

L'embolie des arbres

PIERRE CRUIZIAT • HERVÉ COCHARD • THIERRY AMÉGLIO

Les mécanismes de transport de l'eau dans les arbres en font des systèmes hydrauliques particulièrement bien adaptés à la sécheresse et au froid. Cependant, quand de l'air réussit à se glisser dans leurs « veines », la sève ne circule plus, et la survie de l'arbre est menacée.

En 1880, le botaniste allemand Edward Strasburger démontre en public que la montée de la sève est un processus essentiellement physique qui ne doit rien aux propriétés des cellules vivantes : pour les besoins de la démonstration, il coupe un chêne centenaire et l'immerge dans une solution de picrate qui tue les cellules. Pourtant, pendant des semaines, les feuilles restent vertes et le niveau de la solution diminue. Si elle orientait les recherches dans la bonne direction, cette expérience spectaculaire n'expliquait pas comment la sève parvient au faite des arbres parfois à plus de 100 mètres dans le cas des séquoias californiens, semblant « défier » les lois de la physique. Cette sève, dite « brute » ou xylémienne, est une solution très diluée, sauf pour certaines espèces vivant en milieu salé ou désertique. Une autre sève, dont il ne sera pas question ici, la sève élaborée, ou phloémienne, transporte, sous pression, dans des cellules vivantes, les sucres issus de la photosynthèse.

L'étude de l'« architecture hydraulique » des arbres – une expression due à Martin Zimmermann, alors directeur du Laboratoire d'études forestières de l'Université de Harvard – a tout récemment livré le secret du transport de la sève brute. La comparaison d'un arbre et de ses composants qui véhiculent l'eau des racines jusqu'aux feuilles avec un système hydraulique doté d'un générateur d'énergie, d'un système de contrôle, de réservoirs et de tuyaux a été féconde. Elle a permis d'élucider de nombreuses propriétés des végétaux vasculaires, notamment leurs capacités de résistance à la sécheresse et au froid. Cette étude a aussi précisé les connaissances que l'on a de la physiologie des arbres et d'un phénomène important pour leur croissance, voire pour leur survie : les embolies, dues aux bulles d'air qui se forment dans les éléments conducteurs de la sève et en perturbent la circulation. Aujourd'hui, on sait quantifier les caractéristiques hydrauliques de différentes essences et on peut les comparer. Enfin, ces études éclairent d'une façon nouvelle les relations entre le climat et la croissance des arbres.

Nous examinerons l'anatomie du système vasculaire d'un arbre et détaillerons les contraintes auxquelles il obéit pour assurer le transport de la sève. Puis, nous décrirons les mécanismes de l'embolie végétale, comment l'arbre y résiste et les conséquences de l'état hydrique sur sa croissance.

Pour les plantes vasculaires, et notamment pour les arbres, l'énergie nécessaire au transport de la sève brute

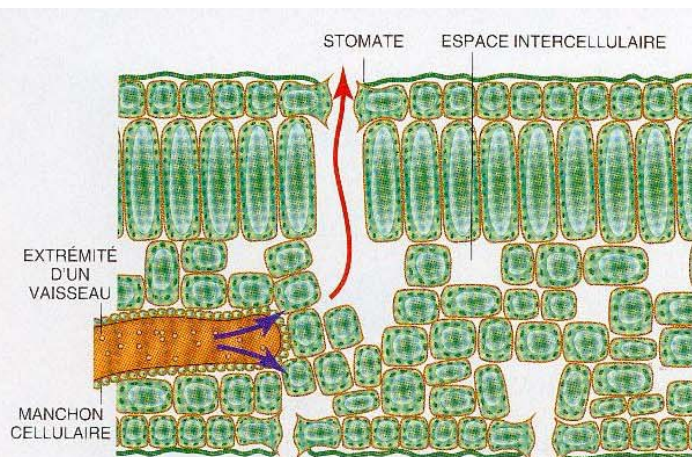
est fournie par le Soleil dont la chaleur vaporise l'eau liquide qui arrive dans les feuilles. La vapeur d'eau s'échappe par de petites ouvertures, nommées stomates, présentes à la surface des feuilles (voir la figure 2). Cette transpiration crée un gradient d'état de l'eau, on parle de potentiel hydrique entre les feuilles et le sol (ce potentiel est voisin du potentiel chimique créé par deux concentrations différentes d'un composé présent dans deux compartiments séparés par une membrane imperméable à ce composé). Durant la transpiration, le transport de l'eau à travers l'arbre est un processus passif constitué d'un flux en phase liquide – du sol vers les feuilles – et d'un flux en phase gazeuse – des feuilles vers l'atmosphère.

