

VI. Dysfonctionnement du transport d'eau : Cavitation et Embolie

Le xylème, un pipeline vulnérable

III. La cavitation

Les plantes sont en perpétuelle recherche d'équilibre hydrique,

- ❖ maximisant d'un côté le transport d'eau et la photosynthèse
- ❖ limitant de l'autre le risque de cavitation à l'origine des pertes de conductivité hydraulique.

Cavitation / Embolie : définitions

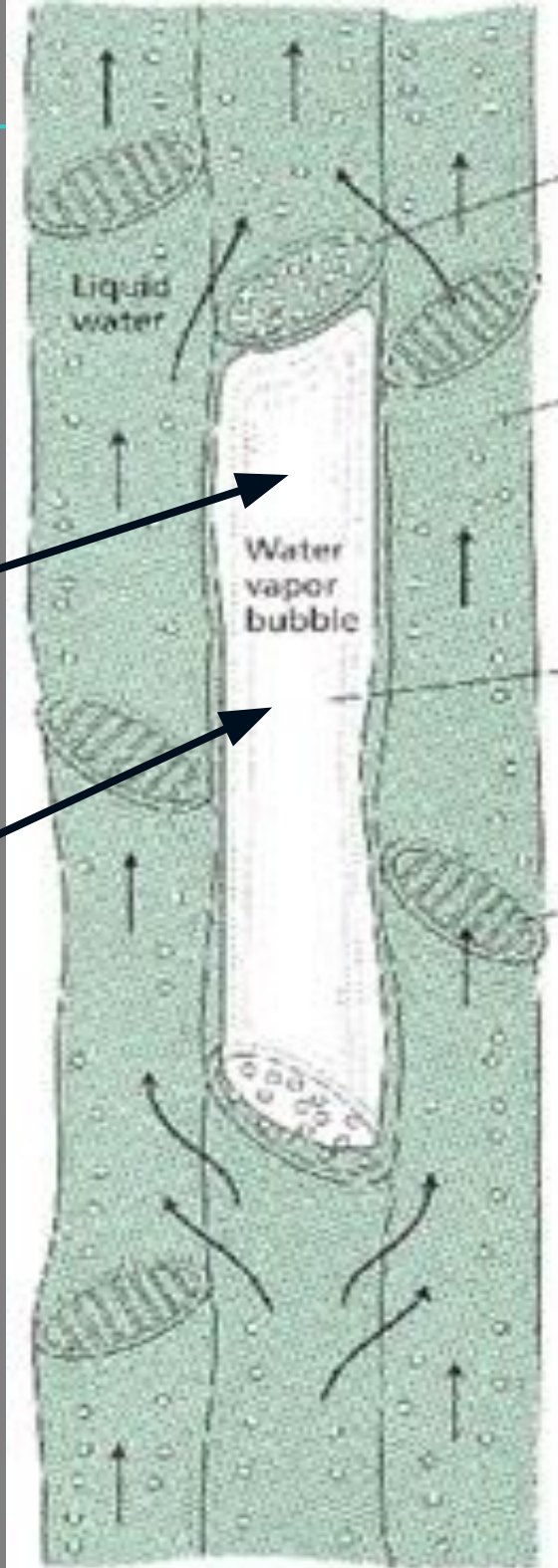
- La sève est sous tension : **état métastable**
- **apparition de bulles d'air** dans les vaisseaux de xylème, rompant les colonnes d'eau
- les bulles d'air peuvent remplir brutalement tout un tube conducteur
- Le tube devient alors impropre au transfert de la sève : il est dit **embolisé**

III. La cavitation

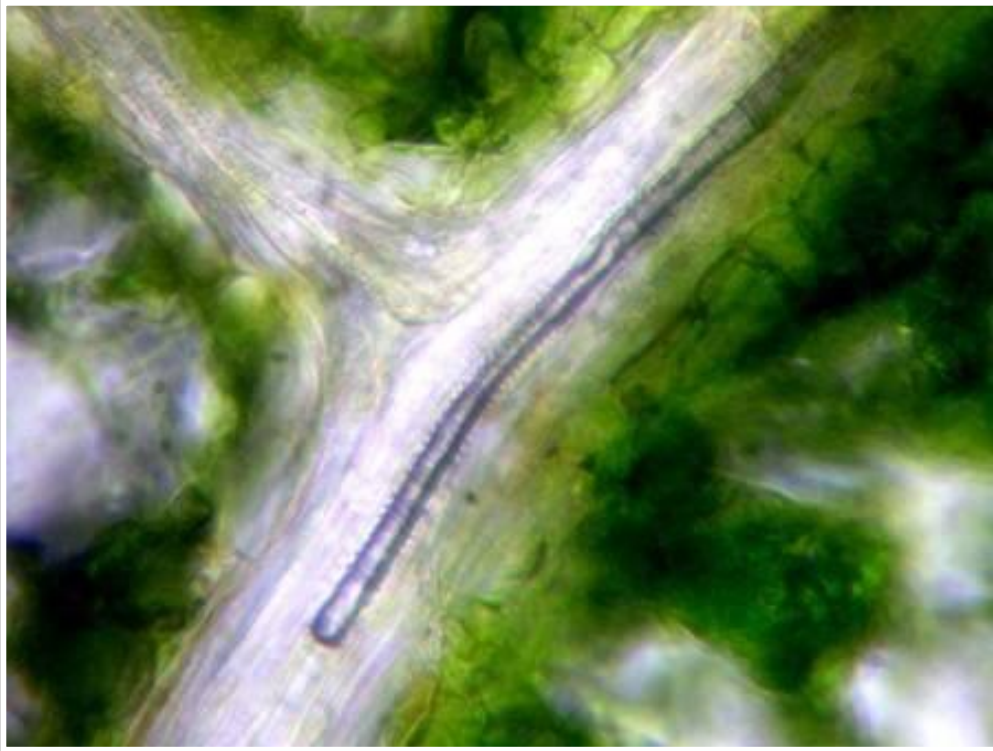
Cavitation / Embolie : définitions

Bulles
d'air

Élément de
vaisseaux cavité

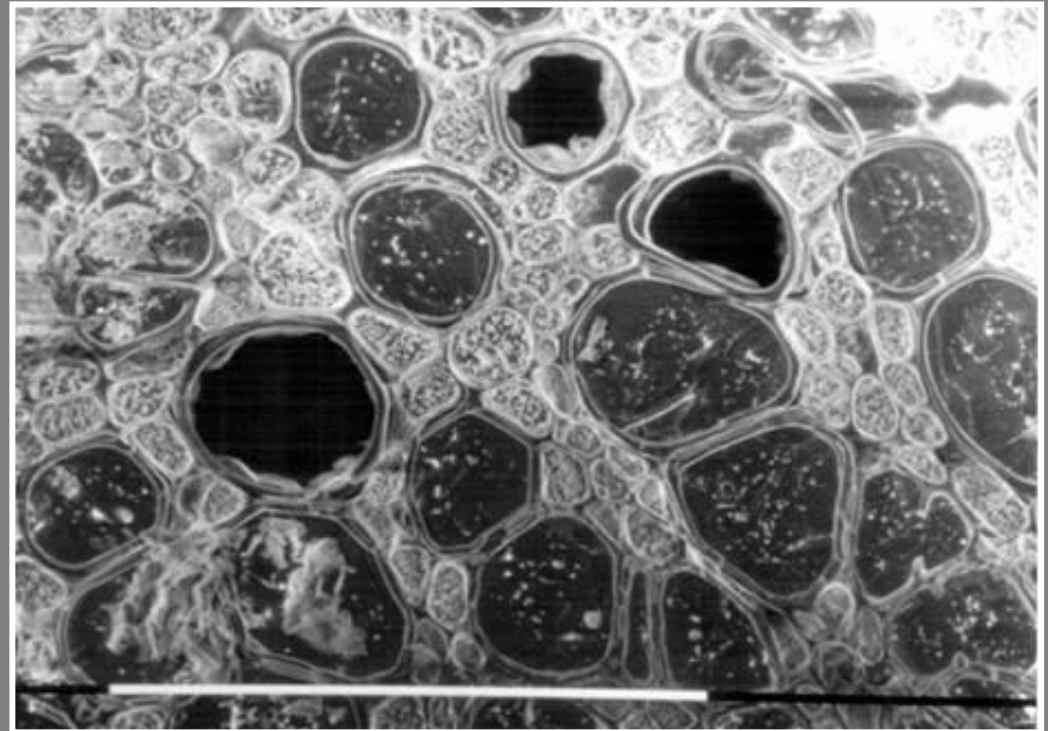


Observation de la cavitation



feuille

tige

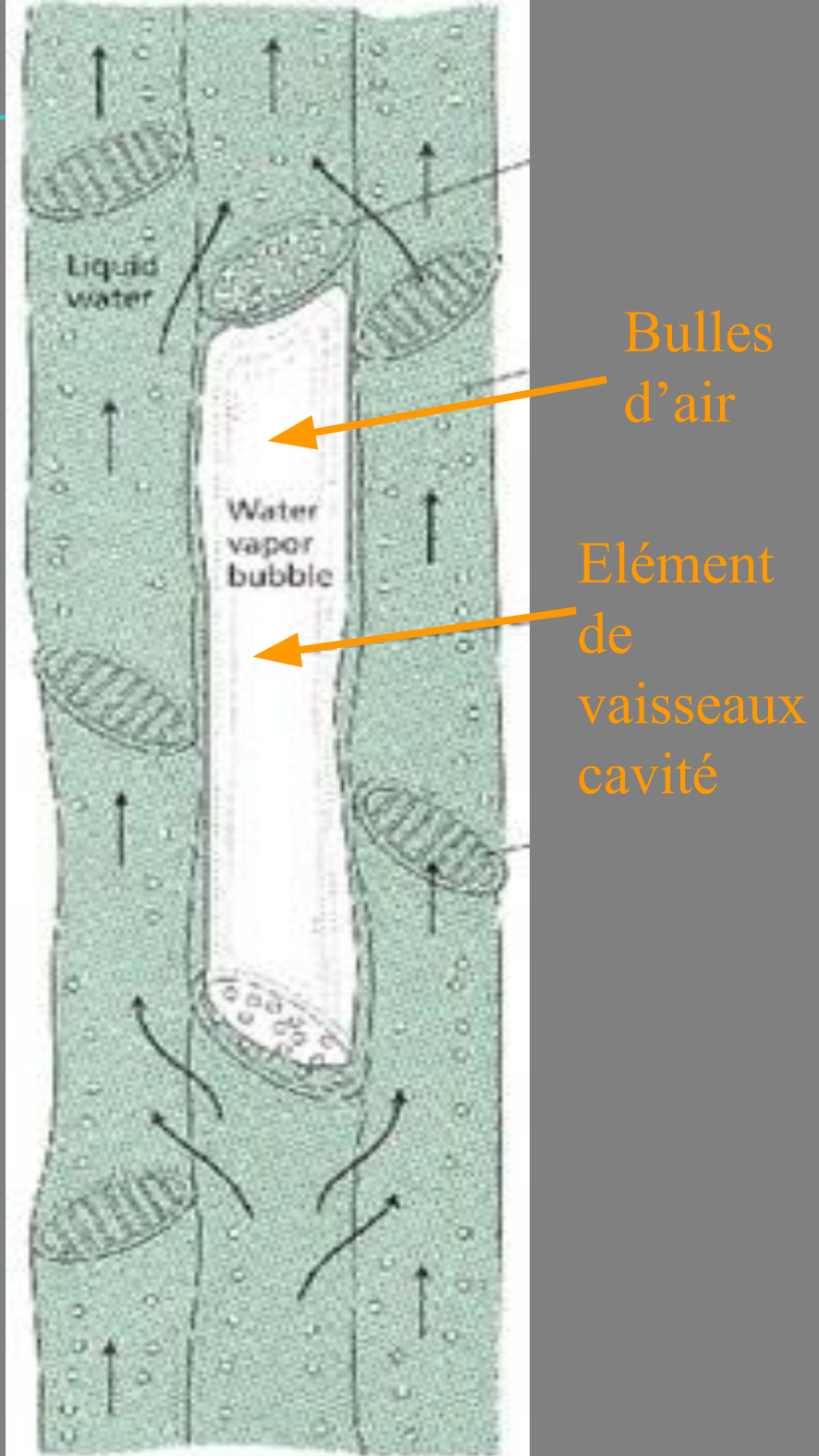


III. La cavitation

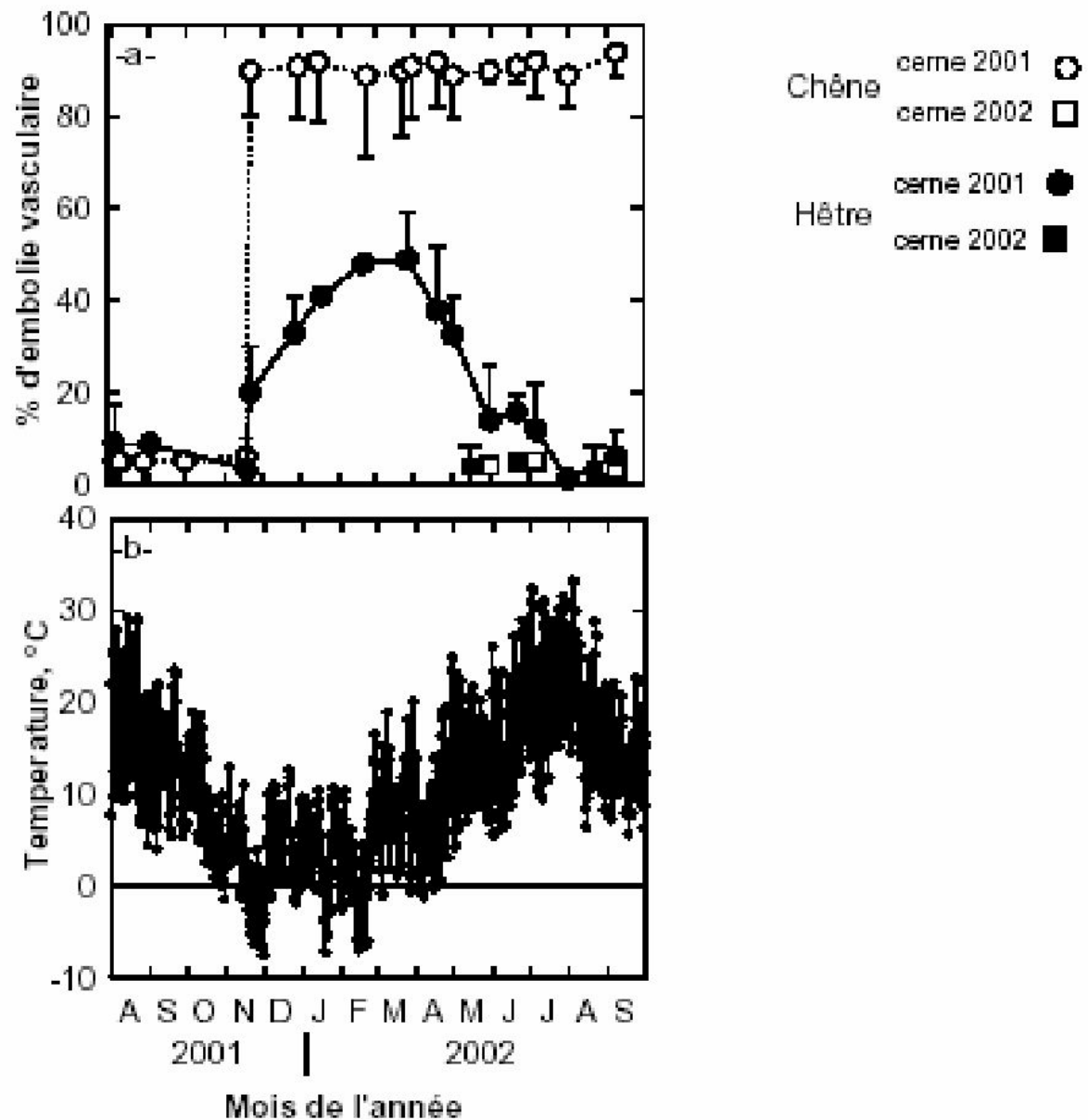
a- Les causes

La cavitation/embolie peuvent avoir deux origines :

- une succession de gel dégel en hiver



Embolie hivernale



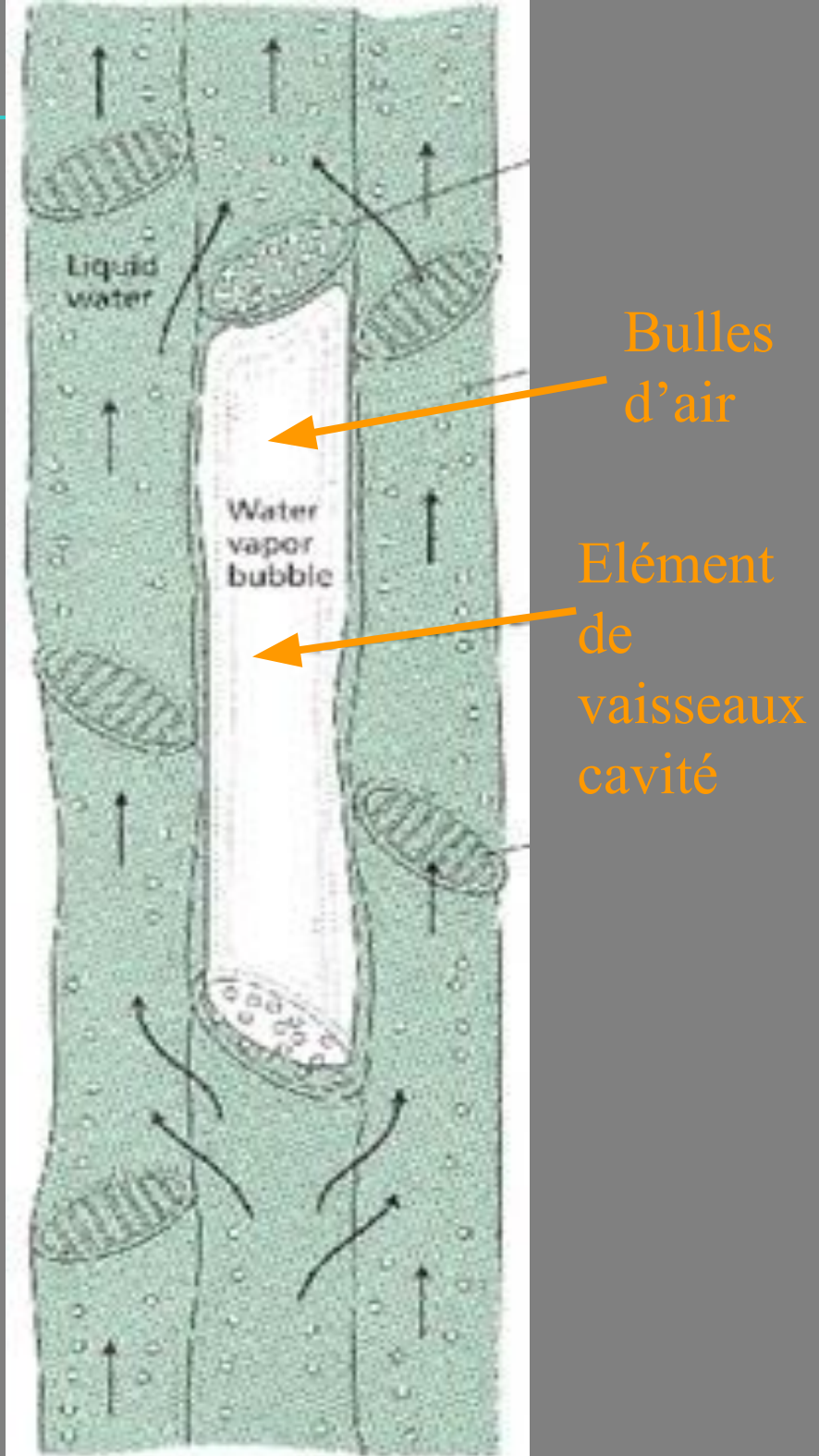
III. La cavitation

a- Les causes

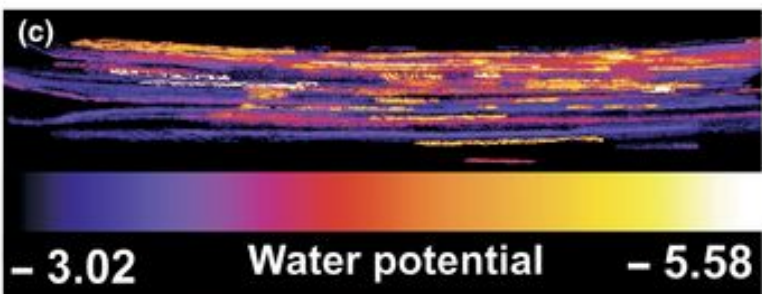
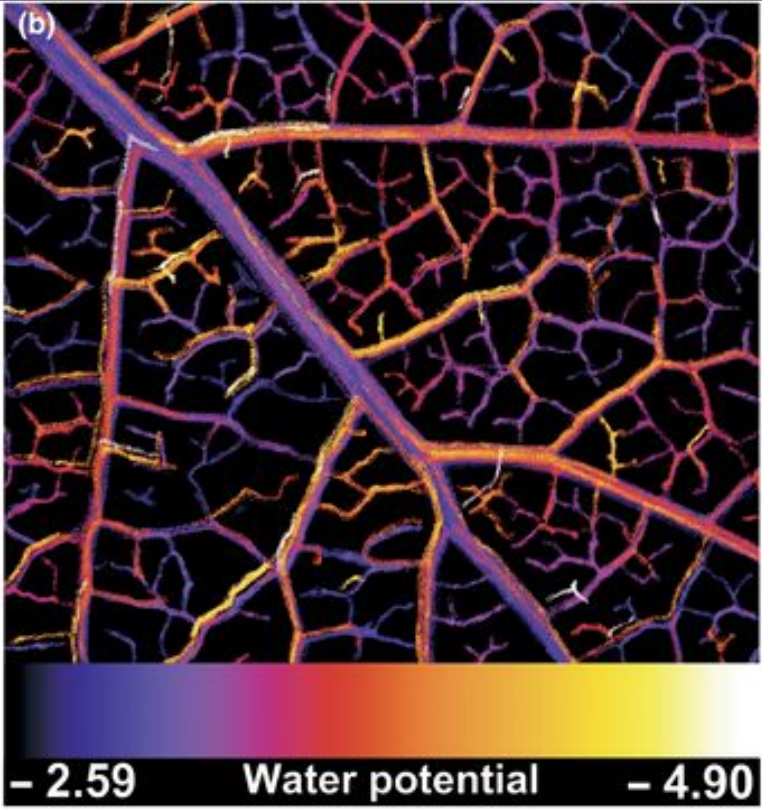
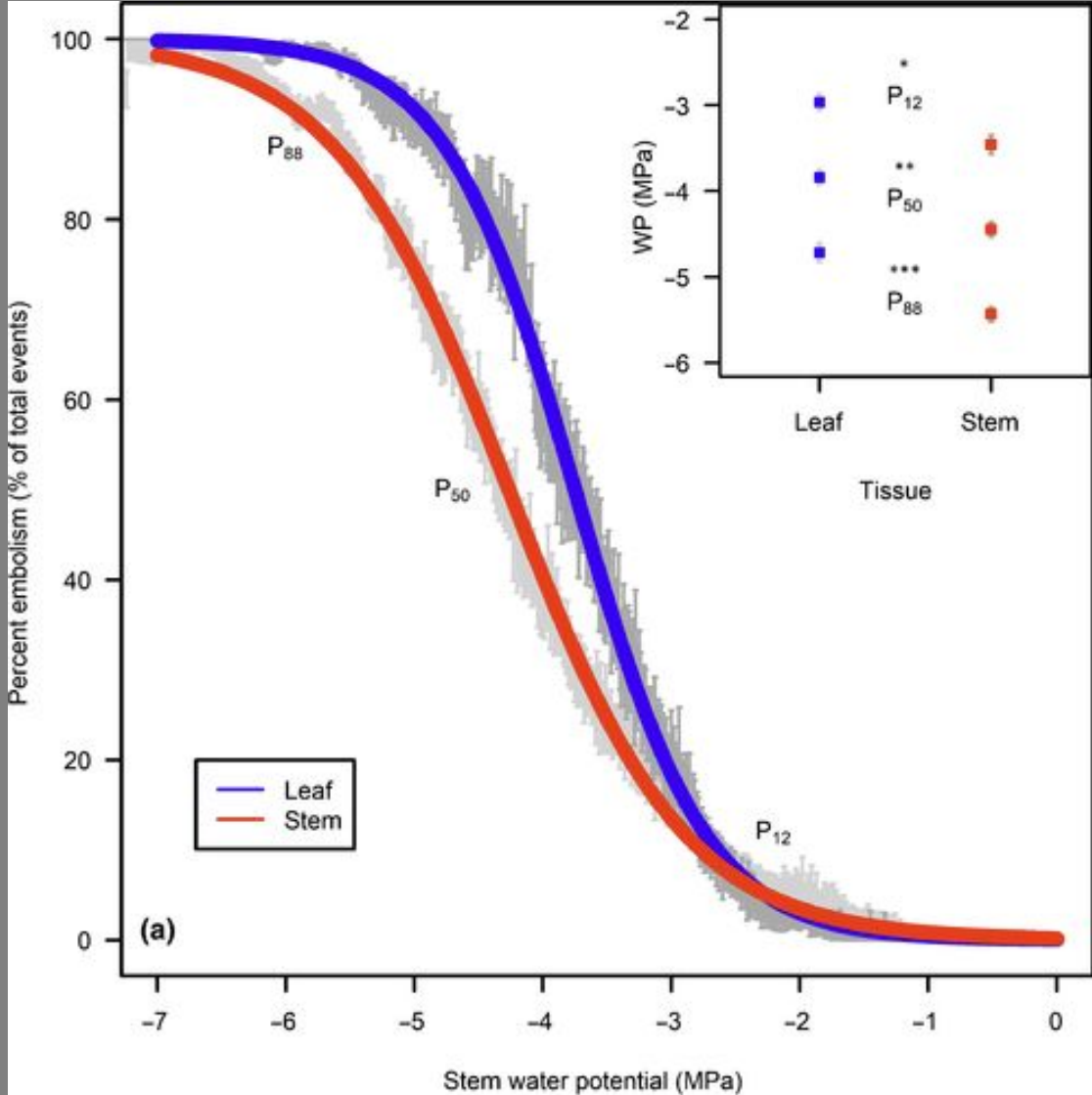
La cavitation/embolie peuvent avoir deux origines :

- une succession de gel dégel en hiver

- une sécheresse estivale



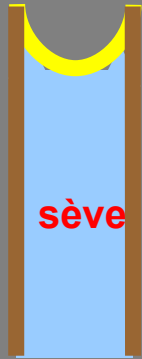
Embolie estivale



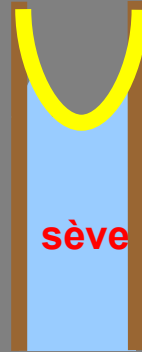
III. La cavitation

b- Les différentes théories :

- ❖ rupture des ménisques foliaire air-sève



Tension
→
extrême



Rupture du
→
ménisque



III. La cavitation

Maintien de colonnes d'eau
sur des hauteurs très

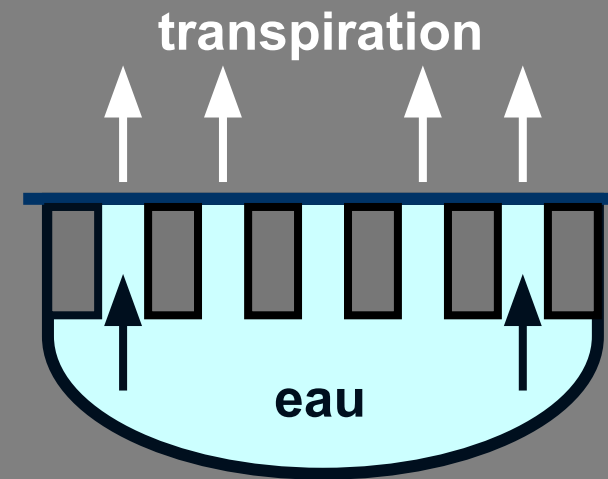
importantes :

rôle clé des interfaces air eau

Il faut des rayons de
courbure suffisamment
petits pour soutenir ces
colonnes.

Cette force "capillaire" suit la
loi de Jurin

$$= 2 t / r$$

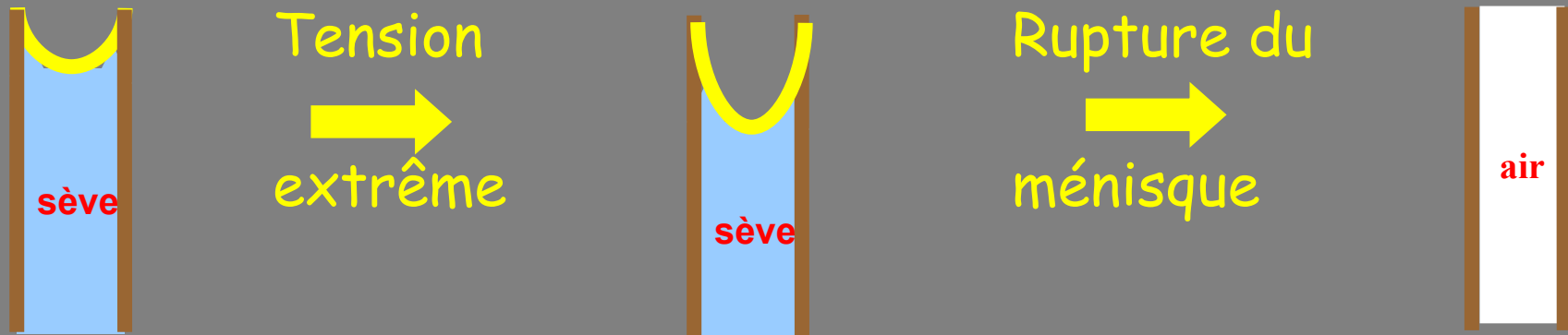


Réseau de microfibrilles
pectocellulosiques

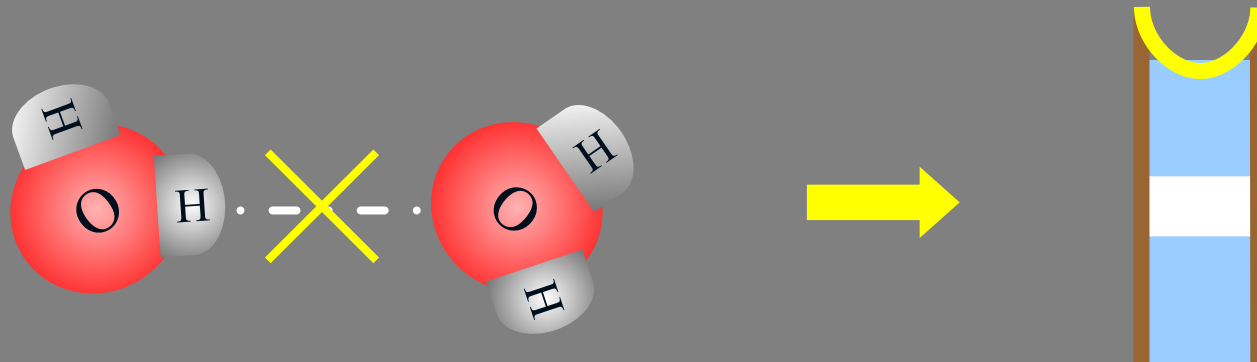
III. La cavitation

b- Les différentes théories :

