Les forêts dépérissent de plus en plus en France et dans le monde : mortalité de branches, diminution de la quantité et de la qualité du feuillage, descente de cime ou tout simplement mort des arbres. Une grande partie de ces dépérissements est liée aux épisodes de sécheresse et aux vagues de chaleur, amenés à s'intensifier avec le changement climatique. Les forestiers doivent donc adapter leur sylviculture. Pour cela, il est important de comprendre comment les arbres réagissent à ces épisodes climatiques extrêmes.

Que savons-nous du fonctionnement hydrique des arbres ? Que se passe-t-il lorsque l'eau vient à manquer ou que la chaleur est extrême ?

La réponse dépend des espèces d'arbres. Certaines ferment leurs stomates assez rapidement pour maintenir un état hydrique favorable et éviter l'embolie tandis que d'autres retardent cette fermeture pour conserver leur activité photosynthétique, quitte à s'exposer davantage aux risques d'embolie. De surcroît, lorsque la chaleur atteint des températures extrêmes, fermer les stomates ne suffit plus car la cuticule perd son caractère imperméable et l'eau s'échappe à travers. Regardons cela de plus près.

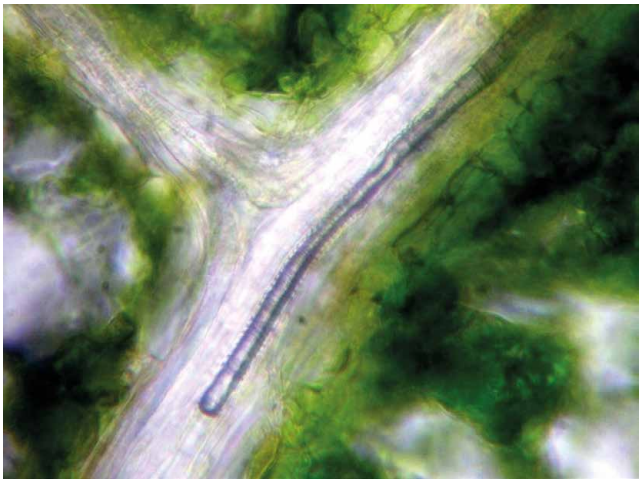
Les arbres et leur rôle de pompe hydraulique dans les écosystèmes forestiers

Les arbres sont capables de pomper l'eau du sol et de l'élever à des dizaines de mètres de hauteur, jusqu'aux feuilles. L'ascension de la sève brute se déroule dans l'aubier (xylème) via des tuyaux ou éléments conducteurs de sève formant ainsi une colonne d'eau. Cette eau est ensuite évaporée à travers de minuscules trous dans la cuticule imperméable des feuilles, appelés stomates. Elle s'évapore parce que la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère est moins élevée que celle contenue dans les feuilles. La transpiration foliaire est le moteur de l'ascension de la sève brute. Elle génère des tensions dites « capillaires » dans les feuilles qui « pompent » sur la colonne d'eau dans les tuyaux. Avec la cohésion des molécules d'eau entre elles, ces tensions sont ensuite transmises jusqu'aux racines qui peuvent alors absorber l'eau du sol, mettant en mouvement toute la colonne d'eau.

Les feuilles utilisent également l'énergie solaire pour transformer le gaz carbonique (CO_2) contenu dans l'air en sucres (comme le glucose) grâce au processus de photosynthèse. Tout d'abord, l'eau des feuilles permet de rendre soluble le CO_2 qui est entré par les stomates et de former les sucres lors de la photosynthèse qui se déroule dans un milieu cellulaire aqueux : les chloroplastes. Ces sucres servent ensuite à couvrir les besoins énergétiques de la plante et à assurer sa croissance. Ils peuvent aussi être stockés sous forme d'amidon (polymère de glucose) en vue d'une utilisation ultérieure.