Dans les vaisseaux coule la sève

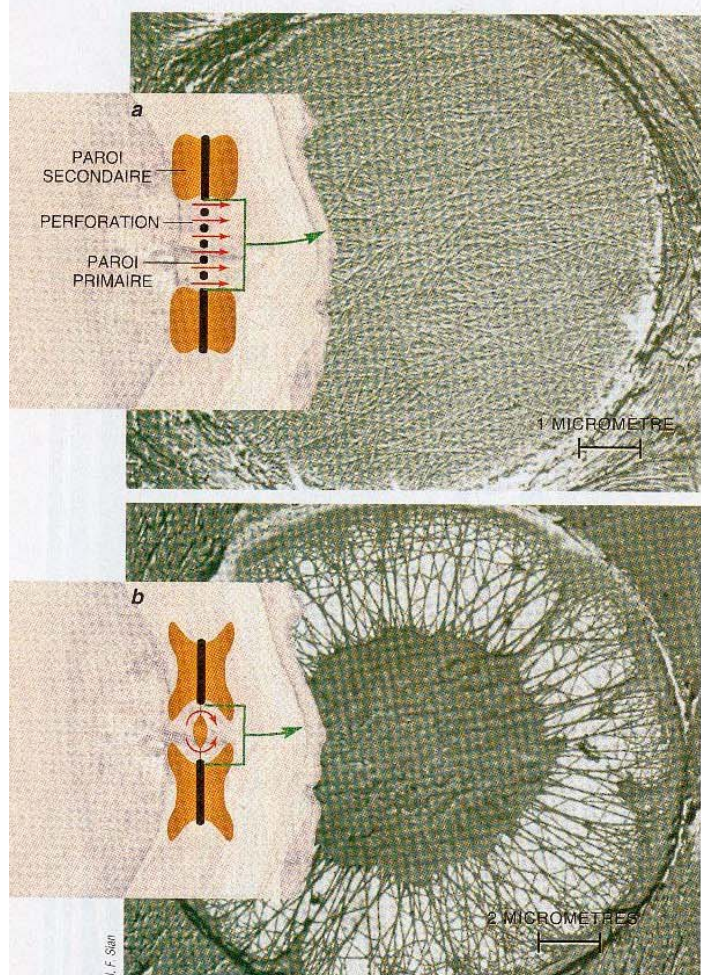
La transpiration foliaire dépend des conditions climatiques et de l'ouverture des stomates, qui jouent ainsi le rôle de régulateurs du système : par exemple, un fort ensoleillement, une faible humidité de l'air et un vent soutenu entraînent des transpirations notables quand les stomates sont ouverts. Un arbre isolé transpire quelques dizaines à quelques centaines de litres par jour. Les réservoirs du « système hydraulique » de l'arbre ont un rôle mineur vis-à-vis de la transpiration. Ils sont constitués par les cellules vivantes du végétal, qui se déshydratent ou se réhydratent en fonction des besoins.

Un arbre est un système de canalisations en série que parcourent des colonnes d'eau continues, des racines jusqu'aux feuilles. Par analogie, on compare le flux d'eau à travers un arbre à un courant électrique le long d'un circuit de résistances en série : dans chaque partie du circuit (le tronc, une branche...), le flux transpiratoire est quasiment égal à la différence de potentiel hydrique

1. LES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS du bois acheminent la sève brute des racines aux feuilles. Ils sont de deux types, tous deux constitués de cellules mortes. Les conifères sont principalement dotés de trachéïdes (à gauche) : des cellules uniques, de quelques micromètres de diamètre et quelques millimètres de longueur, reliées par des perforations nommées ponctuations. Le bois des arbres feuillus (à droite) est composé de vaisseaux, c'est-à-dire d'empilements de plusieurs cellules vides dont les parois transversales ont disparu (sauf celles de l'extrémité des vaisseaux). Les vaisseaux mesurent entre 0,1 et 0,6 millimètre de diamètre et parfois plusieurs mètres de longueur.



2. LA FEUILLE est le siège de l'évaporation de la sève brute. Cette dernière est transportée dans des vaisseaux (en marron). Dans les feuilles, elle s'échappe des vaisseaux en traversant un manchon de cellules (flèches bleues). Puis, à la surface de ces cellules, elle se transforme en vapeur d'eau et s'échappe vers l'extérieur (flèche rouge) par les stomates.



3. LES PONCTUATIONS permettent le passage de la sève d'un élément conducteur à un autre adjacent (a, celle d'un arbre feuillu ; b, celle d'un conifère. Les schémas sont des coupes transversales). Elles résultent de modifications de la paroi des cellules végétales. Cette paroi est d'ordinaire constituée d'une paroi primaire (en noir) et d'une paroi secondaire (en marron), riche en lignine. Dans les ponctuations, la paroi secondaire est éliminée et seule reste la paroi primaire perforée.

divisée par la résistance de cette partie à l'écoulement de la sève. La continuité des colonnes d'eau du sol jusqu'aux feuilles et le petit volume des réservoirs ont pour conséquence que, dans des conditions normales, la transpiration est égale à l'absorption racinaire.

