



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

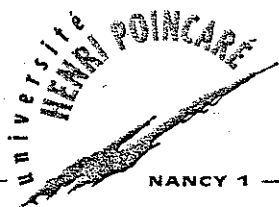
LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

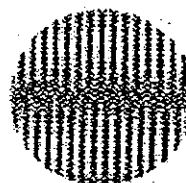
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



FACULTÉ DES SCIENCES



Institut National
de la Recherche Agronomique

Thèse de doctorat de l'Université Henri Poincaré Nancy I
Ecole doctorale: Aspects Moléculaires de la Biologie
UFR Sciences et Techniques Biologiques



Fonctionnement hydrique du hêtre:
architecture hydraulique et sensibilité à la cavitation

Présentée par

Damien LEMOINE

Thèse sur publications

Spécialité: Biologie Forestière

soutenue publiquement le 25 janvier 2000 devant la commission d'examen :

Jury : MM.	P. DIZENGREMEL	Prof., Université de Nancy I	Président
	P. CRUIZIAT	DR., INRA Clermont-Ferrand	Rapporteur
	D.EPRON	MC., Université de Montbéliard	Rapporteur
	A. GRANIER	DR., INRA Nancy	Directeur de thèse
	H. COCHARD	CR., INRA Clermont-Ferrand	Examineur
	J.L. DURAND	CR., INRA Lusignan	Examineur

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier les différents membres du jury ainsi que toutes les personnes qui ont contribué de diverses manières à la réalisation de cet ouvrage :

Gilbert Aussenac, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire tout au long de ce travail,

André Granier et Erwin Dreyer, pour m'avoir montré le chemin à suivre et la confiance qu'ils m'ont donné,

Pierre Dizengremel, pour m'avoir aidé dans mes choix et qui m'a fait l'honneur de présider mon jury de thèse,

Pierre Cruiziat et Daniel Epron, pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse et pour le temps qu'ils y ont consacré,

Jean Louis Durand et Hervé Cochard (le "Dieu" de l'Hydraulique) pour leur regard d'expert,

Je donne toute ma reconnaissance à Amparo Sanchez-Hoyos, Marianne Peiffer, Christine Fort, Sabine Girard, pour m'avoir accueilli en tant que "petit DEA".

Didier Garriou, Luc Croisé, Michèle Ridolfi, Hervé Torres-Cuevas, Nicolas Barrière, Mareen, Sébastien Remi, Christian Burlet, Pierre Fraisse, Céline Giese, David Chatelet, Karine Malaboeuf, Agnès Legras de Grandcourt, Vanessa Dambrun et tous les stagiaires d'un été que j'aurais pu oublier

Nathalie Klein, Stéphanie Cozzi, Boris Maheu, Florent Gross, Virginie Legroux, Aurélie Depaquis et "le lierre", Carole Henriot, en souvenir de l'été 98 tellement... transe. Bonne chance à vous.

Un remerciement tout spécial pour Sophie Jacquemin qui m'a exceptionnellement bien accompagné au cours de l'été ultime dans l'attente de la fin du monde du 11 août 1999... Elle a réussi avec mention "bien" le stage d'alpinisme que je lui ai imposé entre deux comptages de vaisseaux (3500 en tout !!!!). Merci.

Une pensée aux thésards qui suivent encore leur long chemin, pour Fabienne Froux, Cécile Barbaroux, Laetitia Farque et Tharwat Ibrahim.

Et pour tous les chercheurs que j'ai rencontré au cours de ces 4 années et plus particulièrement: Pascale Maillard, Nathalie Bréda, Jean-Marc Guehl, Noël Le Goff, Jean-Marc Ottorini, Dany Afif, Jean-Claude Pireaux et Torkel Welandar (pour m'avoir fait découvrir la Suède).

Mes remerciements s'adressent aussi à toute l'équipe technique (Patrick Gross, Jean-frédéric Müller, Bernard Clerc, François Wilm, Jean-Marie Desjeunes, Jean-Marie Gioria) pour leur aide et leur sympathie, ainsi qu'aux secrétaires (Jacqueline Bohin et Rosine Gross) pour leur extrême gentillesse.

Une bise spéciale pour Séraphine Vizoso, Natacha Guérard, Frédéric Masson, les trois du "club" des 4 ... En souvenir de Tolkien, du Falkenstein, du thé au caramel et des Vosges (...).

Je dédie ce travail à Madame Peiffer, Madame Villemin, Monsieur Perrin et à tous ces gens qui m'ont ouvert l'esprit.

A ma famille , et pour Rachel sans qui...

Table des matières

PARTIE I : SYNTHESE

Introduction.....	11
I-Concepts et définitions	15
1-Estimation de l'état hydrique de l'arbre.....	15
1-1-Définition.....	15
1-2-Principe de la mesure du potentiel hydrique	16
2-Transferts hydriques dans l'arbre	17
2-1-Le trajet extra-fasciculaire	17
- Dans les racines	
- Dans la feuille	
2-2-Caractéristiques des éléments conducteurs de sève.....	18
2-3-Mécanismes de l'ascension de la sève.....	18
2-4-Loi de Hagen-Poiseuille et conductivité théorique	19
3-Modélisation de la circulation de la sève.....	19
3-1-Analogie ohmique	19
3-2-Conductivité spécifique foliaire.....	20
3-3-Limite du formalisme ohmique.....	21
3-4-Architecture hydraulique.....	22
4-Variations spatiales et temporelles de la répartition et des valeurs de résistances hydrauliques.....	23
4-1-Anatomie des vaisseaux et facteurs de variations.....	23
4-2-Cavitation et embolie aspects théoriques.....	23
4-2-1-Stabilité d'une bulle d'air dans la sève.....	23
4-2-2-Le dysfonctionnement du xylème cavitation et embolie.....	24
- Définition	
- Hypothèse dite du germe d'air	
- L'embolie hivernale	
- Conséquences	
4-2-3-Limitation du développement de l'embolie et rétablissement de la fonctionnalité d'un conduit cavité.....	26
4-2-4-Mesures de l'embolie.....	27
5-Couplage entre conductance stomatique et conductance hydraulique totale.....	27
II-Protocoles expérimentaux.....	29
1-Le site de Hesse	29
1-1-Description de la parcelle.....	29
1-2-Sols et climats.....	30
1-2-1-Etude pédologique.....	30
1-2-2-Etude botanique et analyse de sol.....	30
1-2-3-Le climat.....	30
2-Suivi de la mise en place de la surface foliaire et du nouveau cerne au printemps.....	31
2-1-Etude de la phénologie	31
2-2-Différenciation des vaisseaux et mise en place du cerne.....	31
3-Anatomie des éléments conducteurs du xylème et facteurs de variations.....	32
3-1 -Zone de transfert de la sève dans l'aubier.....	32
3-2-Différences anatomiques entre espèces et variations dans le cerne.....	32
3-3-Influence des paramètres environnementaux sur l'anatomie	33
3-3-1-Acclimatation anatomique à la lumière chez le hêtre	33
3-3-2-Effets d'une éclaircie sur l'anatomie du xylème.....	33
3-3-3-Impacts de la disponibilité en eau du sol sur l'anatomie du xylème	34