Pour résumer, un arbre qui transpire beaucoup est un arbre qui absorbe beaucoup de CO_2, ce qui favorise la photosynthèse et donc sa croissance et la constitution de réserve.

Cependant, cette circulation de sève qui amène l'eau jusqu'aux feuilles peut s'arrêter brusquement si le climat devient trop sec. Lorsque la quantité d'eau dans le sol diminue, elle est moins facilement extractible par les arbres. C'est alors le signal de la régulation stomatique. Pour éviter les pertes en eau trop importantes, ils ferment progressivement leurs stomates. Mais lorsque la régulation stomatique est insuffisante ou que la sécheresse se prolonge, le pompage de l'eau et la circulation de la sève dans les arbres est enrayée. Ces dysfonctionnements hydrauliques se traduisent par la formation d'une bulle d'air dans les éléments conducteurs de sève : on parle d'un phénomène de cavitation aboutissant à une embolie du xylème (figure 1). La continuité hydraulique permettant l'ascension de la sève brute jusqu'aux feuilles est rompue par l'entrée de l'air dans la colonne d'eau. Ces embolies provoquent alors une mortalité des cellules par rupture symplasmique, c'est-à-dire la rupture de la continuité hydraulique le long des éléments



↑ **Figure 1.** Présence d'une bulle d'air dans une veinule d'une feuille de Noyer. La bulle crée une embolie gazeuse du xylème qui bloque la circulation de la sève.

Mourir de soif ou mourir de faim ?

En cas de déficit en eau, les arbres peuvent mourir de soif, mais aussi de faim. En effet, si les stomates se ferment pour conserver un statut hydrique favorable, le CO_2 ne pénètre plus dans la feuille et la circulation de la sève diminue. Cela réduit fortement l'activité photosynthétique et la formation de réserves carbonées. Le stockage de carbone dans le bois ou les tiges, son transfert des feuilles aux racines et la croissance des arbres sont également perturbés[5]. Pour autant, la respiration des cellules de l'arbre doit continuer pour assurer son fonctionnement métabolique, ce qui consomme davantage les réserves carbonées[6]. Or le débourrement au printemps, la défense face aux pathogènes et aux gels tardifs nécessitent la remobilisation de réserves carbonées. Les arbres sont donc progressivement affaiblis et font face à un grand dilemme : mourir de faim ou mourir de soif. Ils doivent trouver un compromis physiologique pour éviter les risques de rupture hydraulique tout en garantissant un nutrition carbonée favorable à la croissance. Mais, même si le problème d'épuisement des réserves carbonées peut aggraver le risque de mortalité des arbres en période de sécheresse sévère, c'est plutôt de soif que nos arbres meurent, à cause d'une rupture hydraulique de la colonne d'eau[7].

conducteurs de sève. Ce processus peut entrainer la chute de feuilles ou d'aiguilles et le dessèchement de rameaux, de branches ou de parties de houppier.

L'embolie du xylème étant l'un des principaux mécanismes à l'origine de la mortalité des arbres lors des sécheresses[1], les stratégies de régulation stomatique et la résistance à l'embolie des espèces sont très étudiées[1–3]. C'est ainsi que les chercheurs étudient le niveau de tension (pression négative) que le xylème peut supporter avant d'atteindre des seuils d'embolie critique : c'est la résistance (ou vulnérabilité) à l'embolie. Ils étudient aussi la marge de sécurité hydraulique dont dispose l'arbre, c'est-à-dire l'écart entre cette résistance à l'embolie et la tension de sève régulièrement subie par la plante dans son milieu.