- ❖ 1. rupture des ménisques foliaire air-sève



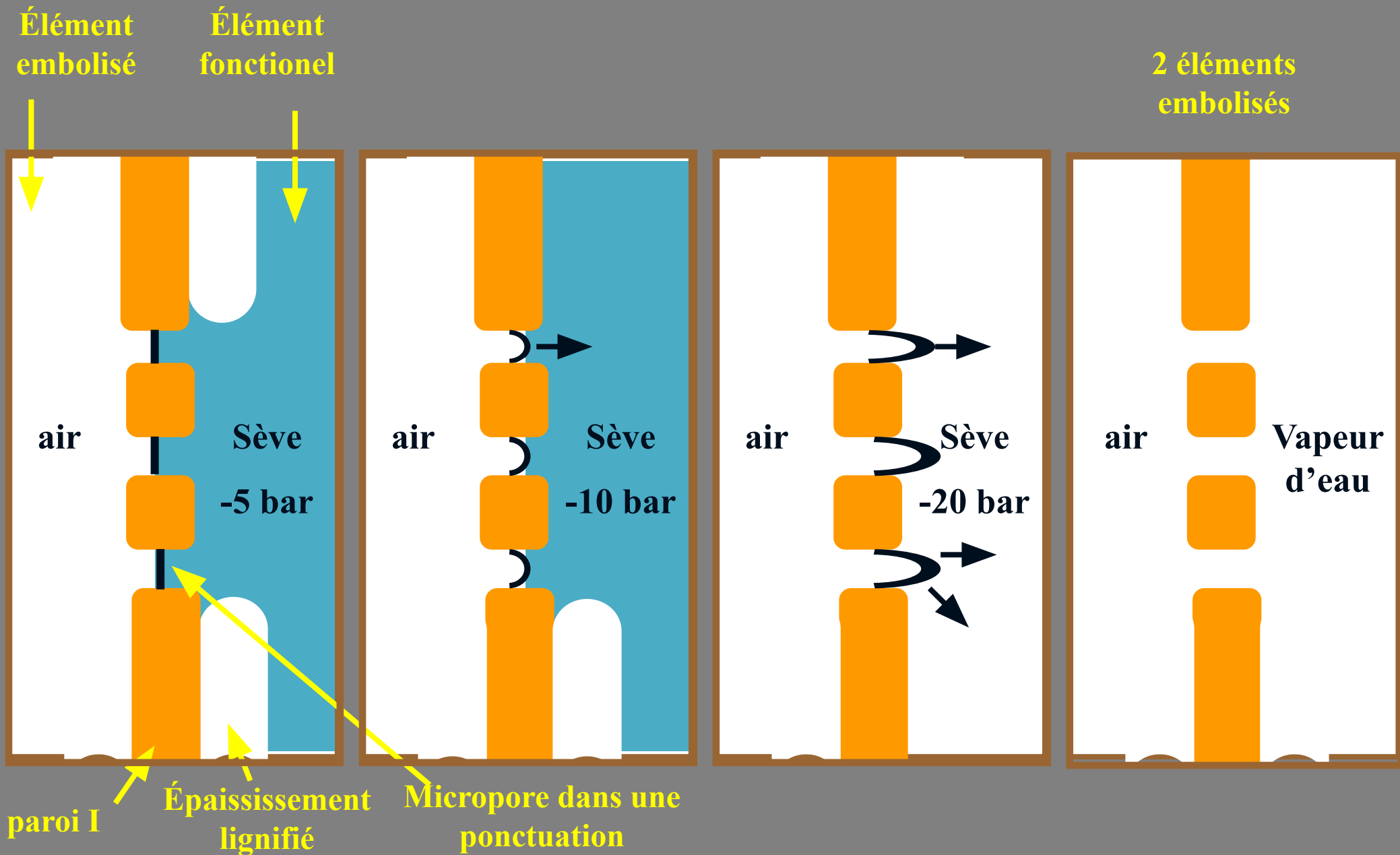
- ❖ 2. rupture des liaisons hydrogènes



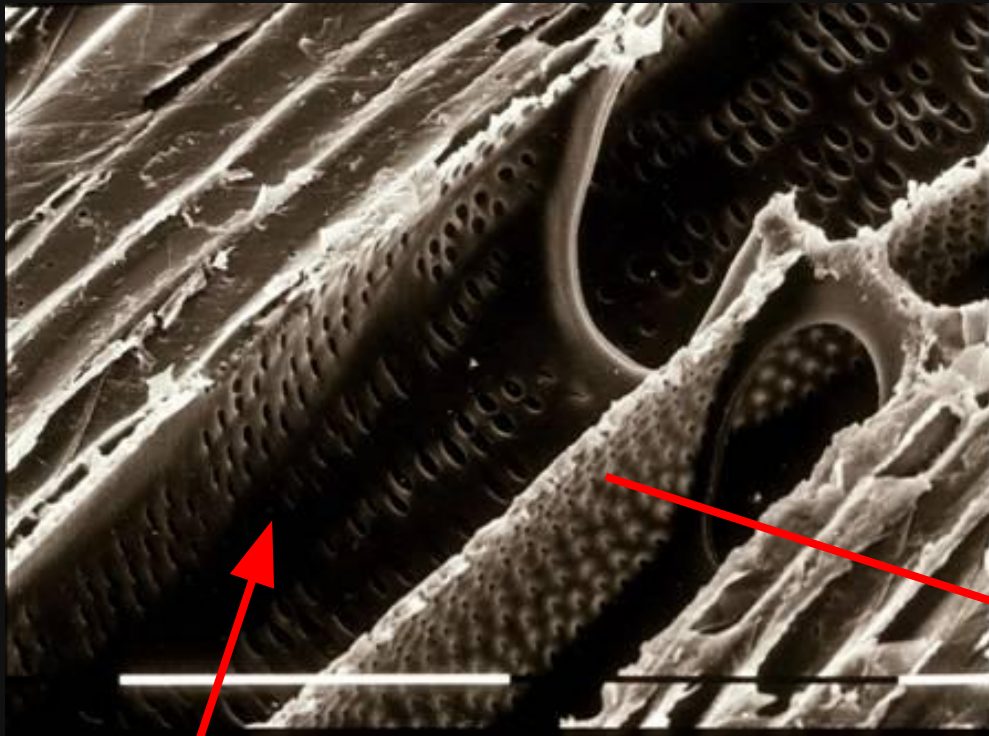
- ❖ 3. théorie du germe d'air

III. La cavitation

La théorie du germe d'air

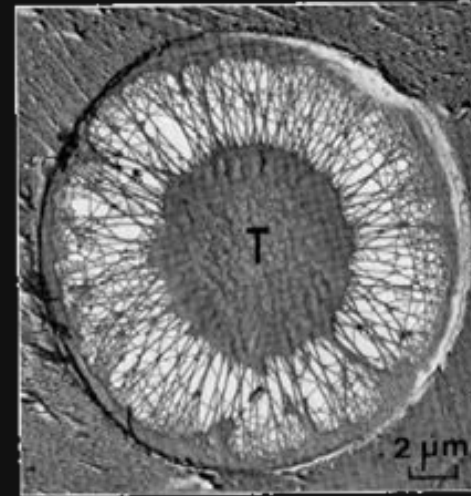


Talon d'Achille du système vasculaire: les ponctuations

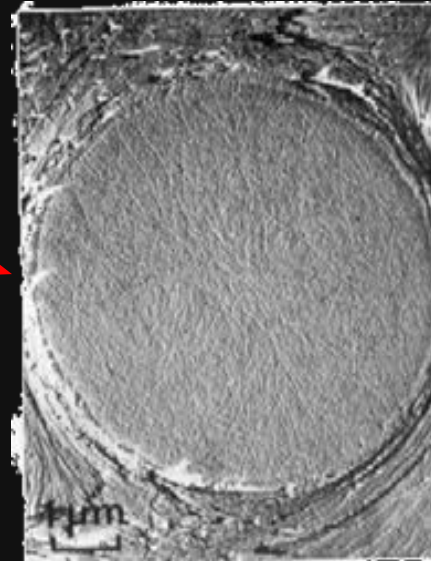


Vaisseau

Photo: C Bodet



Conifères



Feuillus

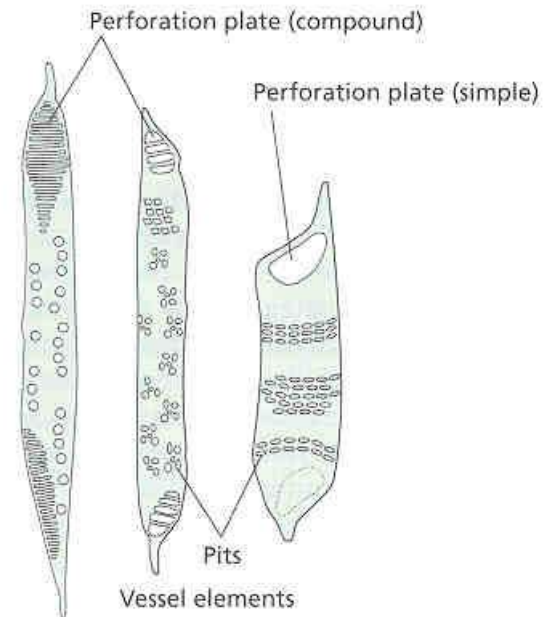
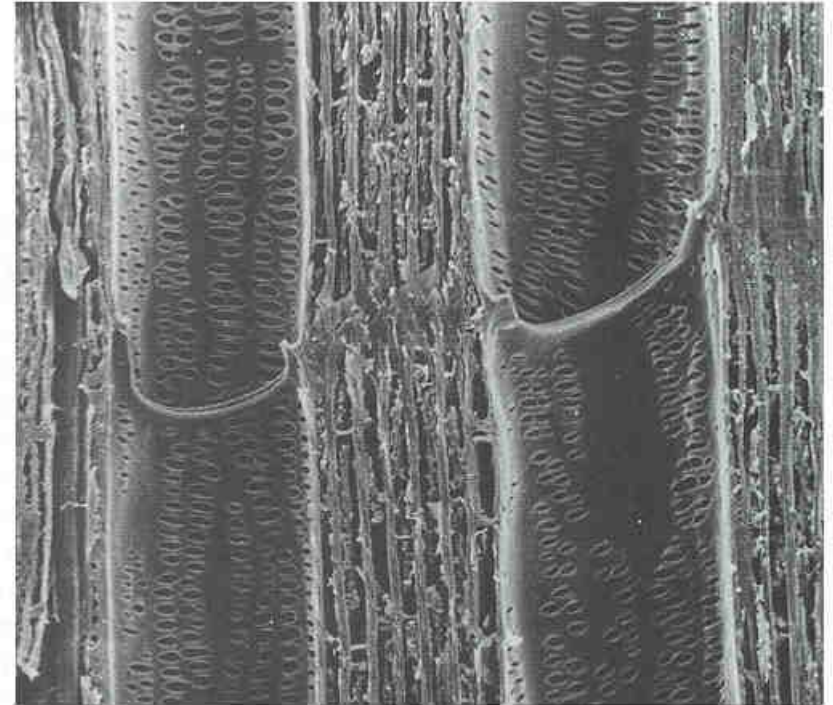
III. La cavitation

Propagation de l'embolie :

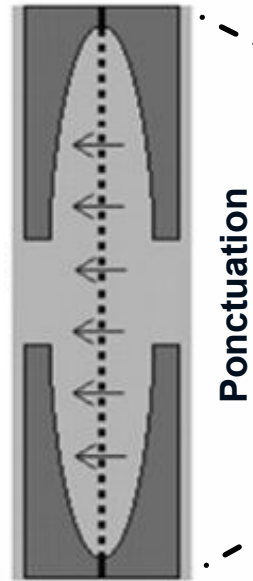
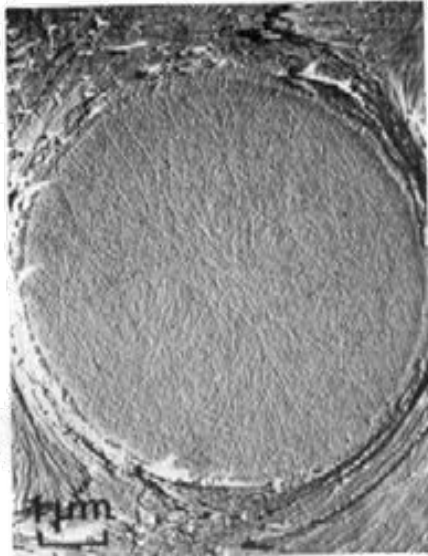
Chez les angiospermes, les bulles d'air entrent directement dans les vaisseaux par **des perforations**

Chez les gymnospermes, les bulles d'air entrent par **des ponctuations aréolées**

(B)

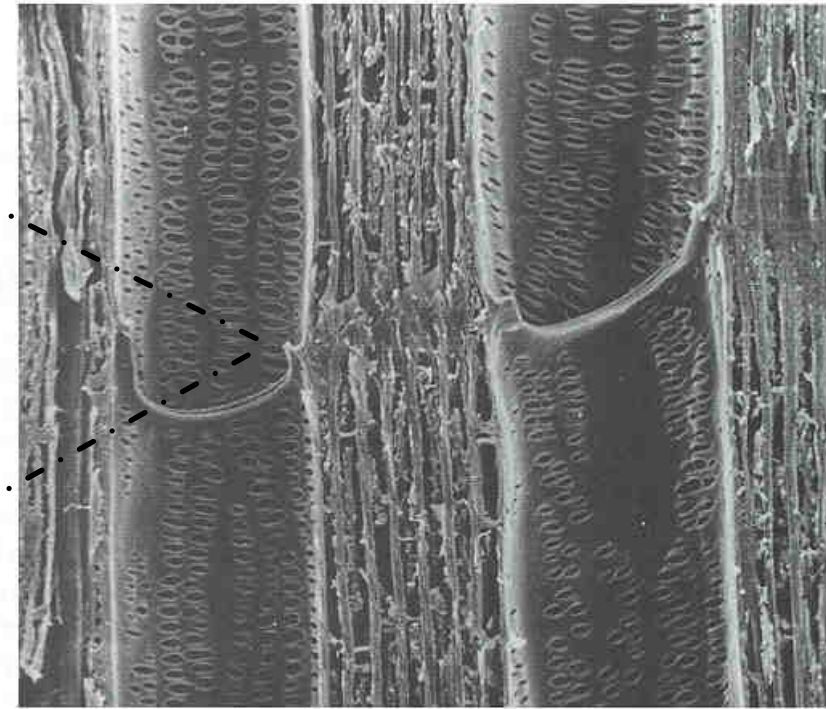


L'anatomie du xylème chez les angiospermes

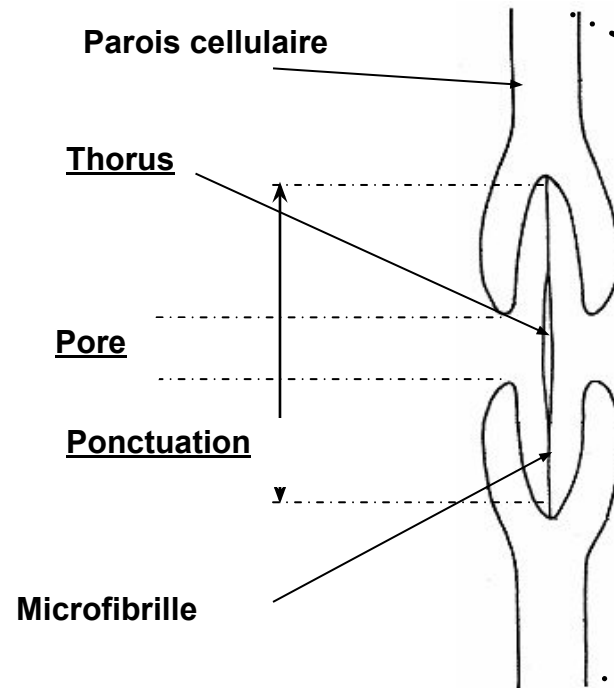
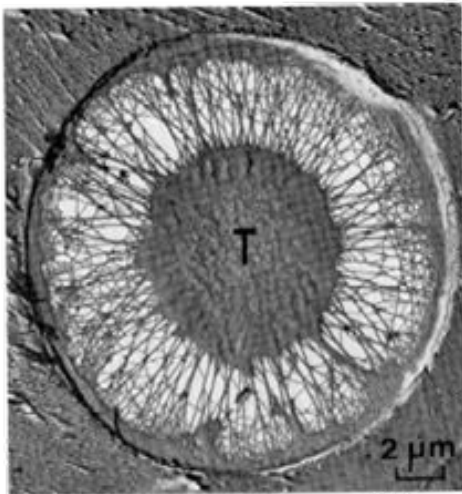


(B)

Vaisseau

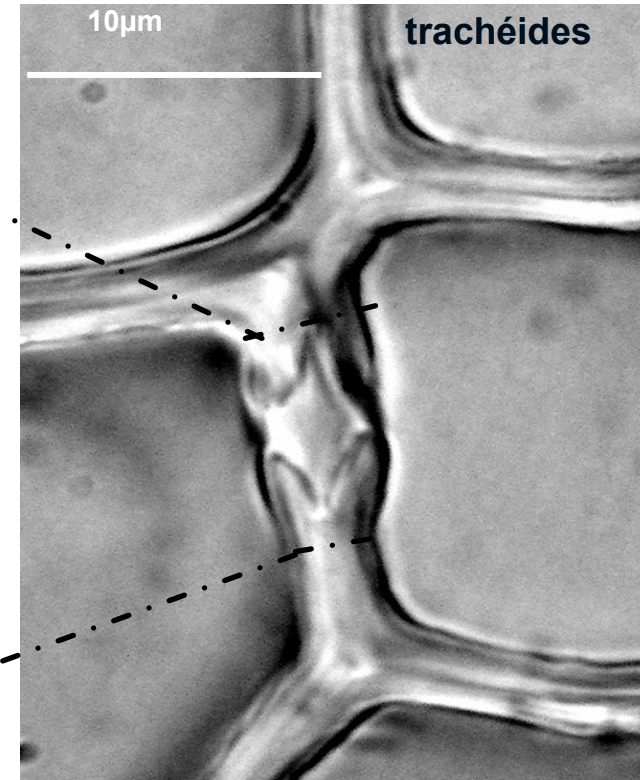


L'anatomie du xylème chez les gymnospermes



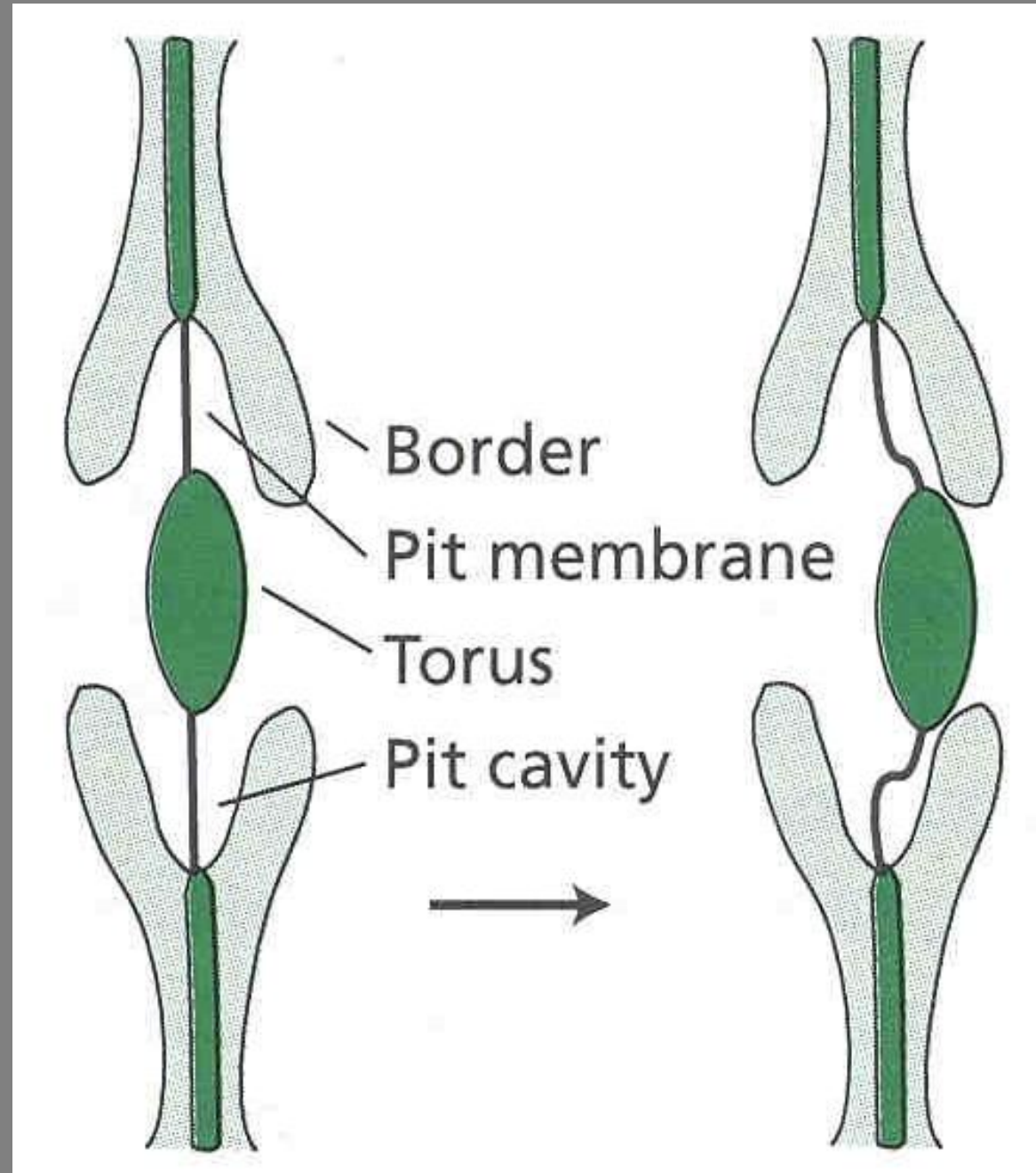
10 μm

trachéides



III. La cavitation

Chez les gymnospermes, les ponctuations aréolées jouent le rôle de valve



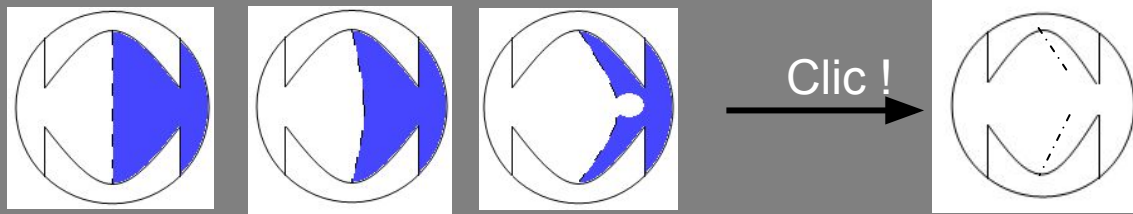
III. La cavitation

c- Mesure de la cavitation

Plusieurs méthodes existent à l'heure actuelle



Mesures



1890 Strasburger

1914 Dixon

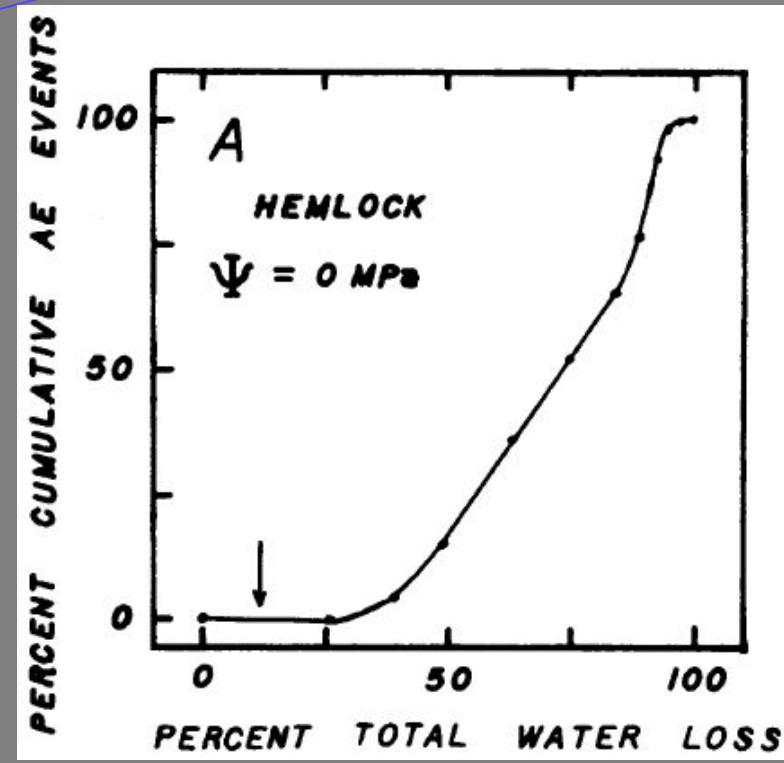
Milburn 1966 The conduction of sap 1. Water conduction and cavitation in water stressed leaves. Planta

1960 Scholander

1966 Milburn

Les premières mesures de la cavitation

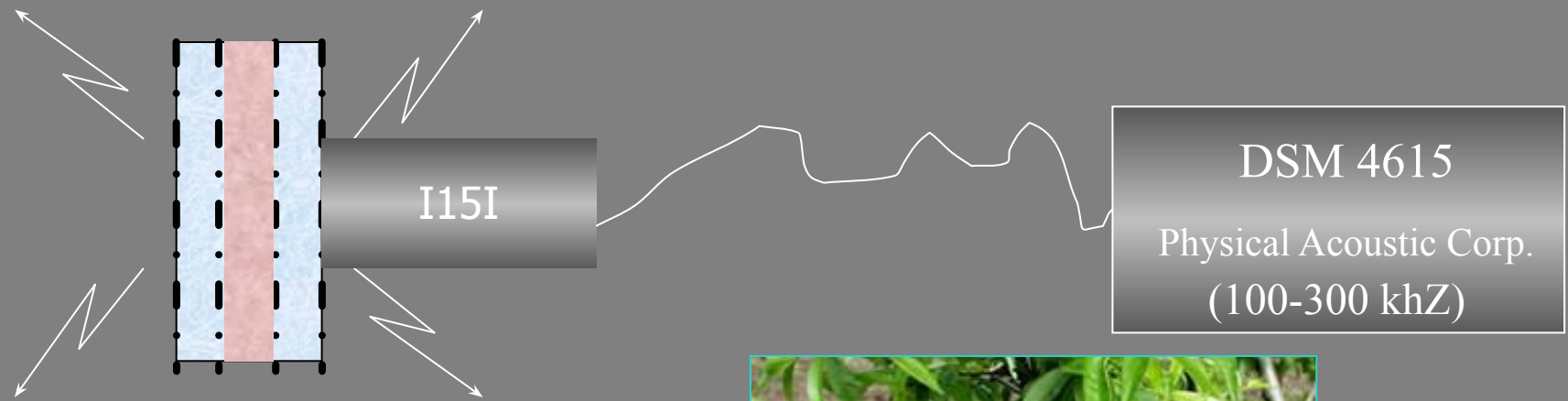
1983 Tyree



Tyree et al. 1983 Cavitation events in Thuja occidentalis L. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. Plant Physiology

1. Technique Acoustique Ultrasonique

(Tyree et al 1984)



Cavitation Event



**Ultrasonic
Acoustic
Events**

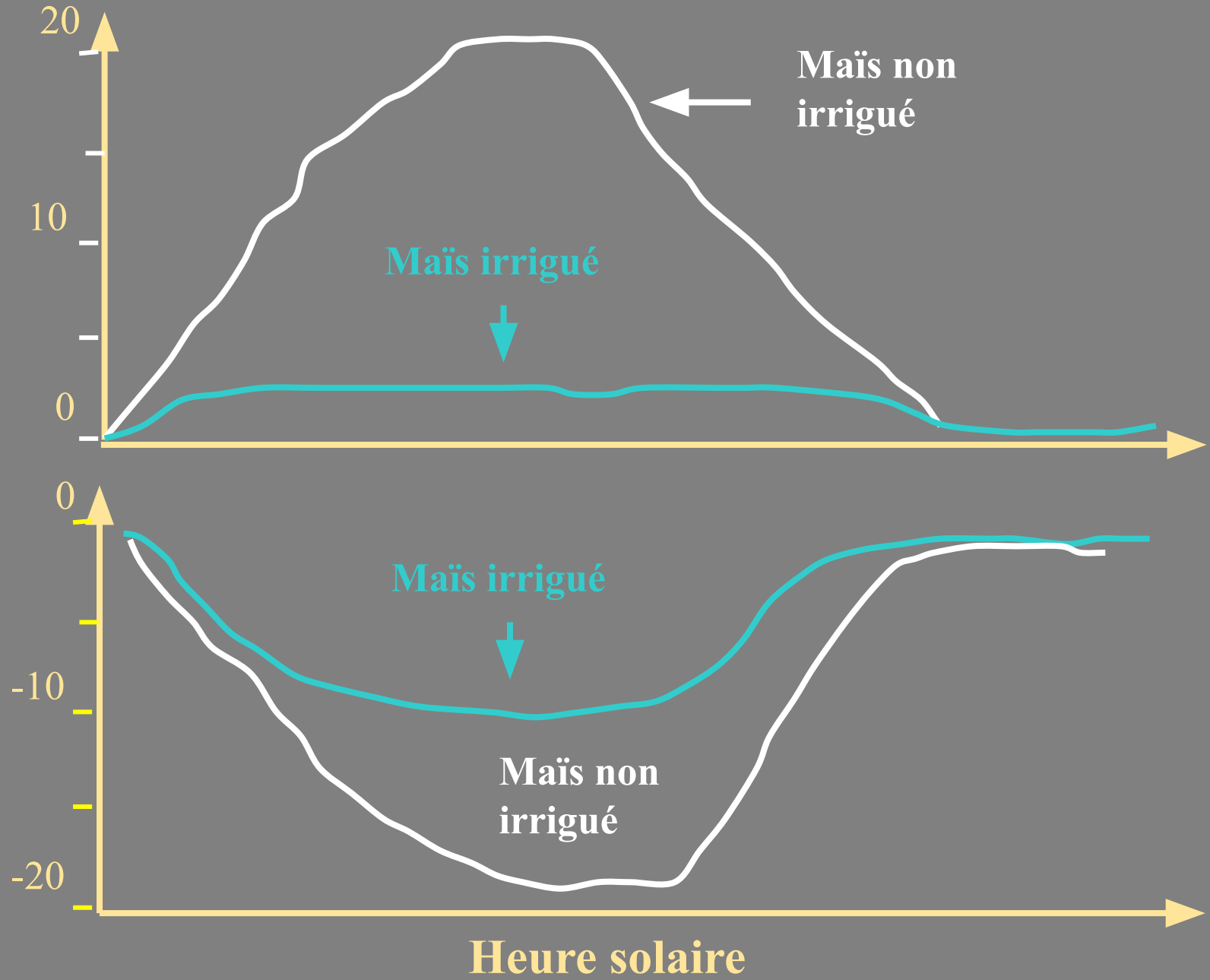


III. La cavitation

Mesure de la cavitation *in situ*

Nombre d'émissions
ultrasons par minute

Potentiel hydrique du
xylème en bars



III. La cavitation

c- Mesure de la cavitation

Plusieurs méthodes existent à l'heure actuelle :

- ★ Mesure d'émissions d'ultrasons :
 - lorsqu'un élément cavite, les tensions se libèrent produisant une émission acoustique
 - développée par Milburn dans les années 60.

- ★ Détection hydraulique de l'embolie (2 techniques):
 - la cavitation engendre une perte de conductivité hydraulique de l'organe (rameau).