4-Répartition des résistances hydrauliques dans l'arbre.....	34
4-1-Résistances hydrauliques racinaires.....	34
4-2-Résistances hydrauliques aériennes.....	34
5-Suivi annuel de l'embolie.....	35
6-Mécanismes de développement de l'embolie hivernale.....	36
7-Mécanismes de résorption de l'embolie hivernale.....	37
7-1-Mesure de pressions racinaires.....	37
7-2-Mesure du potentiel osmotique de sève.....	37
7-3-Formation du nouveau cerne.....	37
8-Sensibilité du hêtre à une contrainte hydrique.....	37
8-1-Courbes de vulnérabilité à la cavitation.....	37
8-2-Régulation stomatique au cours d'un stress hydrique.....	38
Discussion : fonctionnement hydrique du hêtre architecture hydraulique et sensibilité à la cavitation.....	40
I-Architecture hydraulique du hêtre.....	40
1-Variation spatiale des résistances hydrauliques du hêtre.....	40
1-1-Impact de l'anatomie des vaisseaux.....	41
1-2-Constrictions hydrauliques.....	41
1-3-Résistances foliaires et segmentation hydraulique.....	41
1-4-Différences de conductivité entre tiges et racines.....	42
2-Répartition des potentiels hydriques dans l'arbre.....	43
3-Courbes de vulnérabilité et segmentation de vulnérabilité.....	43
3-1-Vulnérabilité à la cavitation.....	43
3-2-Architecture hydraulique et segmentation.....	44
4-Relation entre morphologie et architecture hydraulique.....	45
II-Mécanismes d'induction de l'embolie hivernale et restauration de la conductivité hydraulique.....	47
1-Embolie hivernale mécanismes d'induction chez le hêtre.....	47
1-1-Résultats expérimentaux.....	47
1-2-Comparaison avec d'autres études.....	48
1-3-Impacts de l'embolie hivernale en conditions naturelles.....	49
2-Mécanisme de restauration de l'embolie hivernale chez le hêtre.....	49
2-1-Formation de pressions racinaires.....	49
2-2-Augmentation de la pression osmotique de la sève.....	50
2-3-Mise en place des nouveaux vaisseaux.....	51
III-Mécanismes de réponse à la contrainte hydrique.....	52
1-Valeurs critiques de potentiels hydriques en cours de journée.....	52
2-Contrôle stomatique de la transpiration et maintien de l'intégrité du xylème au cours d'une sécheresse.....	52
3-Embolie estivale en conditions naturelles.....	53
4-Restauration de l'embolie estivale.....	54
5-Mécanismes anatomiques de réponse à la contrainte hydrique résultats expérimentaux.....	54
6-Réponse hydraulique à la contrainte hydrique conclusions.....	55
IV-Acclimatation du xylème à la lumière.....	57
1-Effets de l'éclairement sur l'efficacité et la vulnérabilité à la cavitation du xylème.....	57
2-Réponses anatomiques et hydrauliques à une éclaircie forestière.....	58
3-Conclusions.....	59
V-Conclusions générales et perspectives de recherche.....	60
Références bibliographiques.....	62

PARTIE II : ANNEXES

Annexe I

Damien LEMOINE, André GRANIER and Hervé COCHARD, 1999. Mechanism of winter stress-induced embolism in *Fagus sylvatica* L.

Trees 13, 206-210.

Annexe II

Hervé COCHARD, Damien LEMOINE and Erwin DREYER, 1999. The effects of light irradiance on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L.

Plant Cell Environment 22, 101-108.

Annexe III

Damien LEMOINE, André GRANIER and Hervé COCHARD, 1999. Evidence for a stomatal control of embolism in *Fagus sylvatica* L.

Soumis à Trees.

Annexe IV

Damien LEMOINE, Sophie JACQUEMIN and André GRANIER, 1999. Anatomical and hydraulic acclimation of xylem after clearing in a beech forest (*Fagus sylvatica* L). *In prep.*

Liste des figures et des tableaux de la synthèse

Figure 1 : Variation en fonction de la lumière de la masse surfacique des feuilles et de la fraction du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR relatif) dans le peuplement de hêtre de Hesse.

Figure 2 : Différences morphologiques entre un rameaux long et un rameaux court chez le hêtre.

Figure 3 : Représentation schématique de l'analogie entre la circulation de l'eau dans la plante et un circuit électrique (loi d'Ohm). La résistance hydraulique totale est la résultante de plusieurs résistances disposées en série. Le flux hydrique traversant l'arbre est engendré par la différence de potentiel hydrique entre le sol (Ψ_{sol}) et les feuilles (Ψ_f). (D'après Ewers et Cruiziat).

Figure 4 : Représentation graphique du potentiel hydrique en fonction de la transpiration. La relation linéaire (1) qui en résulte permet de déterminer le potentiel hydrique de sol (ordonnée à l'origine) et la valeur de résistance sol-feuille (pente de la droite). Souvent, lorsque le flux d'eau n'est pas conservatif (absorption $\neq$ transpiration) la relation obtenue est curviligne (2).

Figure 5 : (a) Pressions agissant sur une bulle d'air en solution: pression capillaire, $2T/r$, et pressions hydrostatiques, $P_g - P_l$.