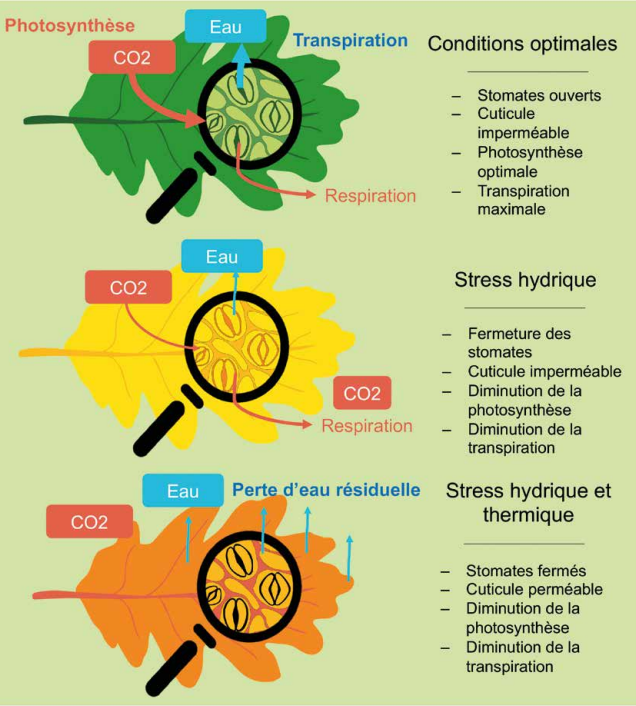
La capacité de l'arbre à réguler la fermeture stomatique et à accéder à l'eau grâce à sa profondeur d'enracinement sont également déterminants pour sa résistance à la sècheresse.

Les chercheurs ont pu montrer que les espèces des milieux arides ont une résistance à l'embolie plus importante que celles des milieux humides. Mais, l'écart entre cette résistance à l'embolie et la tension de sève régulièrement subie par les arbres dans leur milieu est similaire selon les différents types d'écosystèmes forestiers[4]. Les arbres se positionnent donc dans un compromis physiologique similaire face aux risques d'embolie.

Quelles sont les stratégies de résistance à la sécheresse utilisées par les arbres ?

Face aux stress hydriques, il existe deux stratégies : l'évitement (utilisée par exemple par le Pin sylvestre) et la tolérance (utilisée par exemple par le Chêne sessile)[8]. Ces deux stratégies diffèrent par la dynamique de fermeture et d'ouverture des stomates au cours d'une sécheresse. La stratégie d'évitement est une stratégie de conservation des ressources en eau dans les arbres : les stomates se ferment rapidement. Les essences qui utilisent cette stratégie sont moins résistantes à l'embolie et compensent donc avec une fermeture forte et précoce des stomates pour conserver leur statut hydrique. Elles ont parfois une plus grande marge de sécurité face à l'embolie mais s'exposent davantage à un épuisement de réserves carbonées.

A l'inverse, la stratégie de tolérance est une stratégie d'exploitation maximale des ressources en eau quitte à en perdre plus et à s'exposer aux embolies du xylème. Les stomates se ferment plus tard. Les essences qui utilisent cette stratégie ont l'avantage de maintenir une activité photosynthétique plus importante, surtout lorsque la sécheresse est modérée.



↑ **Figure 2.** Illustration des réactions des arbres au niveau des feuilles face aux stress hydrique et thermique.

Que se passe-t-il en cas de forte température estivale ?

Nous l'avons vu, le contrôle de la transpiration par la fermeture des stomates joue un rôle fondamental dans la gestion de la sècheresse par les arbres. Cependant, lorsque la sècheresse est accompagnée de très fortes chaleurs, la transpiration n'est plus complètement contrôlable par le niveau d'ouverture des stomates car l'eau peut passer directement par la cuticule des feuilles, devenue perméable (figure 2).

En temps normal, l'eau transpirée par les feuilles permet de les refroidir. Mais, si la température est extrême (> 40°C) et que les réserves hydriques du sol sont insuffisantes, les feuilles ne sont plus refroidies par la transpiration car les stomates sont fermés. Les températures élevées modifient alors les propriétés de la cuticule des feuilles qui devient perméable[9]. Les feuilles perdent donc l'eau restante par évaporation à travers cette cuticule. Ce phénomène pourrait déclencher des ruptures de la continuité hydraulique liée à la formation d'une bulle d'air dans les éléments conducteurs de sève[10]. Et lorsque cette perte d'eau n'est pas compensée par un apport d'eau du sol, cela provoque la déshydratation critique des feuilles qui se mettent à se dessécher, brunir et tomber.