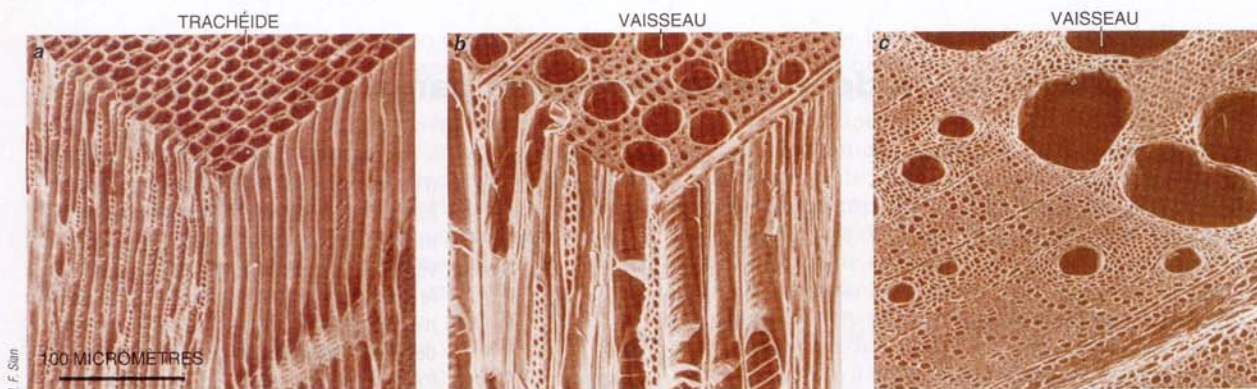
Des racines aux stomates, la sève emprunte deux types de voies : une voie cellulaire, ou extra-vasculaire, et une voie vasculaire. À l'entrée, dans les racines, et à la sortie, dans les feuilles, la sève traverse des cellules vivantes, c'est la voie extra-vasculaire. Entre les deux, sur la quasi-totalité du trajet dans la plante, l'eau emprunte la voie vasculaire, formée d'un réseau de petits tuyaux qui parcourent tous les organes du végétal.

Ce réseau d'irrigation est constitué de deux types d'éléments (voir la figure 1) : les vaisseaux, formés de plusieurs cellules mortes aux parois rigides, et les trachéides, constitués d'une seule de ces cellules. Dans ces deux types d'éléments, les cellules ont subi d'importantes transformations : elles ont été vidées de leur contenu et ont perdu leurs parois transversales à l'exception de celles des extrémités des vaisseaux. Par ailleurs, les parois longitudinales sont recouvertes de lignine, un revêtement imperméable, sauf en certains points, nommés ponctuations, où passe l'eau. Les cellules végétales sont d'ordinaire enveloppées de deux parois : l'une, dite primaire, est mince, élastique, l'autre, dite secondaire, est épaisse, rigide et riche en cellulose. Les ponctuations (voir la figure 3) forment de minuscules plages de la paroi primaire, parsemées de pores d'une dimension inférieure à un dixième de micromètre.

Les trachéides n'ont que quelques micromètres de diamètre et quelques millimètres de longueur : elles sont caractéristiques du bois des conifères. En revanche, les vaisseaux mesurent entre 0,1 et 0,6 millimètre de diamètre, et de quelques centimètres à plusieurs mètres de longueur ! Ils sont visibles à l'œil nu dans le bois des feuillus (voir la figure 4). Dans les feuilles, l'extrémité des vaisseaux est enveloppée dans un manchon de cellules que l'eau traverse avant de s'évaporer dans les espaces intercellulaires et de rejoindre l'atmosphère par les stomates.

Des pressions négatives

Puisque la sève est tirée vers le haut par l'action de l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles, elle est sous tension, c'est-à-dire que sa pression est inférieure à la pression atmosphérique, voire négative. Comment est-ce possible ? Grâce à la capillarité (voir l'encadré page 54), la sève est maintenue jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de hauteur. Dans de telles colonnes, les forces qui s'exercent sur l'eau sont la pression atmosphérique et le poids. La tension qui maintient l'eau dans les éléments conducteurs est égale, approximativement, à la pression atmosphérique diminuée de la pression exercée par une colonne d'eau dont la hauteur serait celle de l'arbre. Or, la hauteur d'une colonne d'eau correspondant à la pression atmosphérique est égale à dix mètres. Aussi, dans la plupart des arbres, qui mesurent plus de dix mètres, cette différence de pression – la tension de la sève – est négative. Cet état de tension, nous le verrons, cause parfois des phénomènes de cavitation, c'est-à-dire que la colonne de sève se rompt et que des poches de gaz apparaissent par endroits ou sur toute la hauteur des vaisseaux, produisant une embolie : la circulation de la sève est interrompue ou, du moins, perturbée.



4. LES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS diffèrent selon le type d'arbre. Ceux des conifères sont de fines trachéides (a, un mélèze). Ceux des arbres feuillus sont des vaisseaux. Selon qu'ils sont fins (b, un tulipier) ou larges (c, un chêne rouge), on parle de bois diffus ou de bois poreux.

Pour mener à bien sa fonction, le système hydraulique d'un arbre est doté de trois grandes propriétés : l'intégration, la compartimentation et la redondance. L'intégration signifie que le système vasculaire d'un arbre forme un réseau unique, dans lequel chaque racine est connectée à toutes les branches et non à une seule. Une expérience convaincante consiste à placer une partie des racines d'un jeune arbre, déterrée avec précaution, dans un récipient contenant de l'eau, les autres étant laissées à l'air : dans de telles conditions, l'ensemble du feuillage est alimenté.

