



HAL
open science

Caractérisation des propriétés hydrauliques du xylème du Pin maritime, de la racine à l'aiguille

Elsa Alfonsi

► **To cite this version:**

Elsa Alfonsi. Caractérisation des propriétés hydrauliques du xylème du Pin maritime, de la racine à l'aiguille. [Stage] Université des Sciences et Technologies (Bordeaux 1), Talence, FRA. 2008, 34 p. hal-02814837

HAL Id: hal-02814837

<https://hal.inrae.fr/hal-02814837v1>

Submitted on 6 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Unité de Recherche EPHYSE

Rapport de stage de Master 2 - Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres.

Caractérisation des propriétés hydraulique du xylème du Pin maritime, de la racine à l'aiguille

ELSA ALFONSI

2008



Maitres de stage : A. Bosc, D. Loustau

Rapporteurs : S. Delzon, H. Cochard

REMERCIEMENTS

Merci à tous ceux qui m'ont aidé et sans qui mon stage n'aurait pas pu avoir cette richesse en densité et diversité de mesures !

Au PIAF de Clermont pour le prêt de matériel et la formation accélérée mais complète sur l'HPFM, le XYL'EM et le CAVITRON.

A J.P. GOUTOULY pour la formation et le prêt du XYL'EM.

A toute l'équipe de BIOGECO : Sylvain pour l'accès au cavitron et les manip complémentaires réalisées sur segments de racines ; Régis pour les manip sur le CAVITRON (petit marchepieds, essai de mise en place de caméra,...) ; Annabel pour les analyses statistiques et la découverte des méthodes Bayésiennes !

A Denis pour m'avoir permis d'effectuer ce stage dans son Unité de Recherche.

A Cathy pour la quantité de matériel demandé et fourni à la minute même !

A Michel pour m'avoir habillée, équipée, accompagnée,...

Et enfin à Alex pour tout !

SOMMAIRE

1	Introduction	2
2	Matériel et méthodes	5
2.1	Matériel végétal.....	5
2.2	Mesure du niveau d'embolisme des différents compartiments fonctionnels	5
2.2.1	Utilisation du système XYL'EM pour les racines et les branches	6
2.2.2	Mesure de la conductance xylémienne des aiguilles selon une technique développée pour l'expérience.....	7
2.3	Mesure de la vulnérabilité à la cavitation : technique de centrifugation.....	8
2.4	Mesures des résistances xylémiennes d'un arbre in situ.	9
2.4.1	Principe.....	9
2.4.2	Mise en oeuvre	10
2.4.3	Calcul des résistances.....	12
3	Résultats expérimentaux.....	12
3.1	Embolisme natif des différents organes en fin d'hiver.....	12
3.1.1	Dans les branches et les racines :	12
3.1.2	Dans les aiguilles :.....	13
3.2	Vulnérabilité à la cavitation des branches et des racines	13
3.3	Conductivité xylémienne maximale.....	15
3.4	Répartition des résistances xylémiennes dans l'arbre entier	15
3.5	Simulation des PLC générés in situ selon le stress édaphique	16
4	Discussion	17
5	Conclusion et perspectives.....	20
6	Bibliographie.....	23
7	Annexes	25
7.1	Annexe 1 : Définitions	25
7.2	Annexe 2 : Mesure de la conductance xylémienne et du niveau d'embolisme des aiguilles de Pin maritime	26

1 Introduction

Le quatrième rapport du GIEC (2007) indique désormais sans ambiguïté la responsabilité des activités humaines dans le changement climatique en cours et à venir. Un réchauffement terrestre global est attendu (+1.4-5.8°C d'ici la fin du XXI^e siècle). En France, on pourrait s'attendre, d'après les modèles (ARPEGE Meteo France), à un climat plus sec au sud et plus pluvieux au nord. Ces changements auront des impacts sur la productivité des écosystèmes à travers leurs bilans hydrique et carboné. Pour les landes de Gascogne, où la sylviculture du Pin maritime est omniprésente, le projet CARBOFOR (Davi, 2006) sur la base de modèles biologiques de fonctionnement des forêts a montré que la contrainte hydrique deviendrait, plus encore que maintenant, le facteur limitant la production.

Le couplage entre contrainte hydrique édaphique et production des végétaux en C3 trouve son origine dans le contrôle stomatique. Les stomates se doivent de permettre l'entrée du CO₂ substrat de la photosynthèse tout en limitant la déshydratation foliaire qui pourrait affecter entre autre le métabolisme photosynthétique.

Pour balancer cette perte en eau transpiratoire la plante puise de l'eau dans le sol ; celle-ci parvient alors aux surfaces foliaires après avoir suivi un parcours plus ou moins long. Dans le cas des arbres ce trajet peut atteindre de grandes distances et est majoritairement xylémien. L'organisation du système hydraulique a alors une forte influence sur les échanges gazeux et la tolérance à la sécheresse (Tyree et Ewers 1991). En effet le long de son parcours dans l'arbre, du fait des résistances hydrauliques exercées par les tissus conducteurs, l'eau voit son potentiel hydrique chuter ; la chute est proportionnelle à l'intensité du flux d'eau.

Comme l'a montré Delzon (2004), le contrôle stomatique du Pin maritime permet de maintenir son potentiel hydrique foliaire (Ψ_f , MPa) au-dessus d'une limite de -2 MPa. Ce contrôle dépend directement du potentiel hydrique foliaire (Dulhoste 2005). Il est efficace quelque soit le potentiel hydrique du sol (Ψ_{sol} , MPa), et quel que soit la résistance hydraulique entre le sol et la feuille qui augmente quand l'arbre croit (Delzon 2004).

La limite inférieure du potentiel hydrique supportée, ou tout au moins contrôlée, au niveau foliaire semblant être une constante biologique chez le pin maritime, la transpiration (E , mmol s⁻¹) et en corollaire la photosynthèse, se retrouvent être dépendantes de la conductance hydraulique sol-feuille (k , mmol MPa⁻¹ s⁻¹) selon la relation

$$E = k(\Psi_{sol} - \Psi_f) \quad (1)$$

De nombreux auteurs ont montré une variation de la conductance hydraulique totale avec l'âge de l'arbre (Delzon 2004, Mencuccini 1996). Cette évolution sur le long terme s'explique par la compensation imparfaite des effets opposés de la croissance (cf. ci-dessous).

Des mesures de Delzon (2004) sur le Pin maritime, semblent indiquer que pour un même individu il existe une variation de la conductance intra saison. A court terme la conductance hydraulique pourrait varier sous l'influence de plusieurs facteurs.

- **La croissance**, car elle modifie les propriétés du réseau hydraulique de l'arbre.
- **La température, car elle fait varier la viscosité** de l'eau de façon importante.
- **Les aquaporines** car ces structures protéiques transmembranaires facilitant le transfert de l'eau entre cellules, participent à la conductance hydraulique totale.
- **L'embolie du xylème.** C'est probablement le phénomène susceptible de faire varier la conductance hydraulique totale le plus étudié. L'état liquide de l'eau dans le xylème peut être physiquement instable et évoluer vers une phase gazeuse stable à la pression atmosphérique ; c'est l'embolie, elle peut être partielle ou se généraliser. L'embolie peut être causée par des tensions dans le xylème (Sperry 1990, Cochard 1992, 2005) qui provoque une entrée d'air (cavitation), mais aussi par une alternance de gel et de dégel (Hacke 1995, Mayr 2007, Domec 2004).

Les études portant sur l'embolisme sont principalement de deux types : (i) celles caractérisant le niveau embolisme naturel *in situ*, encore appelé « embolisme natif », et (ii) celles étudiant la vulnérabilité à la cavitation.

- **L'embolisme natif** fluctue selon la saison (Jaquish 2001), avec l'âge de l'arbre (Domec 2004, 2005) et selon l'organe considéré (Jaquish 2001, Domec 2004, 2005, Mc Elrone 2004). Les patterns saisonniers restent peu documentés. En général, les branches possèdent un degré d'embolisme à l'issue de l'hiver, dû soit aux alternances de gel dégel hivernaux, soit au déficit hydrique du sol rencontré pendant l'été. Il apparaît, que la caractérisation de l'embolisme natif est souvent limitée à l'étude des branches, que les études concernant les racines ou le xylème foliaire sont rares, et qu'aucune étude ne semble avoir étudié l'embolisme sur l'ensemble du circuit xylémien.
- **L'étude de la vulnérabilité à la cavitation** consiste à analyser l'effet du potentiel hydrique du xylème sur la perte de conductivité générée par l'embolie. L'allure de la courbe de vulnérabilité est de type sigmoïdale, avec une perte de conductivité relativement rapide dans une frange de la gamme de potentiel (Cochard, 1992). La vulnérabilité à la cavitation varie entre espèces et, pour les conifères elle semble pouvoir être expliquée par les propriétés du système « pore-punctation-thorus » (Douthe, soumis). Alors que l'on constate que la plupart des arbres

fonctionnent dans des gammes de potentiel éloignées de la vulnérabilité de leurs axes aériens, tout au moins de la pression générant 50% de perte conductance (P50, MPa), on ne sait pas réellement ce qu'il en est pour les autres parties du réseau xylémien (racine, feuille).

Dans le contexte scientifique des recherches menées à EPHYSE visant à intégrer les contraintes hydrauliques dans un modèle de fonctionnement du Pin maritime, notre étude a pour objectif de faire progresser nos connaissances relatives à la quantification des effets de l'embolisme sur la conductance xylémienne au cours d'une saison.