(b) zones de stabilité et d'instabilité d'une bulle d'air en solution en fonction de son rayon et de la pression hydrostatique, $P_g - P_l$. Pour un rayon donné si la pression hydrostatique est supérieure (en valeur absolue) à la pression capillaire ($2T/r$), la bulle d'air augmente de volume et cavite le conduit. (d'après Cochard, 1995).

Figure 6 : Mécanismes de formation de l'embolie. Il y a rupture d'un ménisque air/eau dans un pore de la paroi primaire d'une ponctuation lorsque la tension hydrostatique dans le liquide devient supérieure à la pression capillaire maximale du pore ($2T/r$).

Figure 7 : Diagramme illustrant la redondance du système conducteur de la sève brute. A: pas de redondance, les éléments conducteurs sont connectés uniquement par leurs extrémités, ce qui empêche tout mouvement d'eau par les voies latérales, l'embolie bloque tout le système conducteur. B: système conducteur redondant, les éléments conducteurs sont connectés à la fois par leurs extrémités et leurs côtés, les effets de l'embolie sur la conductivité sont limités (d'après Tyree *et al.*, 1994).

Figure 8 : Classes de dominance du hêtre et structure du peuplement. La figure a été réalisée en tenant compte des dimensions relatives des arbres et en respectant approximativement la proportion d'arbres dans chaque classe (d'après Le Goff et Ottorini, 1997).

Figure 9 (a) Schéma du fluxmètre haute pression (HPFM) : mesure des résistances hydrauliques (Tyree et al, 1995). (b) Courbes d'étalonnage de deux capillaires pour le fluxmètre haute pression.

Figure 10: Schéma du dispositif de mesure des pertes de conductances hydrauliques dues à l'embolie (Sperry et al, 1988).

Figure 11: (a) Courbe de vulnérabilité schématique. Avec Ψ_{cav} le potentiel hydrique critique du développement de l'embolie et $\Psi_{50\%}$ le potentiel hydrique qui induit 50% d'embolie.

(b) Comparaison des courbes de vulnérabilité de deux espèces de sensibilité différente au stress hydrique: le hêtre et le bouleau. Les valeurs de Ψ_{cav} et de $\Psi_{50\%}$ caractérisent une sensibilité à la cavitation moindre pour le hêtre.

Figure 12 : Variation au sein des houppiers en fonction de la masse surfacique des feuilles de la résistance hydraulique totale de la branche (a), de la résistance spécifique foliaire (b) et de la part foliaire de la résistance totale de la branche (c).

Figure 13 : Variation de diamètre et de conductivité hydraulique le long d'un rameau de 1 an.
en : entre nœud ; n : nœud ; 1-2 : zone de transition entre la tige de l'année et la tige de 1 an.

Figure 14 : Comparaison de l'évolution de la conductivité hydraulique de segments de tiges (âgés de 1 à 3 ans) et de racine en fonction du diamètre de l'échantillon.

Figure 15 : Evolution du potentiel hydrique foliaire calculé à partir de la répartition des résistances hydrauliques dans les houppiers et les valeurs de flux de sève de branches d'ombre et de plein soleil au cours de trois journées ensoleillées.

Figure 16 : (a) Courbes de vulnérabilité à la cavitation de rameaux de hêtre agés de 1 an prélevés en forêt sur des branches d'ombre et de lumière et sur des jeunes plants en pépinière conditionnés sous différents éclairagements (100%, 48%, 18%, 8%) de l'éclairement solaire incident) (n=10)

(b) Courbe de vulnérabilité à la cavitation de pétioles de feuilles de lumière comparée à la courbe de vulnérabilité de rameaux de lumière. (n=5 pour les pétioles).

Figure 17 : Interaction entre morphologie et architecture hydraulique.

Figure 18 : (a) Evolution interannuelle de l'embolie dans un peuplement de hêtre âgé de 25 ans (n=16).

(b) Variation de la fraction de la réserve utile de 1996 à 1998. A partir de 0,4 l'arbre se trouve en stress hydrique (Bréda, 1994).

Figure 19 : Evolution de la pression de sève (mesurés à la base des troncs de hêtre) pendant les printemps 1996 (a) et 1997 (b) et du potentiel osmotique de la sève (1997, c) de rameaux de 1 an.

Figure 20: Cinétique de débourrement et de différenciation des vaisseaux dans le cerne en formation de 1996 à 1998 (n=10).

Le 80% de différenciation correspond au début de la fonctionnalité des vaisseaux, à partir de 80% de débourrement on note le début des phénomènes transpiratoires.

Figure 21 : Diamètre des vaisseaux en fonction de leur position relative dans le cerne de 1 an de rameaux de lumière prélevés à Hesse et à Hayange (n=4 branches x 20 coupes).

Tableau 1 : Conductivité hydraulique en % de la conductivité hydraulique calculée par la loi de Hagen-Poiseuille. Valeurs relevées dans la littérature (*in* Zimmermann et Brown (1977) et Zimmermann (1983)).

Tableau 2 : Les espèces végétales permettant de caractériser le sol de la station de Hesse (d'après Torres-Cuevas, 1997).

Tableau 3 : Valeurs moyenne de conductivité spécifique foliaire (LSC) de rameaux de 1 an et de pétioles de branches et de feuilles de lumière (n= 30). Les étoiles indiquent une différence significative à 99% (PLSD Fisher).

Tableau 4 : Caractéristiques anatomiques et hydrauliques de segments de tiges et de racines de hêtre (moyenne $\pm$ écart-type ; n = 16).

Tableau 5 : Etude comparée de l'embolie maximale atteinte par l'alternance de cycle gel-dégel et du nombre de cycles nécessaires pour atteindre cette valeur pour trois espèces forestières: deux espèces à pores diffus (hêtre et charme) et une espèce à zone poreuse (chêne sessile)

Tableau 6 : Comparaison des paramètres anatomiques (diamètre et longueur moyens des vaisseaux) et hydrauliques (LSC) de rameaux de hêtre de 1 an ayant poussé sur des sols à réserves utiles différentes (Hesse RU forte ; Hayange RU faible).

(n = 4 branches x 20 coupes pour le diamètre ; n = 10 pour la longueur ; n = 32 pour la LSC ; une étoile indique une différence significative à 99%, PLSD Fisher).