La deuxième propriété est l'inverse de la précédente, mais à une autre échelle : il s'agit de la compartimentation. En effet, le système conducteur d'un arbre est constitué de centaines de milliers, voire de millions d'éléments, les trachéides ou les vaisseaux. Chacun est une unité de conduction, en communication avec les autres par les ponctuations. Grâce à cette compartimentation, en cas d'embolie, l'air reste confiné à un ou quelques éléments. Une telle propriété est le nécessaire complément de la précédente, car ainsi, le système vasculaire fonctionne sous les deux contraintes auxquelles il est confronté : laisser passer l'eau, mais pas l'air.

Un réseau de communication performant

La longueur des éléments conducteurs influe sur le transport de la sève de deux façons opposées. Des vaisseaux longs et larges favorisent la conduction en diminuant la résistance qu'opposent les ponctuations au passage de l'eau d'un vaisseau à l'autre. En revanche, en cas d'embolie, la conduction est affaiblie. À l'inverse, pour un même trajet, les petits vaisseaux offrent une résistance supérieure à l'écoulement de la sève, mais une embolie a peu de conséquences, car la sève continue à s'écouler dans les autres vaisseaux.

Enfin, la redondance signifie, d'une part, que dans chaque axe d'un arbre, plusieurs colonnes d'éléments conducteurs fonctionnent en parallèle et, d'autre part, que le passage latéral de la sève entre ces colonnes est autorisé par les ponctuations. Cet agencement est une sorte de protection passive, anatomique, contre les effets de l'embolie, car la sève passe même quand un vaisseau de chaque colonne contient une bulle d'air.

La conductivité hydraulique et la vulnérabilité à la cavitation des différents axes d'un arbre sont deux caractéristiques qui résultent de ces trois propriétés. La conductivité hydraulique rend compte de l'aptitude d'un axe à conduire la sève. Les botanistes savent la mesurer

depuis quelques années et ils construisent ainsi des cartes hydrauliques des arbres (voir la figure 6) qui mettent en évidence plusieurs propriétés. D'abord, on constate que le diamètre des éléments conducteurs a une influence notable. Selon la loi de Poiseuille, le flux varie avec la puissance quatrième du diamètre du conduit : en d'autres termes, sous une même différence de pression, le flux traversant un élément conducteur de diamètre d est identique à celui parcourant 16 éléments de diamètre égal à $d/2$ ou 256 éléments de diamètre égal à $d/4$. Selon le type de bois, la vitesse de la sève varie et, pour assurer une même transpiration, le nombre de vaisseaux requis varie. Un vaisseau de chêne de trois mètres de longueur et de 300 micromètres de diamètre est, théoriquement, équivalent à 7 680 vaisseaux d'érable de 10 centimètres de longueur et de 75 micromètres de diamètre ! Ainsi, l'embolie ou l'obstruction fongique d'un vaisseau chez le chêne a des conséquences plus graves que celles de plusieurs dizaines de vaisseaux chez l'érable.

Par ailleurs, les cartes hydrauliques révèlent la répartition de la résistance de l'ensemble du système vasculaire dans les différentes parties de l'arbre : par exemple, sur des branches jeunes, quelle que soit l'espèce, les feuilles représentent plus de 60 pour cent de cette résistance. En effet, c'est la partie extra-cellulaire du circuit de l'eau, entre les vaisseaux et la surface d'évaporation, qui est la principale résistance au passage de la sève.

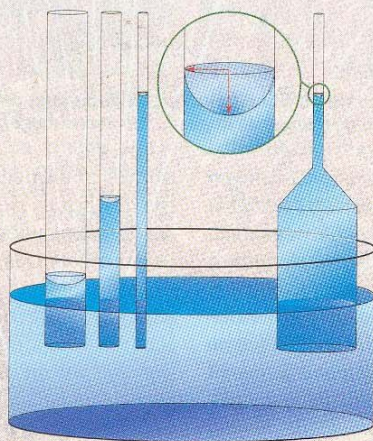
À partir des valeurs de résistance hydraulique et de celle des flux qui traversent les différentes parties de l'arbre, on trace le profil des tensions, c'est-à-dire la variation de ce paramètre en fonction de la distance à la base de l'arbre. On observe que maintes espèces ont une hydraulique « en balai » : plus les éléments sont jeunes (par ordre d'ancienneté, le tronc, les branches charpentières, les petites branches, les rameaux, les tiges, nommées pétioles, des feuilles), plus la variation de la tension par unité de longueur croît. On en déduit que, pour un arbre donné, plus on se rapproche des feuilles, plus la résistance au passage de la sève augmente. Par ailleurs, le plus grand facteur de variation de tension n'est pas la hauteur ni la distance au sol, mais plutôt la résistance des rameaux feuillés, à l'extrémité du circuit de l'eau. Enfin, quand on procède, sur un frêne, à ces mesures durant plusieurs années consécutives, les profils de tension révèlent que non seulement la résistance absolue des branches augmente à mesure qu'elles vieillissent, mais surtout l'importance de cette résistance par rapport à celle des feuilles ne cesse de s'accroître. En d'autres termes,

L'ascension de la sève expliquée par la capillarité

Lorsque l'on plonge l'extrémité inférieure de trois capillaires en verre de diamètres différents dans un récipient d'eau, on observe quatre propriétés. Premièrement, le niveau de l'eau dans chaque capillaire est supérieur à celui de l'eau dans le récipient. Deuxièmement, plus le capillaire est fin, plus le niveau de l'eau, à l'intérieur, est élevé. Troisièmement, le rayon de courbure du ménisque est d'autant plus petit que la hauteur d'eau dans le capillaire est élevée. Seul le rayon du capillaire au niveau du ménisque importe.