La question sous jacente à l'étude réalisée est de savoir dans quelle mesure les propriétés hydrauliques intrinsèques du xylème (conductivité et vulnérabilité) sont variables tout au long du circuit de l'eau dans l'arbre, de la racine jusqu'à l'aiguille ; et comment dans le cadre de leur intégration dans l'architecture de l'arbre, ces propriétés vont induire une variation de la conductance totale par embolisme partiel du xylème. Ainsi, autrement formulé nous souhaitons savoir si l'embolisme est un phénomène dont l'occurrence est saisonnière et doit être intégré dans les modèles mécanistes de fonctionnement de l'arbre, ou si l'embolisme est uniquement un phénomène accidentel.

Pour atteindre notre objectif, notre étude s'est articulée autour des points suivants (i) la mesure du niveau d'embolisme de chaque compartiment fonctionnel avant la nouvelle saison de croissance, (ii) la caractérisation de la vulnérabilité à la cavitation pour chaque type d'organe, (iii) la détermination de la distribution de la résistance entre compartiments et (iv) la simulation des niveaux de contraintes (potentiel) atteint par chaque type d'organe en cours de saison.

2 Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

Le peuplement de pins maritime (*Pinus pinaster* Ait.) issu du dispositif nommé « test Isoroy » situé sur le domaine INRA de Pierroton, parcelle L a servi à la fois aux expériences en laboratoire nécessitant la récolte de matériel végétal et à celles s'étant déroulées in situ. Ce peuplement âgé de 10 ans (Tableau 1) est situé sur une station de lande humide sur podzol humoferrugineux.

Tableau 1 : Caractéristique dendrométriques du placeau ISOROY . Le DBH et la hauteur sont les dimensions de l'arbre utilisé pour déterminer la part de la résistance hydraulique par compartiment. Cette arbre est représentatif de l'arbre moyen du peuplement. Le LAI a été estimé selon les relations allométriques de Porté (2003)

Age	Densité arbres /ha	DBH cm	Hauteur 2007 m	LAI allométrique $m^2 m^{-2}$
10	2500	11.6	8.35	3.7

Pour l'ensemble du matériel végétal (branche, racine, aiguille) étudié au laboratoire, nous avons veillé à ce que le mode opératoire de récolte et de stockage (éventuel) ne modifie pas le statut hydrique de l'échantillon. Pour cela, immédiatement après leur récolte, les échantillons étaient placés dans un sac, à l'abri de la lumière, dans une atmosphère saturée en vapeur d'eau maintenue par du papier humide, et placée à faible température (5°C) dans un réfrigérateur ou dans une chambre froide.

Alors que pour les segments de branches et les aiguilles échantillonnés il a été possible d'effectuer un repérage architectural (ordre de ramification, année de formation, année du verticille de branche porteur) ; il n'a pas été possible d'affecter d'attribut architectural aux segments de racine prélevés.

2.2 Mesure du niveau d'embolisme des différents types d'organes

Le niveau d'embolisme (PLC, Percentage Loss of Conductivity en %) d'un segment conducteur xylémien correspond à sa perte de conductivité :

$$PLC = 100 \left(1 - \frac{k}{k_{\max}} \right) \quad (2)$$

Où k est la conductance initiale (encore appelée native) du segment conducteur et k_{\max} la conductance maximale. La détermination de la PLC d'un segment xylémien se base donc sur la mesure de ces deux conductances. La mesure de k_{\max} nécessite la résorption de l'embolie qui est généralement obtenue grâce à une forte pression hydrostatique exercée dans le segment conducteur.

Alors que pour mesurer les conductances xylémiennes des branches et des racines nous avons pu mettre en œuvre une technique classique, pour les aiguilles, il a été nécessaire de développer une technique propre qui ne soit pas perturbée par le fait que dans les aiguilles des pins l'eau circule à travers un faisceau xylémien non ramifié, duquel à travers le mésophyle elle atteint les stomates.

Les deux techniques mises en œuvre reposent sur la même relation liant la conductance de l'élément conducteur (k , mmol /s / MPa) au flux d'eau le traversant (F , mmol / s) et à la différence de pression présente entre ses deux extrémités (ΔP , MPa):

$$k = \frac{F}{\Delta P} \quad (3)$$

2.2.1 Utilisation du système XYL'EM pour les racines et les branches

Pour mesurer les conductances hydrauliques native et maximale des branches et des racines nous avons utilisé un système commercial dédié : le XYL'EM (Cochard et Améglio, 2004). Cet appareil développé par l'INRA Clermont Ferrand repose sur la mesure précise du flux d'eau à travers le segment conducteur étudié qui est soumis à l'une de ses extrémités à une pression hydrostatique fixe induite par gravimétrie (colonne d'eau), et dont l'autre extrémité est à la pression atmosphérique.

Le XYL'EM est équipé d'un capteur de pression permettant de mesurer la pression exercée, de deux débitmètres (Liquiflow ; Bronkhorst ; dans des gammes de 15 et 20 g/h) et d'une sonde de température permettant d'enregistrer la température du bain dans lequel est plongé l'échantillon. La mesure de la température permet de corriger la conductance mesurée de la variation de viscosité de l'eau. Le XYL'EM est connecté à un ordinateur sur lequel un logiciel dédié enregistre automatiquement les données et calcule la PLC.

Les segments sont brossés sous eau afin d'ôter les impuretés présentes sur l'écorce. Ils sont recoupés sous eau dans un premier bain d'eau permutée avec du KCl ($M = 0.745$ g/L) et du CaCl_2 ($M = 0.111$ g/L). Ils sont écorcés à leurs deux extrémités. Ils sont ensuite recoupés sous eau dans un bain d'eau permutée avec du KCl et du CaCl_2 et branchés à un presse-étoupe, dans un joint en caoutchouc, sous pression, pour éviter l'entrée d'air dans le presse-étoupe.

3 ou 5 segments, selon leur taille, sont branchés en parallèle et trempent dans un bain d'eau permutée avec du KCl et du CaCl_2 .

Après la mesure de la conductance native (k), l'embolie est éliminée en exerçant une surpression « flush » d'une minute sur l'eau alimentant le segment (3-4 bars). Après avoir levé l'embolie, la

conductance hydraulique est remesurée. Cette opération est répétée jusqu'à ce que la conductance hydraulique cesse d'augmenter permettant de mesurer k_{max} .

2.2.2 Mesure de la conductance xylémienne des aiguilles selon une technique développée pour l'expérience

Nous n'avons pas trouvé d'exemple dans la littérature d'expérience menée pour estimer la conductance xylémienne (uniquement) dans des aiguilles de conifère. Nous avons donc cherché à mettre au point une technique permettant d'accéder à cette mesure. Elle est décrite plus complètement en annexe (Annexe 2).

Son principe repose sur la mesure conjointe du flux d'eau F et de la différence de pression ΔP d'un segment d'aiguille dans lequel le mouvement d'eau est uniquement xylémien. Afin d'éviter les flux mésophylliens dans ce segment, qui normalement alimentent la chambre sous stomatique et le flux transpiratoire, ce segment d'aiguille baigne dans de l'huile qui annule la transpiration (Photo 1). Le flux xylémien dans le segment d'aiguille étudié est contraint par la transpiration d'une autre portion de l'aiguille laissée à l'air. La base de l'aiguille est plongée dans une réserve d'eau libre assurant son alimentation hydrique à potentiel nul.

L'embolisme est caractérisé par la mesure comparative de conductance xylémienne d'aiguilles issues d'un lot témoin et d'un lot dont on a levé l'embolisme. Afin que les deux lots d'aiguilles soient le plus homogènes possibles, des aiguilles jumelles (portées par le même brachyblaste) sont séparées et attribuées à chacun des lots. Pour lever l'embolisme l'un des lots est soumis à une pression hydrostatique forte (4.5 bars) (Annexe 2).

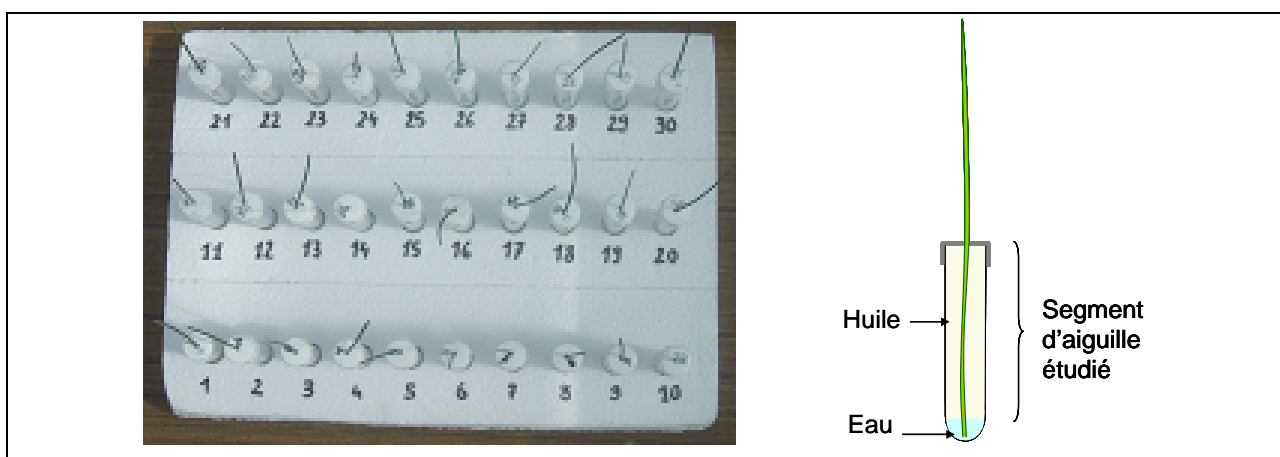


Photo 1 : Aiguilles du lot témoin (1-15) et du lot sur lequel l'embolie a été levée (16-30) lors du suivi de leur transpiration par perte de poids, pour la détermination de la conductance xylémienne du segment isolé dans l'huile.