Synthèse

Introduction

La plupart des arbres sont soumis périodiquement à des sécheresses, avec des fréquences variables. L'installation d'une sécheresse est le résultat de la combinaison d'une part de la diminution de la disponibilité en eau au niveau du sol et d'autre part de l'augmentation de la demande évaporatoire. Parmi les facteurs de l'environnement influençant la distribution et la croissance des espèces ligneuses, notamment sous climat tempéré, l'eau occupe une place de toute première importance (Kozlowski, 1982). Les périodes de sécheresse cycliques sont à l'origine de la présence d'espèces particulièrement adaptées à leur milieu, la pression sélective persistante du milieu ainsi que la compétition entre végétaux, conduisant à l'élimination des espèces ou provenances les moins adaptées. Outre ces adaptations morphologiques et physiologiques contrôlées génétiquement, les épisodes de sécheresses accidentels sont souvent l'occasion de révéler des différences de plasticité entre espèces végétales vis à vis des conditions environnementales défavorables. Les adaptations dans les deux cas ne sont pas les mêmes. Dans le cas de sécheresses irrégulières et prononcées rencontrées sous climats océaniques ou continentaux, c'est la plasticité des espèces qui intervient dans la résistance au stress imposé.

La lumière est également un facteur important dans le développement des espèces végétales et plus particulièrement dans l'établissement des classes de dominance au sein d'un peuplement forestier (Williams, 1996). Les arbres subissent des variations importantes de l'éclairement (à la fois dans le temps (au cours de la croissance) et dans l'espace (concurrence, ombrage)). La plasticité d'une espèce vis à vis de ce facteur environnemental conditionne l'aboutissement de son unité architecturale (Nicolini, 1997).

Nous nous sommes intéressés au cours de ce travail à caractériser les paramètres anatomiques et physiologiques qui conditionnent les transferts d'eau dans l'arbre en relation avec sa structure morphologique, en ayant pour objectif de déterminer les mécanismes d'acclimatation au milieu et aux contraintes environnementales (contrainte hydrique, changement de l'éclairement...).

Notre modèle d'étude est le hêtre. Le hêtre est une espèce forestière sociale qui présente des peuplements souvent purs et fermés à fort indice foliaire. La densité des houppiers (implantation des arbres, épaisseur des houppiers, surface foliaire) crée un environnement lumineux contrasté avec un fort gradient lumineux entre la canopée et la base des couronnes (Kuuluvainen et Pukkala, 1987). Le

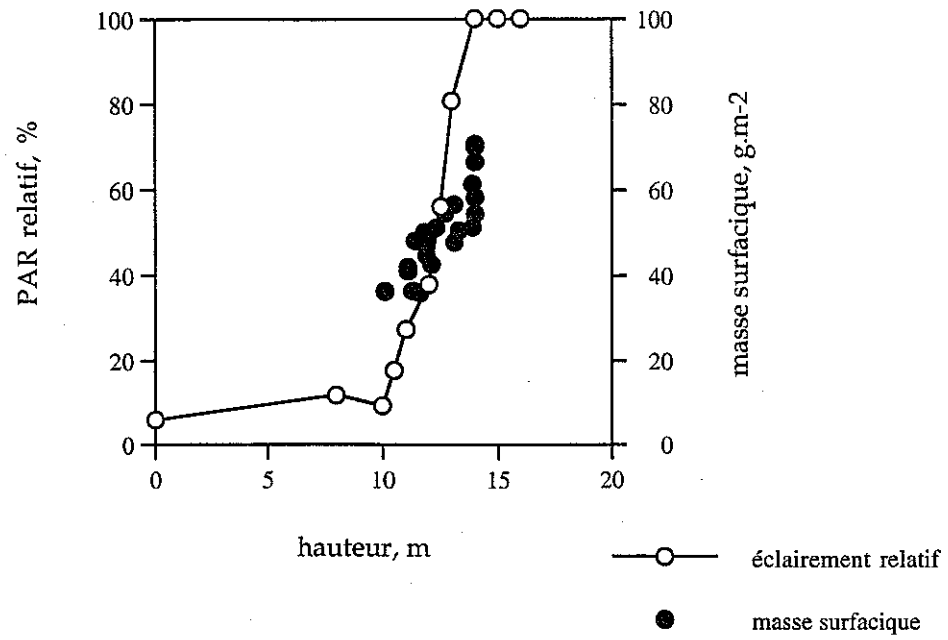


Figure 1 : Profil dans un couvert de hêtre (Hesse, 57) de la masse surfacique des feuilles et de la fraction du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR relatif).

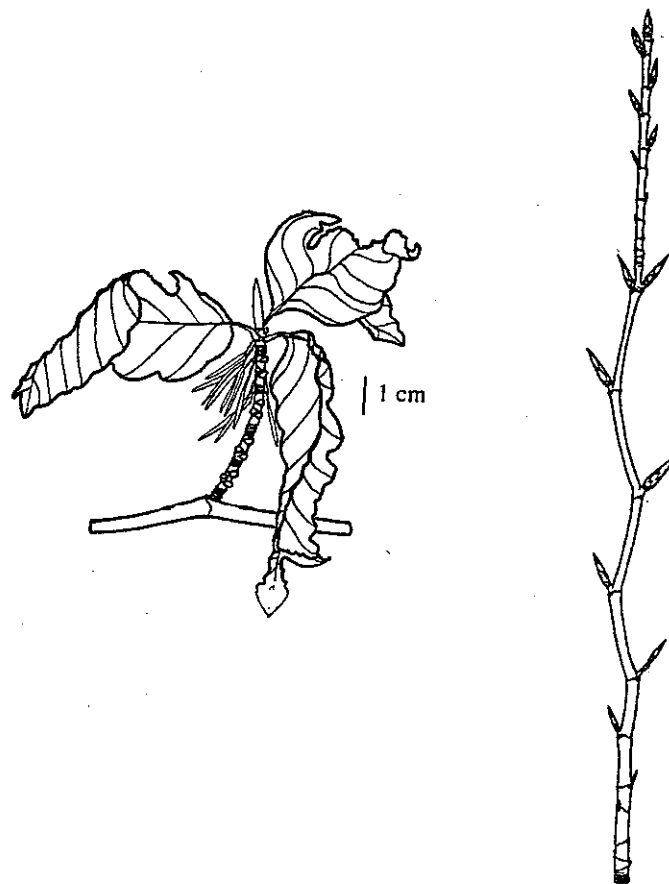


Figure 2 : Différences morphologiques entre un rameau long et un rameaux court de hêtre en hiver (Nicolini, 1997).

rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) chute ainsi de 100% à moins de 10% au niveau du sol (figure 1). Les branches les plus basses présentent une structure caractéristique d'une croissance à l'ombre, les rameaux sont formés d'allongements très réduits et portent des feuilles avec une masse surfacique faible. Les branches de lumière, quant à elles, possèdent des rameaux avec des entre-nœuds longs et des feuilles ayant une masse surfacique plus importante (figure 1 et figure 2).