En 1718, à partir de telles observations, le médecin et physicien britannique James Jurin (1684-1750) a établi la loi qui porte son nom et qui donne la relation entre la hauteur maximale d'eau dans un capillaire et le rayon de ce dernier. Sous forme simplifiée et pour un matériau mouillant, elle stipule que le produit du diamètre du ménisque (en micromètres) par la hauteur d'eau maximale (en mètres) est égal à 30.

Par exemple, la hauteur d'eau maximale dans un capillaire de 0,1 millimètre de diamètre est égale à 30/100, soit 0,3 mètre ou 30 centimètres. Lorsque l'on tente de faire monter encore le ménisque, le capillaire se vide d'un seul coup.



Le diamètre du plus petit des vaisseaux d'un arbre mesure cinq micromètres : la loi indique que la hauteur maximale est de six mètres. On est loin des hauteurs que peuvent atteindre les arbres ! En réalité, dans les feuilles, le sommet des colonnes d'eau n'est pas dans les vaisseaux, mais au niveau des parois des cellules qui entourent l'extrémité des vaisseaux. Là, le diamètre à prendre en compte est de 15 nanomètres, aussi les colonnes d'eau peuvent atteindre, en théorie, 200 mètres de hauteur !

Enfin, quatrième, la pression dans ces capillaires est inférieure à la pression atmosphérique. Avec un capillaire d'un micromètre de rayon, la hauteur d'eau maximale est environ égale à 30 mètres. Puisque la hauteur d'eau qui correspond à la pression atmosphérique est d'environ dix mètres, au-dessus de cette limite, la tension de l'eau (la différence entre la pression atmosphérique et le poids de la colonne d'eau) est négative.

la résistance des branches, d'abord notablement inférieure à celle des feuilles, devient, au fil des ans, supérieure.

L'embolie végétale

L'état de tension de la sève brute est physiquement instable et entraîne parfois des phénomènes de cavitation, c'est-à-dire l'apparition de bulles de gaz dans la phase liquide. Cette cavitation emplit d'air une partie ou la totalité des vaisseaux, produisant ainsi une embolie qui perturbe, voire empêche le transport de la sève. On avait envisagé l'existence de tels processus dès la fin du XIX^e siècle, mais ce n'est que depuis une dizaine d'années que l'on comprend les mécanismes de l'embolie végétale qui diffèrent selon les saisons et selon les essences.

L'explication physique de l'embolie estivale, dite hypothèse du germe d'air, a été proposée en 1983 par M. Zimmermann, et a été depuis confirmée expérimentalement. Durant l'été, lorsque le sol se dessèche, la tension de la sève diminue notablement et atteint parfois -40×10^5 pascals. Parmi les nombreux vaisseaux d'une branche, certains, blessés, âgés ou victimes d'insectes, sont emplis d'air. Ainsi, quelques ponctuations de la paroi commune à deux vaisseaux adjacents font office de barrière contre l'entrée d'air d'un conduit vide vers un conduit plein de sève. Dans le conduit vide, la pression est la pression atmosphérique, dans l'autre, c'est la tension de la sève. Cette situation est analogue à ce qui se passe dans un capillaire. La courbure des ménisques dépend de la différence de pression de part et d'autre de ces ménisques : plus cet écart augmente, plus le rayon de courbure du ménisque diminue, jusqu'à un point critique où ce rayon est inférieur à celui du plus gros pore des ponctuations. Dès lors, le ménisque se rompt, une bulle d'air et de vapeur d'eau s'introduit dans l'élément conducteur et l'envahit (voir la figure 5). La colonne d'eau est rompue : c'est l'embolie.

Le paramètre déterminant est la différence de pression de part et d'autre du ménisque au niveau des pores de la ponctuation. Aussi, on évalue l'influence de cette embolie sur le transport de la sève en mesurant la conductivité hydraulique d'une partie de l'arbre placée dans une chambre de pression : la pression de l'atmosphère autour de l'axe étudié est augmentée par paliers, tandis que la tension de la sève est constante ; la différence de pression de part et d'autre augmente. On obtient de la sorte une courbe de vulnérabilité qui exprime la perte de conductivité en fonction de l'écart entre la pression atmosphérique et la tension de la sève. Cette courbe est une propriété du tissu conducteur qui ne varie pas à court terme.