Les séries de 2 lots d'aiguilles comparées étaient formés par 10 à 12 aiguilles issues du même nombre de paire. Ces paires d'aiguilles ont été prélevées sur des rameaux échantillonnés selon leur âge (2007, 2006 et 2005).

Le segment d'aiguille dont on mesure la conductance hydraulique, tronçon baignant dans l'huile, mesure 7.5 à 8cm selon les aiguilles.

Les deux lots d'aiguilles sont placés, dans les mêmes conditions, dans une serre afin de favoriser la transpiration E (mol /s) (Photo 1). Celle-ci est calculée séparément pour chaque aiguille sur la base de la mesure répétitive de la perte en eau du tube à essais (Annexe 2). Le calcul est effectué automatiquement par un outil Excel dédié qui acquière les mesures de la balance par le port RS232. La mesure de transpiration stabilisée est sauvegardée. L'aiguille est alors coupée au ras du bouchon et le potentiel hydrique Ψ_f du bout coupé est mesuré dans une chambre à pression de Scholander. La conductance xylémienne du segment d'aiguille (k , mol MPa⁻¹ s⁻¹) isolé dans l'huile est calculée selon :

$$k = \frac{E}{0 - \Psi_f} \quad (4)$$

Finalement les dimensions, diamètre (d , m), longueur (l , m), du segment isolé dans l'huile et de celui laissé à l'air sont mesurés pour estimer la longueur du circuit xylémien étudié et la surface d'aiguille des deux segments.

Pour calculer la conductivité xylémienne spécifique des aiguilles K_x (mol m⁻¹ MPa⁻¹ s⁻¹) nous avons utilisé les photos UV de coupe radiale des aiguilles étudiées lors du travail de Dulhoste (2005), pour estimer par analyse d'image (ImageJ) la fraction de la section de xylème dans l'aiguille : 3.14%.

$$K_x = (k l) / (0.0314s) \quad (5)$$

Où l (m) est la longueur du segment d'aiguille étudié et s (m²) sa section ($s=(1+?/2)d$).

2.3 Mesure de la vulnérabilité à la cavitation avec le « CAVITRON »

Le niveau d'embolisme d'un tissu xylémien dépend du niveau de potentiel qu'il a subit. On caractérise donc la vulnérabilité à la cavitation par l'allure de la courbe qui représente cette dépendance, et en particulier par deux paramètres : P50 (MPa) la pression générant 50% d'embolisme et S (% /MPa) la pente de cette relation à P50.

Nous avons utilisé le « CAVITRON » (Cochard, 2002) pour générer artificiellement sur un même échantillon une pression hydrostatique décroissante, et mesurer la perte de conductivité en résultant. Le principe de fonctionnement est basé sur l'utilisation de la force centrifuge pour générer à la fois une pression négative (P , MPa) dans le xylème et un gradient de pression hydrostatique (ΔP , MPa)

à travers le rameau. Chaque extrémité de l'échantillon baigne dans une cuve. La différence de niveau de l'eau dans les deux cuves génère, sous l'effet de la force centrifuge, le gradient de pression moteur du flux d'eau F (mmol s⁻¹) traversant le rameau dont la mesure est basée sur celle de la vitesse de vidange du réservoir amont.

Les mesures de cavitation ont été conduites sur des segments de branches et de racines mais n'ont pas pu l'être sur des aiguilles ou sur le tronc à cause des limitations techniques (dimensionnement) du CAVITRON. Les échantillons prélevés ont un diamètre compris entre 0,5 et 1 cm, sont rectilignes et d'environ 40 cm de long. Une fois au laboratoire, les branches et racines sont recoupées sous eau, avec un sécateur, à la taille adéquate pour le rotor de la centrifugeuse (27 cm). Les branches sont écorcées, juste avant la mesure pour que la résine ne vienne pas obstruer le xylème et ne gêne pas la visibilité des ménisques pendant la mesure.

L'échantillon est placé sur le rotor de la centrifugeuse, puis une mesure de conductance est établie à -1 MPa, lorsque tous les vaisseaux sont encore fonctionnels, afin de déterminer la conductance maximale de l'échantillon (k_{max}). Ensuite, la vitesse de rotation est augmentée par palier, pour faire descendre la pression hydrostatique à l'intérieur du xylème aux valeurs souhaitées. A chaque palier, une nouvelle mesure de conductance k est effectuée.

Le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC) est calculé suivant l'équation 2.

Les points de PLC de chaque échantillon sont utilisés pour ajuster une courbe d'allure sigmoïdale selon l'équation suivante (Pammenter, 1997) (Procédure GLM et NONLIN, logiciel SYSTAT version 12.00.08, Systat Software 2007, San Jose, CA, USA)

$$PLC(P) = \frac{100}{1 + e^{\left(\frac{S}{25} \times (P - P50)\right)}} \quad (5)$$

Où P50 (MPa) est la pression à 50% de PLC et S (% MPa⁻¹) la pente de PLC à P50 (S=dPLC/dP_(P=P50)).

2.4 Mesures des résistances xylémiennes d'un arbre in situ.

2.4.1 Principe

Afin d'être en mesure de distribuer le gradient de potentiel sol-feuille tout au long du circuit xylémien, nous avons mené une expérience visant à estimer la résistance de chacun des grands éléments de ce circuit en faisant l'hypothèse que celui-ci peut être représenté par un circuit purement résistif (Figure 1).

Nous avons choisi de discrétiser 4 résistances xylémiennes : du système racinaire (r_{rac}), du tronc (r_{trc}), du bois du houppier (r_{houp}), des aiguilles (r_{aig}). Les potentiels hydriques des 5 points caractéristiques de ce circuit résistif ($\Psi_0 \dots \Psi_4$) sont définis sur la Figure 1.

Les résistances ont été estimées selon la même approche que celle mise en œuvre sur des organes prélevés, en mesurant en même temps la différence de potentiel et le flux d'eau traversant l'élément considéré (Loustau *et al* 1998).

2.4.2 Mise en oeuvre

Les mesures ont été effectuées sur un arbre (Tableau 1) in situ rendu accessible par l'installation d'un échafaudage (7.5 m).

L'arbre a été équipé d'un capteur de flux de sève (Granier, 1989) sous son houppier pour suivre sa transpiration. Les mesures du signal électrique du capteur sont effectuées toutes les 10 secondes et moyennées toutes les 5 minutes. A partir d'une calibration effectuée en fin d'expérience comparant le signal du capteur de flux de sève et le flux d'eau prélevé dans le potomètre mis en œuvre (cf. ci dessous) le flux de sève a été calculé et assimilé à la transpiration.