C'est une espèce mésoxérophile à mésophile favorisée par une humidité atmosphérique importante. Dans les zones climatiques plus sèches, elle se développe surtout en altitude (Rameau *et al.*, 1989). Le hêtre a des exigences hydriques intermédiaires entre les espèces tolérantes à la sécheresse (*Quercus ilex*, *Cedrus sp.*) et les espèces sensibles (*Betula verrucosa*, *Populus sp.*). C'est une essence qui présente un intérêt sylvicole important (bois d'oeuvre, de chauffage,...) au niveau européen et dans le nord est de la France et qui tend à se développer. Une question se pose alors quant à son adaptation et à sa résistance aux contraintes environnementales (principalement à la sécheresse) et sa plasticité face à ces contraintes.

Le hêtre présente donc plusieurs critères morphologiques propres à son développement et sa capacité à croître dans des milieux différents (Tessier du Cros *et al.*, 1981) nous ont poussé à approfondir ses caractéristiques hydrauliques afin de mieux comprendre le développement des arbres forestiers en général.

La séquence architecturale du hêtre est établie en observant les différents stades de développement de hêtres poussant dans différentes conditions environnementales (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Edelin, 1991). Cette approche permet de comprendre la façon dont les différents éléments composant l'architecture d'une plante sont modulés dans le temps et dans l'espace par les conditions environnementales. C'est par la description et la connaissance de la variété des réactions de la plante vis à vis des changements du milieu que l'on pourra attribuer un rôle, une valeur aux différents événements influençant l'architecture morphologique (Nicolini, 1997) et l'architecture hydraulique de l'arbre.

Au cours de cette étude nous avons caractérisé les paramètres qui conditionnent les transferts d'eau au sein de l'arbre et décrit l'architecture hydraulique du hêtre. Nous avons ensuite analysé les impacts de facteurs climatiques et édaphiques tels que le froid, la lumière et la disponibilité en eau du sol sur la plasticité hydraulique du hêtre. Plusieurs questions se sont alors posées. Quel est l'impact des conditions de croissance sur la structure du xylème ? Comment réagit l'arbre face à des contraintes environnementales (froid, contrainte hydrique...) ? Peut-il s'acclimater suffisamment rapidement aux modifications environnementales pour limiter les risques de dysfonctionnement ? Quelles relations existe-t-il entre anatomie, morphologie et architecture hydraulique ?

Cette synthèse est constituée de trois parties distinctes. Dans la première, nous allons définir les paramètres et les variables qui déterminent le fonctionnement hydrique des arbres forestiers (potentiel hydrique, conductance hydraulique, conductance stomatique) et les notions qui nous permettront d'analyser et de modéliser les transferts hydriques chez les arbres forestiers et plus particulièrement chez le hêtre (notion d'architecture hydraulique). Nous développerons ensuite les matériels et les méthodes utilisés au cours de cette étude. La troisième partie sera consacrée à

L'analyse des caractéristiques qui influencent les transferts d'eau, avec un intérêt particulier pour les paramètres hydrauliques dont une grande part est liée à l'anatomie du xylème (conductivité, vulnérabilité à la cavitation), et des mécanismes physiologiques du contrôle des pertes en eau (régulation stomatique). Nous avons ensuite analysé les mécanismes d'acclimatation hydraulique en réponse à des changements environnementaux en nous axant principalement sur les modifications anatomiques en réponses aux contraintes (modification de l'activité cambiale et impacts de la xylogénèse sur les caractéristiques hydrauliques). Ainsi, nous avons observé les effets d'un manque d'eau sur la plasticité de l'architecture hydraulique et l'impact d'une modification brutale de l'éclairement.

Dans la suite du texte, les figures et tableaux faisant référence aux différents articles seront indiqués par le numéro dans lequel ils apparaissent (I, II, III, ou IV) et par leur numérotation respective dans chacun des articles. Les renvois aux tableaux et aux figures de la synthèse seront indiqués en italique.

I-Concepts et définitions

1-Estimation de l'état hydrique de l'arbre

Trois grandeurs principales permettent de caractériser l'état hydrique d'un végétal :

- (1) l'humidité pondérale qui correspond au rapport de la masse d'eau d'un échantillon sur sa masse sèche,
- (2) la teneur en eau relative, qui est le rapport entre la masse d'eau contenu dans un échantillon à un instant donné et la masse d'eau maximale lorsqu'il est à pleine turgescence,
- (3) et le potentiel hydrique, grandeur thermodynamique qui permet d'estimer l'état de liaison des molécules d'eau.

La teneur en eau relative et l'humidité pondérale dépendent de la quantité d'eau que contient un organe, le potentiel hydrique est une grandeur qui conditionne les transferts d'eau entre deux points. Ainsi, le potentiel hydrique permet de caractériser l'état hydrique de l'arbre. Nous l'avons utilisé pour suivre l'évolution de la contrainte hydrique.

1-1-Définition

L'état énergétique de l'eau dans un végétal est mesuré au moyen du potentiel chimique de l'eau. Le potentiel chimique μ d'un élément est la quantité d'énergie libre par mole de cet élément (Nobel, 1983). La variation de potentiel chimique entre deux états de l'eau, $\mu_1 \rightarrow \mu_2$, est l'énergie maximale associée à ce changement d'état que fournit une mole d'eau. Sans apport extérieur d'énergie, un système ne peut évoluer que vers un niveau de potentiel inférieur.