Mesurer la conductance pour estimer la cavitation

1890 Strasburger

1914 Dixon

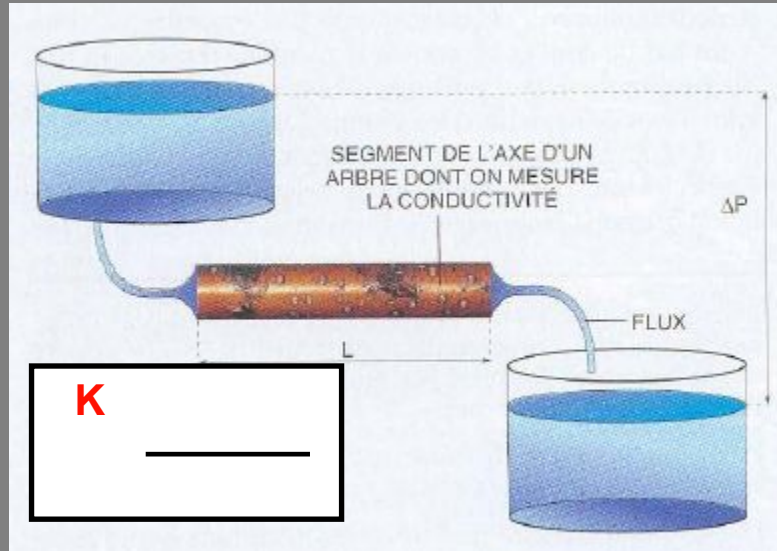
1960 Scholander

1966 Milburn

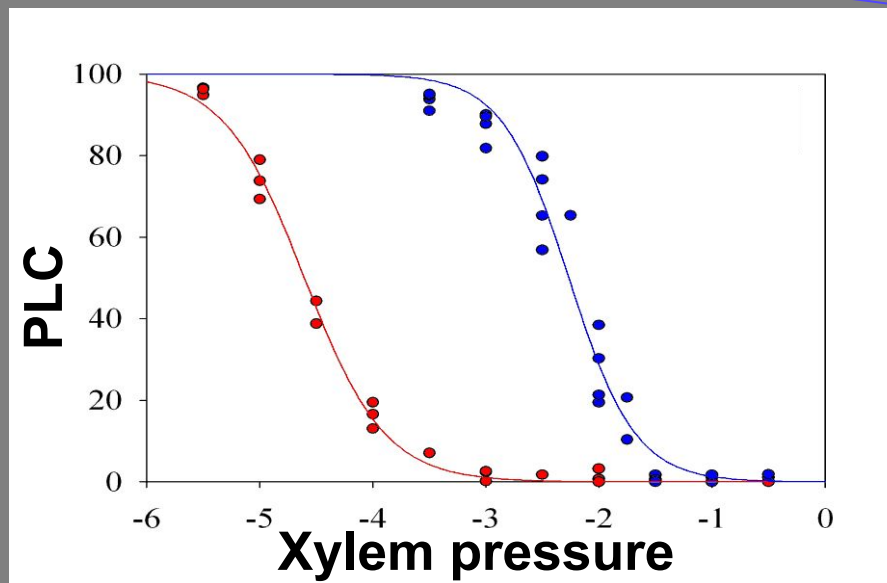
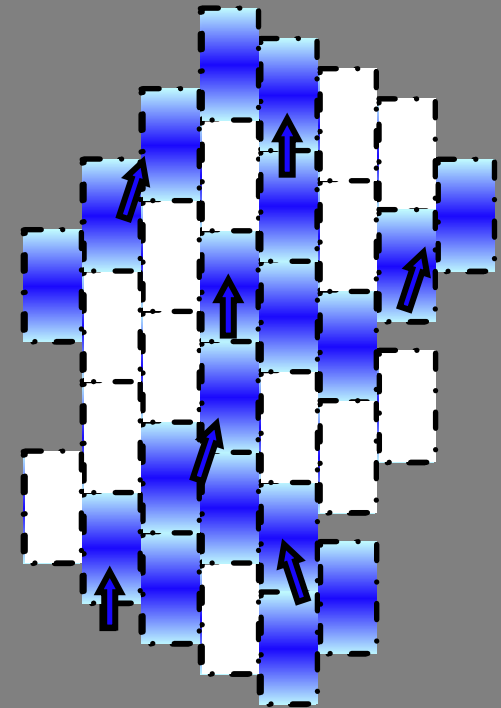
1983 Tyree

1985 Sperry

1990 Sperry, Tyree

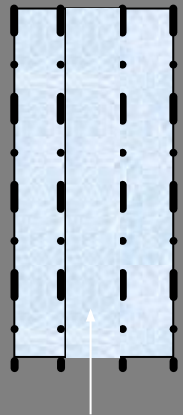


Sperry 1985, 1986



● Ginkgo biloba
● Taxodium distichum

2. méthode hydraulique (Sperry et al 1988)



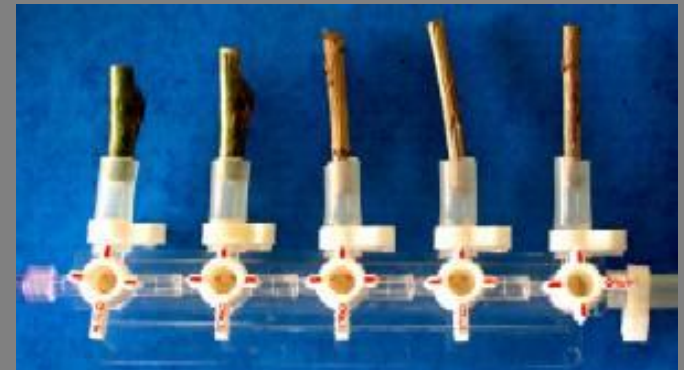
Conduit embolisé

$$PLC = 1 - \frac{\text{Conductance Initiale}}{\text{Conductance Saturatée}}$$

% embolie

=

% perte de conductance hydraulique



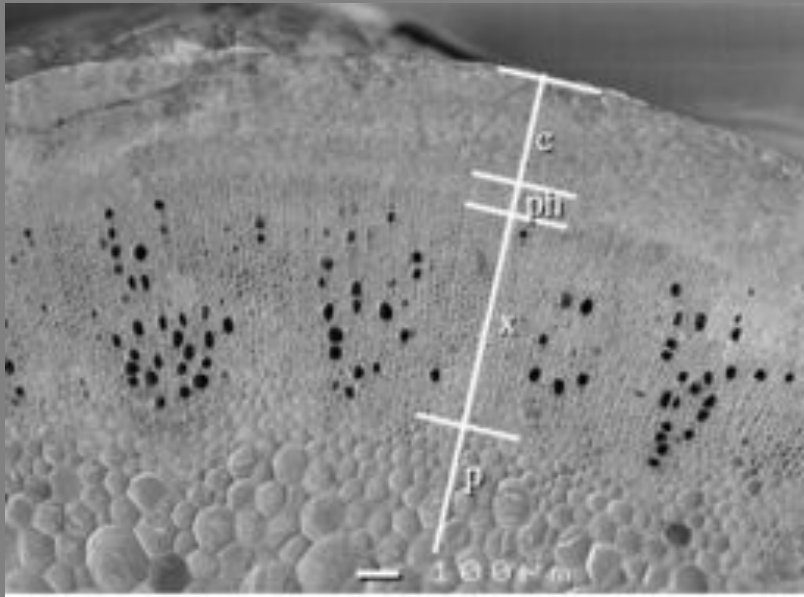
Historique

Canny 1995. A new theory for the ascent of sap-cohesion supported by tissue pressure. *Annals of Botany*

Van Ieperen 2001 Induction of air embolism in xylem conduits of pre-defined diameter. *Journal of Experimental Botany*, 358, 981-991

1890 **Strasburger**

1914 **Dixon**



1966 **Milburn**

1983 **Tyree**

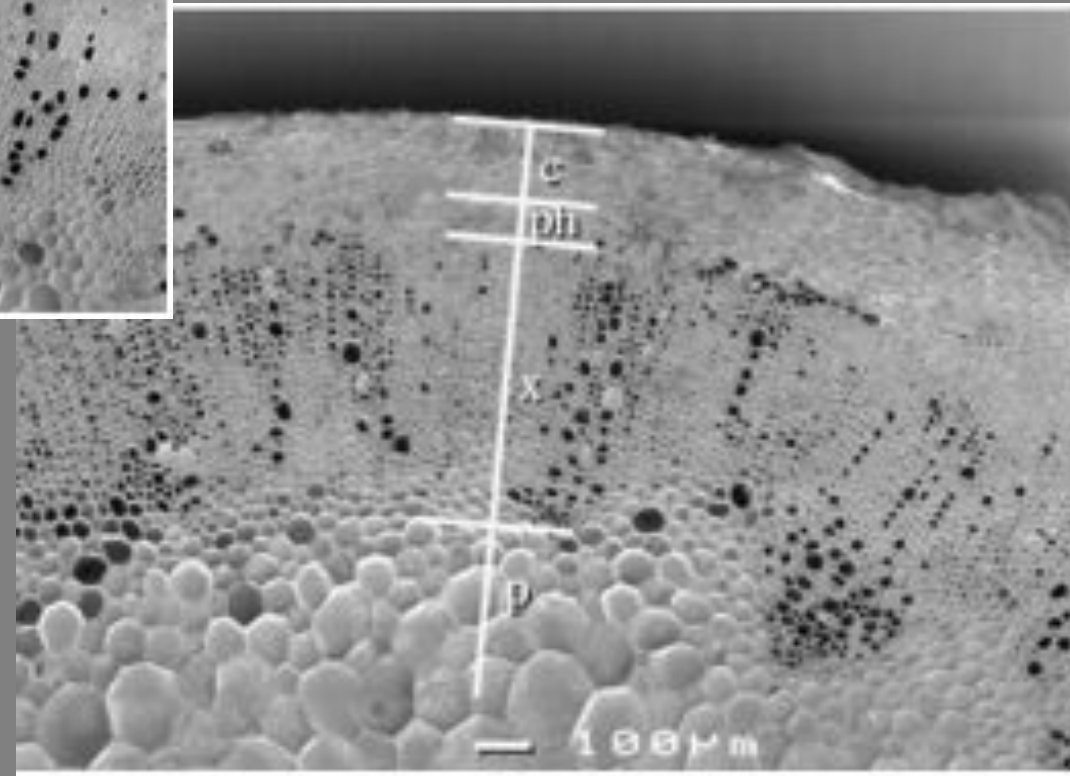
1985 **Sperry**

$\Psi = -6\text{kPa}$

1990 **Sperry, Tyree**

1995 [Canny](#)

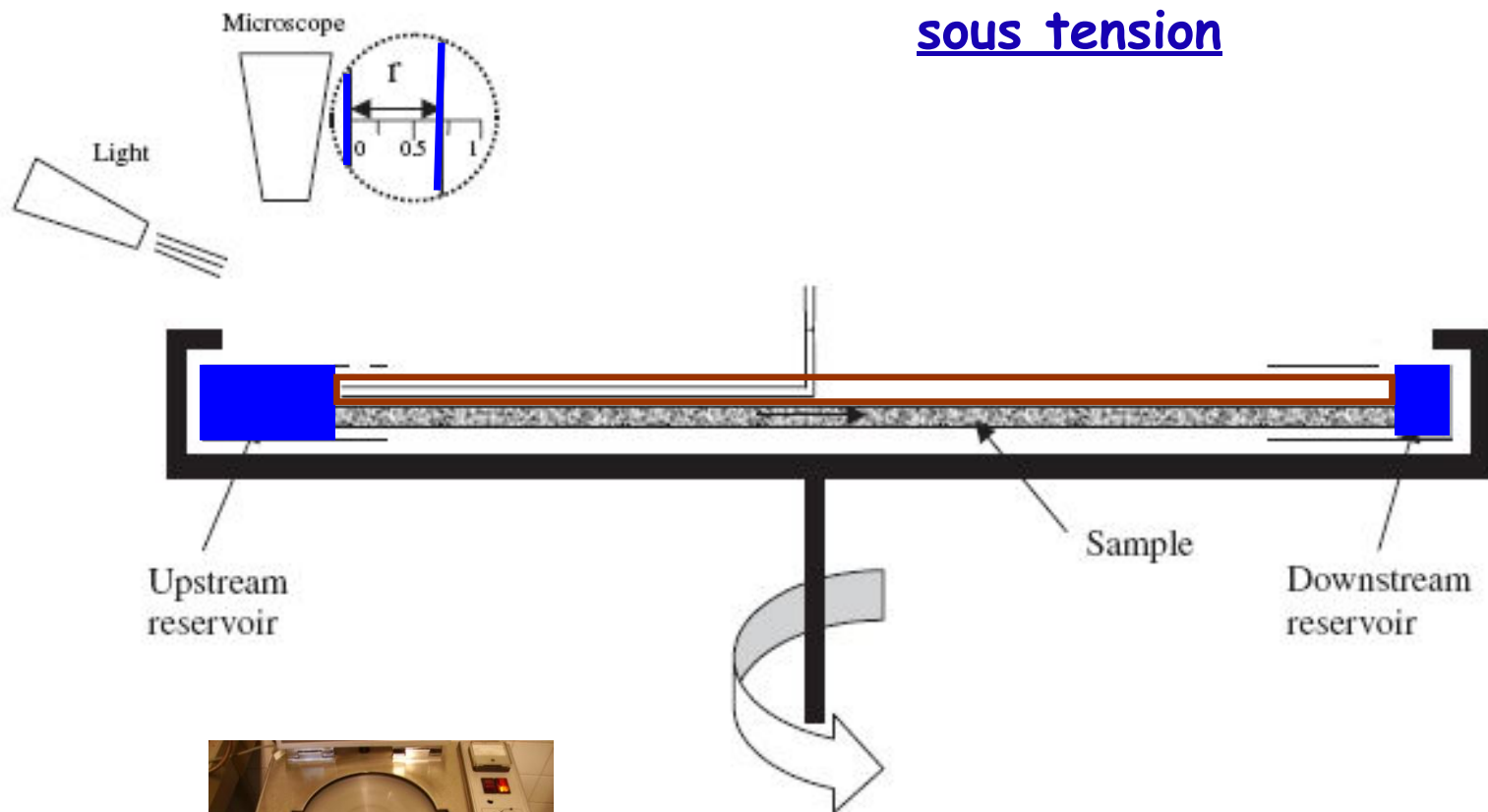
2001 [Holbrook](#)



Holbrook, Ahrens, Burns, Zwieniecki 2001. In vivo observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. *Plant Physiology*

Mesurer la conductance pendant que le xylème est sous tension

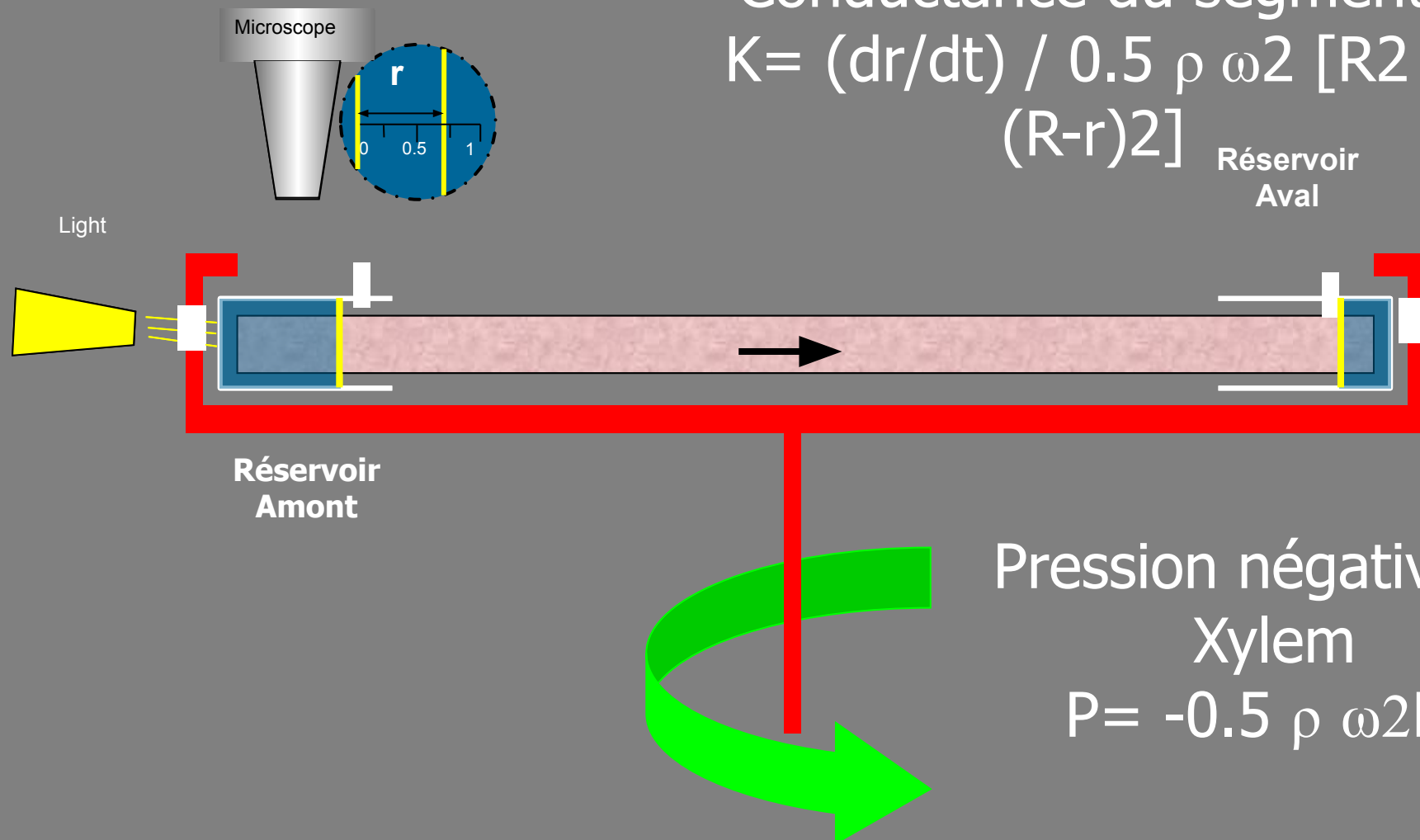
- 1890 Strasburger
- 1914 Dixon
- 1960 Scholander
- 1966 Milburn
- 1983 Tyree
- 1985 Sperry
- 1990 Sperry, Tyree
- 1995 Canny
- 2001 Holbrook
- 2005 Cochard



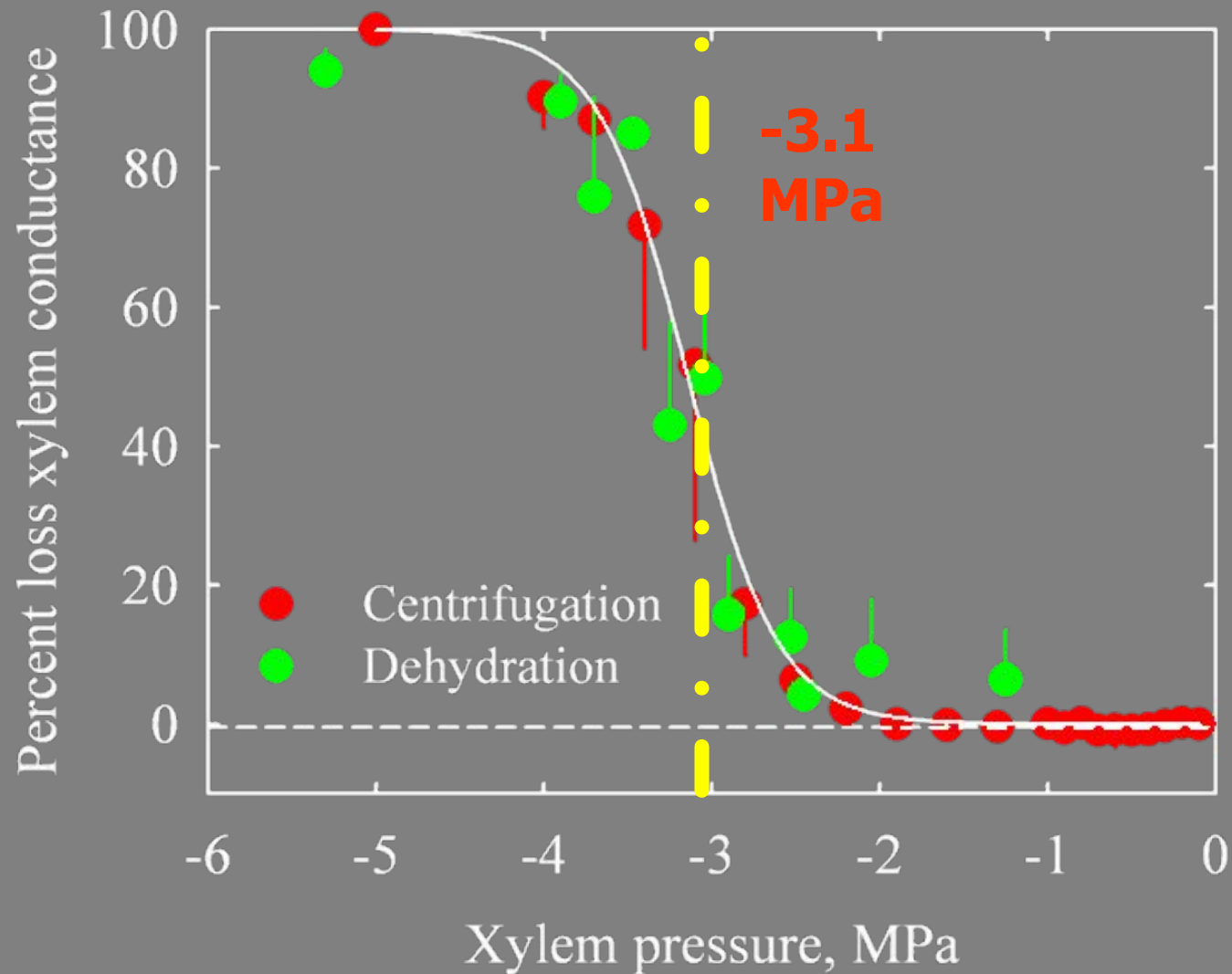
Utilisation de la force centrifuge pour induire de l'embolie

(Cochard
2005)

Conductance du segment:
$$K = (dr/dt) / 0.5 \rho \omega^2 [R^2 - (R-r)^2]$$



Validation de la technique



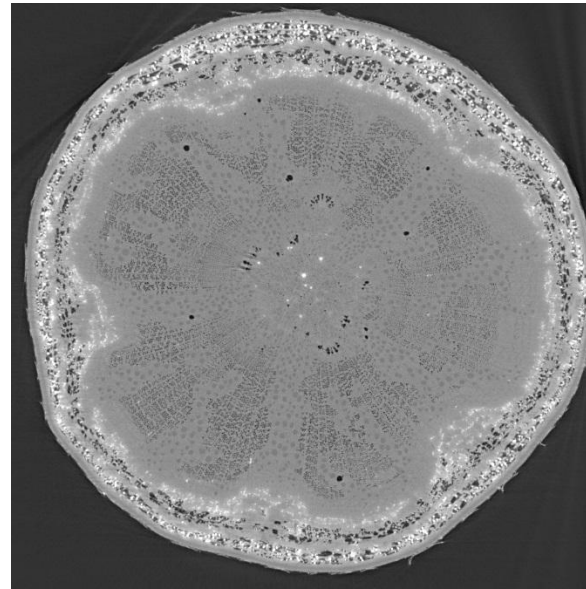
*Pinus
sylvestris*

Nouvelle technologie : observations directes en temps réel sur plant entier

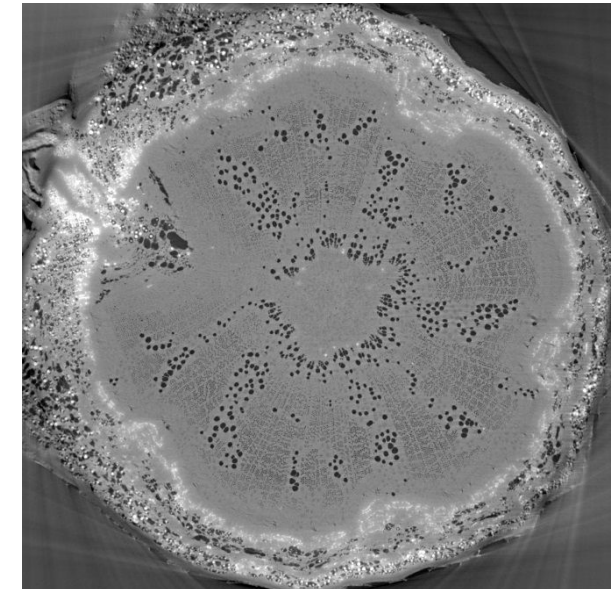


Synchrotron technology

Torres *et al.* 2017 *New Phytol*



Torres *et al.* 2015 *Plant Phys*

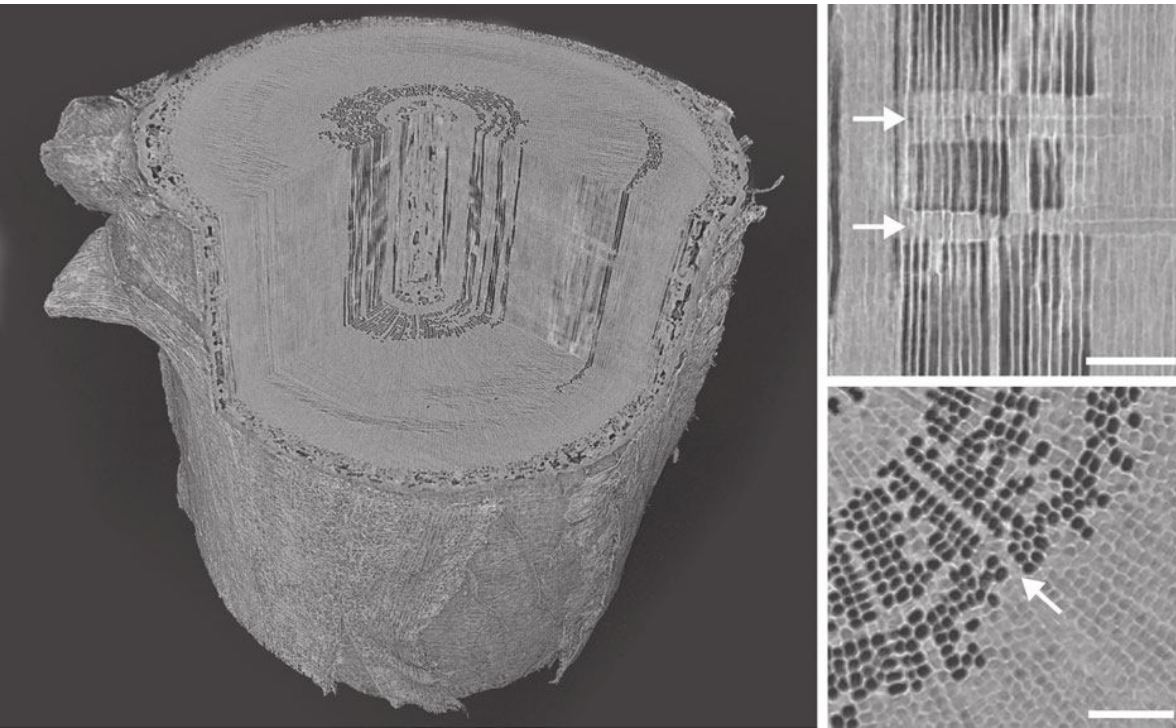


X-ray micro-CT scans

Source : <http://sylvain-delzon.com/>

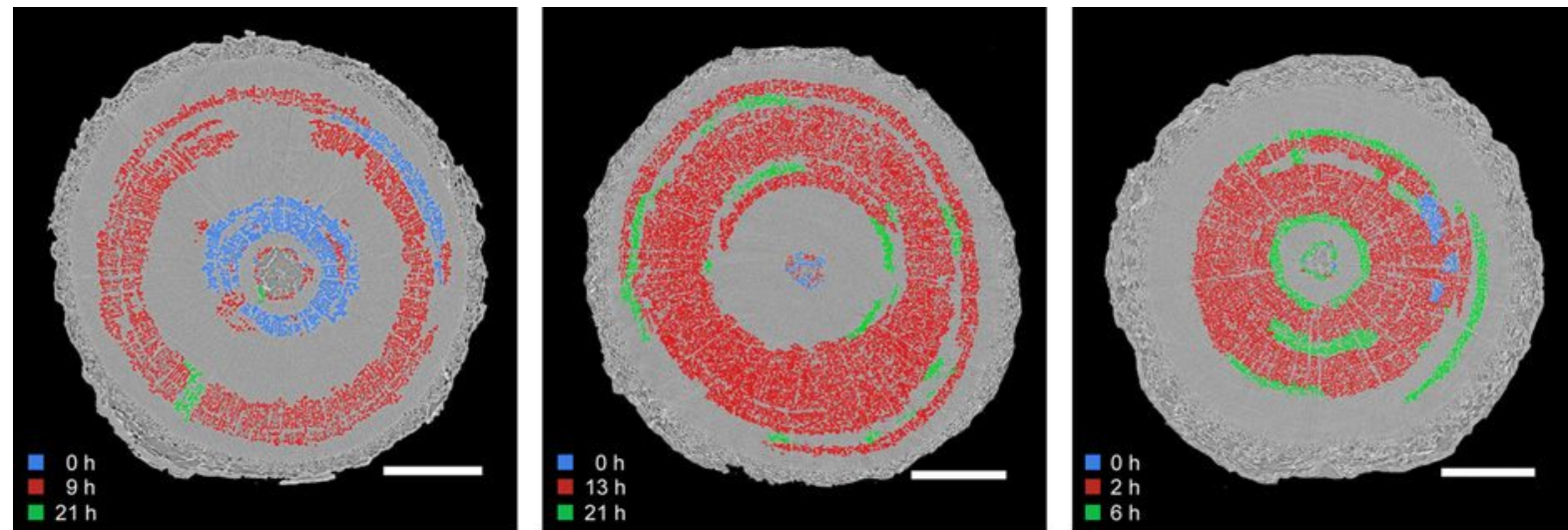
Cochard *et al.* 2016 *PC&E*

Visualiser la propagation de l'embolie dans l'appareil vasculaire du sequoia

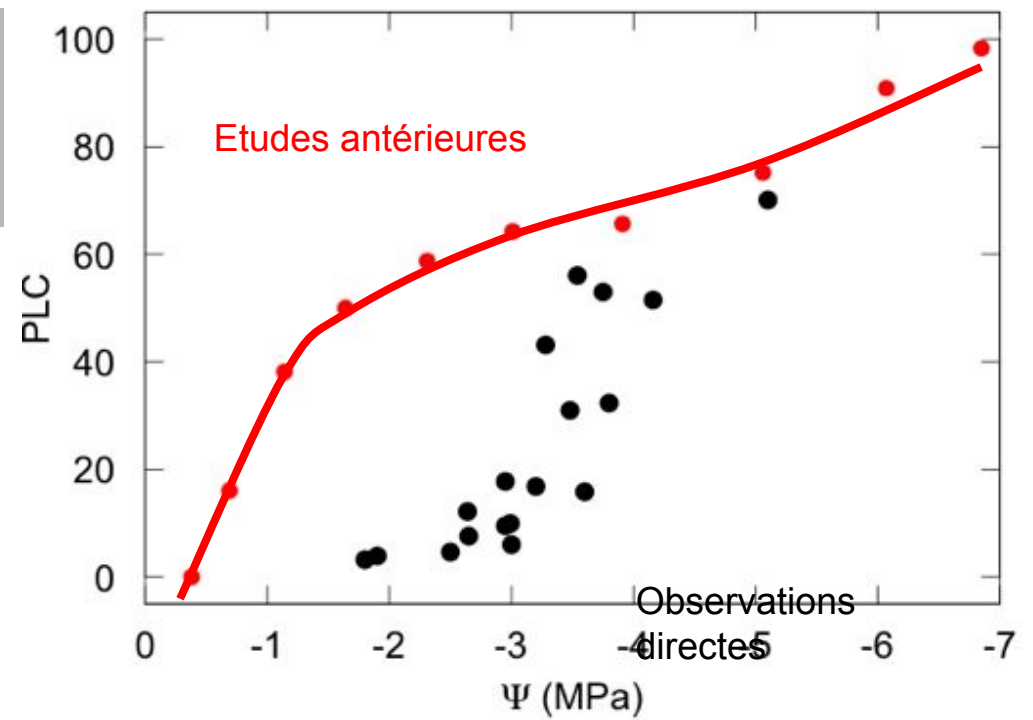


X-ray microCT allowed for excellent contrast between gas-filled and water-filled tracheids, providing a clear indication of where cavitation had occurred.