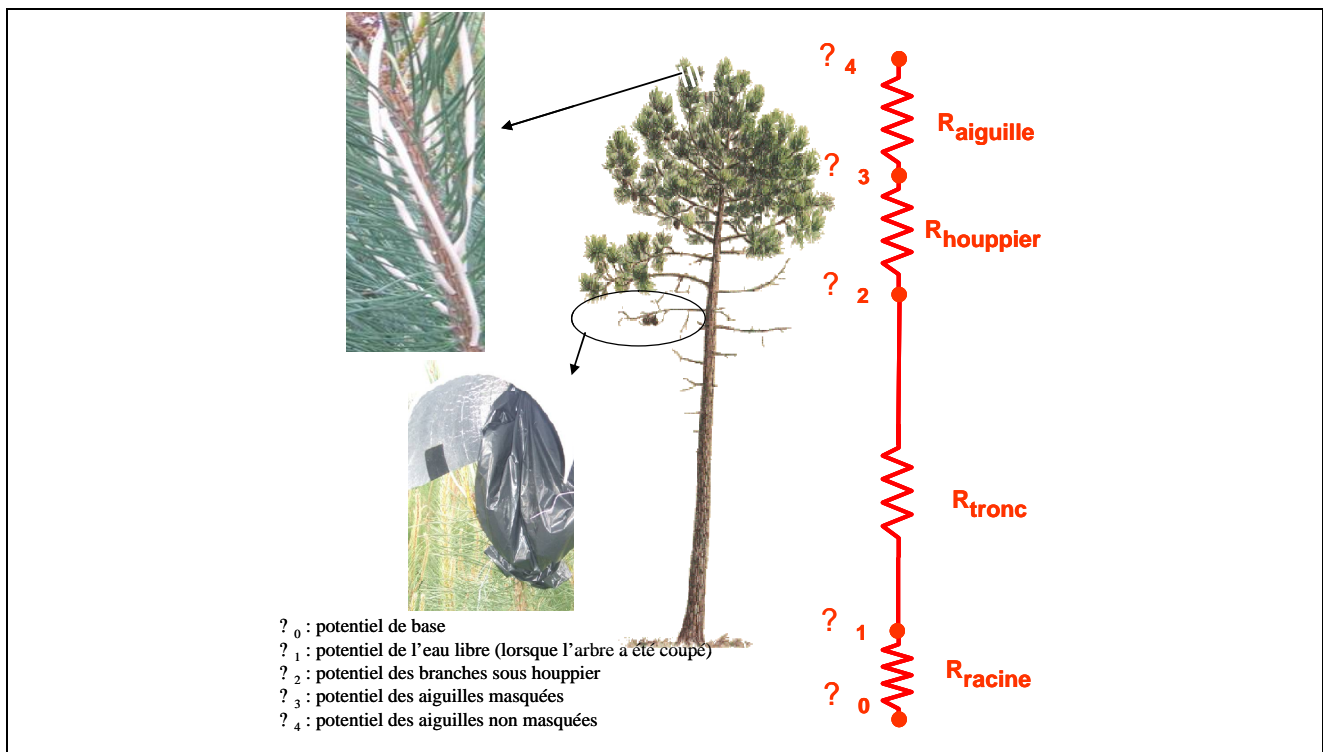


Figure 1 : Circuit résistif hydraulique choisi pour représentr le xylème dans l'arbre. Des résistances en série sont définies, au niveau des racines (r_{rac}), du tronc (r_{trc}), du houppier (r_{houp}) et des aiguilles (r_{aig}). Les potentiels hydriques ($\Psi_0 \dots \Psi_4$) aux bornes de ce circuit sont représentées. Les illustrations, coté gauche de la figure, montrent les masques utilisés pour équilibrer des aiguilles avec les points de potentiel Ψ_2 et Ψ_3 .

Ψ_0 est assimilé à la mesure du potentiel de base effectué juste avant le levé du soleil.

Afin d'accéder au potentiels hydrique du xylème (Ψ_2 et Ψ_3) nous avons utilisé une technique permettant des mettre en équilibre hydraulique des aiguilles avec ces potentiels en empêchant leur transpiration (Loustau et al 1998).

Les arbres sont équipés de sacs opaques masquant la branche entière située la plus basse dans le houppier vivant afin que les aiguilles de cette branche soient en équilibre avec le potentiel hydrique Ψ_2 à la base du houppier (haut du tronc). Des aiguilles de 2007, d'ordre 2 situées sur 4 rameaux orientés diversement, ont été masquées individuellement par des tubes opaques à la lumière, afin qu'elles s'équilibrent avec le rameau dont elles proviennent et accéder ainsi à Ψ_3 .

Au cours de deux journées successives (21-22 mai 2008), nous avons effectué des cinétiques (4h, 8h, 11h et 14h TU) de mesure du potentiel hydrique des aiguilles situées à l'air libre (transpirante) et de celles masquées.

Le potentiel hydrique foliaire est mesuré à l'aide d'une chambre à pression, de type Scholander, spécialement conçue pour accueillir les aiguilles de Pin. Les mesures étaient effectuées dans les 2 minutes suivant leur cueillette.



Photo 2 : Potomètre mis en place à l'issue de la première journée de cinétique flux-potential, pour distinguer les parts respectives de la résistance du tronc et des racines. La photo de gauche rend compte de la charpente utilisée pour maintenir l'arbre en place ; celle de droite du bac d'eau alimentant la base du tronc. On distingue également la balance dont les mesures ont servi à étalonner le capteur de flux de sève.

A la fin de la première journée de mesure, un potomètre a été mise en place (Running, 1980), qui en fixant Ψ_1 à 0 a permis de distinguer r_{rac} et r_{trc} .

Afin de maintenir la partie aérienne de l'arbre (tronc + houppier) dans une position inchangée une charpente reliant l'arbre à ses voisins avait été installée les jours précédents.

Une portion de 15 cm à la base du tronc a été coupée afin de séparer la partie racinaire de la partie aérienne. Un large récipient a été installé autour de la base du tronc, puis rempli d'eau, pour y recouper le tronc sous eau. Tout en continuant à opérer sous eau, un contenant plus petit a été installé sur une balance (Mettler, PM34K – e=0.1 g) à la base du tronc pour alimenter la partie aérienne. La balance, reliée à un micro-ordinateur dédié, mesurait le poids toutes les secondes et enregistrait une moyenne toutes les 30 secondes.

2.4.3 Calcul des résistances

Les résistances ont été calculées selon les équations du Tableau 2. Une valeur moyenne est retenue par compartiment car il n'a pas été observé d'évolution particulière des résistances en cours de journée. Néanmoins pour r_{houp} une légère variation a été constatée, mais nous l'avons en première approche attribuée aux incertitudes cumulées des différentes techniques (flux de sève, potentiel).

Tableau 2 : Formule de calcul des résistances. Les résistances de chaque compartiment sont calculées comme la moyenne des rapports aux différents instants (t) de mesure, de la différence de pression ($\Delta\Psi$, MPa) sur la transpiration E (Kg s^{-1})

Résistances	r_{tot}	$r_{rac+trc}$	r_{houp}	r_{aig}	r_{tronc}	r_{rac}
Mesures du 21mai	$= \left(\frac{\Psi_0 - \Psi_4(t)}{E(t)} \right)$	$= \left(\frac{\Psi_0 - \Psi_2(t)}{E(t)} \right)$	$= \left(\frac{\Psi_2(t) - \Psi_3(t)}{E(t)} \right)$	$= \left(\frac{\Psi_3(t) - \Psi_4(t)}{E(t)} \right)$		
Mesures du 22mai					$= \left(\frac{\Psi_1(t) - \Psi_2(t)}{E(t)} \right)$	
						$= r_{rac+trc} - r_{trc}$

3 Résultats expérimentaux

3.1 Embolisme natif des différents organes en fin d'hiver

3.1.1 Dans les branches et les racines :

Les niveaux d'embolisme (PLC) que nous avons mesuré à l'aide du XYL'EM sur les segments échantillonnés en fin d'hiver 2008, sont globalement faibles, 4.27 % pour les segments de branches, et non significativement différents de 0 pour les segments de racine (Tableau 3).

Tableau 3 : Diamètre moyen (écart type), PLC moyenne (IC95%), conductivité xylémienne maximale moyenne (IC 95%) sur segment de racines et présentés par âge pour les branches et les aiguilles.

	Age	n	Diamètre (mm)		PLC (%)		K _{x max} (mol m ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹)		Méthode
			moyenne	écart type	moyenne (± IC95%)		moyenne (± IC95%)		
Segment de racine	tous	41	4.89	1.50	-0.63	(±8.74)	3307	(±414)	XYL'EM
Segment de branche	tous	97	9.05	5.62	4.27	(±2.21)	314	(±22.5)	XYL'EM
	1	21	3.99	1.84	13.2	(±6.66)	265	(±34.9)	XYL'EM
	2	36	7.23	3.57	0.538	(±3.68)	265	(±24.3)	XYL'EM
	3	29	9.93	4.25	2.77	(±2.33)	330	(±36.5)	XYL'EM
	4	11	19.8	1.97	1.36	(±3.93)	461	(±62.9)	XYL'EM
Aiguille	tous	60	2.10	0.159	54.3	(±8.55)	7.61	(±1.38)	Tube à essai
	1	20	2.05	0.180	55.3	(±16.7)	9.19	(±3.38)	Tube à essai
	(2007)								
	2	20	2.12	0.061	60.0	(±14.1)	7.18	(±2.38)	Tube à essai
	(2006)								
	3	20	2.12	0.191	47.1	(±14.1)	6.51	(±1.42)	Tube à essai
	(2005)								

Une analyse des PLC en fonction des attributs architecturaux des échantillons a été conduite.

Pour les segments de branches, ni l'ordre de ramification, ni le diamètre, n'explique les variations de PLC. Seul l'âge a un effet significatif sur la PLC ($F = 7.09779$; $p < 0.001$) : il est de 13.2% pour les segments de 1 an (année 2007) et non significativement différent de 0 pour les plus âgés (Tableau 3).

Pour les racines, seul le diamètre a pu être testé, et il n'apparaît pas de corrélation significative avec l'embolisme.

De plus, aucune variation de la PLC en fonction de la conductivité maximale des branches et des racines n'a été mise en évidence.

3.1.2 Dans les aiguilles :

L'embolisme des segments d'aiguilles mesuré selon la technique que nous avons mis au point est en moyenne de 54.3 % (± 4.28 se). (Tableau 3). Les aiguilles apparaissent toutes embolisées. Les différences entre âge ne sont pas significatives.

3.2 Vulnérabilité à la cavitation des branches et des racines

Les mesures de vulnérabilité à la cavitation réalisées à l'aide du CAVITRON montrent une réponse très différente entre les segments de branche et les segments de racine (Tableau 4). La pression générant 50% de perte de conductance (P50) des branches (-3.44 MPa) est plus de deux fois supérieure à celle entraînant les mêmes effets sur les racines (-1.48 MPa).

Tableau 4 : Paramètres de l'ajustement sigmoïdal de la courbe de vulnérabilité. P50 (MPa) pression générant 50% de perte de conductivité, S pente de la vulnérabilité à P50. Les valeurs indiquées sont d'une part la moyenne et l'écart type des paramètres estimés individuellement pour chaque échantillon de branche et de racine et, d'autre part, les paramètres des ajustements globaux par type d'organe.