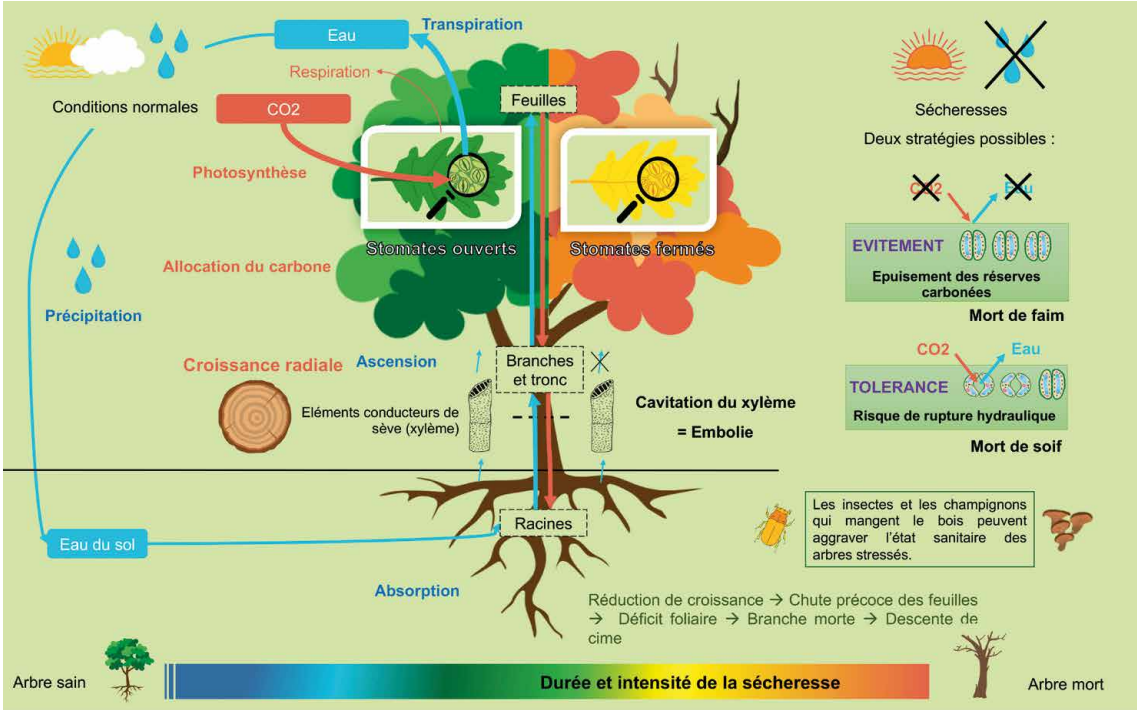
Le problème peut s'aggraver avec l'action de divers pathogènes

Les sécheresses et les vagues de chaleurs déclenchent un ensemble de réactions complexes chez les arbres, des racines aux feuilles. Les arbres sont subitement ou progressivement affaiblis selon la durée, l'intensité et la fréquence de ces stress, ouvrant la porte à des parasites de faiblesse[11]. Ces insectes et champignons pathogènes peuvent coloniser et détériorer les éléments conducteurs de sève et l'arbre épuise ses réserves pour se défendre. Ces attaques peuvent donc accélérer des phénomènes de dépérissement et aboutir à sa mort.