Choat et al. 2014 NP

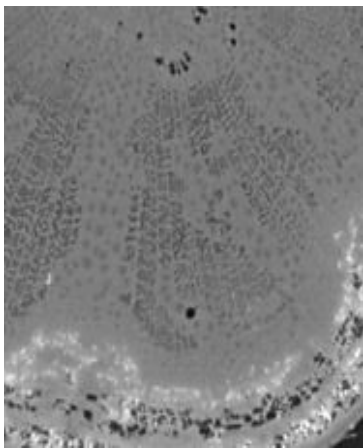


Quercus robur (espèce à vaisseaux longs)

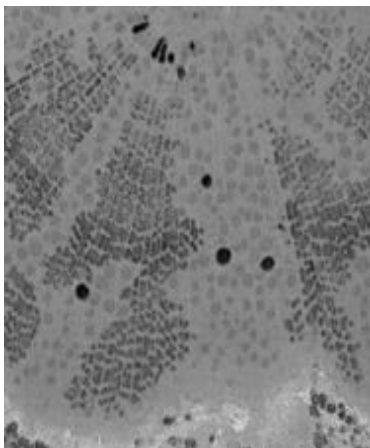


Choat *et al.* 2016 Plant Phys

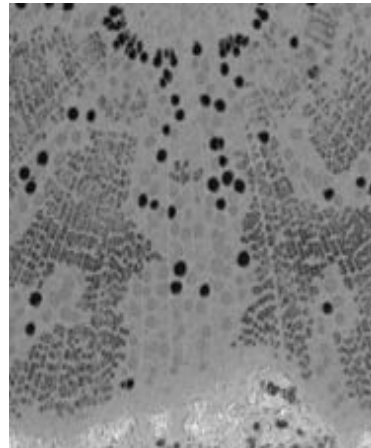
-1.8 MPa



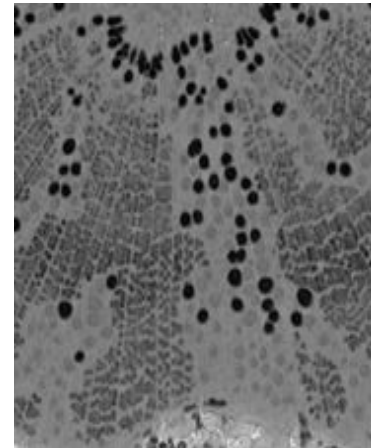
-2.9 MPa



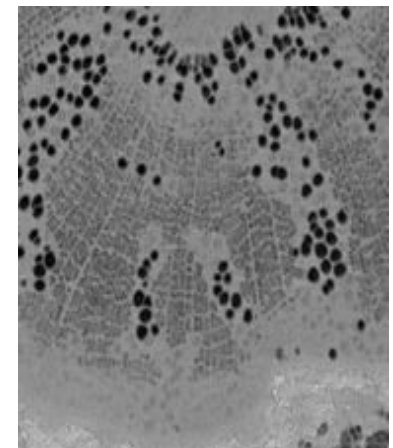
-3.5 MPa



-4.2 MPa



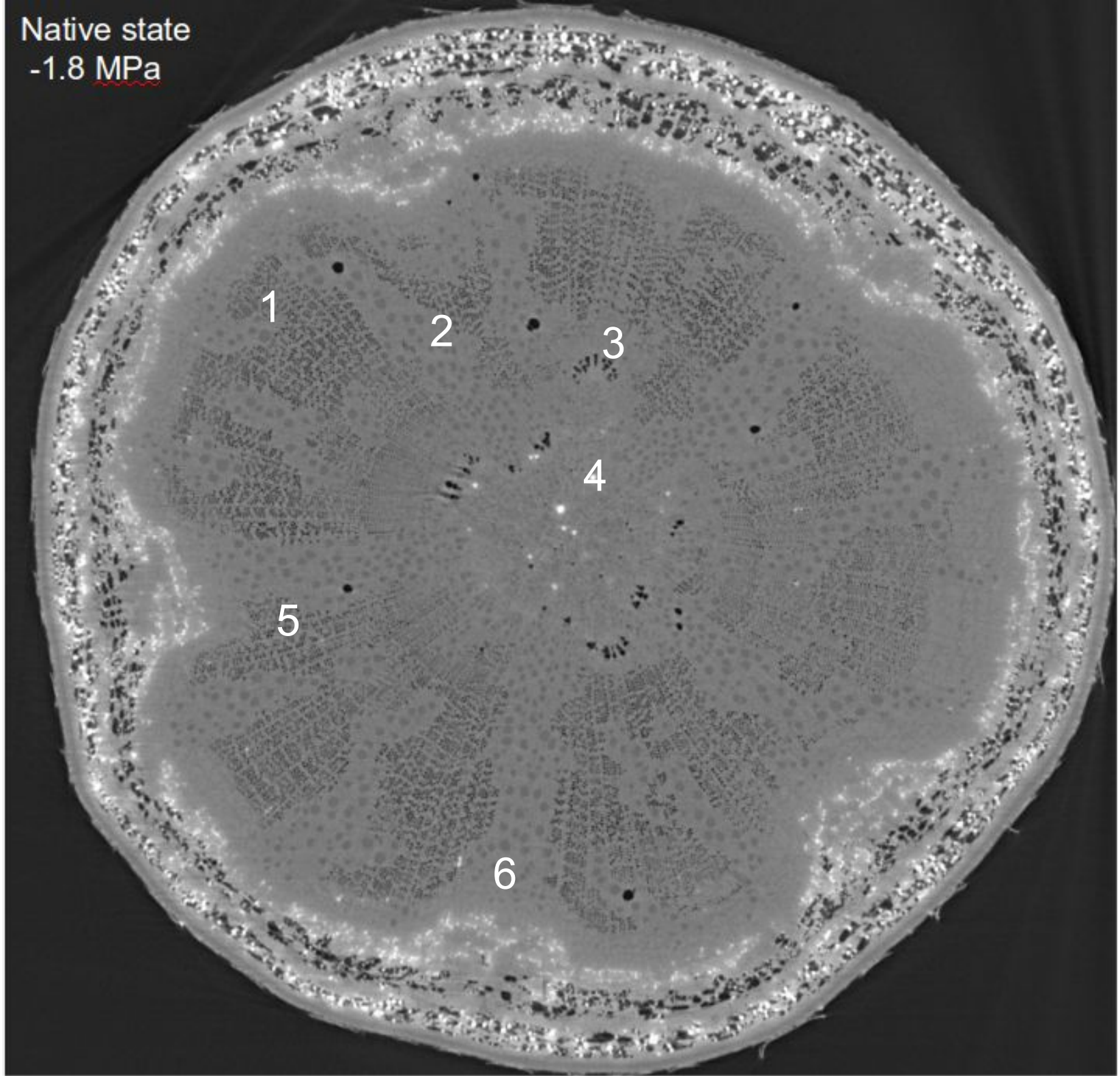
-5.1 MPa



Native state
-1.8 MPa

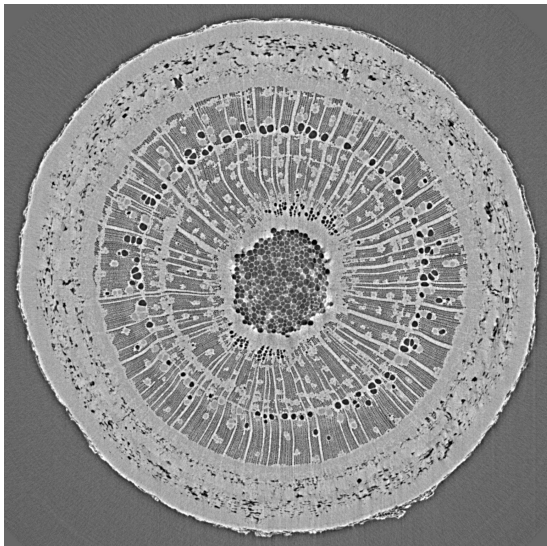
Conclusion:

*La cavitation
n'est pas
quotidienne
chez le chêne!*

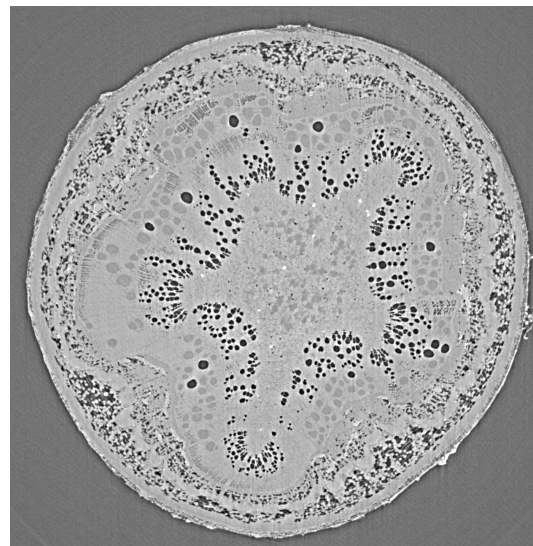


La sécheresse 2022 a induit de l'embolie native

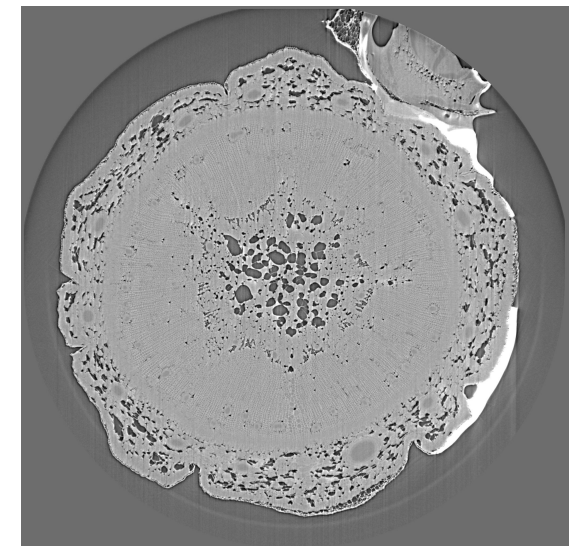
Ash (45%)



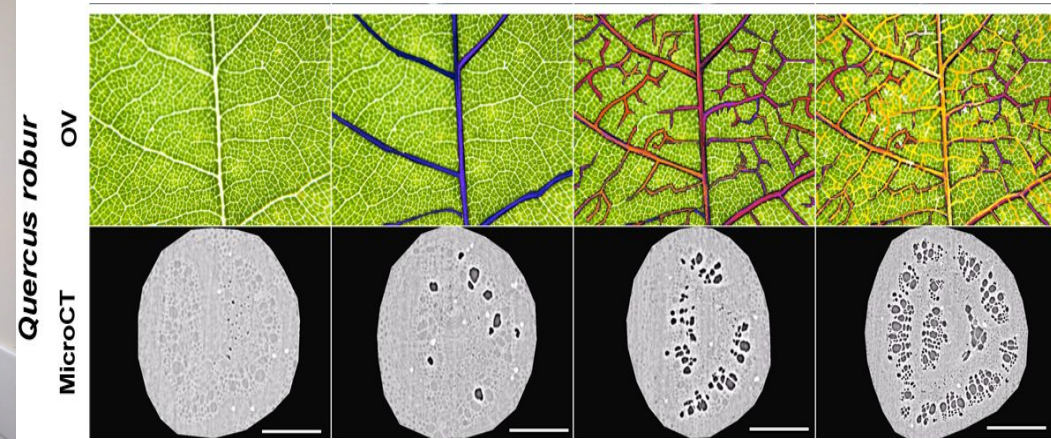
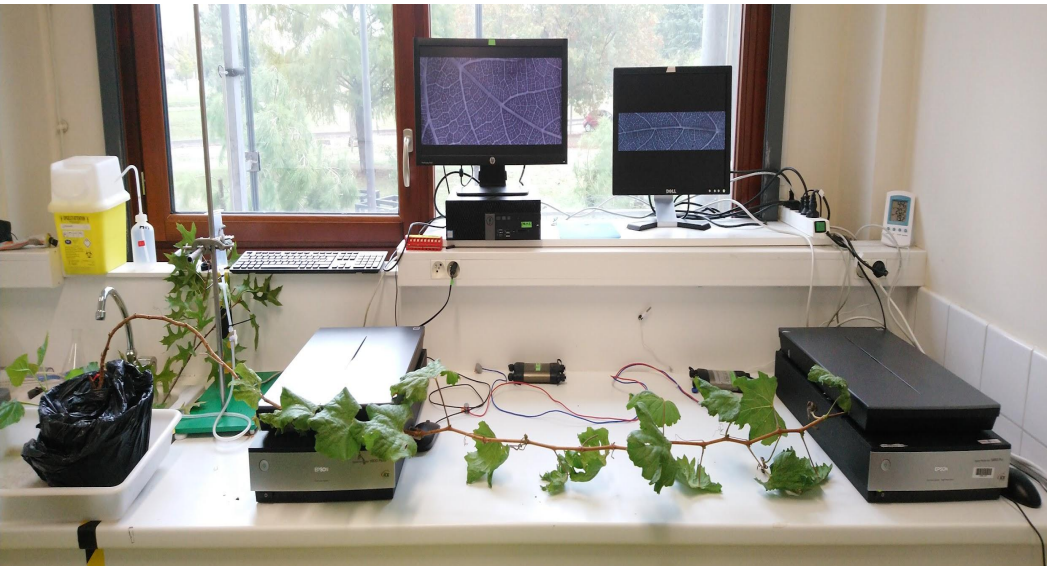
Oak (10%)



Pine (1%)

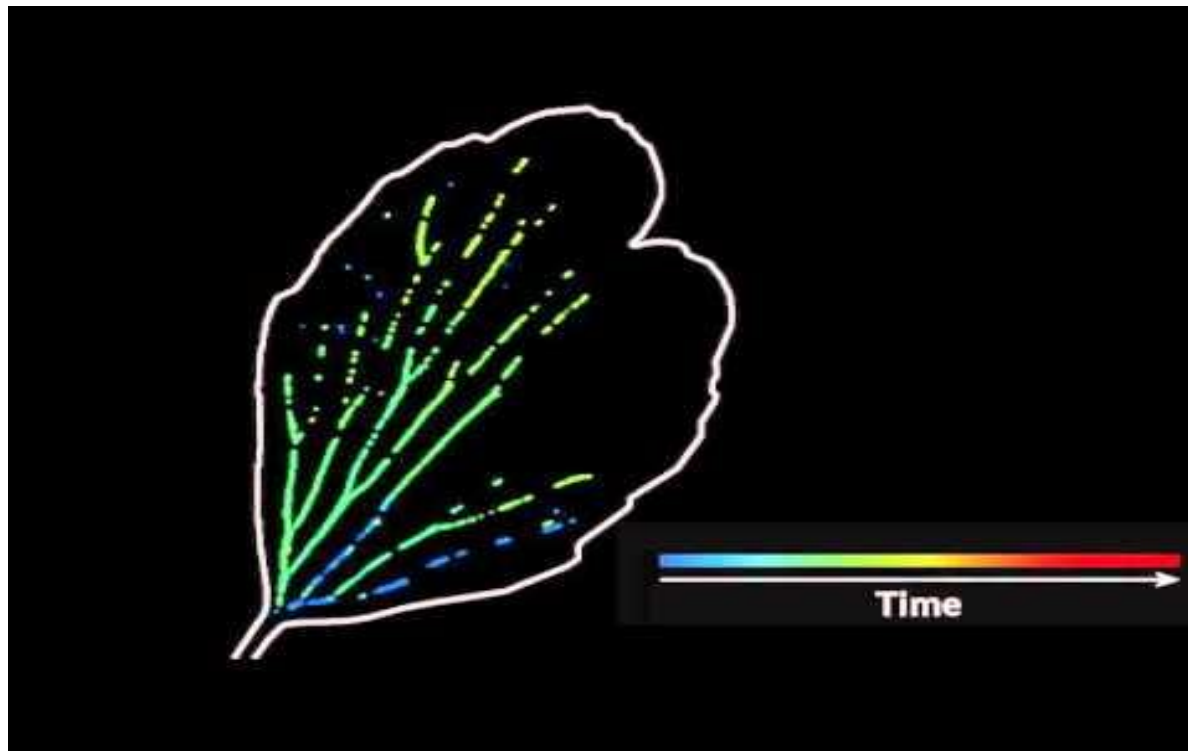


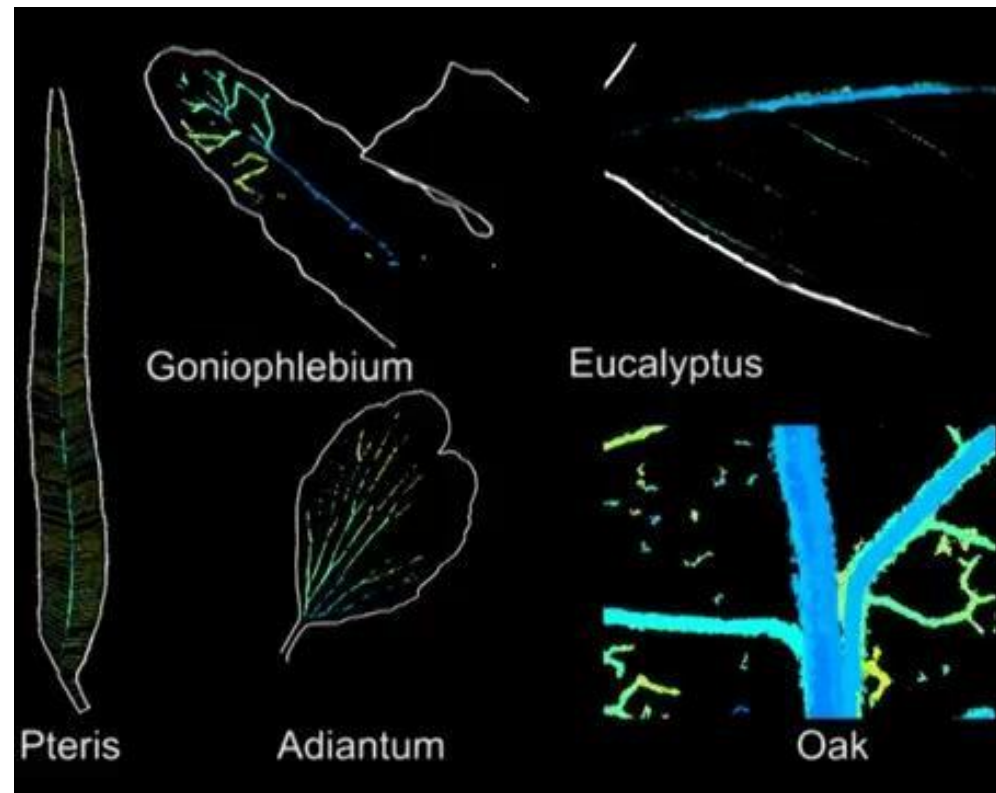
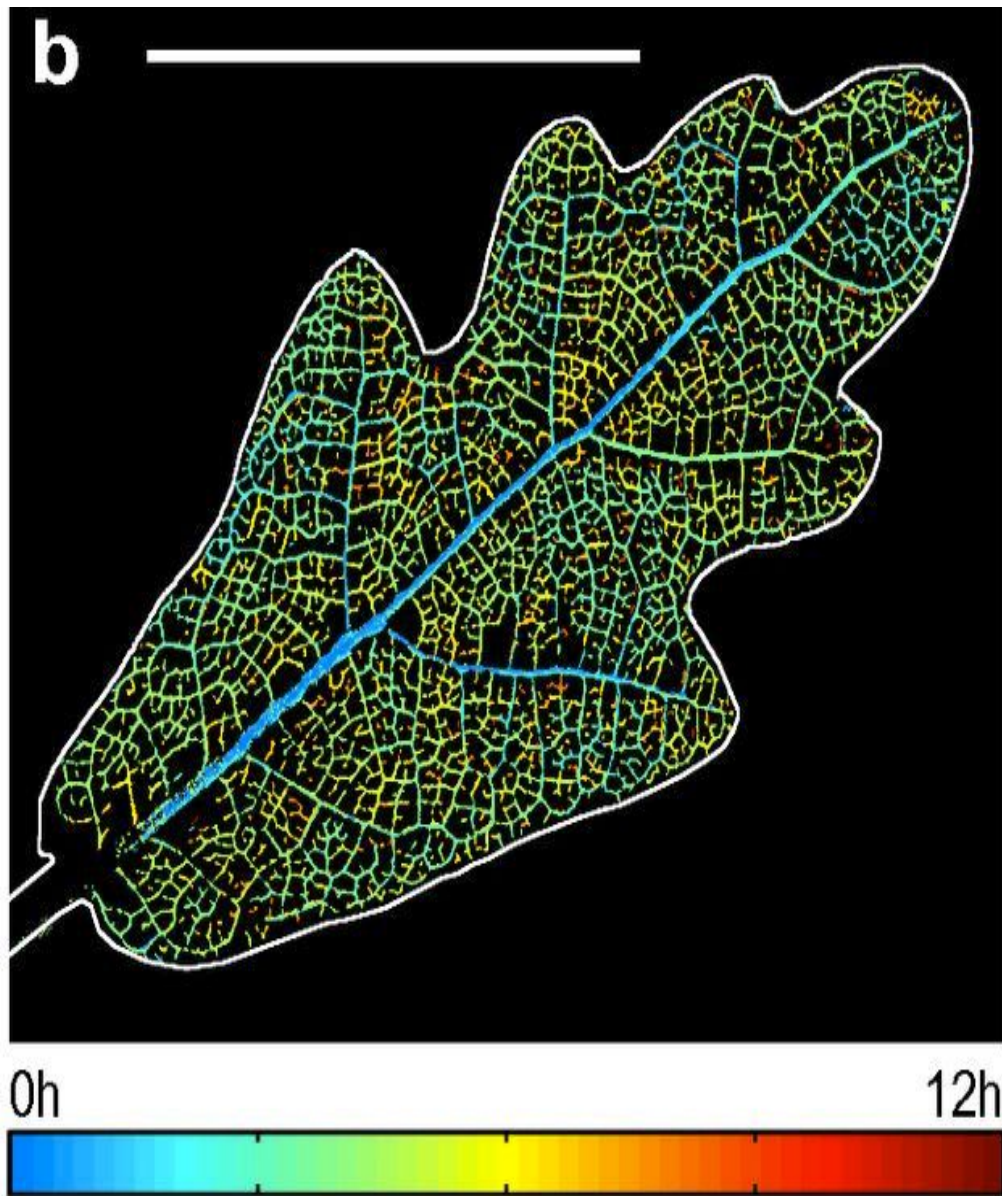
Visualisation de la cavitation dans la nervure centrale des feuilles des feuilles



Burlett *et al.* 2022

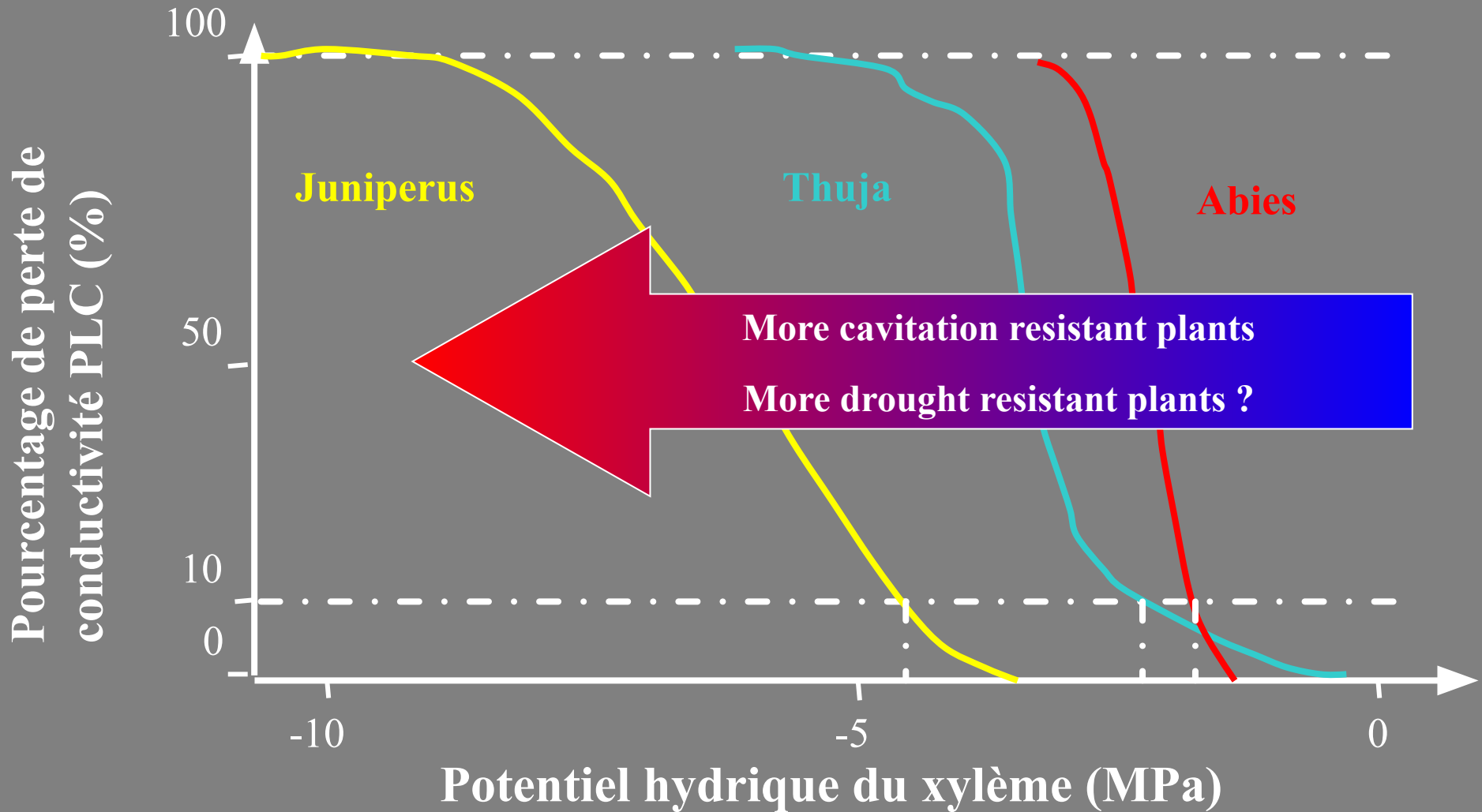
Mishra *et al.*
submitted





3. La cavitation

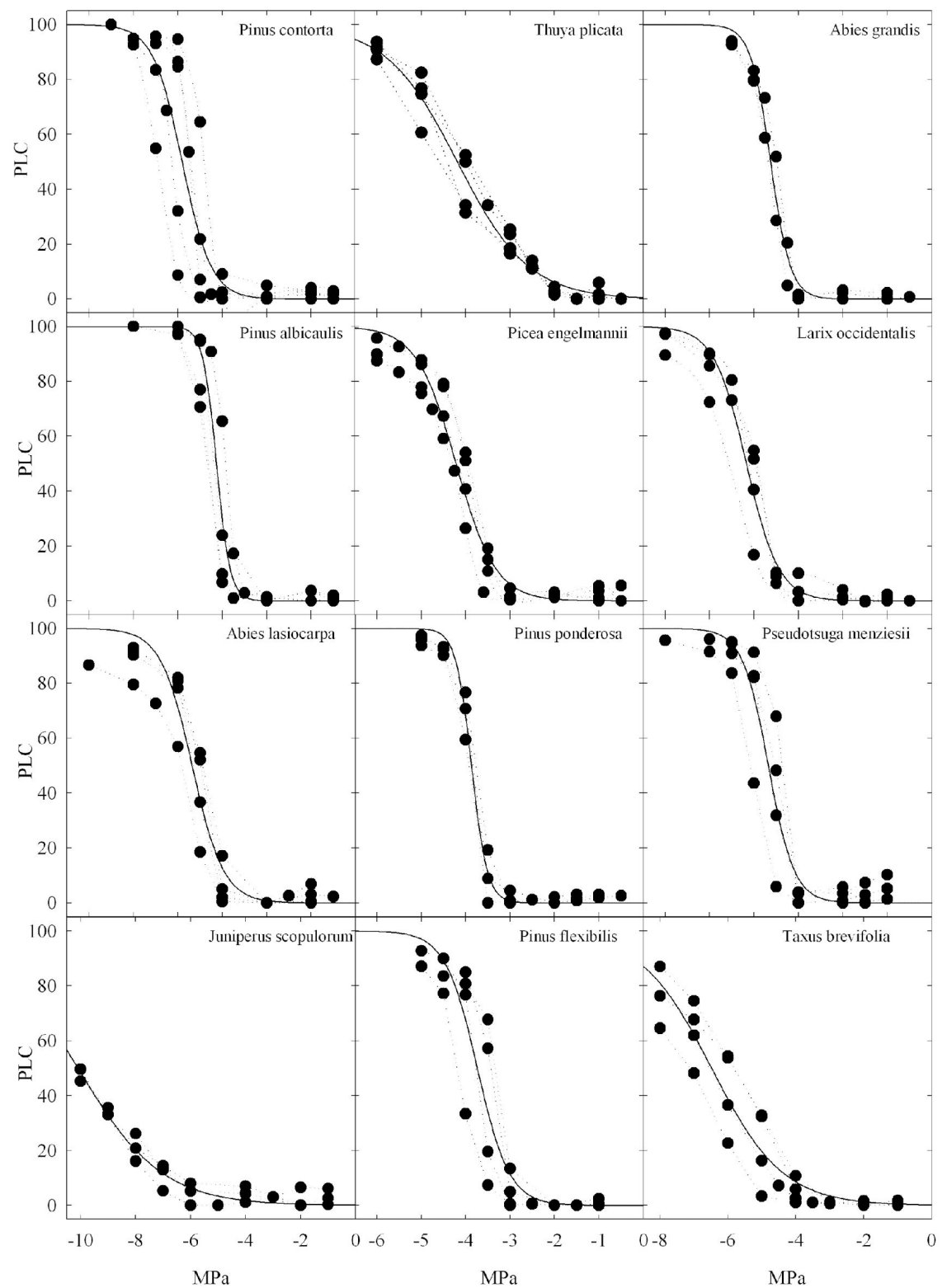
d- Vulnérabilité à la cavitation du xylème



La tolérance au froid et au stress hydrique sont liés à la vulnérabilité de leur xylème à la cavitation.

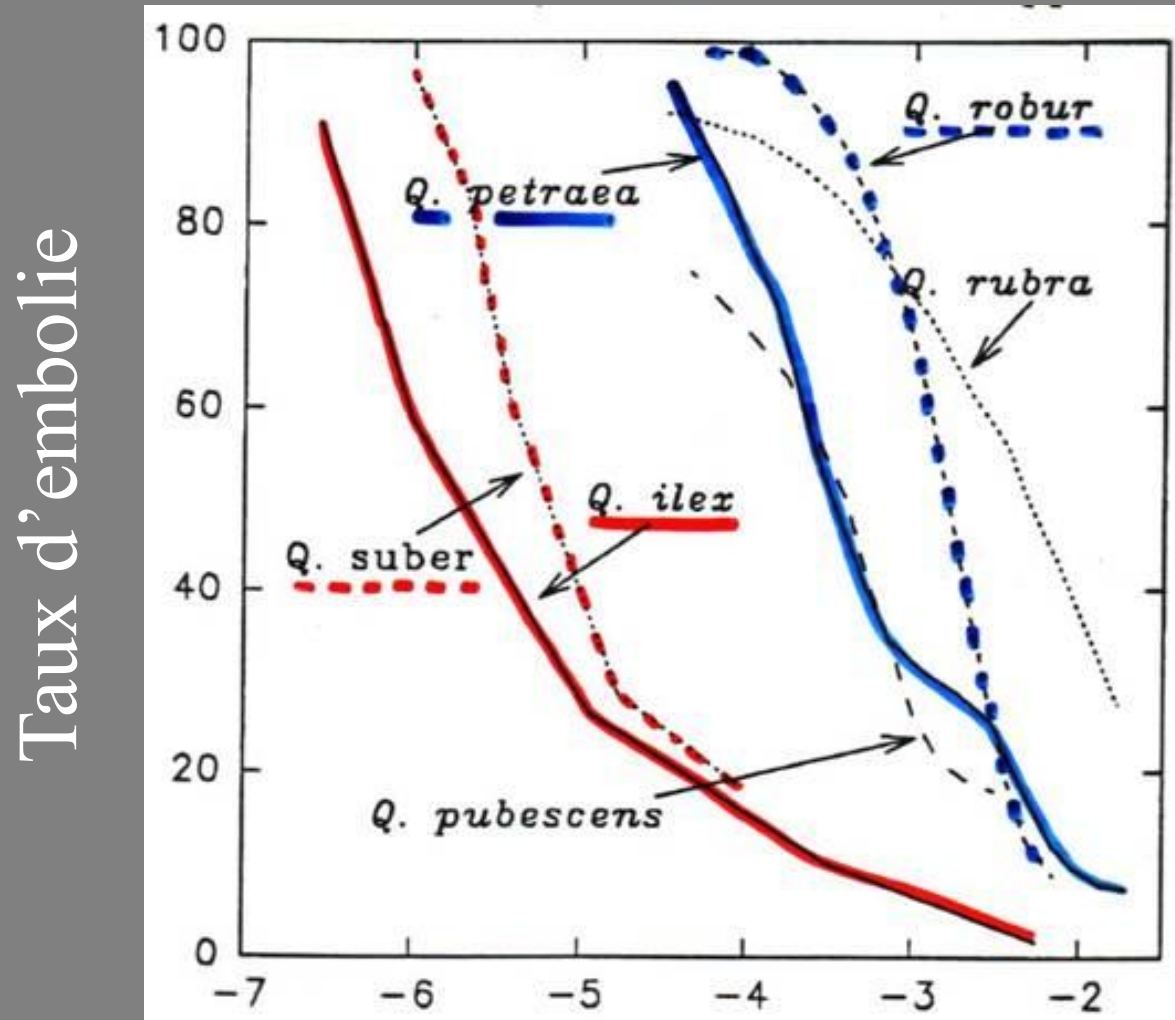
3. La cavitation

Comparaison de la résistance à la cavitation de 12 espèces de conifères dans le Montana, USA



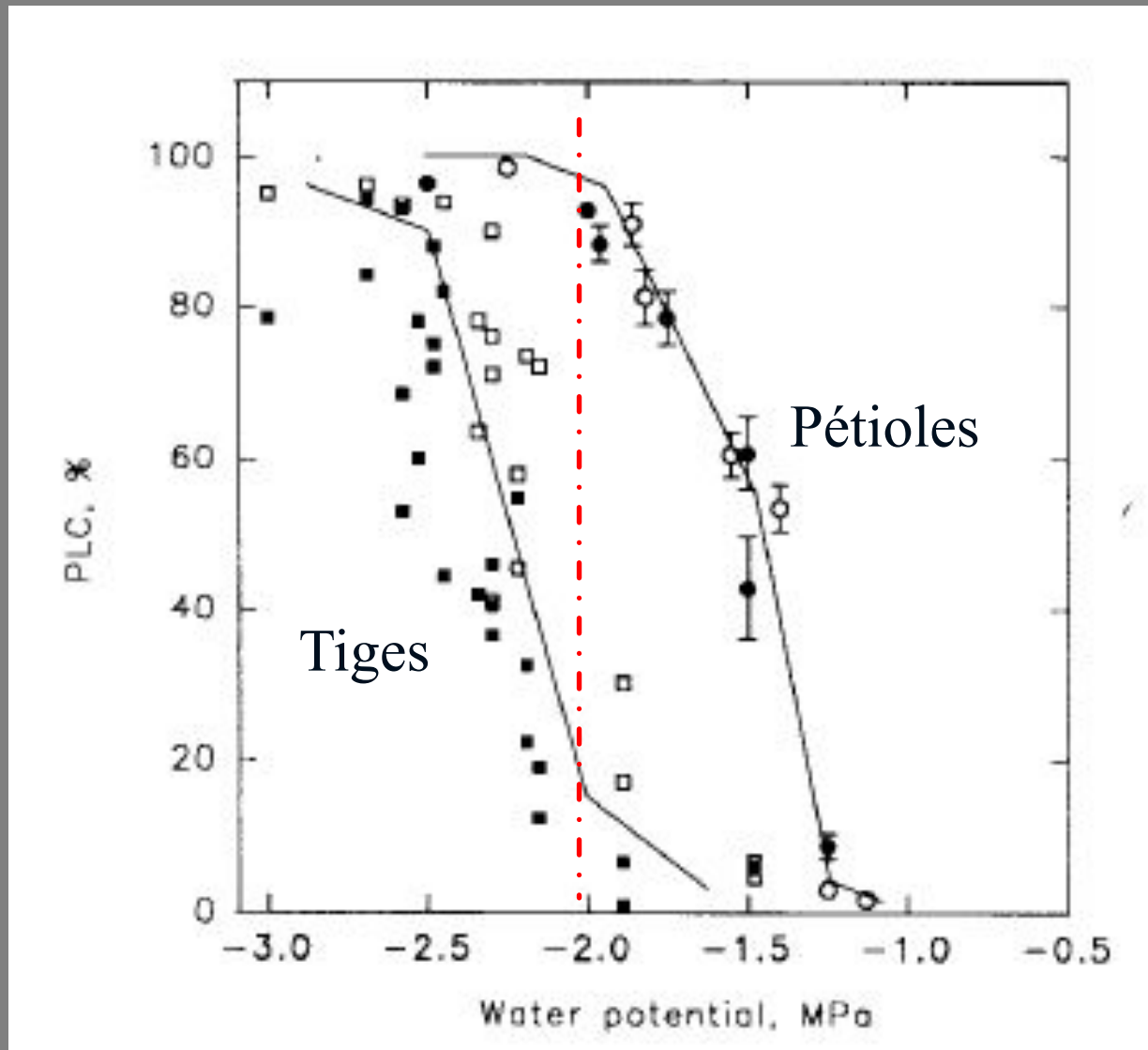
Courbes de vulnérabilité à l'embolie de différents chênes