Type d'organe	P50		S		n
	Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type	
branche	-3.44	0.244	104	39.6	29
racine	-1.48	0.257	75.3	23.7	21
branche sans distinction	-3.42	--	76.4	--	--
Racine sans distinction	-1.52	--	62.6	--	--

Une analyse des paramètres caractérisant la vulnérabilité (P50, S) n'a pas montré de variations de ceux-ci en fonction des attributs architecturaux des échantillons. Un ajustement du modèle de vulnérabilité a donc été réalisé en utilisant tous les points de mesure par type d'organe (Figure 2). Ces ajustements sigmoïdaux sur le jeu de points des branches et des racines aboutissent à des valeurs des paramètres très peu différents de la moyenne de ceux des échantillons individuels. Bien que ces ajustements apparaissent globalement très correct, celui des branches n'est pas satisfaisant dans la gamme de potentiel biologique (0 à -2MPa), sous estimant la PLC. Pour être en mesure d'estimer la PLC des branches en conditions naturelles, un ajustement linéaire de PLC restreint à cette gamme a été préféré : $PLC = -2.96 \Psi$ ($R^2 = 0.37$).

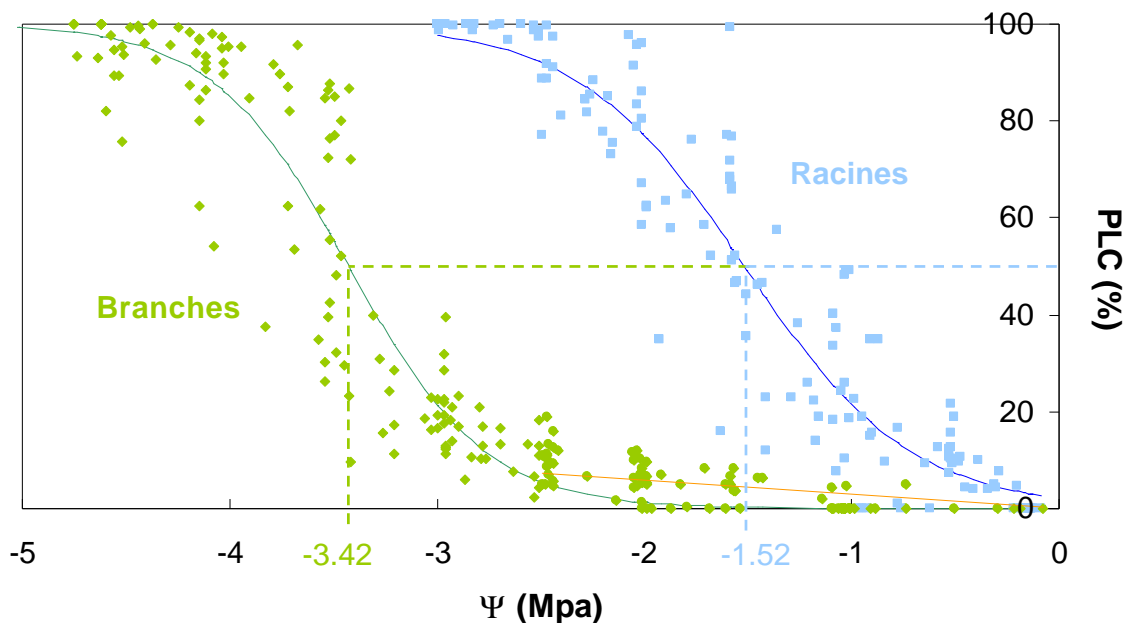


Figure 2 : Pourcentage de perte de conductivité hydraulique (PLC) en fonction du potentiel, par type d'organe (racines et branches) de Pin maritime. Chaque point représente une mesure à un potentiel donné d'un des échantillons. Les courbes représentent l'ajustement sigmoïdal modélisé selon l'équation de (Pammenter). Cet ajustement n'étant pas satisfaisant pour les branches dans la gamme (0 à -2MPa). Une approximation linéaire (courbe orange) rend mieux compte de l'évolution de PLC dans cette gamme $PLC = -2.96 \Psi$.

3.3 Conductivité xylémienne maximale

En l'absence d'embolie, la conductivité hydraulique spécifique $K_{x,max}$ des racines ($3307 \text{ mol m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) apparaît 10 fois plus élevée que celle des branches ($314 \text{ mol m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$). Celle des aiguilles, mesurée par une autre technique, est encore plus faible ($7.61 \text{ mol m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) (Tableau 3).

Pour les segments de branche les différences de $K_{x,max}$ observées en fonction de l'âge du segment (Tableau 3) s'expliquent par l'évolution de $K_{x,max}$ avec le diamètre du segment illustré sur la Figure 3 et le fait évident que les axes les plus âgés sont les plus gros.

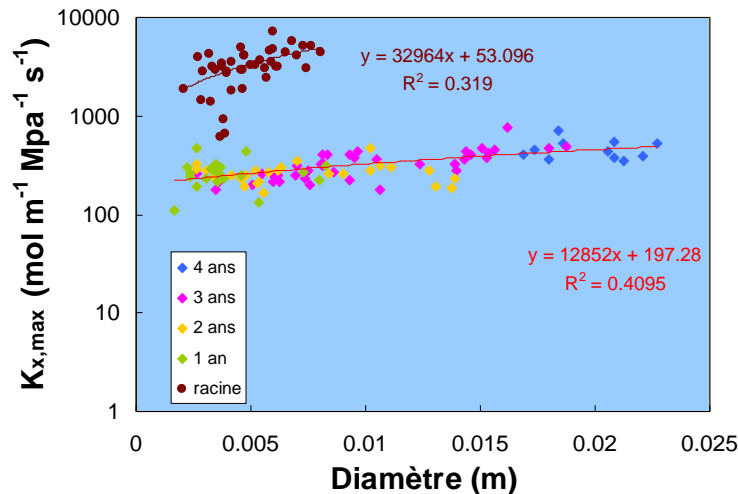


Figure 3 : Relation entre la conductivité spécifique maximale $K_{x,max}$ ($\text{mol m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) et le diamètre des racines et des branches. Pour les branches, l'âge de l'échantillon est distingué par une couleur. La régression linéaire entre le diamètre et $K_{x,max}$ est indiquée avec son R^2 pour chaque type d'organe. L'axe de $K_{x,max}$ est représenté avec une échelle logarithmique.

$K_{x,max}$ croît significativement avec le diamètre de l'axe, et ce de façon encore plus marquée pour les racines que pour les branches (Figure 3).

Pour les aiguille $K_{x,max}$ n'est pas significativement différent entre les aiguilles d'âge différent .

En supposant que la différence de conductivité spécifique xylémienne des différents types d'organes s'explique par le diamètre interne du lumen des trachéïdes(d) et suit la loi de Poiseuille-Hagen en puissance 4, on peut en déduire les ratios de diamètre suivant :

$$d_{rac} = 1.80 d_{branche}, \text{ et } d_{branche} = 2.53 d_{racine}.$$

3.4 Répartition des résistances xylémiennes dans l'arbre entier

La résistance hydraulique totale du xylème de l'arbre étudié in situ est de $1653 \text{ MPa s kg}^{-1}$. La conductivité spécifique foliaire équivalente est calculée à partir de l'estimation allométrique de la surface foliaire totale de l'arbre (Porté 2003). Elle est mesurée de la même façon que Delzon 2004 et, est égale à $0.886 \text{ mmol m}^{-2}_{leaf} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$.

La résistance totale se répartit équitablement entre les 4 compartiments définis par le protocole expérimental avec un pourcentage néanmoins légèrement inférieur pour les aiguilles (21.3%) (Tableau 5).

Tableau 5 : Valeurs de résistance et de conductivité spécifique foliaire pour l'arbre 19.

Compartiment	Répétition	Résistance			Kleaf mmol m ⁻² _{leaf} s ⁻¹ Mpa ⁻¹
		Moyenne	MPa s kg ⁻¹ Erreur type	% du total	
Total	18	1653	51.3	100%	0.886
Aiguilles	12	338	43.3	21.3%	4.34
Houppier	12	399	21.4	25.2%	3.67
Tronc	3	435	82.8	27.4%	3.37
Racines	-	414	144	26.1%	3.54

3.5 Simulation des PLC générés in situ selon le stress édaphique

Afin d'évaluer la cohérence de l'ensemble de nos résultats, nous avons évalué la perte de conductivité lié à l'embolisme à partir de l'estimation du potentiel hydrique minimum rencontré in situ par chaque type d'organe et de leur vulnérabilité à la cavitation.

Le potentiel hydrique minimum a été calculé à partir :

- de la distribution de la résistance hydraulique totale (Tableau 5),
- de trois conditions de stress édaphique (Ψ_{sol}) représentatives des différents contenu en eau du sol rencontrés en forêt de Pin maritime. Ψ_{sol} : (-0.3, -0.9, -1.4) MPa.
- du potentiel hydrique minimum des aiguilles des belles journées : -2 MPa.

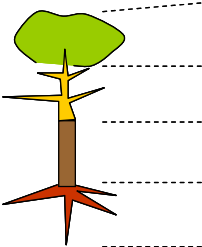
Pour chaque organe la PLC est calculé :

- en considérant que l'organe est soumis à son potentiel le plus bas, celui du point de jonction avec l'organe aval.
- En considérant que la vulnérabilité des racines suit la loi sigmoïdale ajustée sur l'ensemble des points (Tableau 4), et que celle des branches suit l'ajustement linéaire obtenu dans la gamme (0 à -2MPa)

Cette simulation prédit des niveaux d'embolisme faibles pour les axes aériens (tronc et houppier), ne dépassant pas 5.5% lors des forts stress et ne montrant pas d'évolution drastique en fonction des conditions d'humidité du sol

A l'inverse pour les racines les taux d'embolisme modélisés sont plus forts, atteignant 52 % pour un $\Psi_{sol}=-1.4$ Mpa., et ils sont fortement dépendant du cycle saisonnier typique, évoluant entre 12 et 52%.