On définit le potentiel hydrique d'un organe ou d'une plante, Ψ , comme la différence entre le potentiel chimique de l'eau dans la plante (μ) et le potentiel de référence, celui de l'eau pure, à la

pression atmosphérique et à la même température que la plante (μ^*) rapportée au volume molaire de l'eau V ($18 \text{ cm}^3 \cdot \text{mole}^{-1}$) (Berger, 1981), ainsi :

$$\Psi = (\mu - \mu^*) / V$$

Quatre composantes du potentiel hydrique sont susceptibles d'agir sur la circulation de l'eau dans la plante : le potentiel osmotique, le potentiel de gravité, le potentiel électrique et le potentiel de pression (pression ou tension hydrostatique). Dans le cas de la circulation de la sève brute au niveau du xylème, on peut négliger le potentiel osmotique car le trajet de la sève ne comporte pas de membranes hémiperméables, le potentiel électrique car la sève est neutre et le potentiel de gravité dans le cas d'arbres de petite taille (dans notre cas avec une hauteur des arbres moyenne de 14,5 m le potentiel de gravité sera environ de 0,15 MPa (0,1 MPa pour 10 m)). Seul le potentiel de pression va influencer le transfert de la sève. La sève circule sous tension dans le système conducteur, donc on parlera plutôt de potentiel de tension de sève. La sève circule des zones de potentiels les moins négatifs vers les zones de potentiels les plus négatifs.

1-2-Principe de la mesure du potentiel hydrique

La mesure de **potentiel hydrique foliaire** est effectuée à l'aide d'une chambre à pression mise au point par Scholander (Scholander *et al.*, 1965). La pression (MPa) appliquée à la feuille au moment où apparaît un ménisque de sève au niveau de la coupure du pétiole correspond à l'inverse de la valeur de potentiel hydrique.

Le **potentiel hydrique foliaire** définit l'état hydrique de la plante est essentiellement la résultante des forces d'origine osmotique et de turgescence (élasticité pariétale) qui lient l'eau au tissu végétal. Lorsque la plante ne transpire pas (nuit, pluie,...) son potentiel hydrique s'équilibre lentement avec le sol, on définit alors le **potentiel hydrique foliaire de base** mesuré en fin de nuit. Cette valeur de potentiel hydrique caractérise le potentiel hydrique de la zone de sol où les racines prélèvent l'eau (Aussenac et Granier, 1978 ; Bréda *et al.*, 1995). Dès que les mécanismes transpiratoires se développent avec le lever du jour et l'augmentation de la demande évaporative, la valeur du potentiel hydrique va devenir de plus en plus négative jusqu'à un minimum à midi T.U. appelé **potentiel hydrique foliaire minimum**. Un gradient de potentiel de plus en plus négatif va s'établir tout au long de la plante, des racines jusqu'aux feuilles, siège des phénomènes transpiratoires.

Pour déterminer le **potentiel hydrique des éléments du xylème** des tiges, la méthode consiste à mesurer le potentiel hydrique d'une feuille couverte, attachée au point où l'on veut effectuer la mesure (Turner, 1981). La feuille couverte ne transpirant pas, la différence de potentiel hydrique entre la feuille et son point d'attache est nulle. Cette méthode est également utilisable pour mesurer le **potentiel hydrique de racines** en emballant des drageons ou des rejets de souches par exemple.

Au niveau de l'atmosphère, le potentiel hydrique est directement lié à la concentration en molécules d'eau. Les valeurs de **potentiel hydrique dans l'air** sont généralement près de 50 fois les valeurs de potentiel au niveau des feuilles. L'atmosphère est donc un puits très fort pour la vapeur d'eau. Il est plus juste, au sens physique, de parler de différence de fraction molaire ou de pression de vapeur saturante entre l'atmosphère et les cavités sous-stomatiques car nous sommes en phase vapeur, il est préférable de n'utiliser la définition de potentiel hydrique qu'en phase liquide.

2-Transferts hydriques dans l'arbre

La circulation de l'eau dans le végétal commence au niveau des sites d'absorption par les racines, l'eau suit alors un transfert radial dans la racine et longitudinal vers les parties aériennes, à travers le xylème. Au niveau des feuilles, l'eau circule des espaces intercellulaires vers les stomates puis dans l'atmosphère.

Depuis l'entrée par les racines jusqu'à la sortie par les stomates des feuilles, on classe les voies utilisées en trajet fasciculaire (trajet de l'eau à travers l'appareil vasculaire) et en trajet extra-fasciculaire, où l'eau diffuse à travers des massifs cellulaires.

2-1-Le trajet extra-fasciculaire

- Dans les racines :

L'absorption de l'eau dans les racines a lieu par le rhizoderme et les poils absorbants localisés au dessus de la zone d'élongation racinaire (2 à 3 mm de la zone méristématique). L'eau traverse le cortex et franchit l'endoderme (couche monocellulaire dont les parois radiales sont subérisées et forme le cadre de Caspary) avant d'atteindre les vaisseaux du xylème. Trois voies de passages sont théoriquement possibles, la part de chacune est variable et difficilement estimable:

(1) **la voie vacuolaire** : l'eau passe de vacuole en vacuole en traversant le tonoplasme, le cytoplasme, le plasmalemme et les parois pecto-cellulosiques de chaque cellule.

(2) **la voie symplasmique** : l'eau transite par le cytoplasme et les membranes plasmiques des cellules à travers les plasmodesmes tout au long de la racine. Elle passe ensuite dans les vaisseaux du xylème à travers le plasmalemme des cellules adjacentes aux vaisseaux.

(3) **La voie apoplasmique** : l'eau circule à travers les parois cellulaires.

- Dans la feuille :

Dans les feuilles, à la sortie des nervures, l'eau doit encore traverser quelques massifs cellulaires avant de passer en phase gazeuse et de s'échapper par les stomates vers l'atmosphère. Le trajet de l'eau se fait principalement par la **voie apoplasmique**.

2-2-Caractéristiques des éléments conducteurs de sève

Plus de 99 % de la longueur du trajet en phase liquide a lieu à travers le système conducteur. "Le tissu conducteur de la sève brute (xylème) est un système cloisonné et formé de conduits poreux" (Cochard, 1991). Deux principaux types d'éléments assurent le transport de la sève :

(1) **les trachéïdes** : présentes chez les gymnospermes et les angiospermes. Ce sont des cellules mortes de quelques millimètres de long et jusqu'à 30 μm de diamètre, dont les parois sont percées de ponctuations qui permettent le passage de la sève entre trachéïdes successives.