L'embolie dite hivernale est un phénomène annuel, qui touche la plupart des espèces d'arbres feuillus des régions tempérées. L'embolie automnale, hivernale ou printanière est plus fréquente que l'embolie estivale et résulte de l'alternance de gel et de dégel quand l'arbre est dépourvu de feuilles. Quand la sève gèle (à des températures un peu inférieures à 0 °C), les gaz dissous qu'elle contient sont expulsés, car ils sont très peu solubles dans la glace. Au moment du dégel, ces bulles, soit se dissolvent à nouveau dans la sève, soit obstruent un vaisseau. Plus les bulles d'air sont volumineuses, moins elles se dissolvent. À la différence de l'embolie estivale qui dépend du diamètre des pores des ponctuations, l'embolie hivernale est influencée par le diamètre des éléments conducteurs : plus ils sont larges, plus les bulles qui s'y forment au hasard ont des chances d'être volumineuses et plus l'embolie est probable. Ainsi, les conifères, dotés surtout de fines trachéides, résistent mieux à cette embolie, et sont bien adaptés aux hautes latitudes et altitudes.

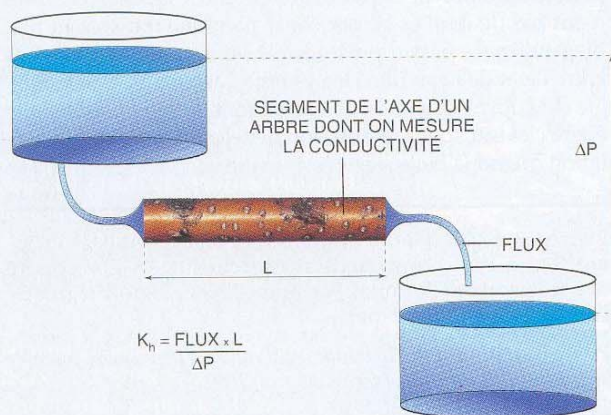
Le suivi de l'embolie, mesurée par la perte relative de conductivité dans les axes d'un arbre, montre qu'elle varie durant l'année, différemment selon les espèces. Ainsi, pour les chênes et pour les hêtres, pendant un été sans

canicule, le taux d'embolie dans les pousses de l'année est faible, alors qu'il est plus élevé dans les pousses des années antérieures. Lors d'une forte sécheresse durable, l'embolie vasculaire s'installe progressivement et reste importante. Enfin, dès les premiers gels d'automne, l'embolie hivernale se développe de façon spectaculaire, notamment dans les pétioles entraînant rapidement la mort des feuilles. Ainsi, les années à été sec et à hiver froid sont éprouvantes pour les vaisseaux. Dans ces conditions, comment l'appareil vasculaire continue-t-il d'assurer ses fonctions ?

La réparation de l'embolie

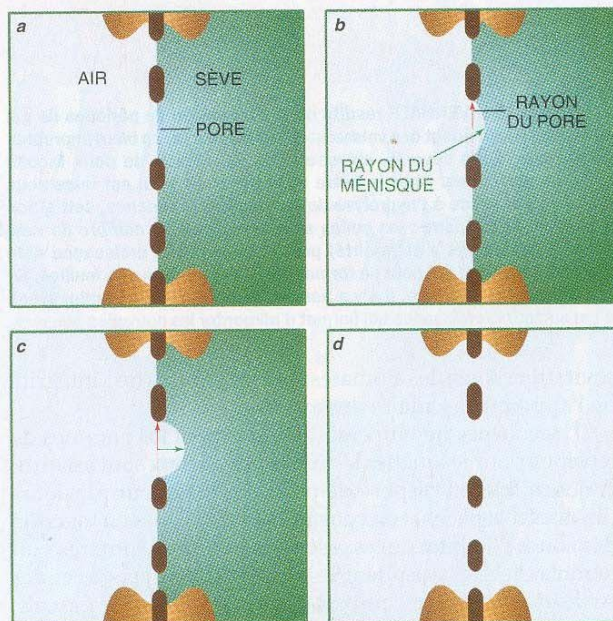
Des études ont montré qu'une augmentation de la pression de la sève est indispensable à la résorption de l'embolie, car l'augmentation de la pression favorise la dissolution des bulles. Une telle augmentation n'est possible qu'en l'absence des feuilles, quand la sève n'est pas tirée par le haut. L'origine de la mise sous pression de la sève dépend de la saison : au printemps et en automne, elle résulte de la pression racinaire, née de la différence de pression osmotique entre la solution du sol, peu concentrée, et celle de la sève brute qui ne l'est plus (l'eau est attirée vers le compartiment où la concentration en éléments non diffusibles est élevée). En l'absence de transpiration, un flux d'eau du sol vers les racines repousse l'eau dans l'appareil vasculaire, jusqu'aux branches (la pression est de l'ordre de quelques bars).

En hiver, le phénomène, étudié depuis une dizaine d'années sur le noyer, est tout autre. Dans cette essence, la sève des branches est en alternance sous pression ou sous tension, selon la température de l'air : lorsqu'elle est supérieure à 5 °C, la sève est sous tension ; quand elle est inférieure, la sève est sous pression. Cette pression hivernale résulte de l'hydrolyse des réserves d'amidon des branches en sucres solubles. Ces derniers passent dans la sève brute et créent un appel d'eau des tissus voisins vers les vaisseaux où la sève est alors mise sous pression, entraînant une dissolution au moins partielle de l'air des vaisseaux embolisés (voir la figure 7). Ainsi, chez le noyer, en l'absence de feuilles, la sève est le plus souvent sous une pression due soit à la poussée racinaire, soit à l'hydrolyse de l'amidon des branches.