Tableau 6 : Evaluation du potentiel minimum et de la PLC rencontré par chaque type d'organe pour trois conditions de stress édaphique. Le niveau de PLC des aiguilles est fixé arbitrairement à 50 % en cohérence avec les mesures de PLC et le potentiel minimum observée chez le Pin maritime

Ψ (MPa) et PLC (%)	Condition édaphique		
	$\Psi_{\text{sol}}=-0.3$ MPa Pas de stress	$\Psi_{\text{sol}}=-0.9$ MPa Stress modéré	$\Psi_{\text{sol}}=-1.4$ MPa Stress fort
 Ψ_4	-2.00 PLC=50%	-2.00 PLC=50%	-2.00 PLC=50%
Ψ_3	-1.64 → PLC=4.8%	-1.77 → PLC=5.2%	-1.87 → PLC=5.5%
Ψ_2	-1.21 → PLC=3.6%	-1.49 → PLC=4.4%	-1.72 → PLC=5.1%
Ψ_1	-0.74 → PLC=12%	-1.19 → PLC=30%	-1.56 → PLC=52%
Ψ_0	-0.30	-0.90	-1.40

4 Discussion

Nos mesurent témoignent d'un niveau d'embolisme natif différent entre les types d'organes du Pin maritime en sortie d'hiver. Ce résultat est en accord avec la littérature, comme le trouve par exemple Jaquish (2001) lors de mesure, au mois d'avril sur *Sassafras albidum* (*Lauraceae*), où les branches ont un taux d'embolisme de 100% alors que celui des racines est seulement de 20%. Cependant, dans notre cas les valeurs d'embolisme mesurées sont beaucoup plus faibles : 13% pour les branches âgées de un an et non significativement différent de zéro pour les branches plus âgées et pour les racines. Ces valeurs sont originales par rapport à celles rapportées dans littérature, qui sont en général beaucoup plus élevées. Ainsi, Domec (2004) rapporte sur racines de *Pinus ponderosa*, des niveaux d'embolisme de 40%., mais ces mesures sont estivales (juillet). Dans notre cas les mesures ont été faites au printemps 2008 alors que le sol était complètement saturé en eau et après une année 2007 peu stressante.

Pour les aiguilles, nos résultats semblent montrer qu'avant le début d'une nouvelle année de croissance, les aiguilles, tous âges confondus, sont embolisées d'environ 50%. Ce niveau d'embolisme contraste avec ceux trouvé dans les autres organes. Aucun élément de comparaison n'a pu être trouvé dans la littérature.

Les courbes de vulnérabilité à la cavitation que nous avons obtenues sur le Pin maritime mettent en évidence une différence notable entre les valeurs des paramètres P50 des racines et des aiguilles. Ce résultat est conforme à ceux de la littérature (Martinez-Vilalta 2002). Nos résultats montrent que les racines sont plus vulnérables que les branches : P50 de -1.42 et -3.5 MPa respectivement. Ce résultat est similaire à ceux trouvés sur plusieurs espèces (Froux 2005, Martinez-Vilalta 2002 ; Cochard, 1992 ; Hacke, 2000 ; Oliveras 2003 ; Jaquish et Ewers 2001).

La valeur de P50 que nous obtenons pour les racines peut apparaître surprenante. En effet une P50 égale à -1.42 MPa est très proche des valeurs de potentiel hydrique du sol atteintes en fin été, quasiment tous les ans.

Concernant les aiguilles nous n'avons pu caractériser la courbe de vulnérabilité faute de technique appropriée. Cependant si l'on tient pour acquis le fait que le fonctionnement des stomates du Pin maritime se traduit par un maintien du potentiel hydrique foliaire toujours au dessus de -2 MPa, et que celui-ci est atteint ou approché régulièrement lors de toutes les belles journées ; alors, le fait d'avoir trouvé un taux d'embolisme xylémien des aiguilles légèrement supérieur à 50% laisse supposer que la P50 des aiguilles est à peu près égale à -2 MPa. Cette déduction conduit à supposer un fonctionnement des aiguilles qui nous étonne ; c'est-à-dire une régulation stomatique au voisinage de la P50. La vulnérabilité des aiguilles des pins est encore une donnée rare, puisque qu'aucune publication n'a été trouvée pouvant confirmer ou infirmer nos résultats.

La conversion de la résistance totale de l'arbre étudié, en conductivité spécifique foliaire xylémienne (K_{leaf}) donne une valeur de $0.89 \text{ mmol m}^{-2} \text{ leaf s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$ cohérente avec celles déjà rapportées pour des pins maritime de cet âge (Delzon 2004 trouve une valeur de $K_{\text{leaf}}=0.77 \text{ mmol m}^{-2} \text{ leaf s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$). La distribution des résistances pour chaque compartiment de l'arbre, en distinguant les racines, est un résultat très peu trouvé dans la littérature. Nos résultats donnent des résistances réparties à peu près équitablement entre compartiment (Tableau 5). De nombreuses études rapportent des distributions différentes avec en particulier des résistances majeures situées dans les feuilles ou les racines : 80% dans les feuilles de *Quercus sp.* Tyree (1993a) ; 60% dans les feuilles d'*Acer saccharum*, Yang (1994) ; 52% dans les racines de *Pinus contorta*, Running (1980). Cependant d'autres résultats, obtenus eux sur des pins, sont plus cohérents ceux que nous trouvons : Loustau (1998) trouve ainsi que la part de la résistance située dans les aiguilles de Pin maritime âgés de 25 ans est de 14% et Running (1980) estime à 33% la part de la résistance des tiges de *Pinus contorta*.

4.1.1.1 Analyse :

La confrontation entre eux des différents résultats de notre étude obtenus dans différents domaines caractérisant le fonctionnement hydraulique xylémien de l'arbre soulèvent plusieurs interrogations.

Pourquoi trouve-t-on de l'embolisme sur les axes aériens alors que la P50 des branches est si basse ?

La simulation du niveau d'embolisme atteint par chaque type d'organe nous conduit à estimer la perte de conductance lors d'un stress édaphique fort ($\Psi_{\text{sol}}=-1.4\text{MPa}$) à 5.5% (Tableau 6). Cette valeur est cohérente avec la valeur moyenne d'embolisme natif mesuré : 4.27%.

Pourquoi trouve-t-on de l'embolisme sur les axes aériens âgés de 1 an et non sur ceux plus âgés ?

On peut faire l'hypothèse que, d'une part, sur les branches, les rameaux de l'année étant en bout de circuit xylémien, leur potentiel est le plus bas entraînant des niveaux d'embolisme plus importants, et, d'autre part, que les rameaux plus âgés pourraient avoir un niveau d'embolisme plus faible du fait de la croissance secondaire qui aurait dilué leur embolisme de première année. Nos observations seraient très dépendantes des conditions climatiques de l'année ; une année plus sèche que 2007 se serait probablement traduite par un niveau d'embolisme non nul pour les rameaux plus âgés que 1 an.

Pourquoi ne trouve-t-on pas d'embolisme dans les racines alors qu'elles ont des seuils de vulnérabilité à la cavitation très proches de ceux couramment atteints par le sol ?

L'estimation du niveau de PLC des racines, à partir du modèle de vulnérabilité et de l'estimation du potentiel rencontré (Tableau 6) conduit pour les différentes conditions de stress édaphique caractérisant une année à des valeurs de PLC des racines comprises entre 12 et 52%. À l'inverse nos mesures conduites selon la méthodologie du système XYL'EM ne nous ont pas permis de quantifier un niveau d'embolisme significativement différent de zéro.

Les échantillons de racine que nous avons étudiés étant visiblement et en majorité plus âgés que 1 an, l'absence d'embolie ne peut s'expliquer comme le suggèrent Kolb et Sperry (1996) par une nouvelle croissance latérale racinaire.

Deux raisons pourraient alors expliquer nos résultats : (i) il est possible de penser que l'on a eu une levée d'embolisme comme le suggère Domec (2004) et Jaquish (2001), mais alors quel en serait le mécanisme, (ii) il est également possible de questionner notre technique de mesure, en se demandant si la méthode de levée d'embolie du système XYL'EM est appropriée aux racines dont la conductivité est très forte.

Au sein du même arbre, quelles peuvent être les raisons de la si grande différence de conductivité entre chaque organe ?

Le bois a une conductivité spécifique 1.80 fois plus faible que celle des racines alors que ces deux types d'organes ont pour rôle de transférer la sève sur de longues distances. Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que le bois mis en place dans la partie aérienne de l'arbre, outre sa fonction de conduction de la sève, sert de soutien mécanique à l'arbre. Il a alors tout intérêt à mettre en place

de larges parois. Ceci se traduirait également par un plus faible diamètre interne des trachéides, d'où une faible conductivité xylémienne.