(2) **les vaisseaux** : présents uniquement chez les angiospermes. Ce sont des empilements de cellules mortes, dont les parois transversales ont quasiment disparu au cours de leur différenciation. Il en résulte une structure cylindrique de très grande longueur, quelques décimètres chez les espèces à pores diffus comme le hêtre jusqu'à plusieurs mètres chez les espèces à zone poreuse comme le chêne (Zimmermann, 1983).

Chez les conifères comme chez les feuillus, le transfert de la sève entre deux conduits de même type s'effectue toujours par des ponctuations aréolées (Siau, 1984). A ce niveau, seule la paroi primaire cellulosique des éléments est conservée, c'est donc une zone de passage favorisée. La taille de ces pores a été peu étudiée, elle atteindrait 0,1 μm chez *Acer saccharum* (Sperry et Tyree, 1988) et jusque 1 à 2 μm chez les conifères (Siau, 1984). Il est important de connaître la taille de ces pores, car il semble que ce soit à ce niveau que se situe la faiblesse du tissu conducteur en cas de contrainte hydrique (Zimmermann, 1983).

Les différences anatomiques entre vaisseaux et trachéïdes induisent des différences dans l'ascension de la sève. Dans les vaisseaux, la majorité des flux passe par les extrémités, ce qui conduit à une circulation beaucoup plus verticale et plus rapide que dans le bois formé de trachéïdes où il existe une composante latérale plus importante du fait de leurs extrémités coudées et rétrécies.

2-3-Mécanismes de l'ascension de la sève

L'ascension de la sève dans les cellules conductrices fut décrite par Dixon (1914) par la **théorie de la "tension-cohésion"** et développée depuis (Pickard, 1981 ; Zimmermann, 1983). La cohésion des molécules d'eau et la structure des parois des éléments conducteurs (rigides) permet la formation de colonnes d'eau continues des racines jusqu'aux feuilles. La cohésion des molécules d'eau est telle qu'une tension appliquée à une extrémité du système sera transmise jusqu'à l'autre. Au niveau des sites d'évaporation (cavité sous stomatique), une tension capillaire se crée et se transmet tout au long de la colonne d'eau. Cette tension permet le transfert de la sève des racines jusqu'aux zones d'évaporation (Cruziat et Tyree, 1990 ; Cochard, 1991).

Tableau 1 : Conductivité hydraulique en % de la conductivité hydraulique calculée par la loi de Hagen-Poiseuille à partir de mesures de diamètre et de densité de vaisseaux. Valeurs relevées dans la littérature (*in* Zimmermann et Brown (1977) et Zimmermann (1983))

Espèces selon la structure du bois	Conductivité hydraulique en % de la conductivité hydraulique calculée	Auteurs
CONIFERES		
<i>Abies pectinata</i> :	26-43	M
PORES DIFFUS		
<i>Acer rubrum</i>	33-67	T
<i>Acer pseudoplatanus</i>	38	P
<i>Betula pendula</i>	34,8	R
<i>Betula pubescens</i>	34-37	P
<i>Fagus sylvatica</i>	37,5	R
<i>Populus robusta</i>	21,7	B
<i>Salix veridis</i>	34,8	R
ZONES POREUSES		
<i>Quercus sp</i>	53-84	R
LIANES		
<i>Aristolochia sipho</i>	100	B
<i>Vitis vinifera</i>	100	B
HERBACEES	12-22	B

Auteurs : B, Berger (1931); M, Münch (1943); R, Riedl (1937); T, Tyree (1971); P, Petty (1978, 1981).

2-4-Loi de Hagen-Poiseuille et conductivité théorique

Si un élément conducteur est assimilable à un capillaire cylindrique, sa conductivité suit alors la loi de Hagen-Poiseuille :

$$K_h = (\pi \rho / 128 \eta) d^4$$

(avec ρ la densité du liquide, η la viscosité dynamique du fluide et d le diamètre de l'élément de transfert).

Ainsi, la conductivité d'un capillaire est fonction de son diamètre à la puissance 4. Chez les angiospermes, les vaisseaux sont beaucoup plus larges que les trachéïdes ; ainsi en condition hydrique optimale la quasi totalité des flux de sève axiaux s'effectue au travers des vaisseaux.

Les calculs de conductivité à l'aide de la loi de Hagen-Poiseuille conduisent à une surestimation de ces valeurs par rapport aux mesures hydrauliques (*tableau 1* ; Tyree et Zimmermann, 1971 ; Lewis et Boose, 1995). On peut expliquer cela par :

- (1) la section ellipsoïdale des vaisseaux,
- (2) une résorption seulement partielle des parois transversales pendant la différenciation ,
- (3) la rugosité des parois (anneaux spirales, dépôts de lignine...),
- (4) la dimension finie des vaisseaux,

La zone de passage d'un vaisseau à un autre (longitudinalement) est constituée de nombreuses ponctuations qui, même si elles laissent passer la sève, constituent une zone de forte résistance (Tyree et Ewers, 1991).

3-Modélisation de la circulation de la sève

3-1-Analogie ohmique

Grâce à l'analogie avec la loi d'Ohm proposée par van den Honert (1947) et revue par Zimmermann (1983), le transfert de la sève au sein du continuum sol-plante-atmosphère est décrit à l'image des flux d'électrons dans les circuits électriques. Des résistances hydrauliques au transfert de la sève induisent des pertes de charge ou potentiel hydrique, exprimé en MPa, proportionnelles au flux de sève lorsque celui ci est conservatif (l'absorption racinaire est égale à la transpiration, *figure 3*). La sève circule donc le long d'un gradient négatif de potentiel hydrique et ce gradient sera d'autant plus important que les résistances seront grandes et les flux forts.