6 espèces du genre *Quercus*



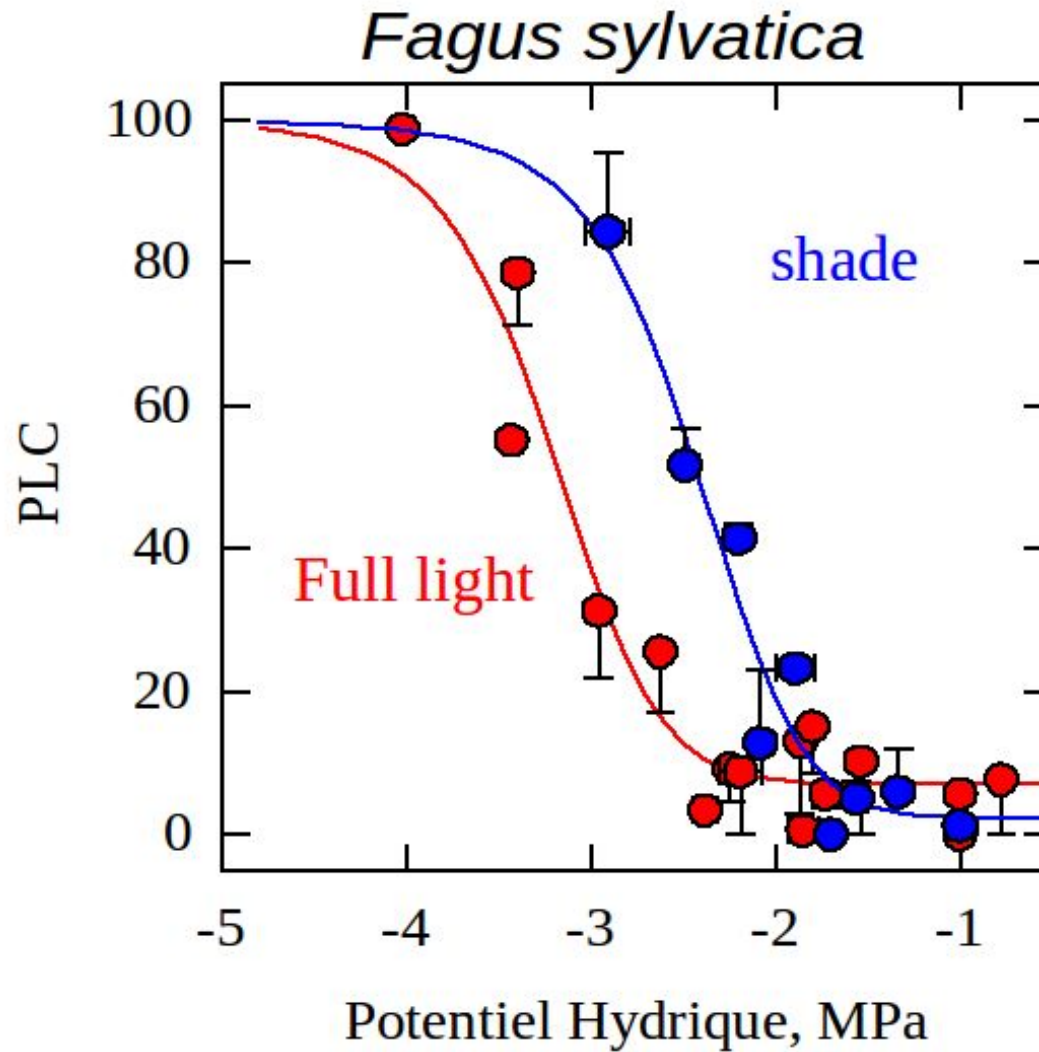
Potentiel hydrique, MPa

Segmentation de vulnérabilité du Noyer



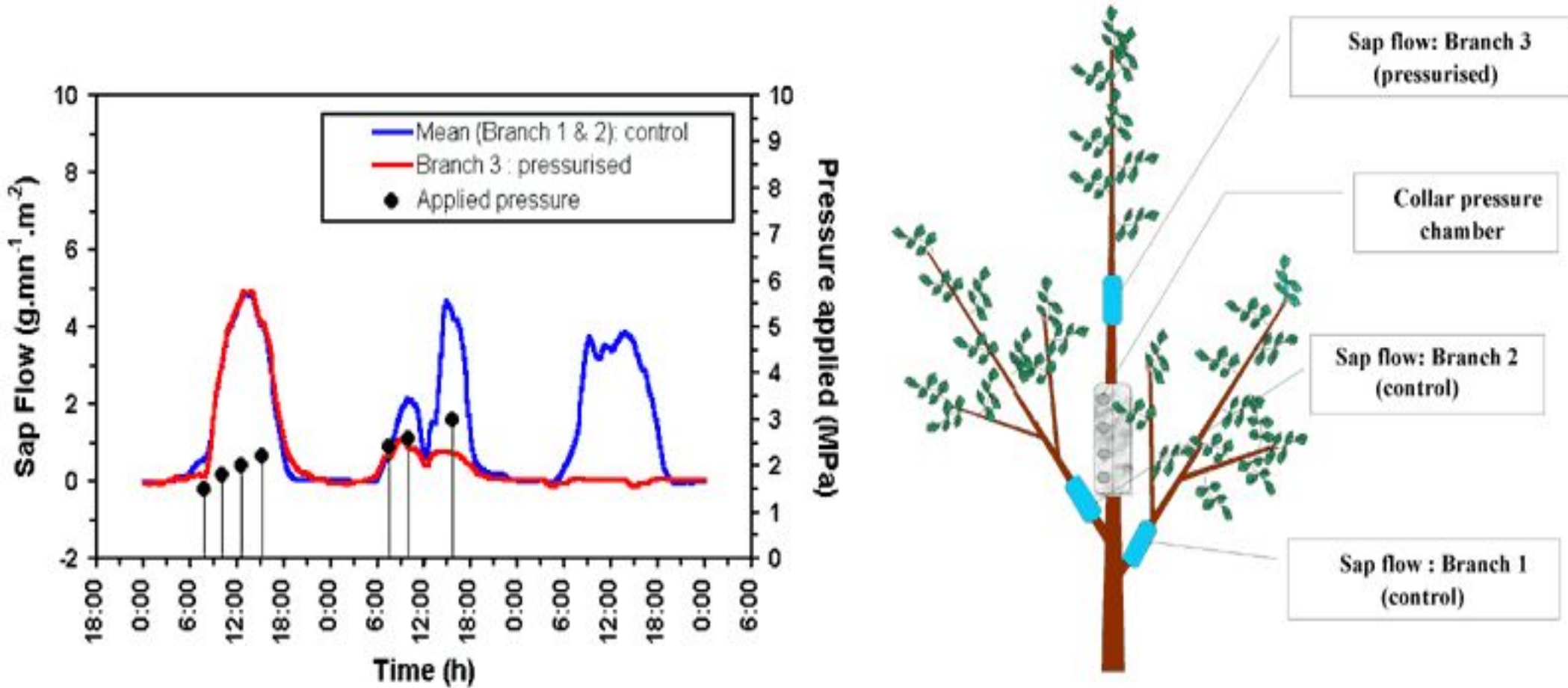
Embolie des pétioles et chute des feuilles

Variabilité phénotypique (effet de la lumière)



3. La cavitation

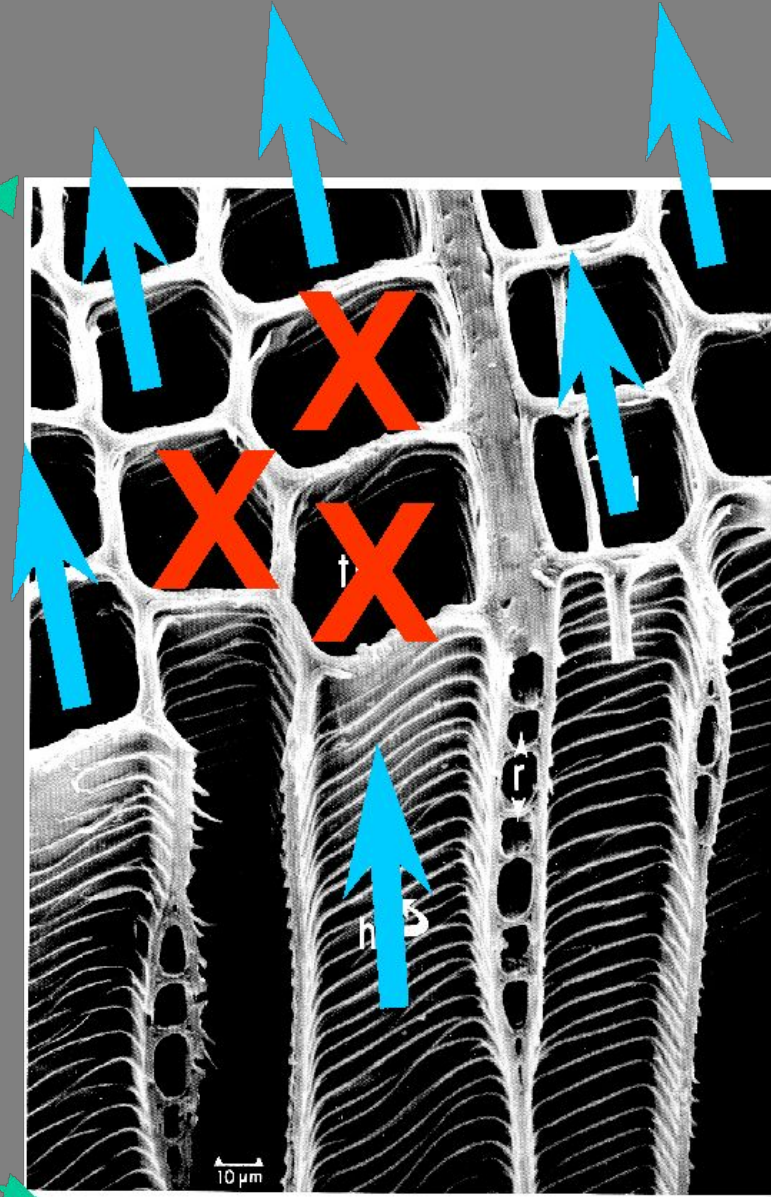
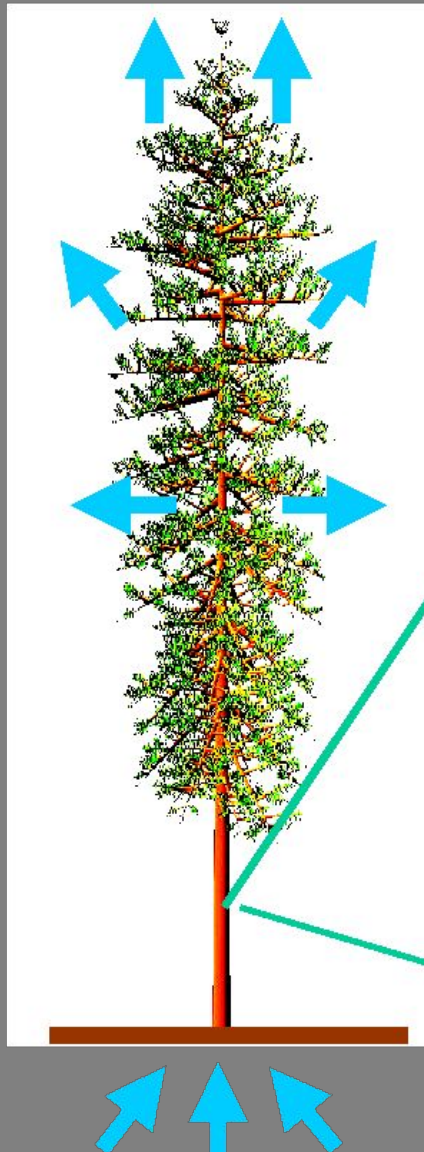
Perte de conductivité hydraulique et conséquences



Le flux de sève diminue après pressurisation du rameau (induction de cavitation) chez le noyer.

3. La cavitation

La cavitation peut affecter la transpiration et la conductance stomatique de l'arbre

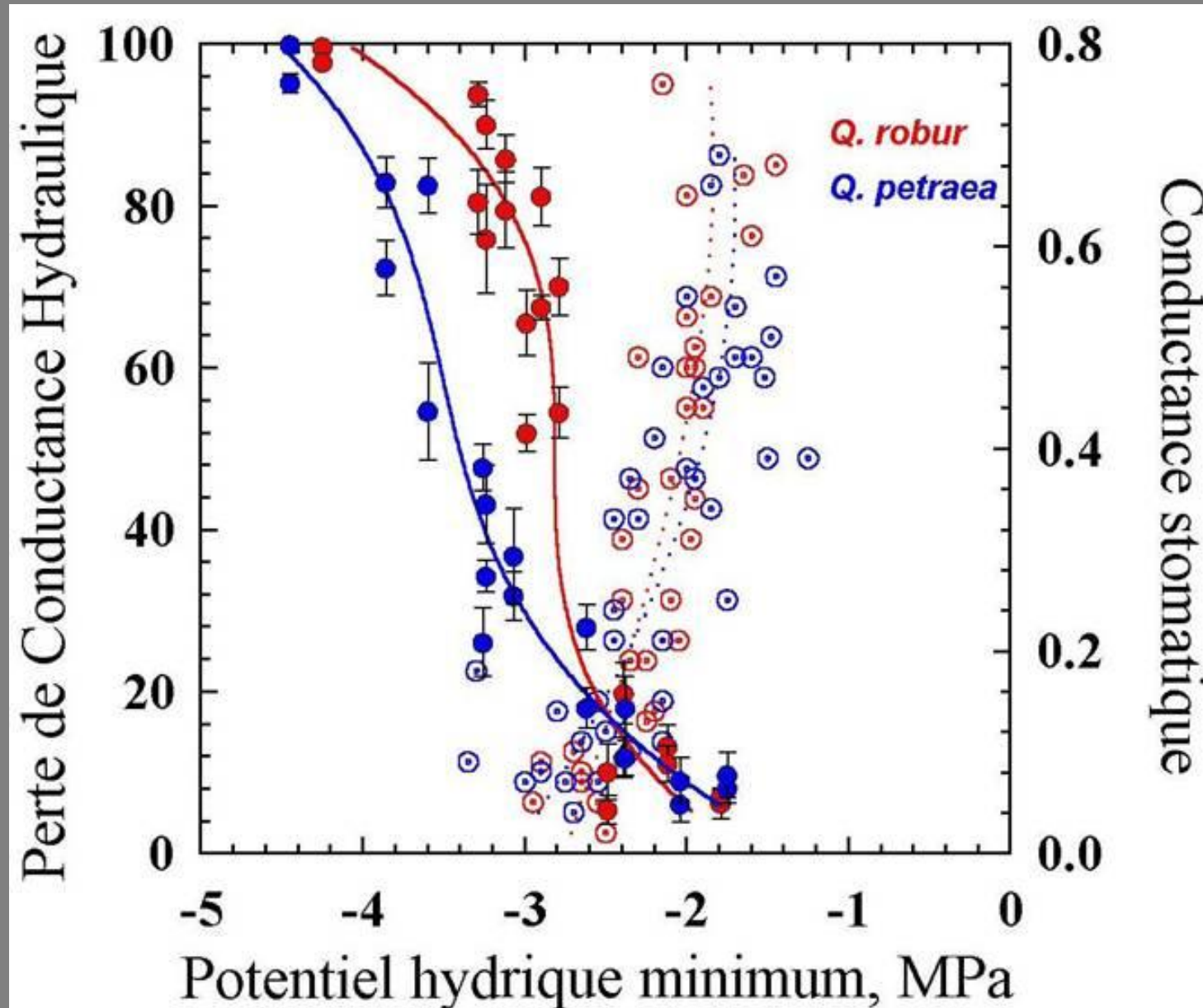


3. La cavitation

e- Prévenir et limiter la cavitation

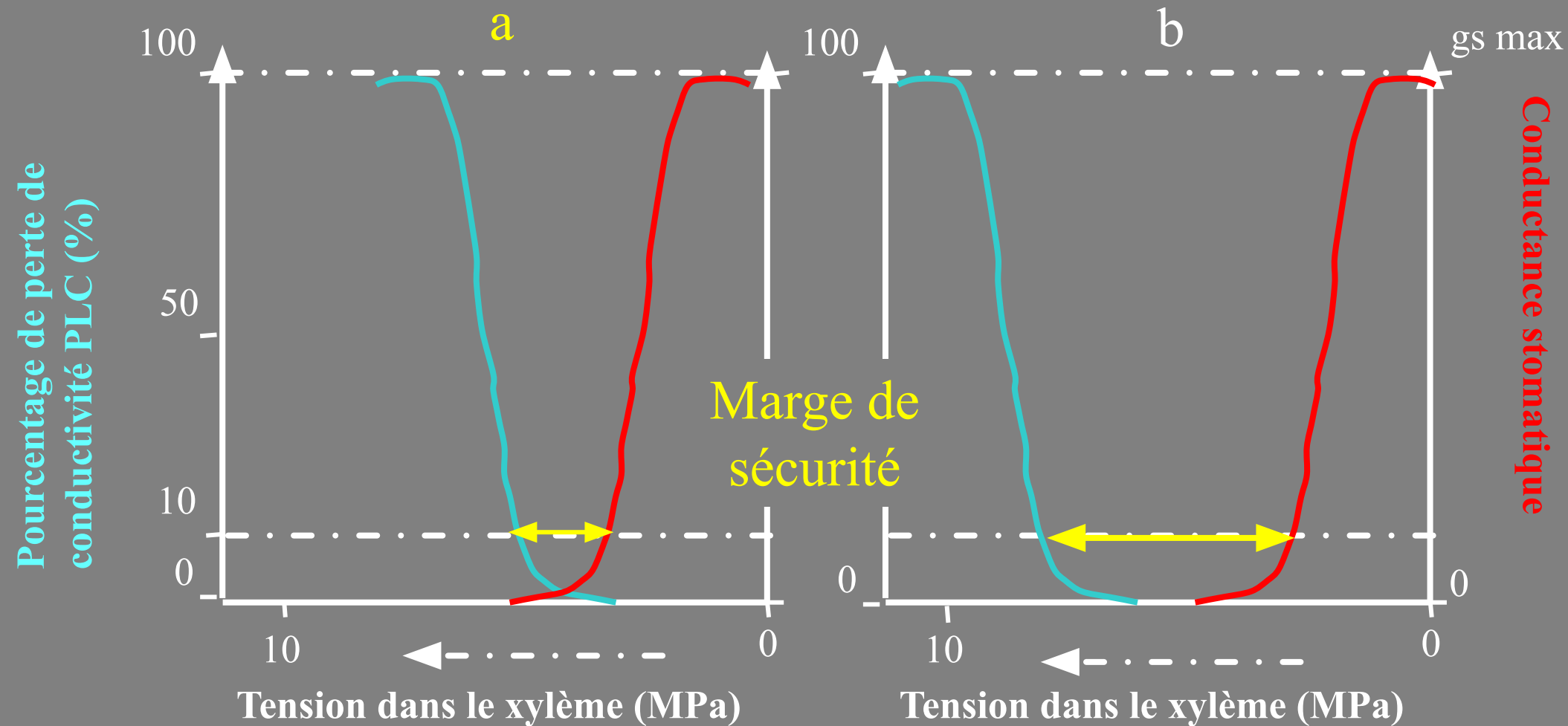
- ❖ **Dispositifs anatomiques qui limitent l'extension :**
 - ramification et compartimentation de l'appareil conducteur d'eau
 - mise en place de nouveaux tubes conducteurs tous les ans
 - architecture hydraulique : goulot d'étranglement
- ❖ **Mécanismes physiologiques :**
 - marge de sécurité : régulation stomatique

Embolie et fermeture stomatique



3. La cavitation

Marge de sécurité



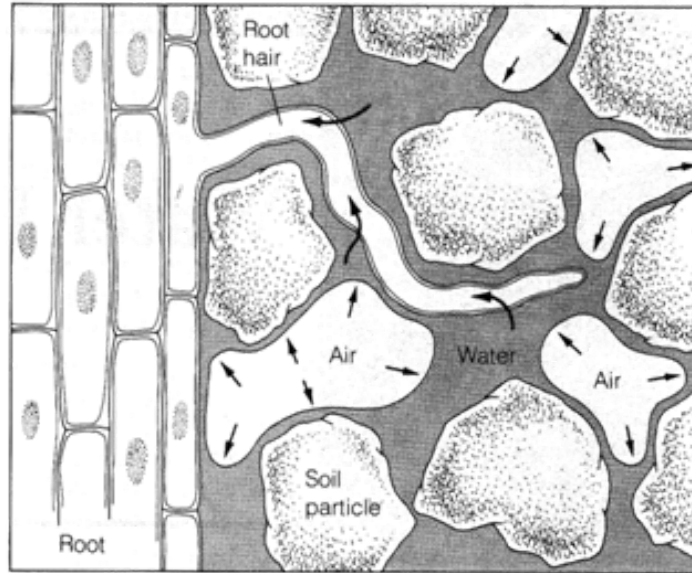
Les arbres fonctionnent à des potentiels proches de leur seuil de cavitation (a). La régulation stomatique intervient avant l'initiation de l'embolie (b).

3. La cavitation

e- Prévenir et limiter la cavitation

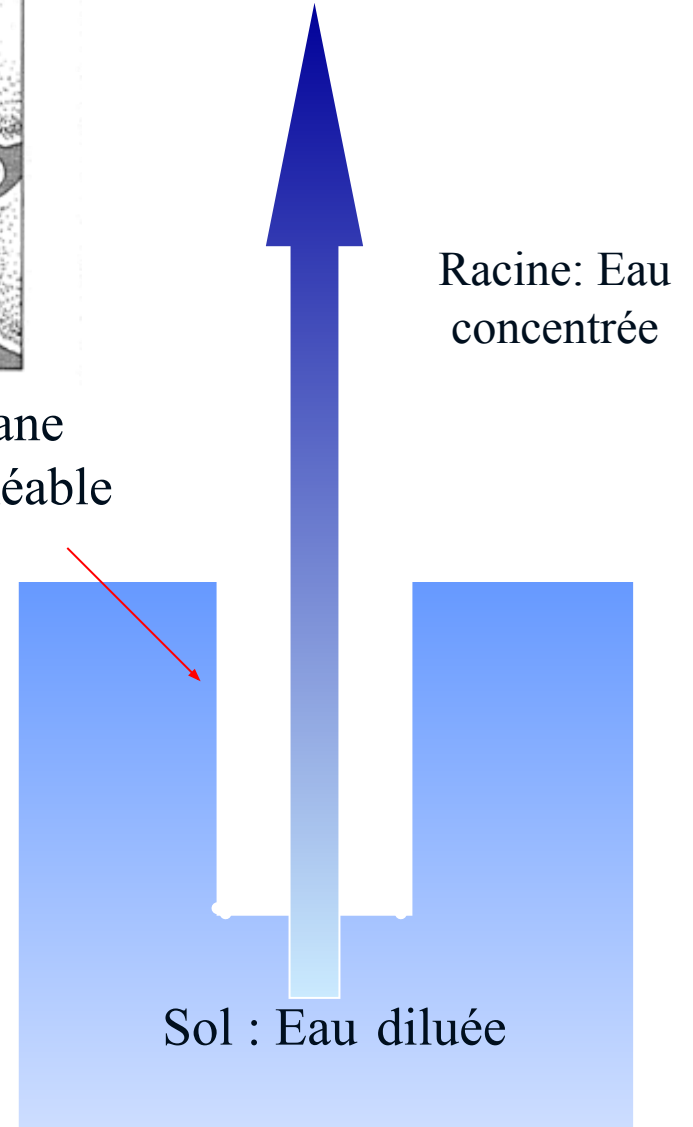
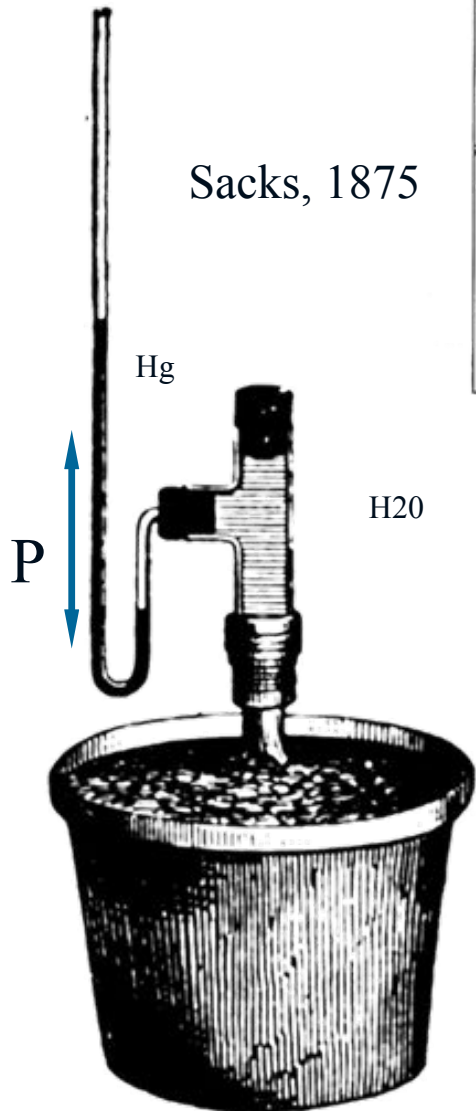
- ❖ **Dispositifs anatomiques qui limitent l'extension :**
 - ramification et compartimentation de l'appareil conducteur d'eau
 - mise en place de nouveaux tubes conducteurs tous les ans
 - architecture hydraulique : goulot d'étranglement
- ❖ **Mécanismes physiologiques :**
 - marge de sécurité : régulation stomatique
 - concentration de la sève chez le noyer
- ❖ **Résorption de l'embolie :**
 - poussée racinaire

Printemps: « poussée racinaire »



Membrane
hémiperméable

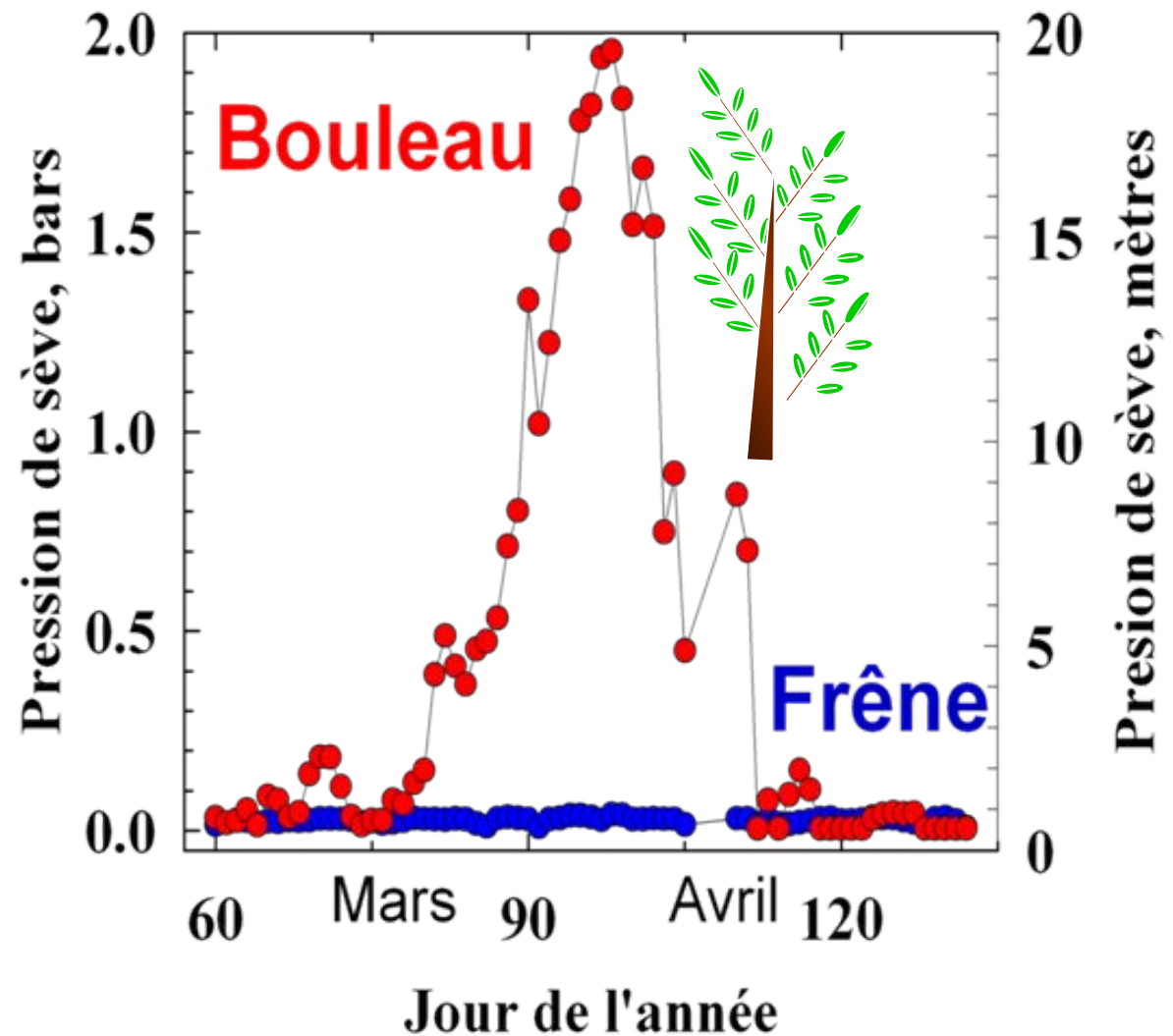
Racine :
osmomètre
Pompe refoulante



Un système vasculaire sous pression au printemps



Manomètre électronique



3. La cavitation

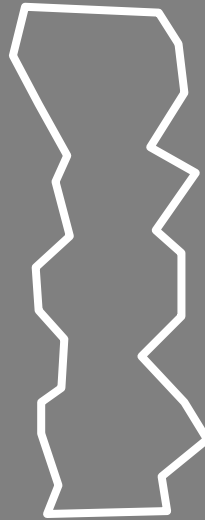
Conclusion

Le risque d'embolie dépend des paramètres suivants :

- ★ les caractéristiques intrinsèques du xylème (vulnérabilité à la cavitation et conductivités hydrauliques) → compromis entre efficacité et sécurité du xylème
- ★ la régulation stomatique
 - risque d'embolie plus ou moins élevé selon l'efficacité du contrôle stomatique

f- Autre Limitation physique au transport de la sève sous tension

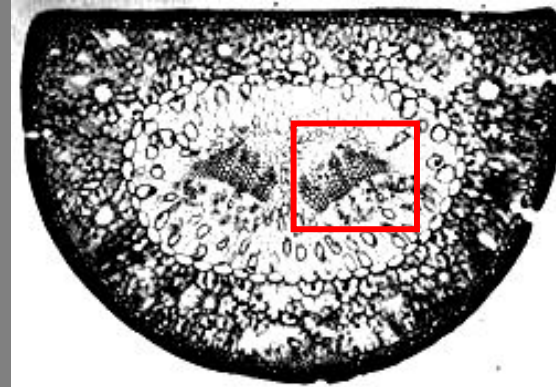
Tensions mécaniques exercées sur les parois



Collapsus des parois

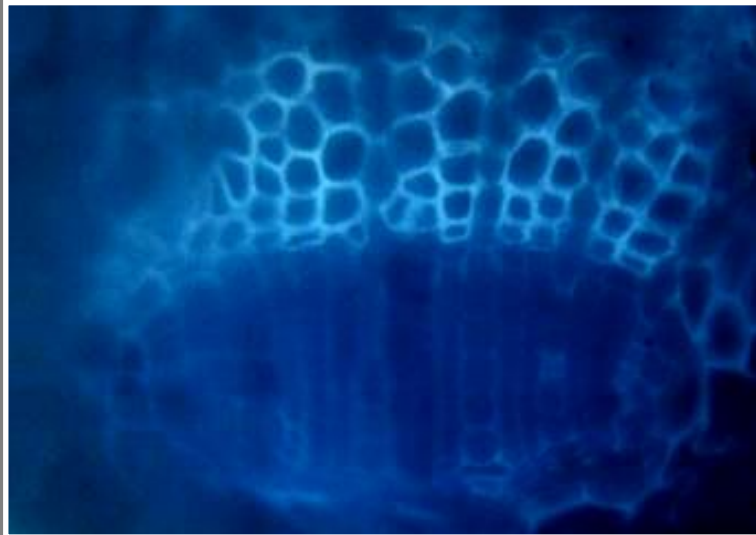
Collapsus vasculaire des arbres:

Implosion de la paroi des vaisseaux conducteurs de sève par l'effet d'une sécheresse