Les aiguilles ont une conductivité xylémienne encore plus faible (2.52 fois moins que les branches). Ici l'hypothèse d'un rôle mécanique du xylème ne paraît pas appropriée. Par contre cette faible conductivité peut être la source d'un gradient de potentiel le long du xylème de l'aiguille, lors de la transpiration. Ainsi, pour un flux de $1 \text{ mmol m}^{-2}_{\text{leaf}} \text{ s}^{-1}$, lors des mesures de conductivité sur les aiguilles dont l'embolie n'avaient pas été levée, la différence de pression entre les deux extrémités du segment d'aiguille étudié était de 0.2 MPa pour une longueur de 8 cm. La faible conductivité du xylème foliaire se traduirait donc par des potentiels hydriques inhomogène dans toute la feuille, générant des différences de potentiel pouvant être supérieures à 0.5 MPa pour des aiguilles de longueur normale (~25 cm). Ceci devrait par conséquent se traduire par un fonctionnement stomatique et photosynthétique de l'aiguille également inhomogène sur l'ensemble de sa surface, si on considère que le fonctionnement stomatique est fortement contrôlé par le potentiel hydrique à un seuil bien défini vers -1.8 MPa (Dulhoste, 2005).

5 Conclusion et perspectives

De nombreuses études montrent que les caractéristiques hydrauliques d'un arbre conditionnent son fonctionnement (Tyree and Sperry, 1989). Pourtant, rares sont celles mettant en corrélation l'ensemble des propriétés hydrauliques du xylème des différents organes d'un arbre pour analyser leur impact sur son fonctionnement intégré. Cela est pourtant nécessaire pour représenter les effets hydrauliques sur le fonctionnement de l'arbre dans une approche mécaniste de celui-ci.

Ce travail a abordé l'étude hydraulique du Pin maritime dans cette perspective. Délimitant notre travail à la partie xylémienne du trajet hydraulique de l'eau dans l'arbre, nous avons étudié les propriétés intrinsèques des éléments conducteurs (conductivité et vulnérabilité à la cavitation) au regard des conditions de potentiel hydrique supportées par ces organes en cours de saison.

Nos résultats obtenus sur l'embolisme, la vulnérabilité à la cavitation et la conductivité hydraulique des organes aériens de Pin maritime sont, pour la majorité, en accord avec les résultats lus dans la littérature. Une des particularités de ce travail est d'apporter des résultats dans des domaines peu, voir pas du tout étudiés, tels que ceux concernant la conductivité et la vulnérabilité xylémienne des racines et des aiguilles, ou encore ceux traitant de la répartition de la résistance totale de l'arbre.

Nous confirmons dans cette étude le fait que les axes aériens du Pin maritime fonctionnent dans une gamme de potentiel éloignée de leur vulnérabilité à la cavitation. A l'inverse de façon plus surprenante nous trouvons que ce n'est ni le cas pour les racines, ni pour les aiguilles. Cela

témoigne, très probablement, d'un intérêt adaptatif pour l'arbre. Pour analyser la portée effective de nos résultats et essayer de mieux comprendre leur signification biologique, il apparaît nécessaire à la fois (i) de poursuivre l'étude expérimentale des propriétés hydrauliques de l'arbre et (ii) d'intégrer les résultats déjà acquis dans un modèle incorporant les autres processus susceptibles d'interagir à l'échelle de l'arbre : la croissance (primaire, secondaire), la régulation des conductances mésophylliennes dans les racines et les aiguilles, la conductance du sol.

En perspectives donc, quelques pistes de recherche peuvent être envisagées.

Les racines sont des organes encore peu étudiés et qui mériterait une grande attention. Par exemple, la connaissance de l'âge des racines nous permettrait de mieux analyser l'éventualité de cycles d'embolie/levée d'embolie. Il serait également intéressant et facile de tester l'éventualité d'une levée d'embolie des racines aux pressions les plus élevées pouvant se trouver dans le sol (~0MPa). Sur les axes, il serait intéressant de mesurer, le degré d'embolisme avant et après une saison de croissance et ceci après une année sèche.

En ce qui concerne les aiguilles, il sera nécessaire de développer une technique permettant de caractériser l'ensemble de la courbe de vulnérabilité, car de fait notre étude ne l'a permis et a du se contenter d'une estimation de P50. Une adaptation dimensionnelle du système CAVITRON apparaît envisageable ; elle devra prendre en compte les caractéristiques de longueur des aiguilles et leur conductivité xylémienne mesurée dans cette étude.

Dans tous les cas pour mieux comprendre et représenter le fonctionnement hydraulique de l'arbre, il serait à la fois intéressant d'effectuer un suivi saisonnier de l'embolisme des différents organes et également d'étendre nos investigations aux gammes de taille d'organes non échantillonnés du fait des limitations imposés par les instruments utilisés (XYL'EM, CAVITRON).

Un des points critiques se trouve être probablement au niveau des racines de plus faibles dimension. L'intégration du fonctionnement hydraulique des racines nécessitera en outre de faire progresser nos connaissances sur la dynamique de leur croissance primaire et secondaire

6 Bibliographie

- Cochard, H. (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology*, **11**, 73-83.
- Cochard, H. (2002) A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 815-819.
- Cochard, H., Casella, E. & Mencuccini, M. (2007) Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, **27**, 1761-1767.
- Cochard, H., Cruizat, P. & Tyree, M. T. (1992) Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology*, **100**, 205-209.
- Cochard, H.; Martin, R.; Gross, P.; Bogeat-Triboulot, M. B. (2000) Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur*. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 1255-1259.
- Davi, H., Dufrêne, E., Francois, C., et al. (2006) Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, **141**, 35-56.
- Delzon S. (2004) Causes fonctionnelles et structurales du déclin de productivité des forêts avec l'âge. Thèse.
- Domec, J. C., Pruyn, M. L. & Gartner, B. L. (2005) Axial and radial profiles in conductivities, water storage and native embolism in trunks of young and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, Cell and Environment*, **28**, 1103-1113.
- Domec, J. C., Warren, J. M., Meinzer, F. C., Brooks, J. R. & Coulombe, R. (2004) Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, **141**, 7-16.
- Dulhoste R. (2005) Contrôle hydrique du fonctionnement stomatique du Pin maritime. Rapport de stage.
- Froux, F., Ducrey, M., Dreyer, E., et al. (2005) Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss? *Trees: Structure and Function*, **19**, 137-144.
- Hacke, U. & Sauter, J. J. (1995) Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany*, **46**, 1177-1183.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pittermann, J. (2000) Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Gratiot Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, **1**, 31-41.
- Jaquish, L. L. & Ewers, F. W. (2001) Seasonal conductivity and embolism in the roots and stems of two clonal ring-porous trees, *Sassafras albidum* (Lauraceae) and *Rhus typhina* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 206-212.

- Kolb, K. J., Sperry, J. S. & Lamont, B. B. (1996) A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany*, **47**, 1805-1810.
- Loustau, D., Domec, J. C. & Bosc, A. (1998) Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Annales des Sciences Forestieres*, **55**, 29-46.
- Martinez-Vilalta, J. & Pockman, W. T. (2002) The vulnerability to freezing-induced xylem cavitation of *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany*, **89**, 1916-1924.
- Mayr, S., Cochard, H., Ameglio, T. & Kikuta, S. B. (2007) Embolism formation during freezing in the wood of *Picea abies*. *Plant Physiology*, **143**, 60-67.
- Mencuccini, M. & Grace, J. (1996b) Hydraulic conductance, light interception and needle nutrient concentration in Scots pine stands and their relations with net primary productivity. *Tree Physiology*, **16**, 459-468.
- Oliveras, I., Martinez-Vilalta, J., Jimenez-Ortiz, T., Lledo, M. J., Escarre, A. & Pinol, J. (2003) Hydraulic properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a dune ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecology*, **169**, 131-141.
- Pammenter, N.W. & Vander Willigen, C. (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, **18**, 589-591.
- Porté A. (2003) Relations allométriques sur Pin maritime en Landes humide. Compte rendu de travail INRA.
- Running S. (1980) Field estimates of root and xylem resistances in *Pinus contorta* using root excision. *Dept. Forest and Wood Sciences*, **31**, 555-569.
- Sack, L. & Holbrook, N. M. (2006) Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 361-381.
- Sperry, J. S., Tyree, M. T. (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment*, **13**, 427-436
- Tyree, M. T., Sperry, J. S (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism., *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 19-38.
- Tyree, M.T. & Ewers, F.W. (1991) Tansley review No.34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, **119**, 345-360.
- Tyree, M. T., Sinclair, B., Lu, P. & Granier, A. (1993) Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Annales des Sciences Forestieres*, **50**, 417-423.
- Yang, S. D. & Tyree, M. T. (1994) Hydraulic architecture of *Acer saccharum* and *A. rubrum*: comparison of branches to whole trees and the contribution of leaves to hydraulic resistance. *Journal of Experimental Botany*, **45**, 179-186.

7 Annexes

7.1 Annexe 1 : Définitions

La conductance hydraulique xylémienne et ses différentes expressions

La conductance xylémienne (k , kg/s/MPa) d'un élément conducteur représente la quantité d'eau transférée par unité de temps, le flux (F , kg/s), sous une différence de pression hydraulique (ΔP , MPa) :

$$k = \frac{F}{\Delta P}$$

La résistance r (r, s MPa/kg) est l'inverse de la conductance : $r = 1/k$

Quand k est rapporté aux propriétés dimensionnelles de l'élément conducteur, ou même à la surface foliaire drainée, on définit plusieurs conductivités :

La conductivité hydraulique K_h (m kg/s/MPa) est relative au gradient de pression (DP/l), où l est la conductance ramenée à l'unité de longueur dans le sens du flux : $K_h = k.l$

La conductivité hydraulique spécifique xylémienne K_x (kg/s/m/MPa) est donnée par le rapport entre K_h et la section de xylème fonctionnel

La conductivité hydraulique spécifique foliaire K_f (kg/s/m²) est égale au rapport entre K_h et A_f (m²) où A_f représente la surface foliaire alimentée par le segment de branche.