Conclusion

Nous pouvons donc retenir que les sécheresses et les vagues de chaleurs entrainent conjointement (figure 3) :
- La baisse de croissance des peuplements.
- La fermeture des stomates plus ou moins importante selon l'espèce pour conserver l'eau dans l'arbre.
- Le ralentissement de la photosynthèse par manque de CO_2 entrant dans les feuilles.
- La stimulation de la respiration cellulaire et l'épuisement des réserves carbonées.
- La perte d'eau supplémentaire à travers la cuticule des feuilles à cause des températures caniculaires.
- La rupture hydraulique de la colonne d'eau reliant les racines aux feuilles, puis l'atmosphère.
- Des événements de mortalité aggravés, accentués et accélérés par l'action de divers pathogènes.

De nombreuses avancées scientifiques donnent maintenant des clés pour comprendre et anticiper les effets du réchauffement climatique sur les écosystèmes forestiers. Des efforts restent à produire pour améliorer nos connaissances, pour transférer ces connaissances, et apporter des solutions sylvicoles (gestion de la densité, mélange d'essences) pour adapter nos forêts aux défis climatiques futurs.



← **Figure 3.** Schéma du processus de dépérissement lié au dysfonctionnement hydrique des arbres : sous conditions normales (à gauche) et sous condition de sécheresse (à droite).

Remerciements

Nous remercions vivement la Région Centre – Val de Loire pour son soutien et le financement du programme Ambition Recherche et de Développement SYCOMORE (https://www.sycomore-cvl.fr/). Nous remercions également l'Office National des Forêts pour son soutien financier à travers la convention ONF – INRAE « Régénération, croissance et production des forêts de plaine ». Ce travail a été réalisé en lien avec le dispositif OPTMix en Forêt d'Orléans (https://optmix.efno.fr).

Théo Javoy
INRAE, Unité de recherche EFNO
Philippe Balandier
INRAE, Unité de recherche PIAF
Hervé Cochard
INRAE, Unité de recherche PIAF
Sandrine Perret
INRAE, Unité de recherche EFNO
Thomas Perot
INRAE, Unité de recherche EFNO

BIBLIOGRAPHIE

• 1. Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, et al (2016) Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 113, 5024-5029, https ://doi.org/10.1073/pnas.1525678113

• 2. Chen Z, Li S, Wan X, Liu S (2022) Strategies of tree species to adapt to drought from leaf stomatal regulation and stem embolism resistance to root properties. Frontiers in Plant Sciences, 13 :926535, https ://doi.org/10.3389/fpls.2022.926535

• 3. Lens F, Tixier A, Cochard H, et al (2013) Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. Current Opinion in Plant Biology, 16, 287-292, https ://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.02.005

• 4. Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, et al (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature, 491, 752-755, https ://doi.org/10.1038/nature11688

• 5. Rehschuh R, Rehschuh S, Gast A, et al (2022) Tree allocation dynamics beyond heat and hot drought stress reveal changes in carbon storage, belowground translocation and growth. New Phytologist, 233, 687-704, https ://doi.org/10.1111/nph.17815

• 6. Adams HD, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford GA, et al (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 106, 7063-7066, https ://doi.org/10.1073/pnas.0901438106

• 7. Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, et al (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. Nature Ecology and Evolution, 1, 1285-1291, https ://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x

• 8. McDowell N, Pockman WT, Allen CD, et al (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought : why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, 178, 719-739, https ://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x

• 9. Billon LM, Blackman CJ, Cochard H, et al (2020) The DroughtBox : A new tool for phenotyping residual branch conductance and its temperature dependence during drought. Plant, Cell & Environment, 43, 1584-1594, https ://doi.org/10.1111/pce.13750

• 10. Cochard H (2021) A new mechanism for tree mortality due to drought and heatwaves. Peer Community Journal, 1, 36, https ://doi.org/10.24072/pcjournal.45

• 11. Saintonge F-X, Nageleisen L-M (2023) La santé des forêts : diagnostic, prévention et gestion, 2e éd., actualisée et enrichie. Ministère de l'agriculture et de la souveraineté alimentaire, département de la santé des forêts CNPF-IDF, Paris