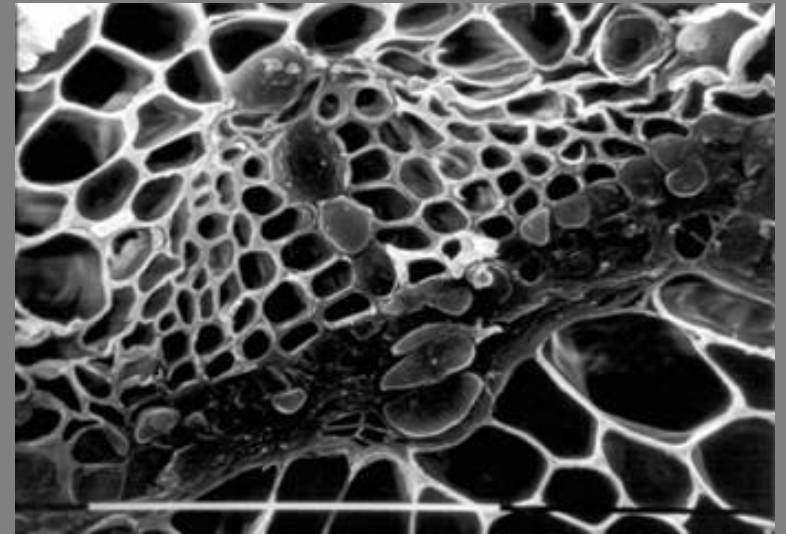
Aiguilles de pin

Microscope epifluorescence

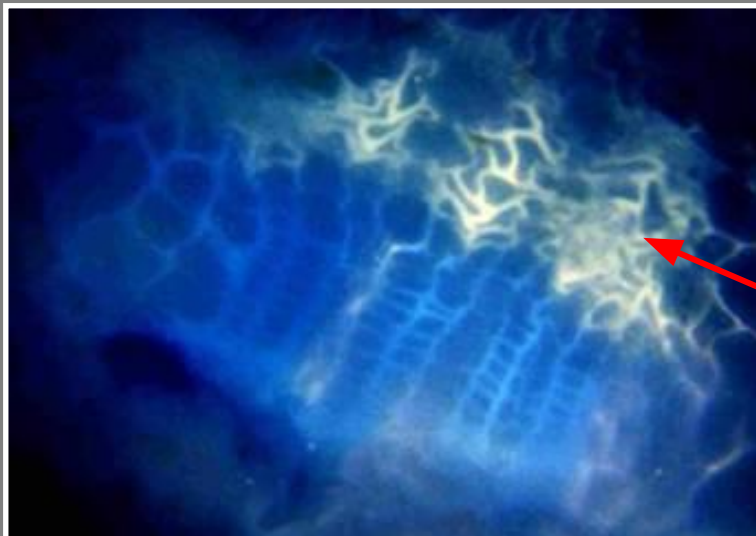


Aiguille hydratée

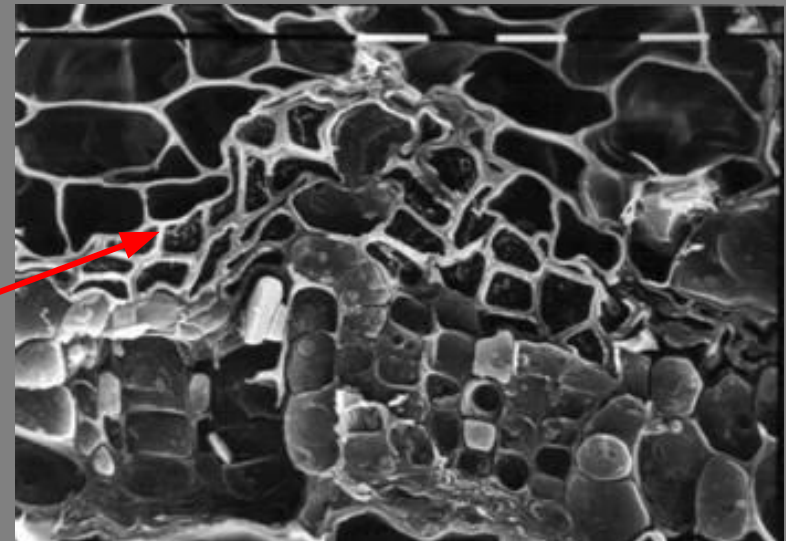
Cryo-SEM



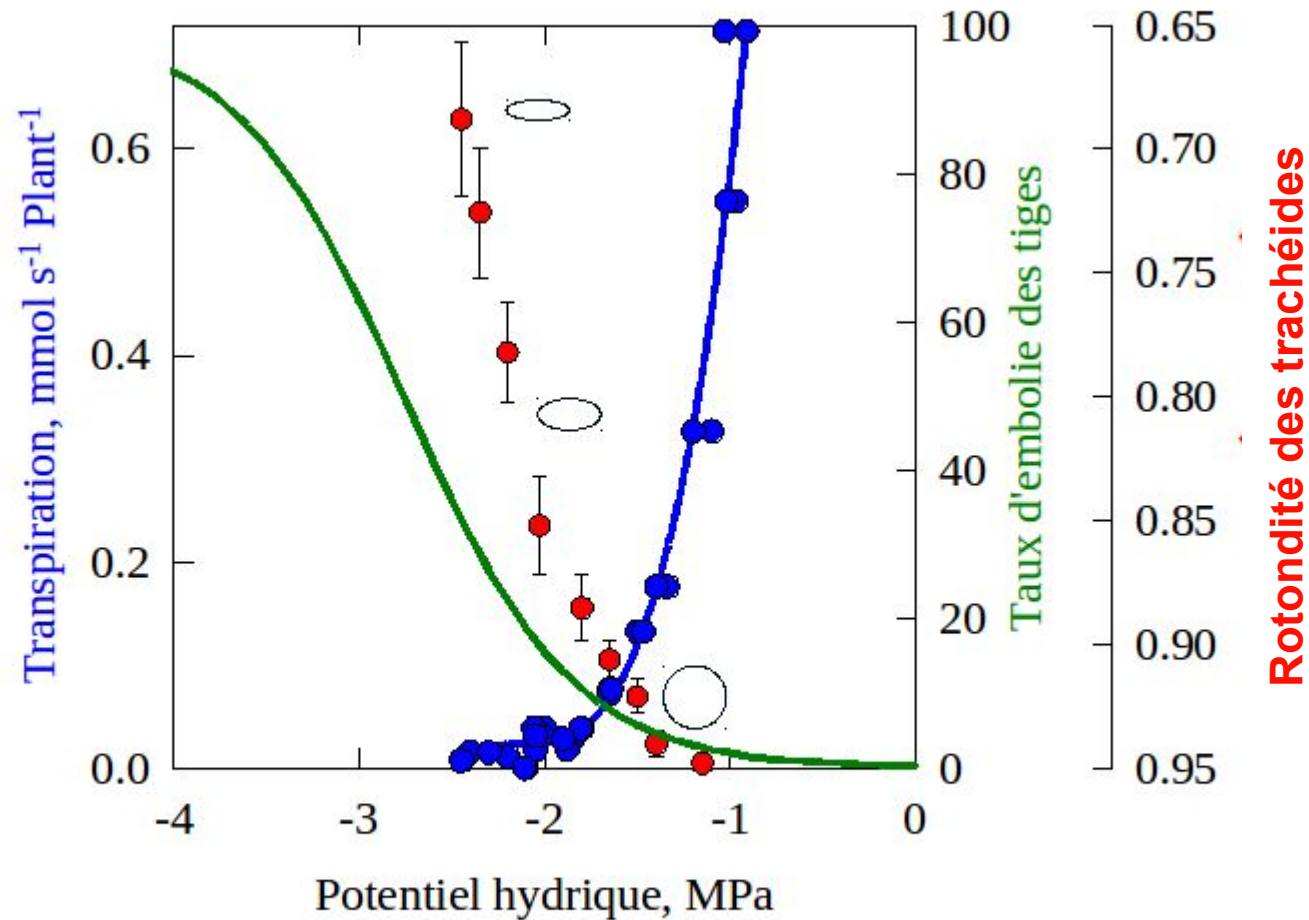
Aiguille déshydratée



Parois vasculaires
collapsées



Caractéristiques hydrauliques du xylème et fonctionnement foliaire



Le collapsus est plus précoce que la cavitation (signal hydraulique?)

VII. Efficience d'utilisation de l'eau

La discrimination isotopique du
carbone

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

a- Définition

❖ L'efficiency d'utilisation de l'eau ou WUE :

est défini au niveau de la feuille comme le rapport entre le taux d'assimilation de CO_2 (A) et le taux de transpiration (E).

❖ WUE est le plus souvent utilisée de façon intégrée dans le temps et au niveau de la plante entière :

Elle se définit alors comme le rapport de biomasse produite et l'eau utilisée lors de la transpiration.

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

a- Définition

- ❖ Estimation de la transpiration (loi de Fick) :

$$E = g_s H_2O * (W_{in} - W_{air})$$

W_{in} et W_{air} étant les fractions molaires de l'eau (mmol mol⁻¹) dans les espaces intercellulaires et dans l'air.

- ❖ Assimilation nette de CO₂ (loi de Fick) :

$$A = g_s CO_2 * (C_{air} - C_i)$$

C_{air} et C_i étant les fractions molaires en CO₂ dans l'air et les espaces intercellulaires.

7. L'Effizienz d'utilisation de l'eau

$$WUE = \frac{A}{E} = \frac{(C_{\text{air}} - C_i)}{1.6 \cdot (W_{\text{in}} - W_{\text{air}})}$$

$$WUE_i = \frac{A}{g_s} = \frac{(C_{\text{air}} - C_i)}{1.6}$$

La mesure directe de WUE est très difficile, voire impossible

Or **les isotopes stables du carbone** permettent une estimation de WUE

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

b- La discrimination isotopique du carbone

Pour 100 atomes de carbone :

98.89 sont des ^{12}C 1.11 sont des ^{13}C

La proportion respective des deux éléments est définie par le rapport isotopique, R.

R est le rapport molaire :

$$R = \frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}}$$

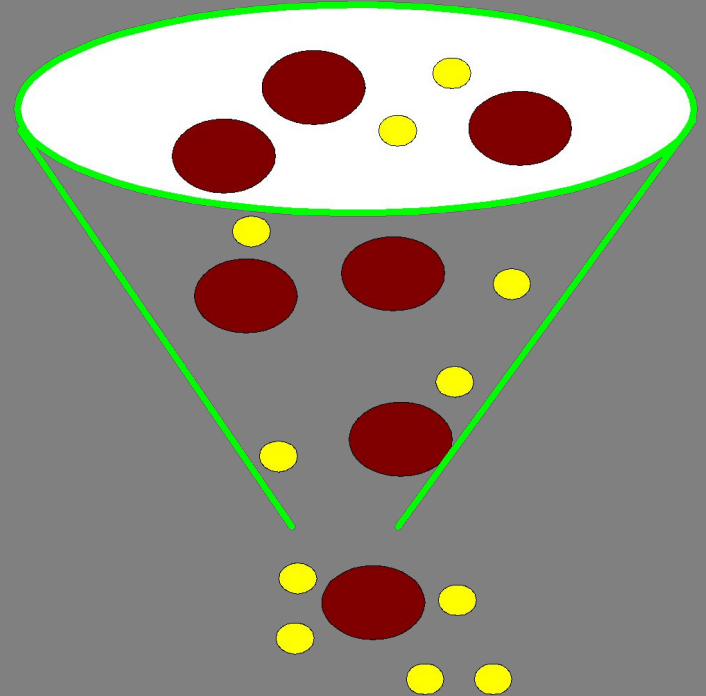
7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

La composition isotopique, δ (‰) d'un composé est calculée par rapport à un standard prédéfini (Pee Dee Belemnite, PDB) :

$$\delta = \frac{(\mathbf{R}_{\text{échantillon}} - \mathbf{R}_{\text{standard}})}{\mathbf{R}_{\text{standard}}}$$

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

Le rapport R change durant les processus physiques et biologiques : il y a une discrimination



Le carbone des plantes possède toujours moins de C^{13} que le standard (Pee Dee Belemnite, PDB), donc la $\delta^{13}C$ des plantes est toujours négative

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

La composition isotopique, δ (‰) d'un composé est calculée par rapport à un standard prédéfini (Pee Dee Belemnite, PDB) :

$$\delta = \frac{(\mathbf{R}_{\text{échantillon}} - \mathbf{R}_{\text{standard}})}{\mathbf{R}_{\text{standard}}}$$

La discrimination isotopique, Δ (‰) est la différence entre la source de carbone (atmosphère) et le produit étudié (plante) :

$$\Delta = \frac{(\delta_{air} - \delta_{\text{échantillon}})}{1 + \delta_{\text{échantillon}}} = \delta_{air} - \delta_{\text{échantillon}}$$

Physiological basis of carbon isotope studies in plants

The two stable carbon isotopes (^{13}C and ^{12}C) occur in the molar ratio of 1:99 in the atmosphere. However, plants with C_3 photosynthetic pathway generally contain proportionally less ^{13}C than does the air (Farquhar *et al.*, 1989). Indeed, their typical $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ molar ratio is about 1:91. Nowadays, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios are usually determined by mass spectrometry and referred to the PeeDee Belemnite (PDB) standard, as $\delta^{13}\text{C}$ values:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] * 1,000,$$

where R stands for the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio. On this basis, present carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) in air is about -8‰ , whereas typical C_3 leaf composition becomes -29‰ . In many plant physiological studies, carbon isotope discrimination (Δ) is calculated as follows (Farquhar *et al.*, 1989):

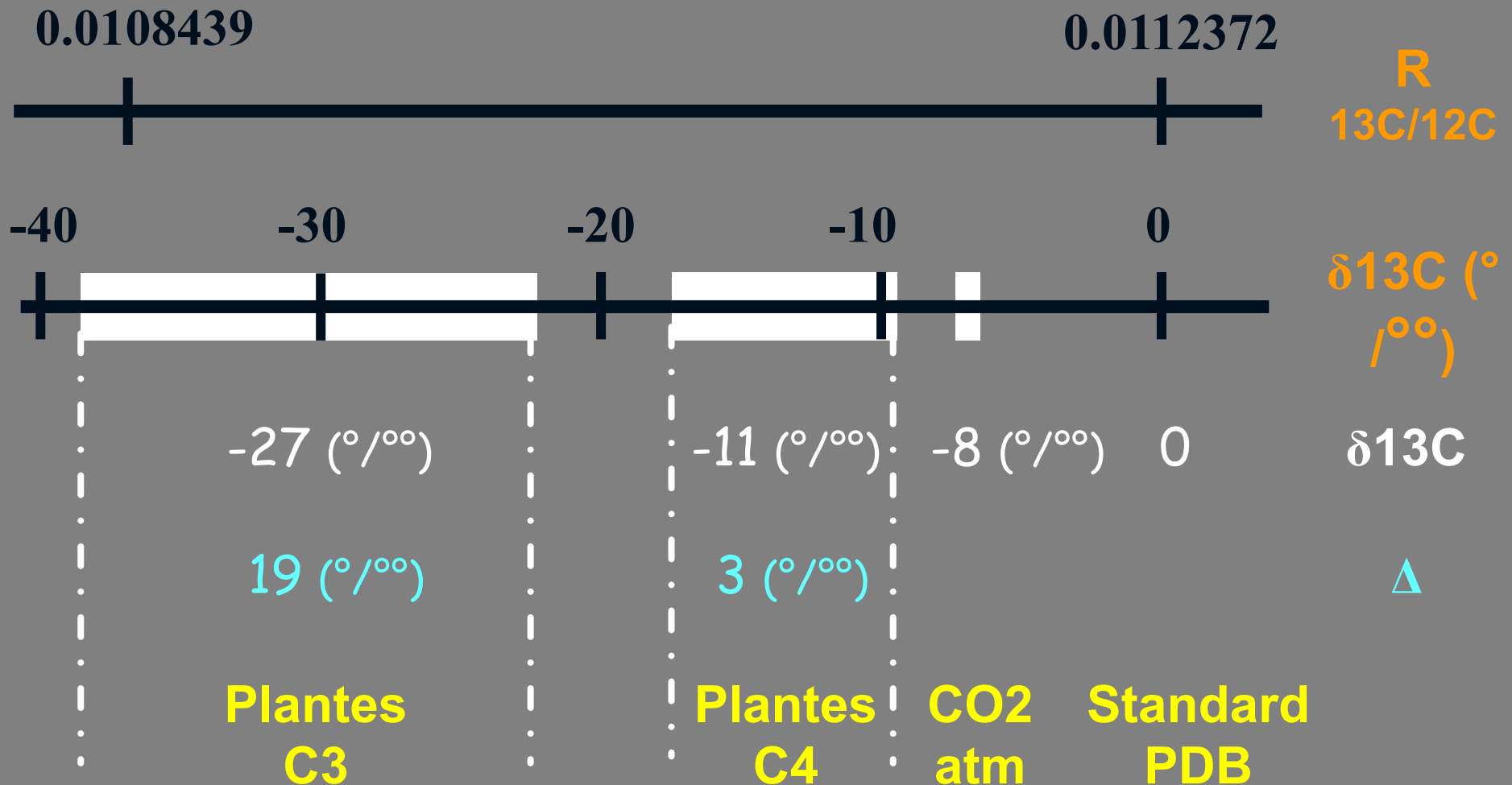
$$\Delta(\text{‰}) = \frac{\delta_a - \delta_p}{1 + \delta_p},$$

where δ_a and δ_p refer to air and plant composition, respectively. This parameter reflects the amount in which the heavier isotope ^{13}C is discriminated respect the lighter ^{12}C during the physical and chemical processes involved in the synthesis of plant organic matter (Farquhar *et al.*, 1989). The main factors determining Δ in C_3 plants are diffusion in the air (including the boundary layer and the stomata) and carbon fixation by the carboxylating enzyme ribulose biphosphate carboxylase (RuBisCO). Among the various models developed to describe isotopic discrimination in photosynthesis, the most extensively used is that of (Farquhar *et al.*, 1982):

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

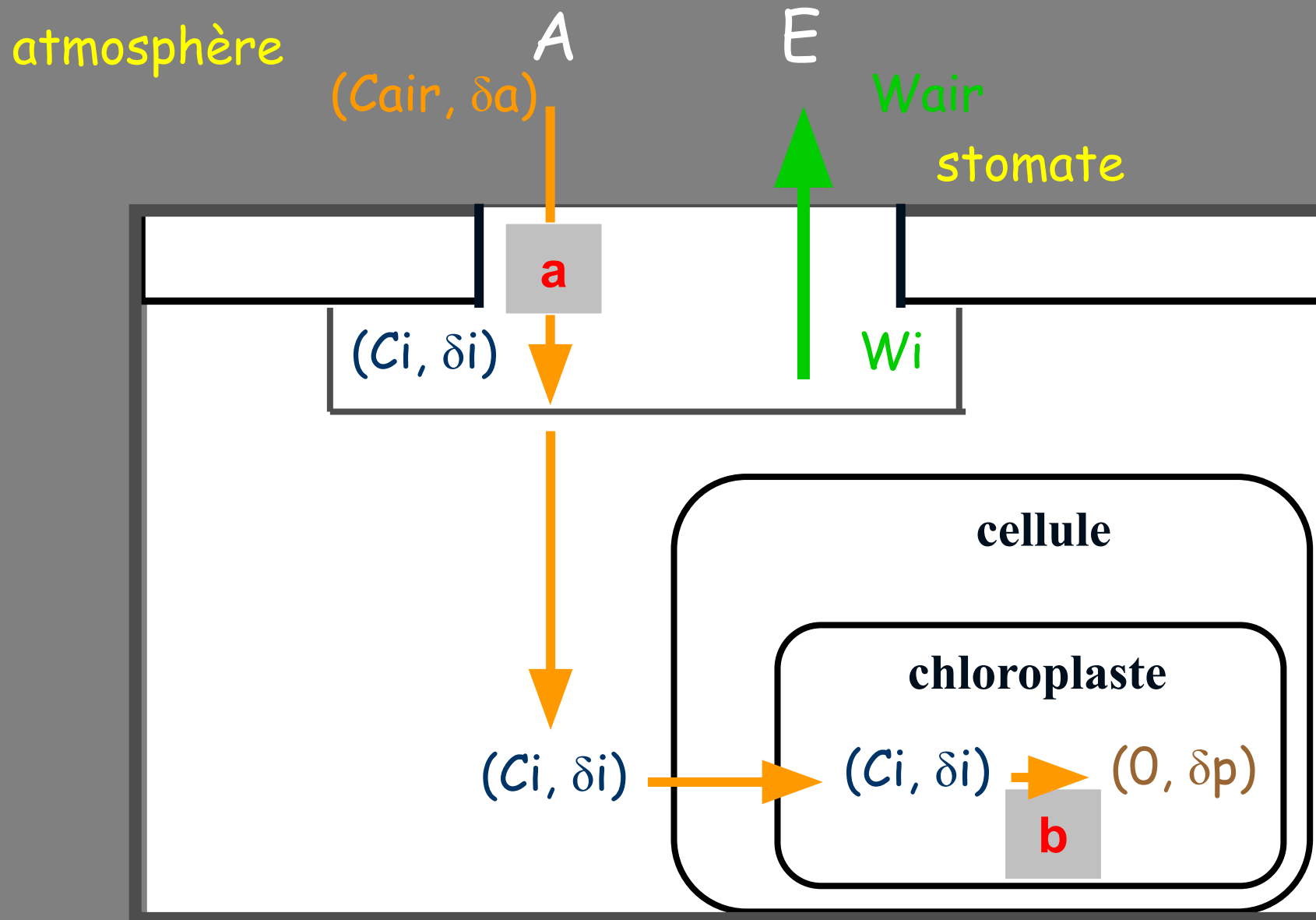
Caractéristiques isotopiques des végétaux C3 et C4

Enrichissement en ^{13}C 





7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

Modèle de discrimination isotopique chez les plantes en C3



7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

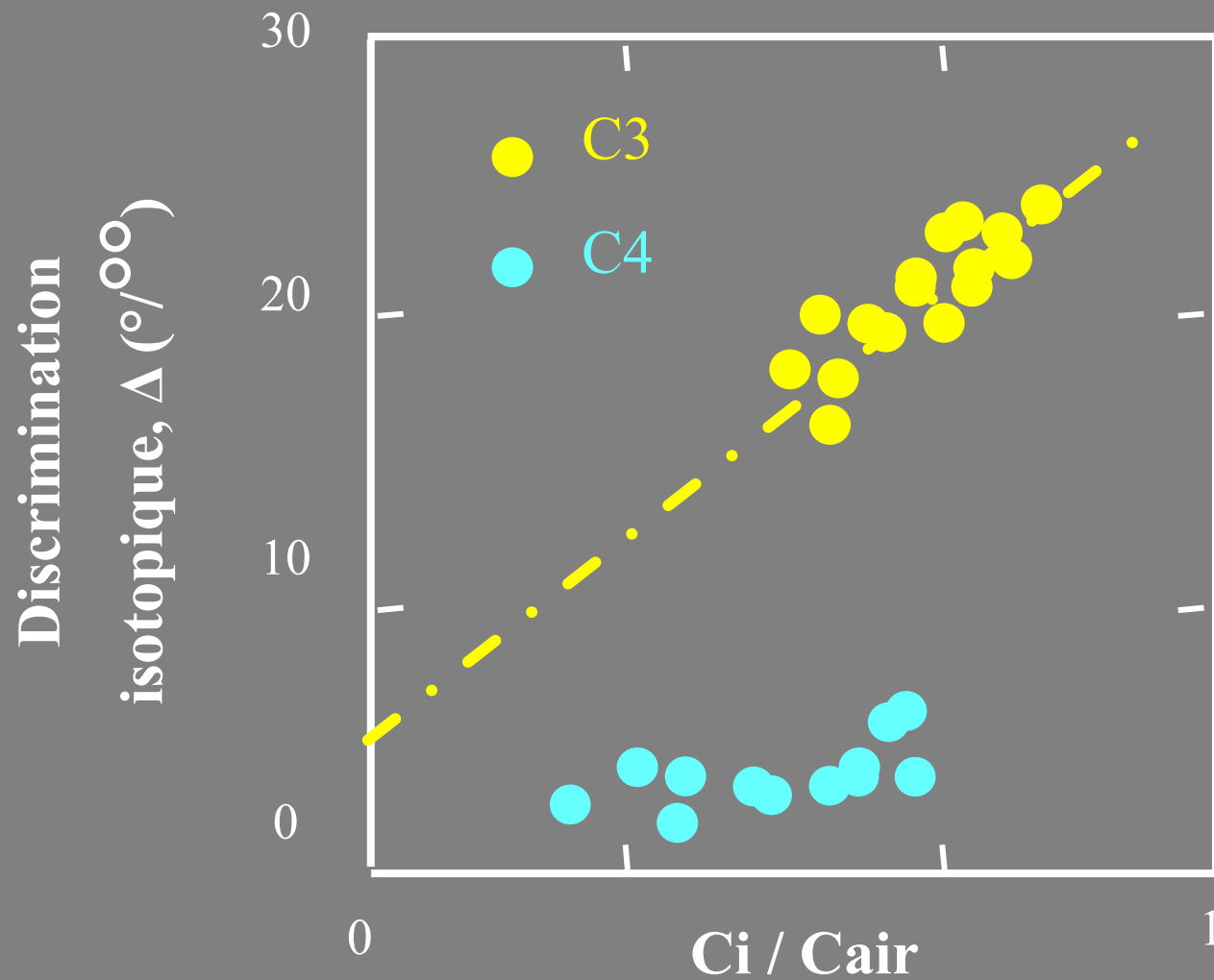
Modèle de discrimination isotopique du carbone chez les plantes

- ✓ modèle proposé par Farquhar *et al.* en 1982
- ✓ deux processus de discrimination contre le $^{13}\text{CO}_2$ considérés :
 -  - la diffusion du CO_2 à travers les stomates $\rightarrow a$.
 -  - la carboxylation du CO_2 $\rightarrow b$.
- ✓
$$\Delta = a + (b - a) * C_i/C_{air}$$

$a = 4.4 \text{ ‰}$ et $b = 27.0 \text{ ‰}$

7. L'Effizienz d'utilisation de l'eau

Relations vérifiées expérimentalement



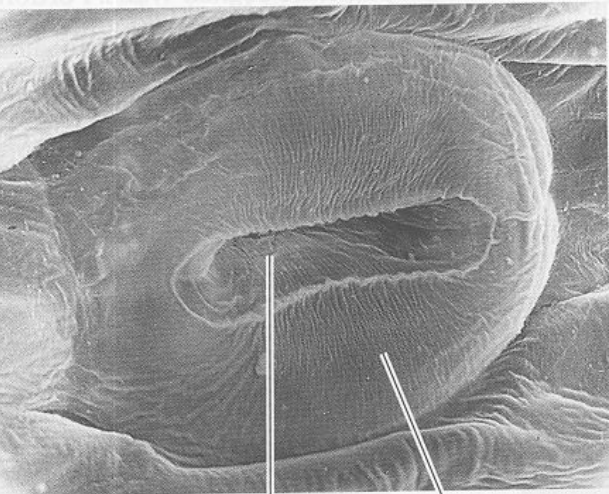
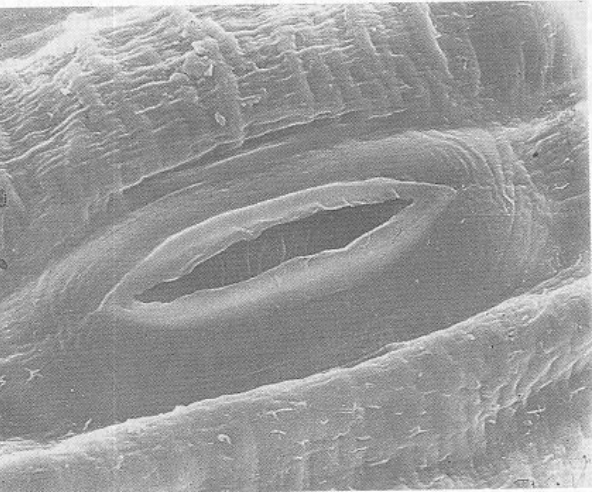
Quand et comment varie ci/ca?

Diffusion

Ambient [CO₂] (C_a)

H₂O

Couche limite



c)

Stomatal pore Guard cell

Stomate

C_a=380ppm

C_i=260ppm

Internal [CO₂] (C_i)

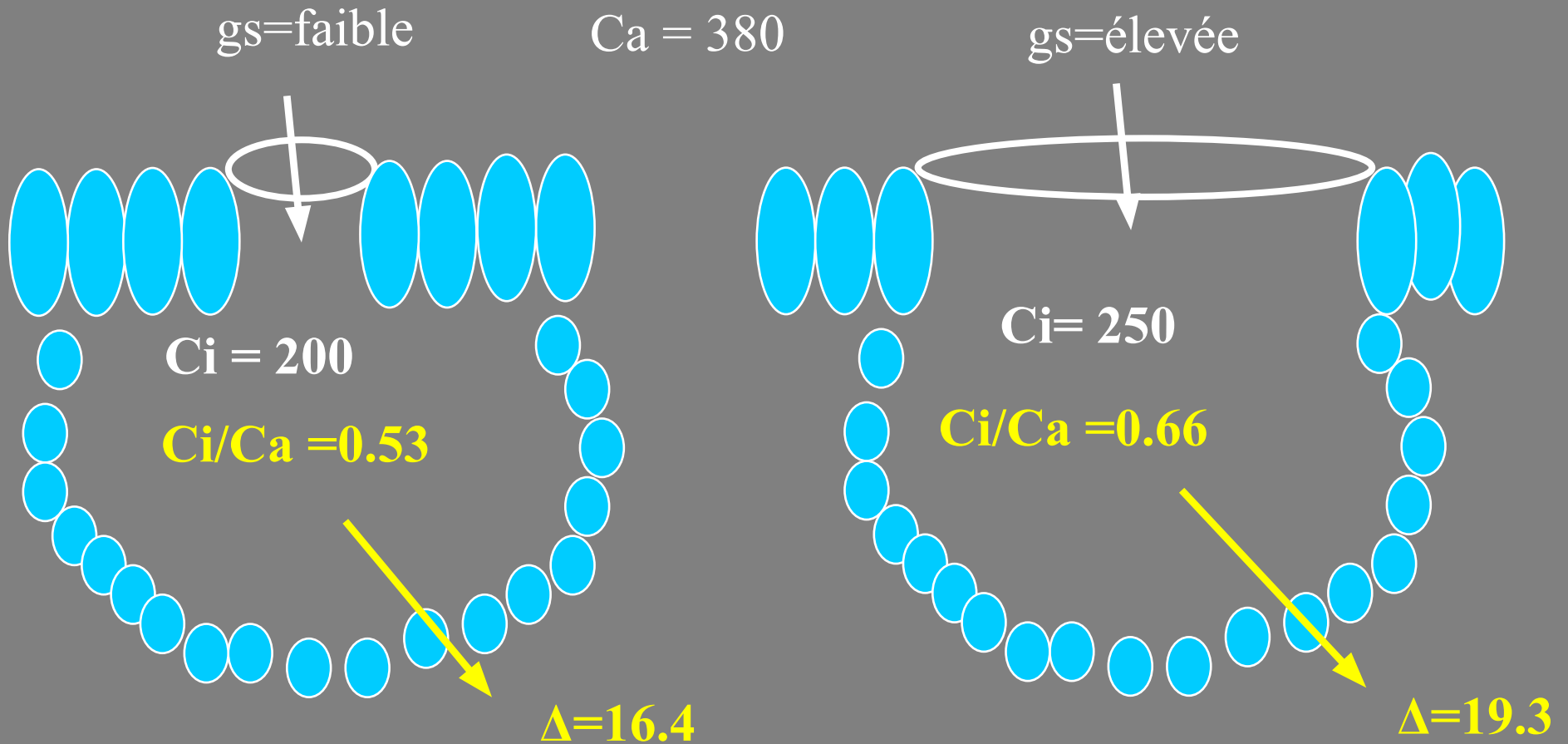
Assimilation by RuBP Carboxylase

Quand la conductance stomatique est élevée, comparée à l'activité de la rubisco, c_i/c_a est grand

Quand la conductance stomatique est faible, comparée à l'activité de la rubisco, c_i/c_a est petit

Exemple de faible et de fort gs

Rappel; $A = g (Ca - Ci)$, $\Delta = a + (b - a) * Ci / Ca$



(This example assumes A is the same for both cases)