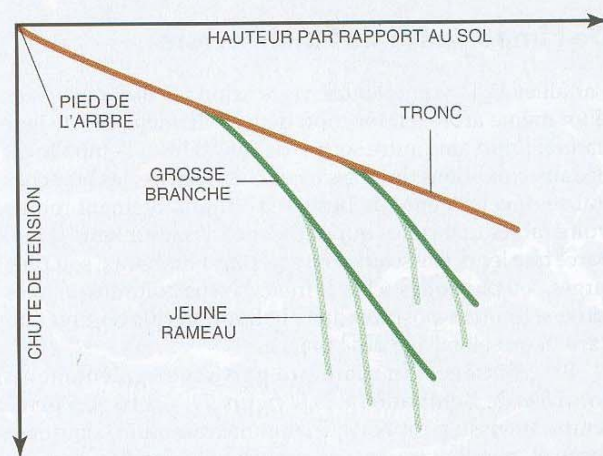


6. LA CONDUCTIVITÉ HYDRAULIQUE K_h (à gauche) est une caractéristique des différents axes d'un arbre (tronc, branche...). Elle se mesure à l'aide d'un dispositif où l'on détermine le flux d'eau (en masse par unité de temps) passant par une partie d'un axe de longueur L selon

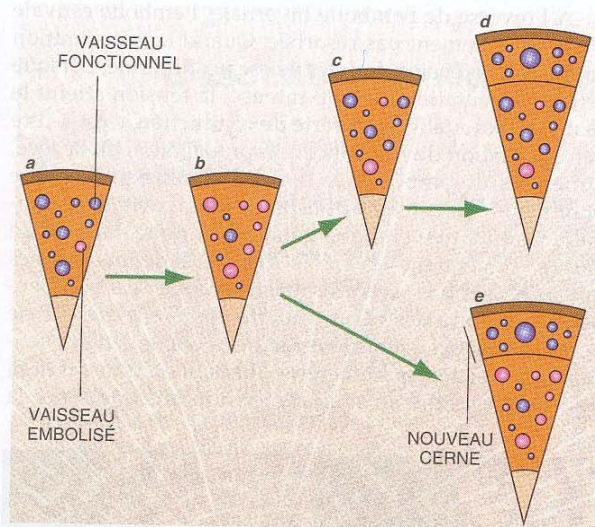
À l'inverse de l'embolie hivernale, l'embolie estivale n'est généralement pas résorbée. Quand la transpiration augmente, la tension dans les vaisseaux diminue. Lorsque cette augmentation est trop intense, la tension atteint le seuil de la cavitation. La perte de conduction, c'est-à-dire l'augmentation de résistance à la propagation de la sève, qui en résulte impose à la tension de diminuer encore pour maintenir la même transpiration : la cavitation s'emballe jusqu'à une embolie générale et donc, la mort de l'arbre ! Cependant, les arbres sont dotés de mécanismes qui empêchent ce scénario catastrophique : ils maintiennent la tension à des valeurs inférieures à celle du seuil de la cavitation. On a montré récemment que le seuil de tension pour lequel les stomates se ferment (la transpiration diminue) est relié au seuil de tension où commence la



5. L'EMBOLIE ESTIVALE résulte de la différence de pression entre l'air d'un vaisseau vide et la sève d'un vaisseau adjacent (a). Plus cet écart augmente, plus le rayon de courbure du ménisque au niveau des pores croît (b). Quand il est supérieur à celui du plus grand pore de la ponctuation (c), le ménisque se rompt et l'air envahit le vaisseau (d).



une pression ΔP (le poids de la colonne d'eau). Grâce à cette méthode, on trace le profil des tensions d'un arbre (à droite) qui révèle que plus ses axes sont jeunes, plus leur résistance au passage de la sève est grande (la chute de tension par unité de hauteur s'accroît).



7. L'EMBOLIE HIVERNALE résulte de la succession de périodes de gel et de dégel qui rendent des vaisseaux fonctionnels (a, en bleu) impropres au passage de la sève (b, en rose). Elle se résorbe de deux façons selon les essences. Chez le hêtre et le noyer, la sève est mise sous pression soit grâce à l'hydrolyse de l'amidon des branches, soit grâce à la poussée racinaire : les bulles se résorbent (c, le nombre de vaisseaux fonctionnels a augmenté) peu à peu avant la croissance d'un nouveau cerne (d) qui peut se former après l'apparition des feuilles. En revanche, chez le chêne, il n'y a pas de résorption de l'embolie, aussi, c'est surtout la croissance qui permet d'alimenter les nouvelles pousses.

cavitation. Ainsi, les stomates sont les garants de l'intégrité de l'appareil vasculaire des arbres.