Perte de conductivité xylémienne et vulnérabilité à la cavitation

Le niveau d'embolisme (PLC, Percentage Loss of Conductivity en %) d'un segment conducteur xylémien correspond à sa perte de conductivité relativement à sa conductivité maximale :

$$PLC = 100 \left(1 - \frac{K}{K_{\max}} \right)$$

Où k est la conductance du segment (encore appelée native) conducteur et k_{\max} la conductance maximale mesurée après avoir levé l'embolie. La détermination de la PLC d'un segment xylémien se base donc sur la mesure de ces deux conductances. La mesure de k_{\max} nécessite la résorption de l'embolie qui est généralement obtenue grâce à une forte pression hydrostatique exercée dans le segment conducteur.

Le niveau d'embolisme d'un tissu xylémien dépend du niveau de potentiel qu'il a subi. On caractérise donc la vulnérabilité à la cavitation par l'allure de la courbe qui représente cette dépendance, et en particulier par deux paramètres : P50 (MPa) la pression générant 50% d'embolisme et S (% /MPa) la pente de cette relation à P50.

7.2 Annexe 2 : Mesure de la conductance xylémienne et du niveau d'embolisme des aiguilles de Pin maritime

Principe

La technique développée repose sur la mesure conjointe du flux d'eau F et de la différence de pression ΔP d'un segment d'aiguille dans lequel le mouvement d'eau est uniquement xylémien. Afin d'éviter les flux mésophylliens dans ce segment, qui normalement alimentent la chambre sous stomatique et le flux transpiratoire, ce segment d'aiguille baigne dans de l'huile qui annule la transpiration. Le flux xylémien dans le segment d'aiguille étudié est contraint par la transpiration d'une autre portion de l'aiguille laissée à l'air. La base de l'aiguille est plongée dans une réserve d'eau libre assurant son alimentation hydrique à potentiel nul.

L'embolisme est caractérisé par la mesure comparative de conductance xylémienne d'aiguilles issues d'un lot témoin et d'un lot dont on a levé l'embolisme. Afin que les deux lots d'aiguilles soient le plus homogènes possibles, des aiguilles jumelles (portées par le même brachyblaste) sont séparées et attribuées à chacun des lots. Pour lever l'embolisme l'un des lots est soumis à une pression hydrostatique forte (4.5 bars).

Mode opératoire

Un grand volume d'eau déminéralisée avec du KCl est préparé, afin de pouvoir remplir deux bacs plats avec de l'eau ayant la même concentration en KCl. Un volume d'eau correspondant à la quantité nécessaire pour remplir le plus petit bac est mis à dégazer. Une fois l'eau dégazée, le plus petit bac est rempli (N° 2).

Un tube souple (~25 cm de long, \varnothing 3cm) et ses bouchons sont placés dans le bac 2, tout l'air du tube souple est chassé. Enfin, l'une de ses extrémités est fermée.

On remplit le grand bac (N° 1) avec le reste d'eau (non dégazée) pour y manipuler le rameau.

On y place un tube à essai dont on chasse l'air.

Préparation des deux lots d'aiguilles

Le rameau portant les aiguilles à étudier est placé dans le bac 1.

On effectue toutes les autres opérations sous eau en veillant à ce que jamais le pétiole d'une aiguille soit en contact avec l'air.

12 paires d'aiguilles sont utilisées pour former deux lots comparables, en séparant les aiguilles de chacune des paires et en les attribuant aux deux lots.

Pour chacune des 12 paires :

- On choisit une paire d'aiguille dont les 2 aiguilles sont saines, bien conformées et de dimension (longueur) identique.
- On prélève la paire d'aiguille.
- On sépare les deux aiguilles et on supprime les restes de brachyblaste.

- On insère le pétiole de l'une d'elle dans un petit tube à échantillon pour la transporter dans le bac 2. Ce petit tube est utilisé pour transvaser le moins d'eau non dégazée possible.
- On insère l'aiguille dans le tube souple, le pétiole dirigé vers le bouchon déjà en place.
- On insère l'aiguille jumelle (restée dans le bac 1), dans un tube à essai identifié par un numéro, situé dans le bac 1, pétiole vers le fond.

On referme le tube souple, contenant les 12 aiguilles à pressuriser, avec le second bouchon, en veillant à l'absence d'air.

On place le tube souple dans le tube PVC de pressurisation et l'on ferme ce dernier.

Pressurisation et dépressurisation lente

L'air remplit le tube en PVC de pressurisation où la pression monte jusqu'à 4.5 bars.

On laisse tel quel pendant 15 minutes : pressurisation. Lors de la dépressurisation, l'air s'échappe lentement à travers une petite vanne micrométrique pré-réglée.

La pression chute progressivement (dépressurisation) de façon à être au bout d'une heure proche de zéro ce qui permet d'ouvrir le tube de pressurisation.

Pendant la dépressurisation

On met en tubes individuels les aiguilles du lot non pressurisé selon le protocole suivant.

Sur le rameau présent dans le bac n°1, les aiguilles témoins sont prélevées sous eau. Chaque aiguille est placée, brachyblaste vers le bas, dans un tube à essai contenant l'eau du bac. L'eau est retirée grâce à une seringue en veillant à laisser 2 à 3cm d'eau au fond du tube. On rajoute, grâce à une autre seringue, de l'huile de silicone jusqu'au ras du tube. Le tube est bouché en faisant passer l'aiguille par le trou préalablement effectué dans le bouchon. Le tube à essai est consciencieusement essuyé afin d'éviter toute évaporation parasite.

Après la dépressurisation

Une heure après le début de la dépressurisation, le tube PVC est ouvert. Le tube souple en est retiré puis placé dans le bac 1 dont on a retiré le rameau. Les aiguilles sont extraites du tube souple sans les endommager en ouvrant les deux bouchons.

On met alors en tubes individuels les aiguilles du lot pressurisé selon le protocole présenté ci-dessus.

Les deux lots d'aiguilles sont alors placés, en même temps, dans une serre, où le rayonnement et la température sont à peu près constants.

Mesure de la transpiration et du potentiel hydrique

La transpiration est mesurée par pesée. Les deux lots d'aiguilles sont manipulés en même temps en parallèle. Les pesées débutent après avoir attendu 1 à 2h que la transpiration se stabilise avec les conditions expérimentales. Chaque aiguille, l'une après l'autre est pesée sur une balance (Sartorius HX3000 - e=0.0001g). Le poids **W** et l'heure **t** sont enregistrés à chaque pesée et l'évaporation de l'aiguille est calculée comme le rapport dW / dt (g/s). Lorsque la transpiration s'est stabilisée, l'aiguille est coupée au ras du bouchon et le potentiel hydrique Ψ_f du bout coupé est mesuré dans la

chambre à pression de Scholander. Le moins d'aiguille possible est recoupée pour la mesure de Ψ_f . Enfin, la longueur et le diamètre du bout d'aiguille dont Ψ_f vient d'être mesuré sont déterminés (longueur qui transpire) ainsi que la longueur de l'aiguille qui trempe dans l'huile (longueur non transpirante).

Calcul de la conductance xylémienne et de la PLC

La conductance hydraulique xylémienne de la longueur d'aiguille non transpirante est calculée comme le rapport du flux d'évaporation sur la différence de pression $\Psi_0 - \Psi_f$ (où Ψ_0 est considéré être le potentiel de l'eau libre c'est-à-dire 0).

Résumé

Caractérisation des propriétés hydraulique du xylème du Pin maritime, de la racine à l'aiguille.

Elsa ALFONSI 2008

Rapport de stage de Master 2 - Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres.

Ce travail aborde l'étude hydraulique du Pin maritime dans la perspective de son intégration dans les modèles de fonctionnement de l'arbre. Se bornant à la partie xylémienne du trajet hydraulique de l'eau dans l'arbre, nous avons étudié les propriétés intrinsèques des éléments conducteurs (conductivité et vulnérabilité à l'embolisme) au regard des conditions de potentiel hydrique supportées par ces organes en cours de saison.

Les caractéristiques hydrauliques ont été étudiées en utilisant à la fois des méthodes classiques pour les racines et les branches et une technique de mesure de la conductivité des aiguilles développée lors de cette étude

Nos résultats montrent que les caractéristiques hydrauliques varient selon l'organe considéré. Les branches apparaissent très peu vulnérables à la cavitation, contrairement aux racines et aux aiguilles.

In situ, les aiguilles et les racines présentent des résultats différents : en sortie d'hiver, les aiguilles sont embolisées de 50% contrairement aux racines qui ne le sont pas du tout, ce qui laisse supposer un mécanisme de levée d'embolisme racinaire.

Une des particularités de ce travail est d'apporter des résultats dans des domaines peu, voir pas du tout étudiés, tels que ceux concernant la conductivité et la vulnérabilité xylémienne des racines et des aiguilles, ou encore ceux traitant de la répartition de la résistance totale de l'arbre.

Nous confirmons dans cette étude le fait que les axes aériens du Pin maritime fonctionnent dans une gamme de potentiel éloignée de leur vulnérabilité à la cavitation. A l'inverse de façon plus surprenante nous trouvons que ce n'est ni le cas pour les racines, ni pour les aiguilles. Cela témoigne, très probablement, d'un intérêt adaptatif pour l'arbre.