7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

Relation entre discrimination isotopique et WUE

✓ la relation est possible grâce au rapport C_i/C_{air}

$$WUE_i = \frac{A}{g_s} = \frac{(C_{air} - C_i)}{1.6}$$

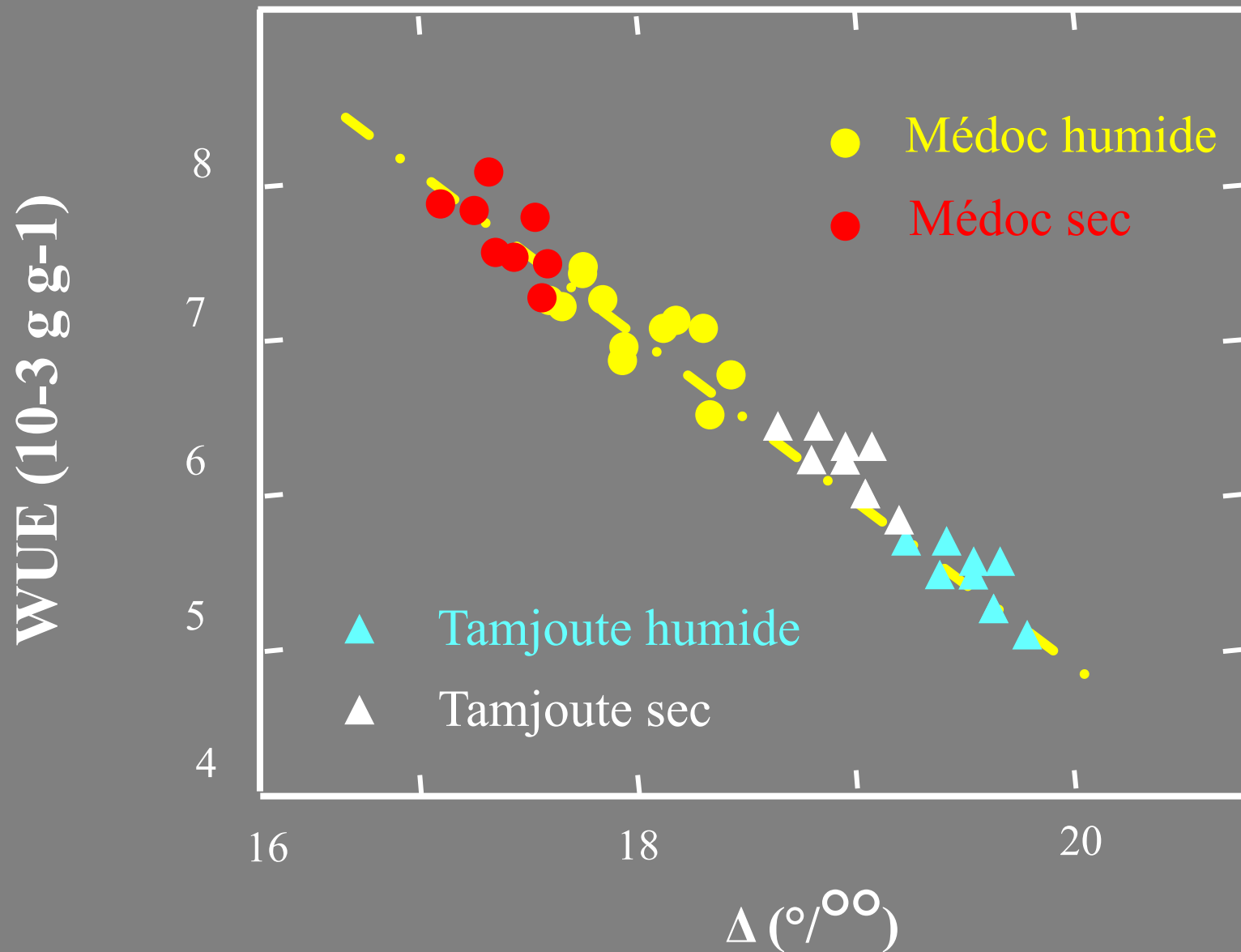
$$\Delta = a + (b - a) * C_i/C_{air}$$

Equation à retrouver en TD ou chez vous

$$WUE_i = \frac{A}{g_s} = \frac{C_{air}}{1.6} \times \frac{(b - \Delta)}{(b - a)}$$

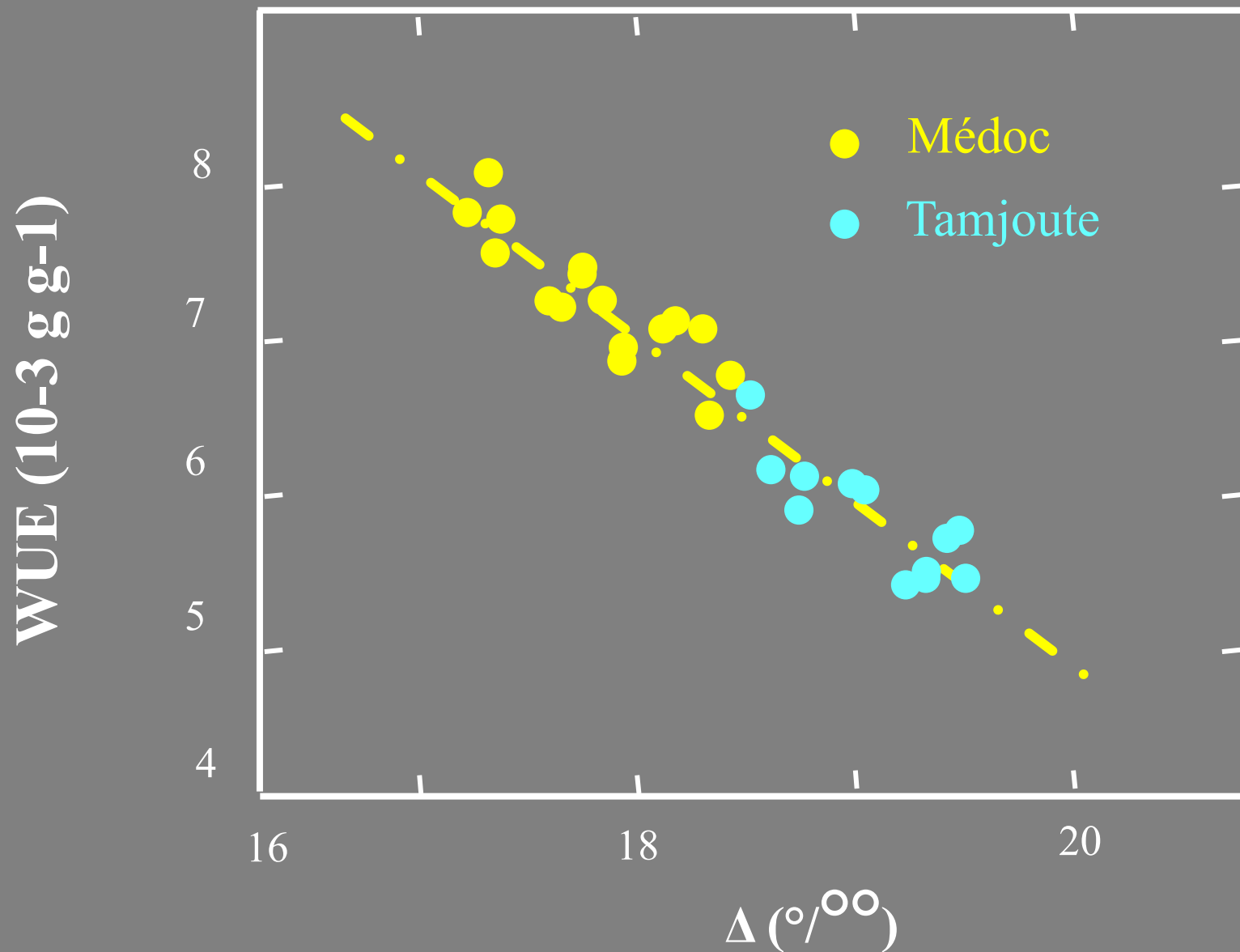
7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

Application : sur des provenances de Pin maritime



7. L'Efficiency d'utilisation de l'eau

Application : sur des provenances de Pin maritime

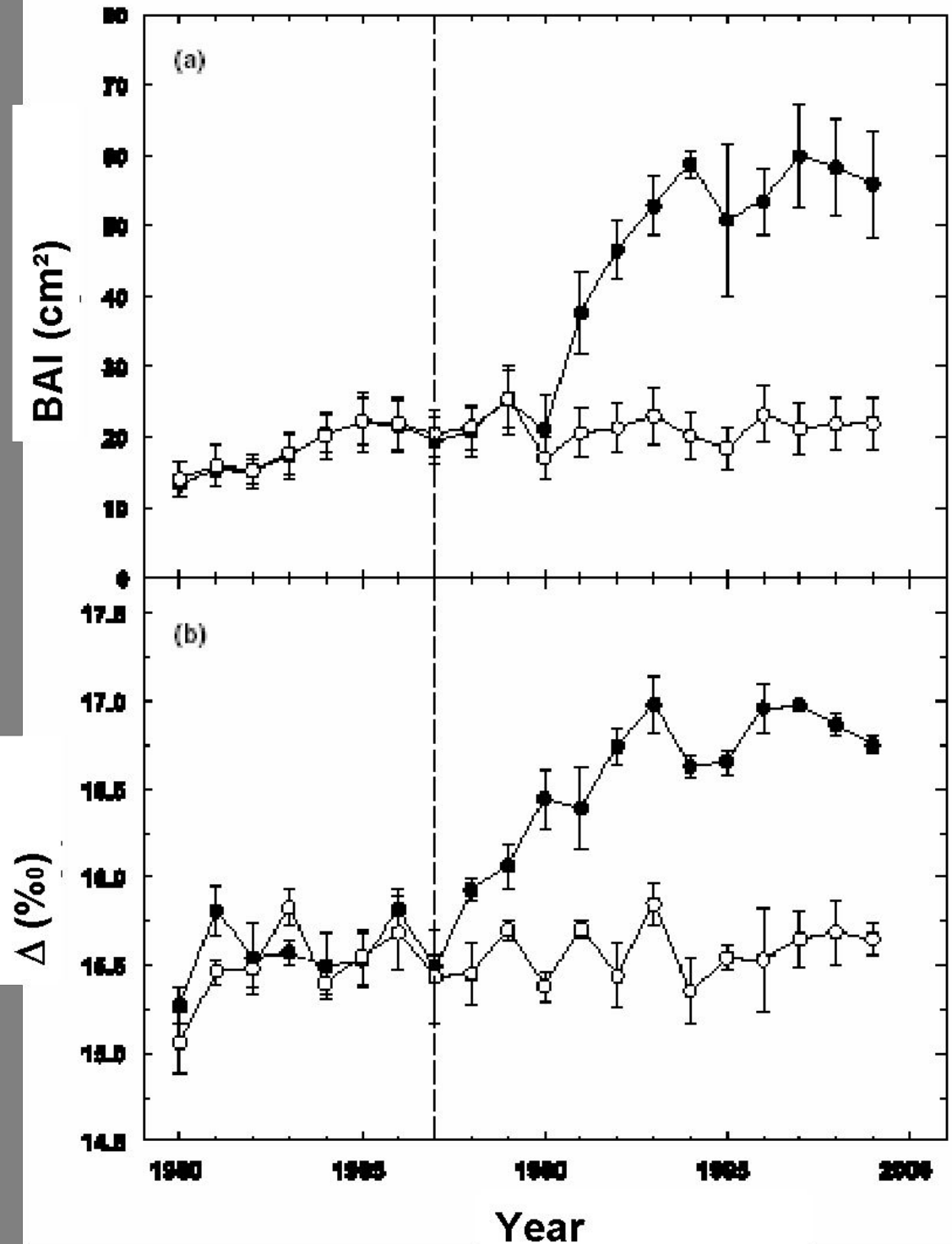


Croissance et discrimination isotopique chez *Pinus ponderosa* (McDowell et al. 2003 *Plant, Cell and Environment*)

- la lumière disponible ne change pas après l'éclaircie

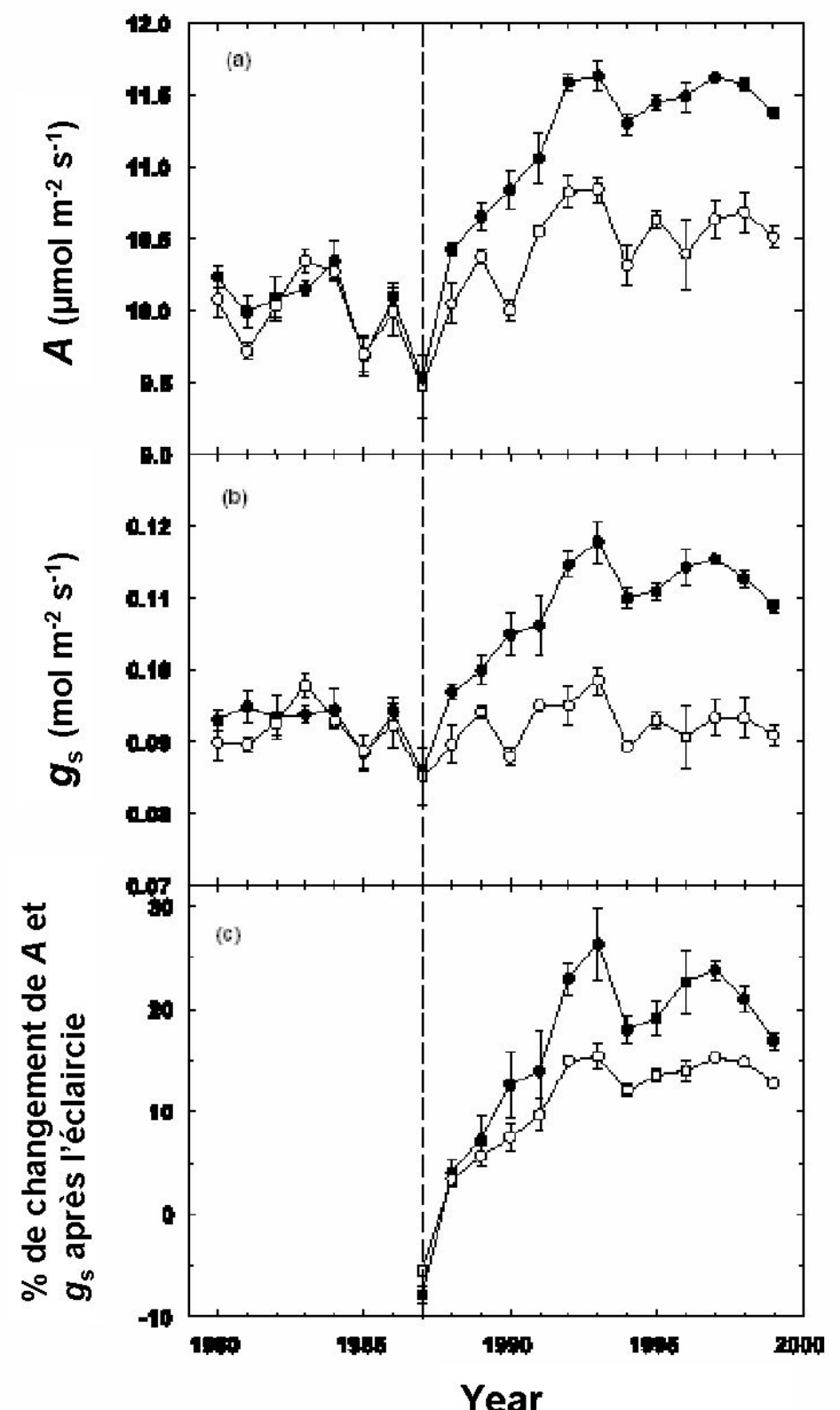
BAI = Basal area increment

Δ = isotopic discrimination



Croissance et discrimination isotopique chez *Pinus ponderosa* (McDowell et al. 2003 *Plant, Cell and Environment*)

Figure 2 : (a) Assimilation et (b) conductance stomatique mesurées dans la parcelle témoin (point blanc) et la parcelle éclaircie (point noir). (c) Pourcentage de changement de l'assimilation (A ; point blanc) et de la conductance stomatique (g_s ; point noir) dans la parcelle éclaircie par rapport aux valeurs mesurées avant l'éclaircie effectuée en 1987.



VIII. Limitation des arbres en hauteur

Hypothèse de limitation hydraulique

Pourquoi les arbres sont-ils limités en hauteur?

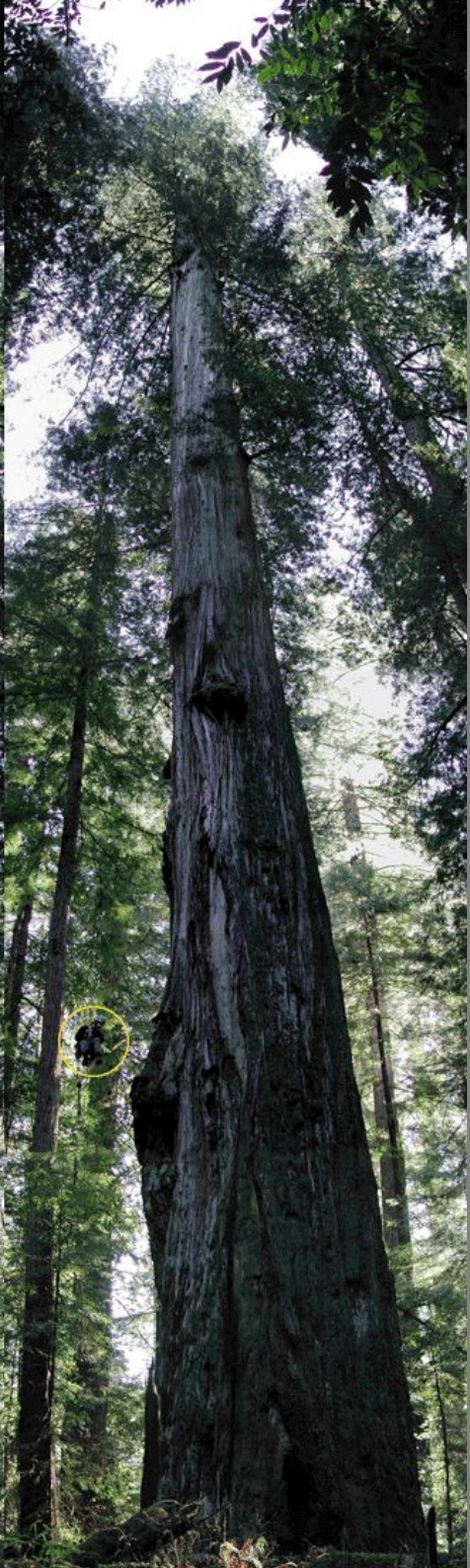
Le Pin maritime atteint 30 m de haut à 50 ans et 32 m à 90. Il ne semble plus grandir au delà de cette hauteur.



Pourquoi les arbres sont-ils limités en hauteur?

Hypothèse de limitation hydraulique proposée par Ryan and Yoder en 1997 (Ryan and Yoder 1997 Bioscience).

Figure 1. Stratosphere Giant, the tallest known living tree, 112.34 m (368' 7"), located in Humboldt County, California. Note researcher descending (circled in yellow). Photo by Thomas B. Dunklin.



H5 : Contraintes hydrauliques

“I would fain die a dry death.” William Shakespeare, The Tempest Act i. Sc.1

Pin maritime de 10 ans, 8 m



Pin maritime de 54 ans, 32 m



Hauteur → Difficulté à transporter l'eau jusqu'aux feuilles, induisant une fermeture stomatique, une baisse de photosynthèse et de productivité, quand l'arbre approche de sa taille maximale.

Comment tester l'hypothèse de limitation hydraulique ?

$$F = K_L * \Delta\Psi$$

✂ jeune arbre

VPD = 3kPa

gs=100
AL: AS=90

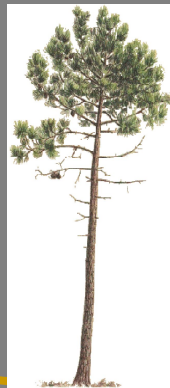
F=0.7

homéostasie

$\Psi_{min} = -4$

$\Delta\Psi = -3.5$

KL=0.2



$\Psi = -0.5$

Sol

✂ vieil arbre

VPD = 3kPa

Réduction de la transpiration

F=0.35

gs=50
AL: AS=20

$\Psi_{min} = -7.5$

$\Delta\Psi = -3.6$

KL=0.1



$\Psi = -0.5$

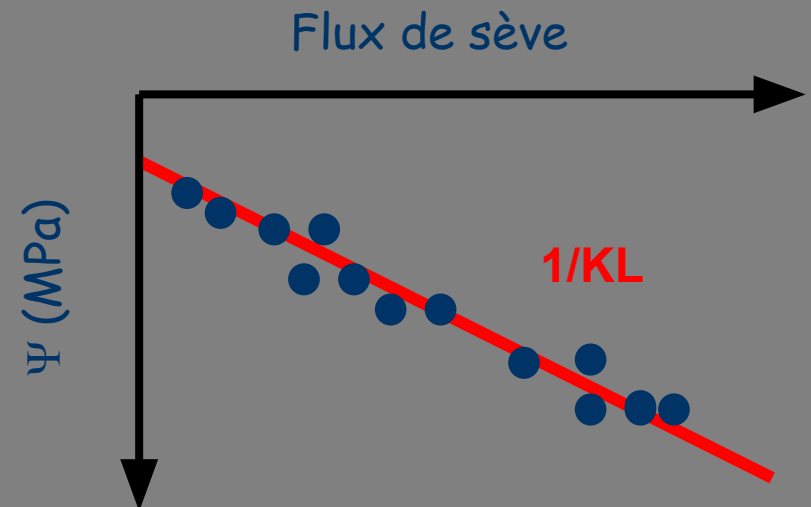


Estimation de la transpiration et de la conductance spécifique foliaire

Estimation de la conductance hydraulique à partir de :

- 📁 mesures de densité de flux de sève en continu (capteur de flux de sève)
- 📁 cinétiques journalières de mesures de potentiel hydrique foliaire (chambre à pression)

✂ Estimation de la conductance spécifique foliaire, K_L par régression linéaire



Déclin de la conductivité hydraulique foliaire

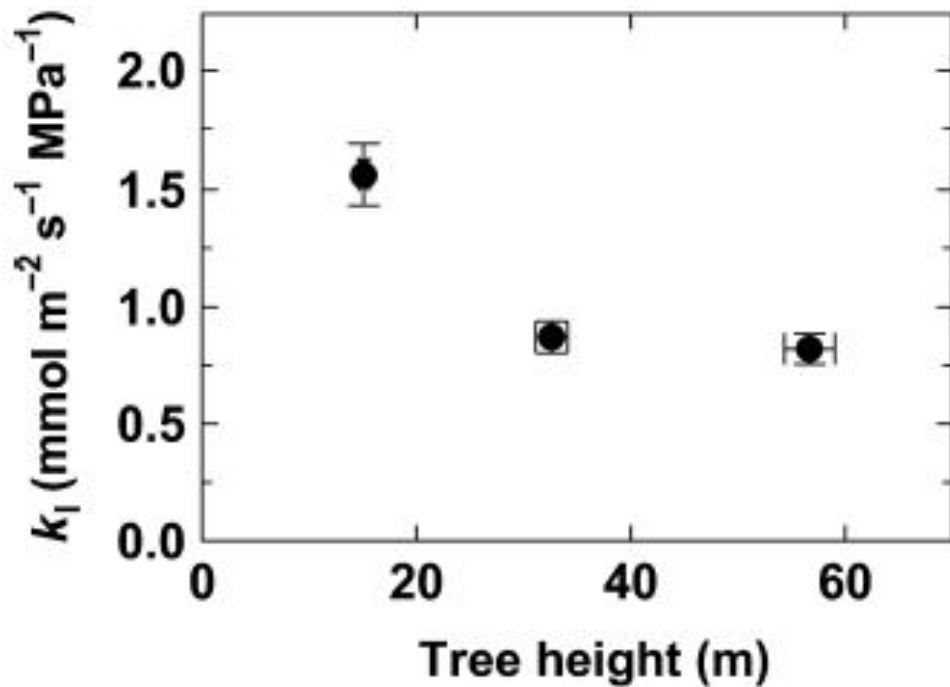


Figure 4. Leaf-specific hydraulic conductance (k_l) versus tree height for Douglas-fir trees. Values are mean measured k_l averaged between July, August and September 1999. Foliage was the sample unit and bars are standard errors.

McDowell et al. 2002

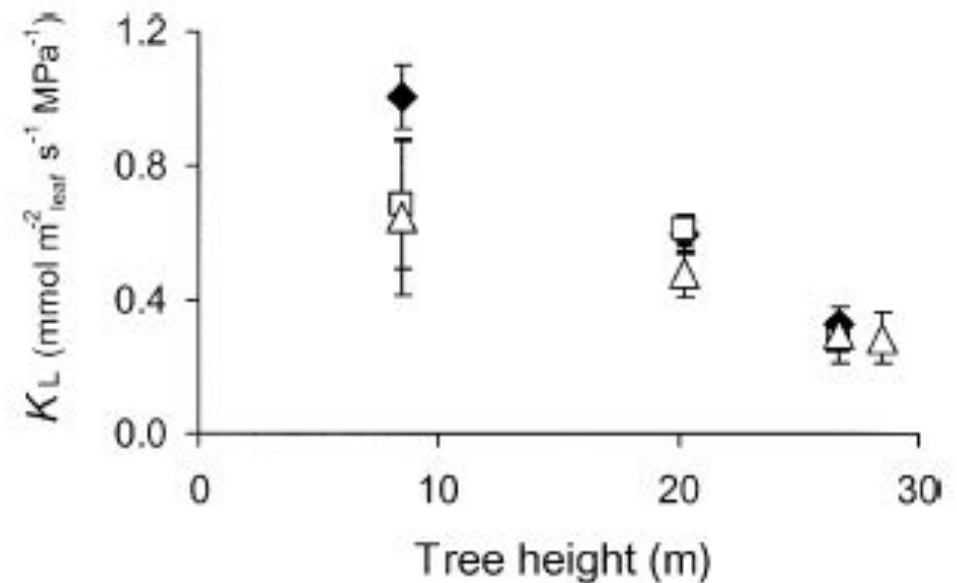


Figure 4. Variation of leaf-specific hydraulic conductance (K_L) with tree height, determined during 3 d on wet soil for each stand in 2001 and 2002. Each point is the average of three trees per stand; \blacklozenge , June 2001; \square , July 2001; \triangle , June 2002; bars indicate standard errors. Repeated-measures ANOVA showed a significant effect of height ($F = 11.87$, $P < 0.0108$).

Delzon et al. 2004

Homéostasie

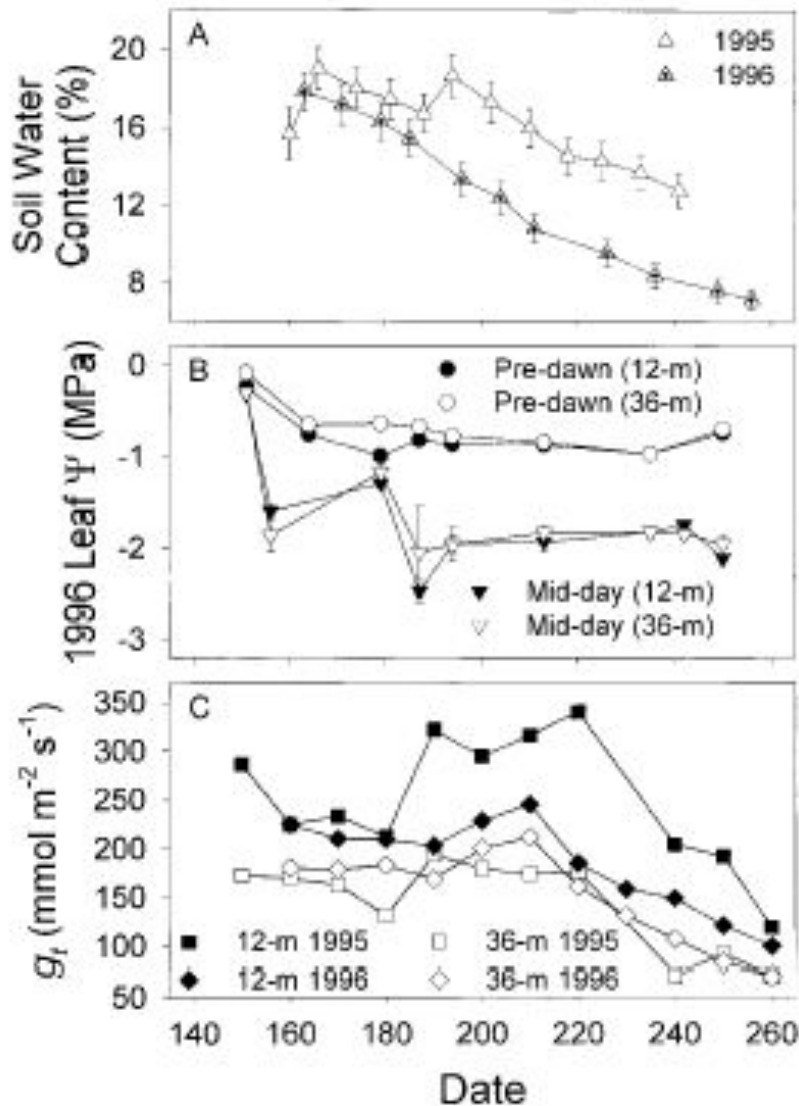


Fig. 1 **A** Mean soil water content (%) over 1.2 m depth for the summers of 1995 and 1996 ($n=19$). *Error bars* are standard error among sampling points. **B** Mean leaf water potential in 1996 (MPa) for nearby trees of a size similar to those measured for sap-flow ($n=3$). *Error bars* are standard error among trees. Pre-dawn values are corrected to a reference height of 0 m. **C** Mean reference canopy conductance ($I_p > 900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and $D=1.5 \text{ kPa}$) for 12-m and 36-m trees in 1995 ($n=2$ in each size class) and in 1996 ($n=5$ in each size class)

Augmentation du gradient de potentiel hydrique

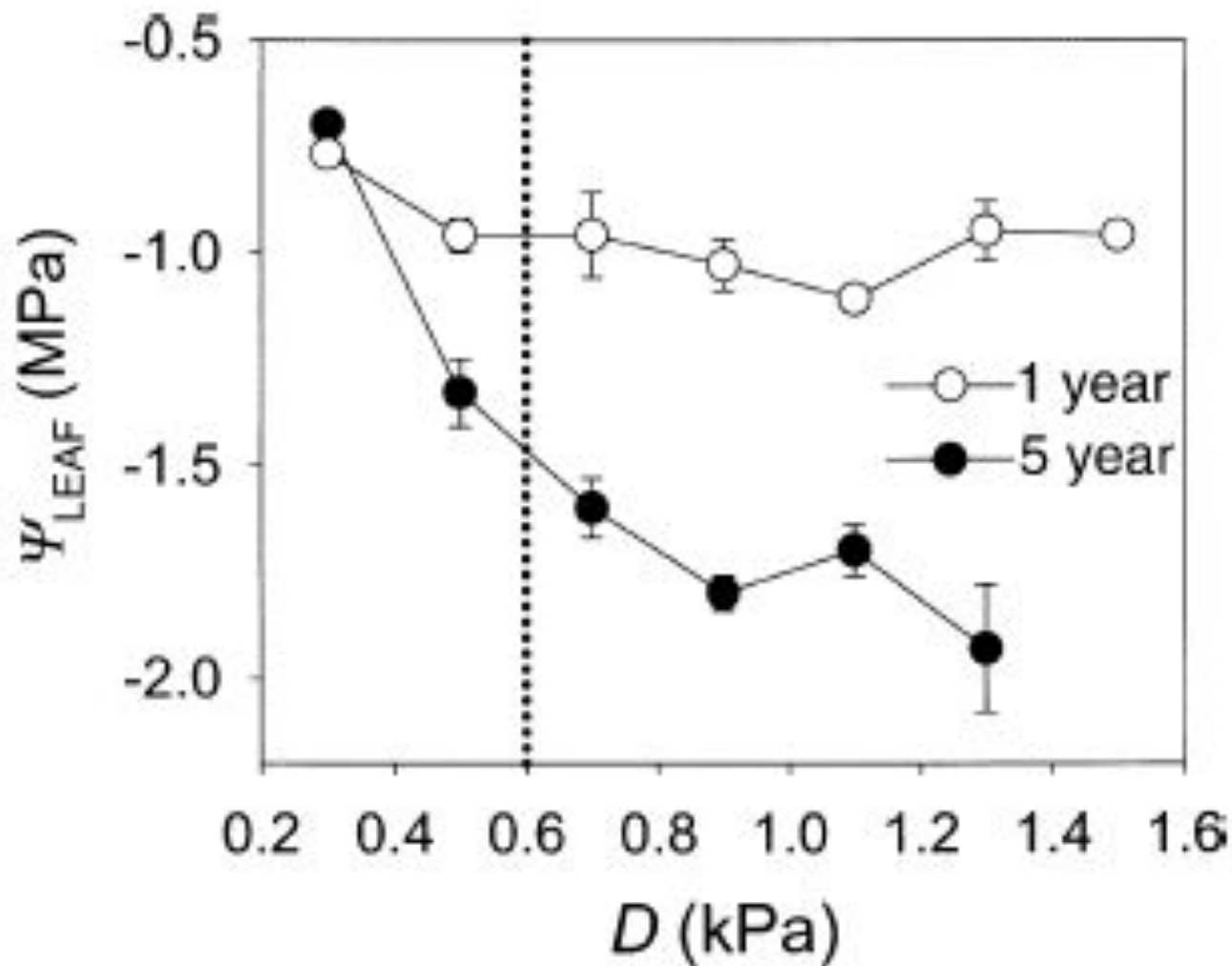


Figure 4. Mid-day leaf water potential (Ψ_{LEAF}) is lower for 5 year trees. Points are means for days 179, 181, and 211 by 0.2 kPa D classes. Error bars are the standard errors for the variability between foliar samples ($n = 171$ for 1 year trees and $n = 205$ for 5 year trees). Ψ_{LEAF} was not related to D for $D > 0.6$ kPa (dotted line).