Les courbes de vulnérabilité indiquent les gammes de tensions pour lesquelles les échanges gazeux sont assurés. Aujourd'hui, on dispose de telles courbes pour plusieurs dizaines d'espèces et on constate des disparités en fonction des zones d'habitat de ces essences. Certaines sont très vulnérables, tels les peupliers, les saules et les noyers, avec des seuils de cavitation compris entre 0 et -20×10^5 pascals. D'autres sont résistantes, tels les chênes méditerranéens, les cèdres et un pin corse, avec des seuils de cavitation inférieurs à -40×10^5 pascals. Entre les deux, on trouve un grand nombre d'espèces vivant en régions tempérées, tels le hêtre, le frêne et des conifères, tel le pin sylvestre.

De l'importance de l'architecture

Par ailleurs, la vulnérabilité varie selon les différents axes d'un même arbre, en fonction de leur diamètre ou de leur nature. Enfin, une autre source de sensibilité à l'embolie est liée aux conditions de croissance : chez le hêtre, les branches qui se développent à la lumière sont notablement moins vulnérables que celles qui poussent à l'ombre, sans doute parce que leurs vaisseaux sont soit plus nombreux, soit plus larges, soit plus longs ; chez le frêne, la sensibilité des pétioles varie selon leur position dans le houppier (le sommet de l'arbre) ou selon l'âge des branches.

La croissance du diamètre participe également au contrôle de l'embolie (voir la figure 7). À chaque printemps, un tissu périphérique, nommé cambium, ajoute un cerne et, par conséquent, de nouveaux vaisseaux alimentant les pousses de l'année. Chez les espèces qui ne réparent pas l'embolie estivale, cette croissance n'est efficace que lorsqu'elle a lieu avant le débourrement, c'est-à-dire

l'éclosion des bourgeons. Dans ces conditions, les nouvelles feuilles sont correctement alimentées une fois la période de gel révolue. Les conduits embolisés le restent et sont parfois envahis par des thylls, des excroissances cellulaires des vaisseaux qui les bouchent définitivement.

L'étude de l'architecture hydraulique a aussi mis en évidence les relations entre l'état hydrique d'un arbre, mesuré par la tension de la sève brute, et sa croissance. L'enjeu est d'importance, car il concerne le déterminisme de la ramification et donc l'acquisition de la forme de la partie aérienne de l'arbre. Le fonctionnement physiologique des plantes vasculaires est perturbé dès que l'état hydrique diminue de plus de 15 à 25 pour cent de sa valeur optimale : bien plus que la photosynthèse, c'est la croissance, c'est-à-dire l'augmentation des dimensions d'un organe, qui est sensible au dessèchement.

Chez le hêtre, on a montré que plus la résistance des éléments conducteurs qui alimentent les bourgeons est faible (la conductivité est grande), plus le nombre d'ébauches foliaires dans les bourgeons est élevé. Les variations de la résistance hydraulique résultent des différences de diamètre des vaisseaux et de leur nombre. Or, chez le hêtre, le nombre d'ébauches dans le bourgeon détermine non seulement le nombre de feuilles de la pousse, mais également sa morphologie : lorsqu'il y a moins de quatre ébauches, la pousse est courte et ne se ramifie pas l'année suivante ; quand il y a plus de quatre ébauches, la pousse est longue et se ramifie. Au cours d'une année, la mise en place des ébauches foliaires est fonction du diamètre des pousses : plus il est grand, plus il y a d'ébauches. L'année suivante, la croissance en longueur et la ramification des pousses dépendent du nombre d'ébauches. Ainsi, en partie grâce à ses effets sur l'appareil vasculaire alimentant les bourgeons, les pousses et le nombre de feuilles mises en place une année dépendent des conditions de croissance de l'année précédente.

Les arbres ont une architecture hydraulique fondée sur deux propriétés de l'appareil conducteur : d'une part, sa vulnérabilité à l'embolie et sa conductivité hydraulique, d'autre part, la répartition de ces conductivités dans l'arbre. Leur étude a élucidé nombre de mécanismes, jusqu'alors inconnus, grâce auxquels on comprendra mieux l'évolution des caractéristiques au cours du vieillissement des arbres. Enfin, les botanistes mesurent désormais l'importance des périodes automnale et hivernale pendant lesquelles les arbres n'ont pas de feuilles et, par conséquent, ne transpirent pas. Bien qu'il ne se passe rien de visible, les nombreuses relations entre l'état de l'eau dans le système vasculaire, la physiologie et le développement de l'arbre font de cette période une étape clef indispensable au bon développement de la végétation quand la belle saison est venue.

Pierre CRUIZIAT, Hervé COCHARD et Thierry AMÉGLIO travaillent à l'unité mixte de recherches INRA-Université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand « Physiologie intégrée de l'arbre fruitier et forestier ».

Pierre CRUIZIAT et al, *Hydraulic architecture of trees : main concepts and results*, in *Annals of forest science*, 2002.

De la graine à la plante, Bibliothèque scientifique Belin-Pour la Science, 2002.

M. TYREE et M. ZIMMERMANN, *Xylem structure and the ascent of sap*, Springer series in wood science, 2002.