Diminution de la transpiration et de la conductance stomatique

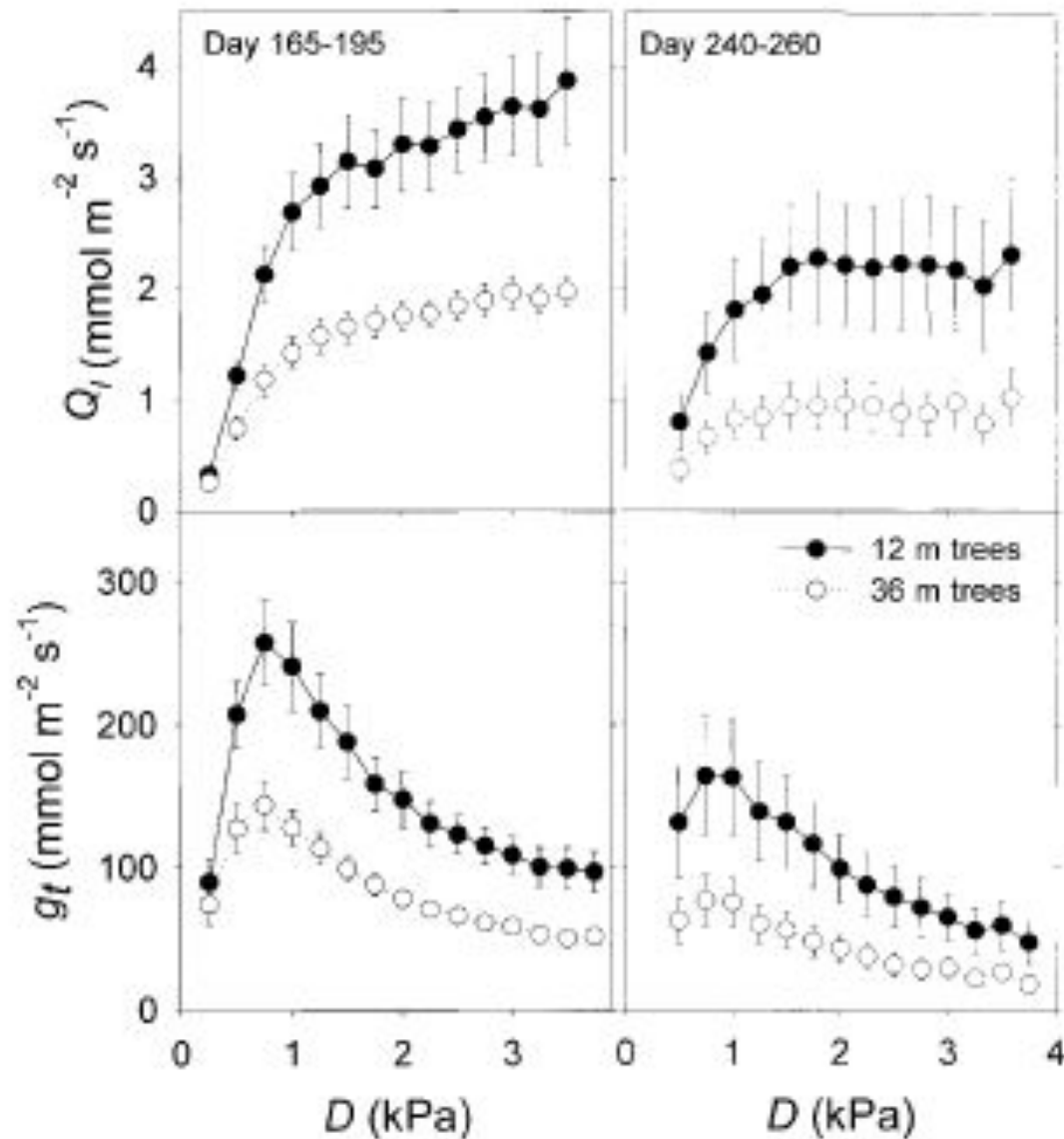


Fig. 3 Mean water flux (Q_t) and whole tree conductance (g_t) for 12-m and 36-m trees when $I_p > 900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, by 0.25 kPa class of leaf to air vapor saturation deficit (D). Fifteen-minute values were averaged by 0.25 kPa class for each tree. *Error bars* are standard errors of the variation among trees

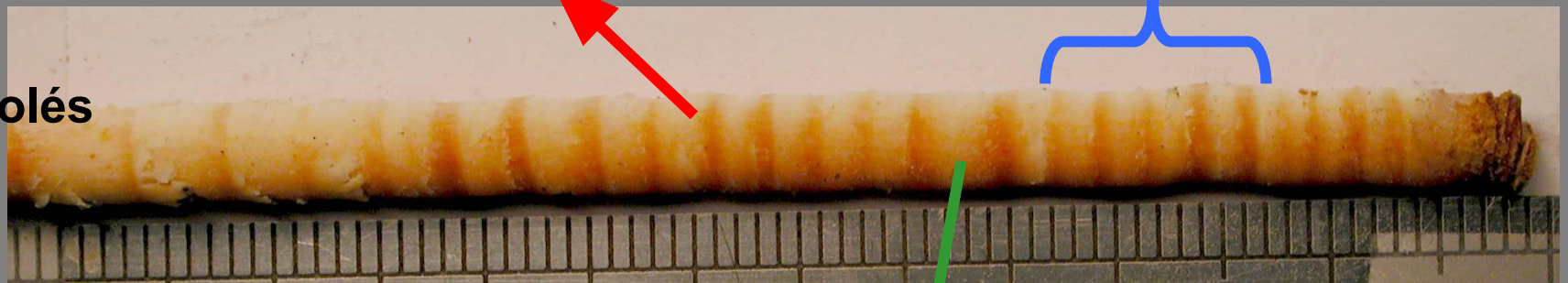
Mesures indirectes de la conductance stomatique

✂ Analyses des effets de l'âge sur la discrimination isotopique du carbone

1989 (année sèche) bois initial et final

Série de 4 cernes 1995-1998 (pluvio moyenne)

□ Cernes isolés



1994 (année humide) bois initial et final

Mesures de la composition isotopique dans la cellulose des cernes

Diminution de la discrimination isotopique

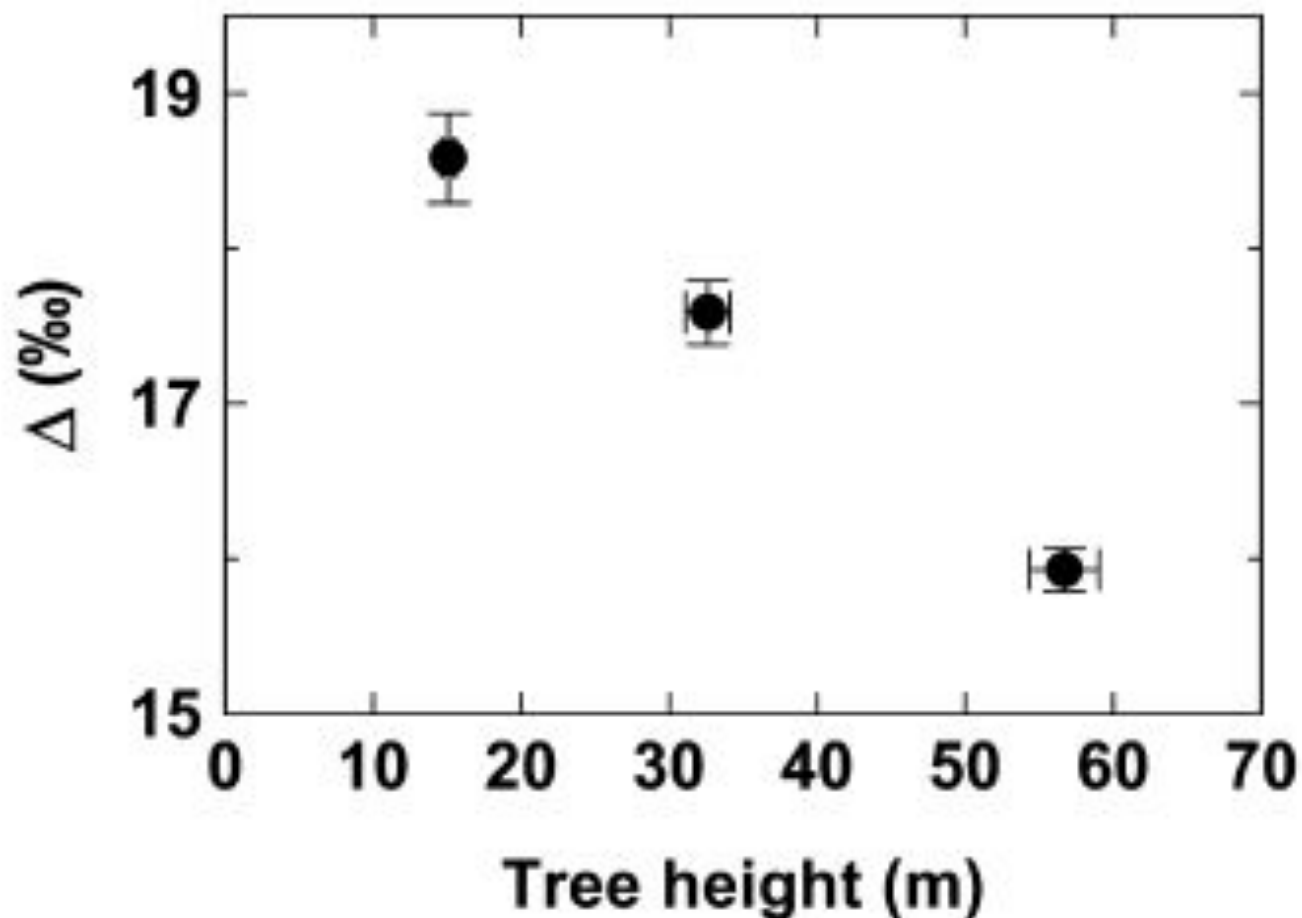
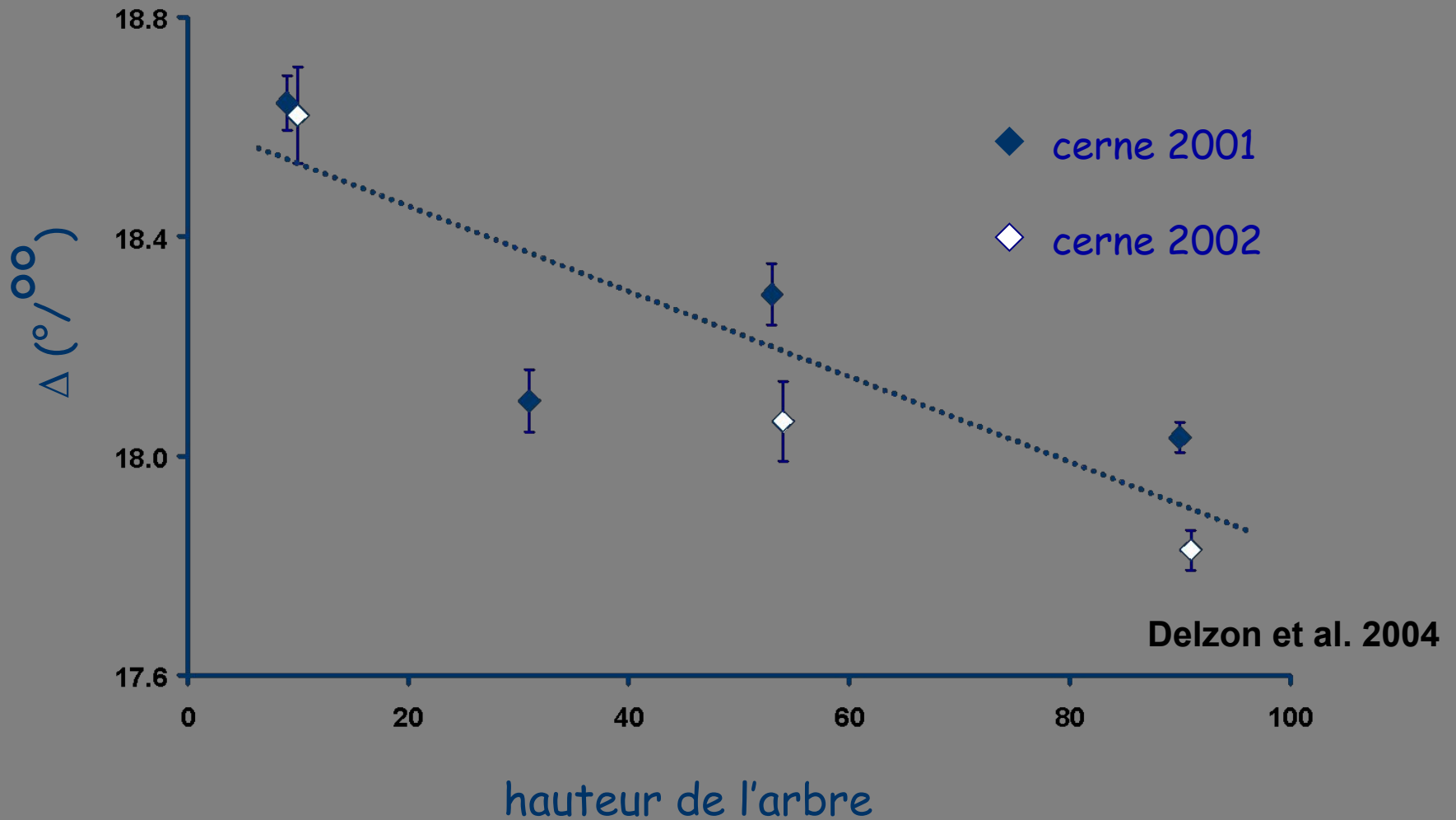


Figure 3. Carbon isotope discrimination (Δ) of upper canopy foliage versus tree height for Douglas-fir trees. Values are the mean of 10 or more foliage samples per stand. Bars are standard errors.

Mesures indirectes de la conductance stomatique



Les mesures de discrimination isotopique du carbone montrent que:

l'efficacité d'utilisation de l'eau augmente avec l'âge de l'arbre

et indique une fermeture stomatique avec la hauteur de l'arbre

Mécanismes de compensation

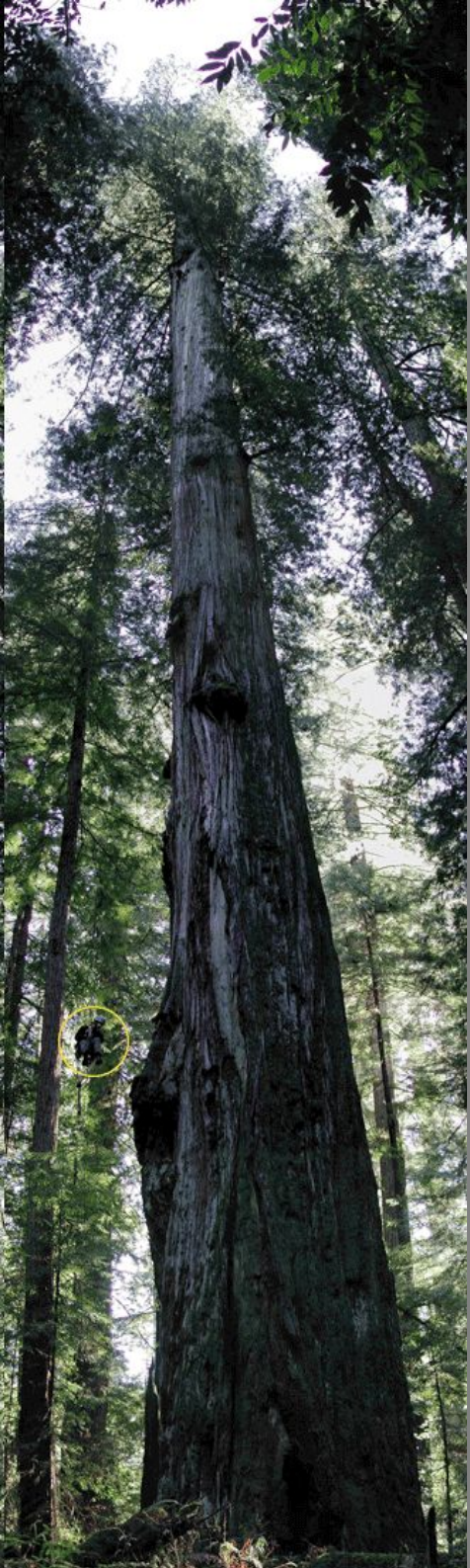
L'augmentation de la hauteur peut être compenser par plusieurs mécanismes structuraux ou physiologiques :

- ✓ **régulation physiologique : diminution de la conductance stomatique**
- ✓ **changement de l'architecture de l'arbre : diminution du rapport surface foliaire/surface conductrice (AL/AS)**
- ✓ **augmentation du gradient de potentiel hydrique (grâce à une meilleure résistance à la cavitation et donc des potentiels minimums plus négatifs)**
- ✓ **Production de trachéides xylémiens de plus grande perméabilité**
- ✓ **Augmentation de la capacité de stockage d'eau dans le tronc**

Pourquoi les arbres sont-ils limités en hauteur?





Study of coast redwood trees at sites along the northern California coast, to test whether stomatal limitation of photosynthesis might underlie the limits to tree height

Figure 1. Stratosphere Giant, the tallest known living tree, 112.34 m (368' 7"), located in Humboldt County, California. Note researcher descending (circled in yellow). Photo by Thomas B. Dunklin.



Pourquoi les arbres sont-ils limités en hauteur?

They examined patterns of

-  water potential,
-  gas exchange,
-  carbon isotope composition,
-  xylem vulnerability to cavitation



(a)



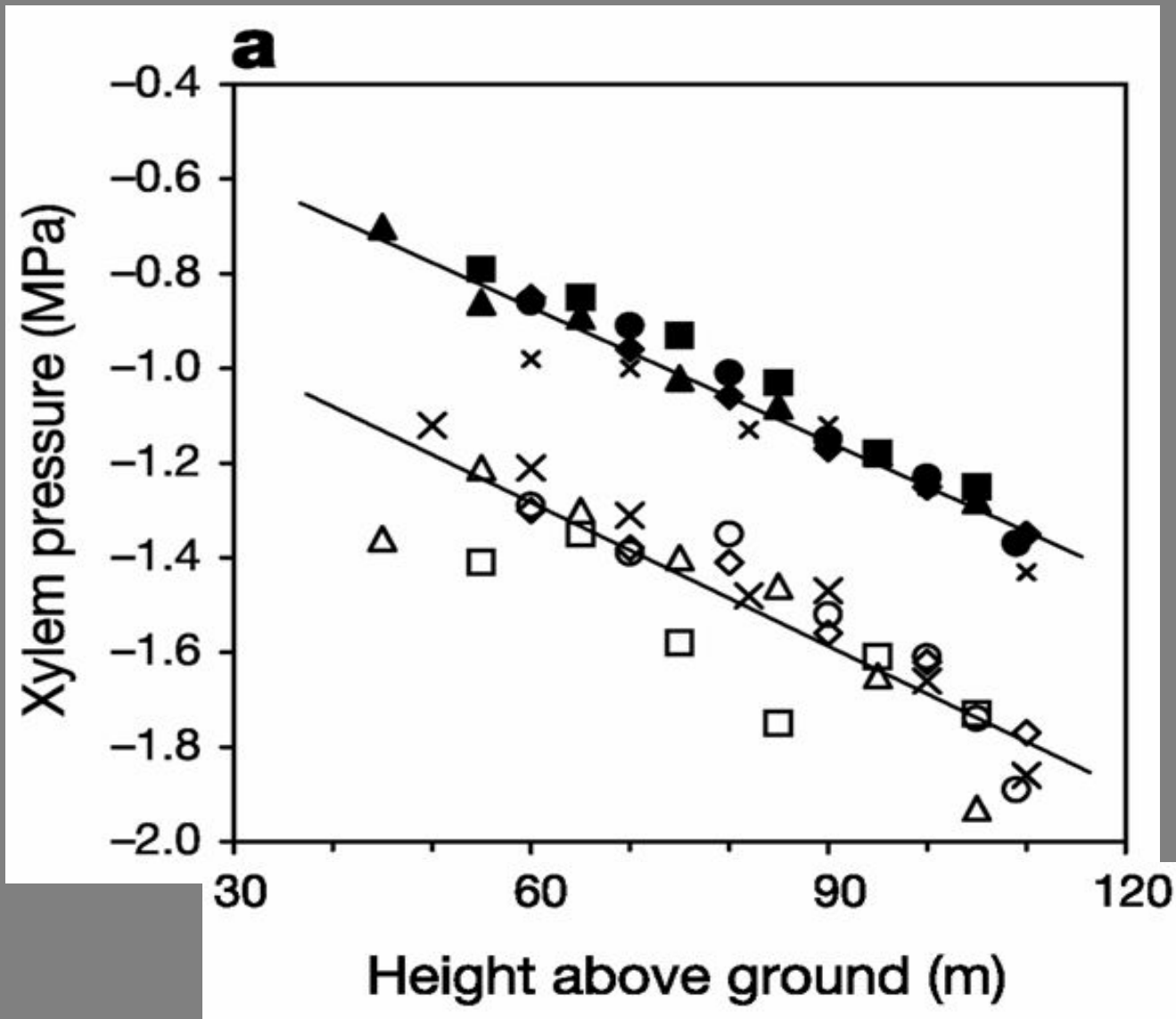
(b)



(c)





Gradient de pression dans le xylème des Séquoias



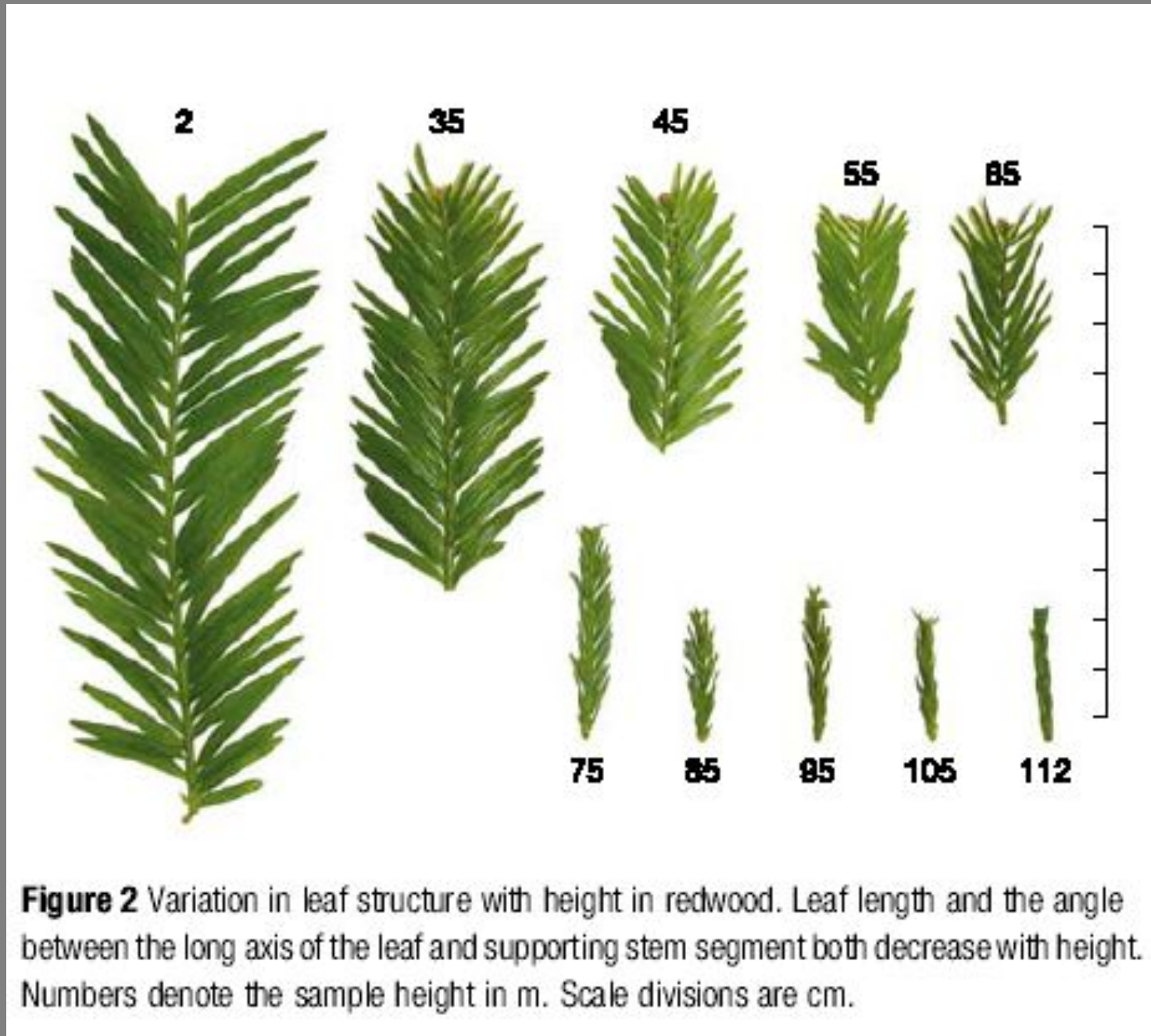
Cavitation measurements in xylem of Séquoia

Cavitation measurements:

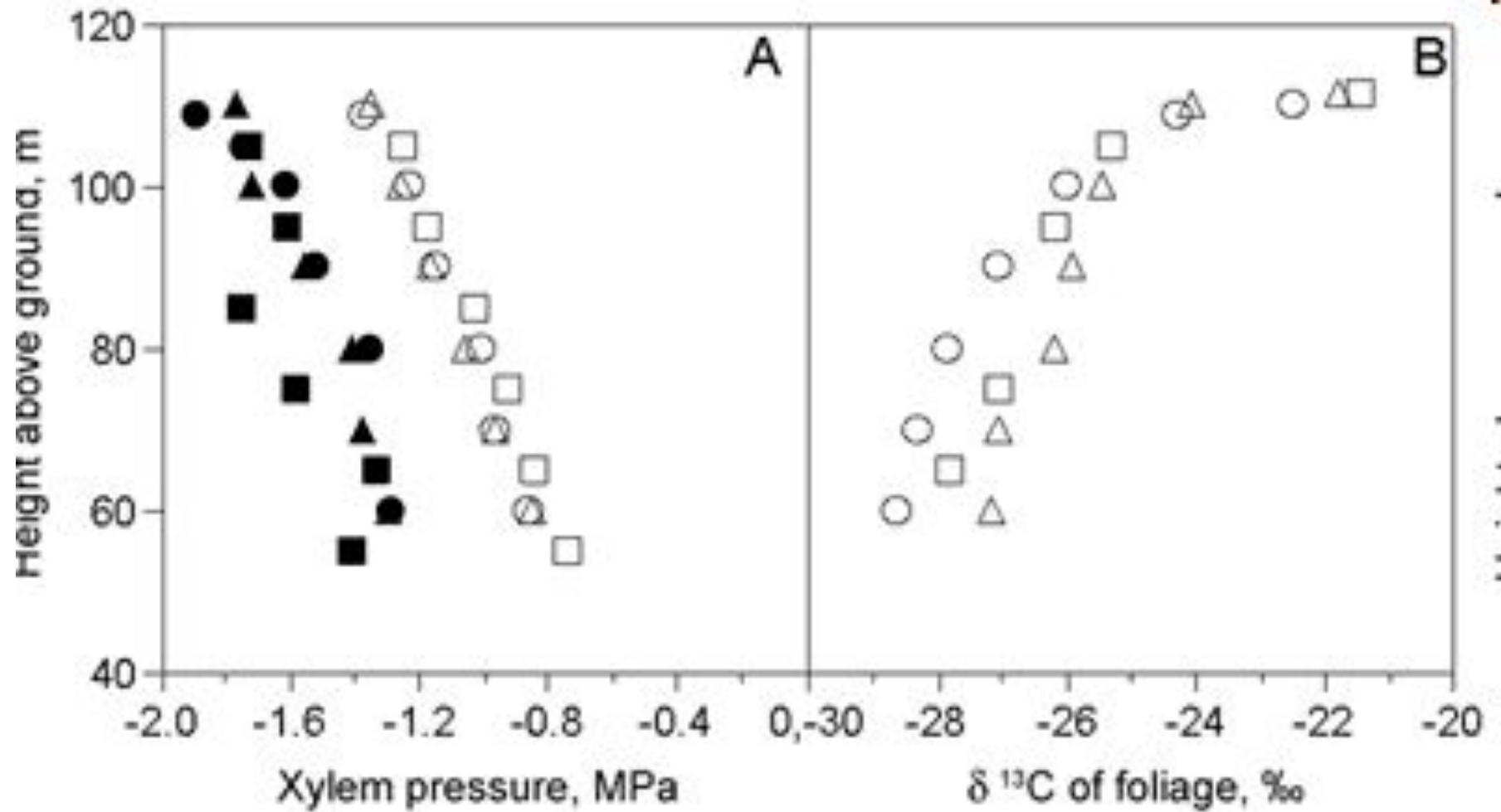
-  Loss of hydraulic conductivity begins as xylem drop to **-1.9 MPa**
-  P50 lower = **-5.6 MPa**, upper = **-6.6 MPa**

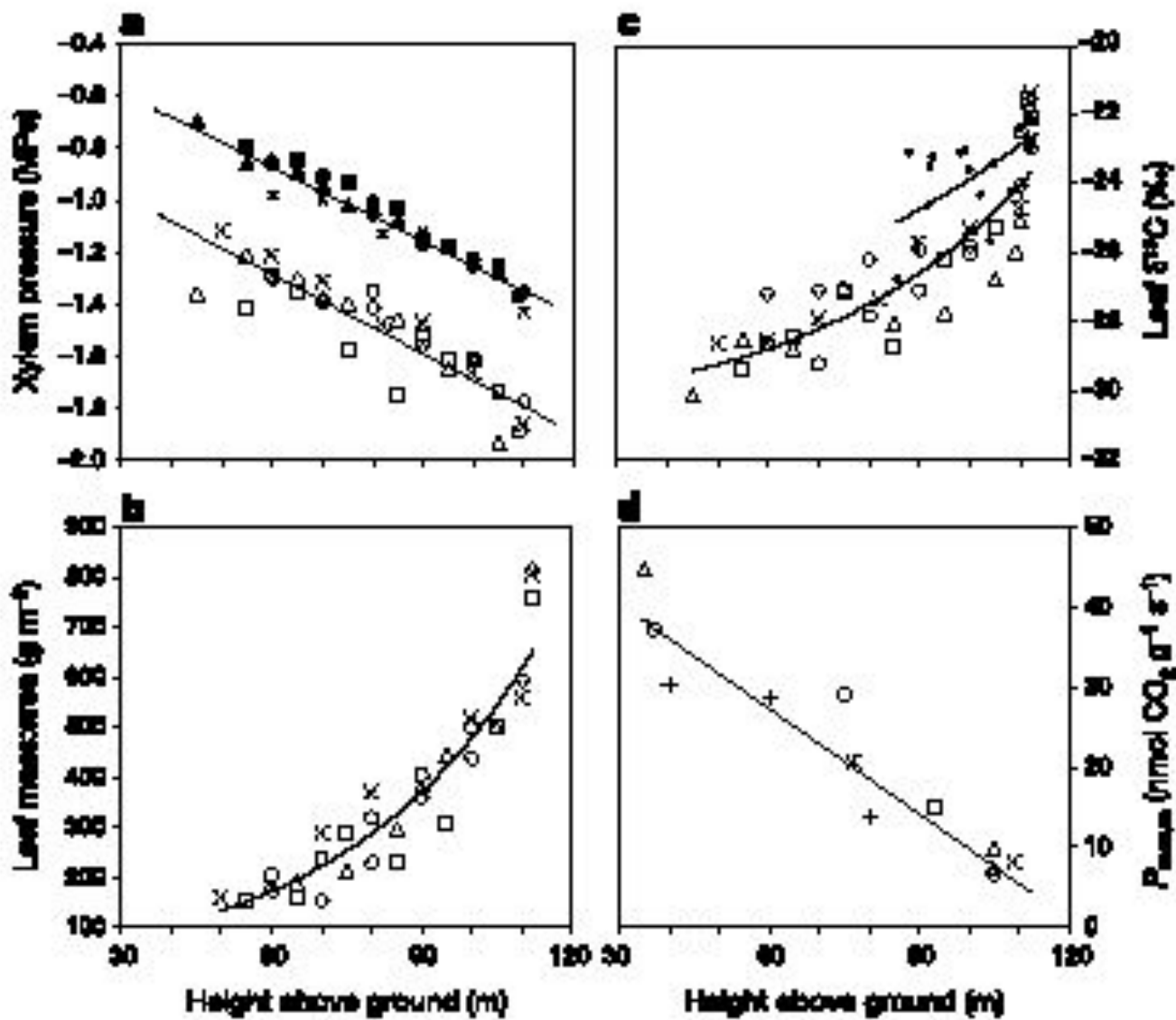
In paired branches from upper and lower crown positions in each of 6 trees, lower crown branches were always more susceptible to water-stress-caused-embolism than top branches,

Figure 2 Variation in leaf structure with height in redwood.



Composition isotopique dans les aiguilles des Séquoia





As trees grow taller, increasing leaf water stress due to gravity and path length resistance may ultimately limit leaf expansion and photosynthesis for further height growth.

Figure 1 Variation with height in physiological and structural features of redwood trees at Humboldt Redwoods State Park, California. **a**, Xylem pressure of small branches measured at predawn (upper group) and midday (lower group) during September and October 2000. The upper line is the expected gravitational pressure gradient with the same y-intercept as the average of the 5 trees. **b**, Leaf mass:area ratio (g m^{-2}) of second-year internodes increases with height. **c**, Foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) increases with height within the crowns of 5 trees over 110 m tall and among the tops (filled circles) of 16 trees from 85 to 113 m tall. **d**, Light-saturated photosynthetic rate per unit mass ($\text{nmol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$) decreases with height. The regression line is fitted to data from six trees. Different symbol types denote different trees and are consistent for **a–d**.

To estimate a maximum height in the current environment barring mechanical damage, they calculated the height at which the functional variables we examined would reach a limit value.

Maximum height predictions for redwood

Dependant variable	Equation	Limit value of dependent variable	Maximum height (m)
Ψ , midday (MPa)	$\Psi = -0.00973 h - 0.712$	-1.9	122
LMA (g m ⁻²)	$LMA = 37.43 \exp(0.0255h)$	833	122
$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{13}C = 0.559 \exp(0.0229h) - 31$	-20	130
P_{max} (nmol g ⁻¹ s ⁻¹)	$P_{max} = -0.434h + 54.3$	0	125

Il reste beaucoup à apprendre!