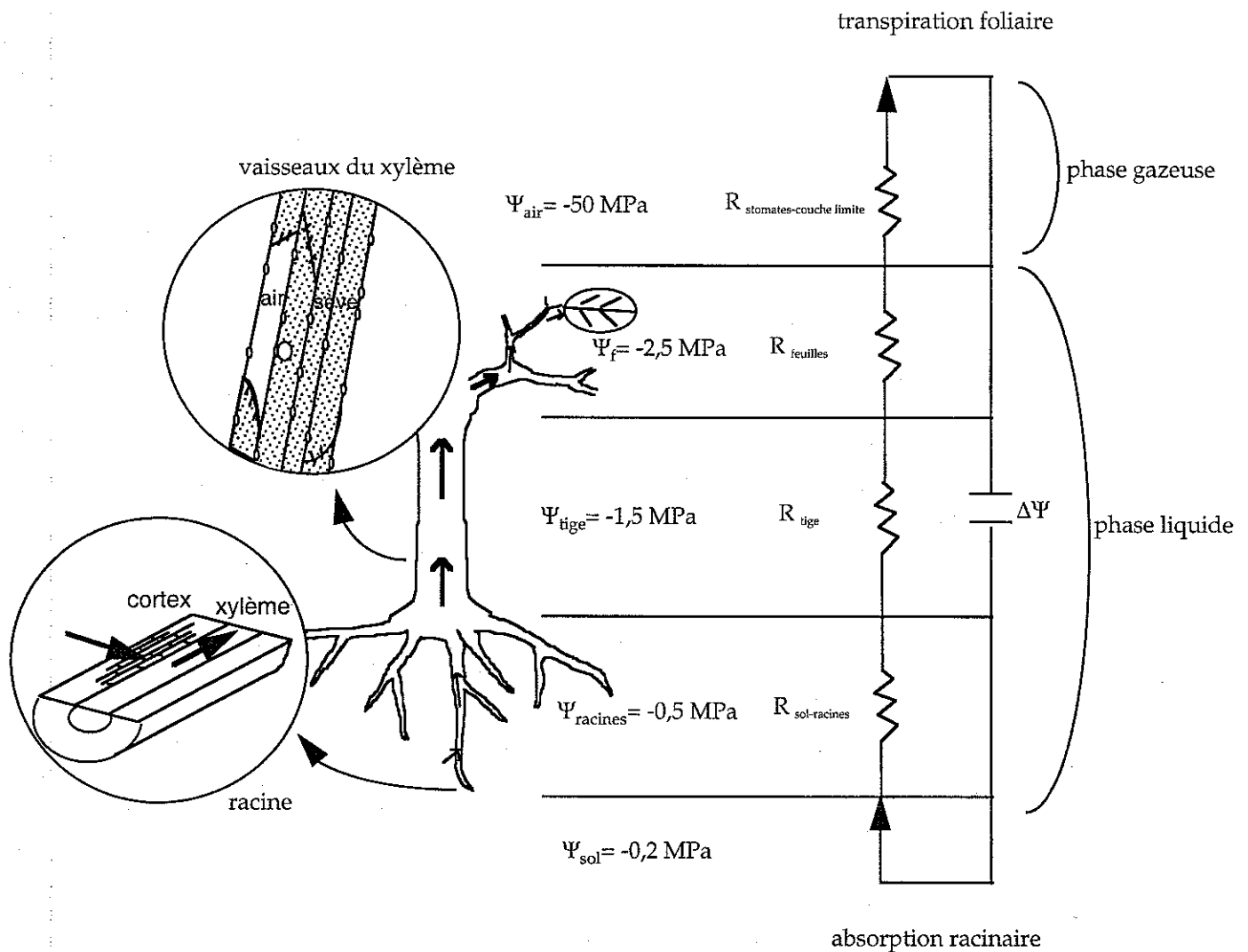


Figure 3 : Représentation schématique de l'analogie entre la circulation de l'eau dans la plante et un circuit électrique (loi d'Ohm). La résistance hydraulique totale est la résultante de plusieurs résistances disposées en série. Le flux hydrique traversant l'arbre est engendré par la différence de potentiel hydrique entre le sol (Ψ_{sol}) et les feuilles (Ψ_f).
(d'après Ewers et Cruiziat, 1990).

Ainsi on caractérise les propriétés de transfert de la sève d'un élément AB par :

(1) sa **résistance hydraulique** R_{AB} : (MPa.s.kg^{-1} ou mmol^{-1}) qui est obtenue par le rapport de la différence de potentiel hydrique ($\Delta\Psi$) aux bornes de l'élément AB et du flux qui le traverse (F) :

$$R_{AB} = \Delta\Psi / F$$

(2) ou son inverse, la **conductance** K_{AB} (kg (ou mmol). $\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$) :

$$K_{AB} = 1 / R_{AB} = F / \Delta\Psi$$

(3) ou enfin sa **conductivité** K_h (kg (ou mmol). $\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}.\text{m}$), conductance d'une unité de longueur (dx) de l'élément :

$$K_h = dx. K_{AB} = F / (\Delta\Psi/dx)$$

La notion de conductivité permet donc de s'affranchir de la longueur de l'échantillon et standardise les résultats. La notion de conductance permet de respecter une entité morphologique (noeud, feuille,...).

3-2-Conductivité spécifique foliaire

La conductivité spécifique foliaire est définie comme le rapport entre la conductivité hydraulique d'un échantillon (kg (ou mmol). $\text{m.s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$) et la surface foliaire (m^2) qu'il porte (LSC, kg (ou mmol). $\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}.\text{m}^{-1}$; Tyree et Ewers, 1991). La LSC permet d'estimer la capacité hydraulique de la tige à fournir les besoins en eau des feuilles. D'après Zimmermann (1983), deux observations sont tirées :

(1) d'une espèce à l'autre et même d'un individu à l'autre d'une même espèce, la distribution spatiale de LSC sont différentes,

(2) la LSC des branches est plus faible que celle du tronc. Les gradients de potentiel hydrique sont donc plus importants le long des branches que le long des troncs.

Il semble que ces observations soient généralisables et que toute les jonctions (troncs-branches, branches-rameaux, rameaux-pétiotes, pétiotes-feuilles) puissent être considérés comme des "goulots d'étranglement" (Ito *et al.*, 1995a ; Ito *et al.*, 1995b). Cette particularité s'explique par le fait que le diamètre des vaisseaux décroît de façon continue depuis les racines jusqu'aux rameaux et par l'existence d'un rétrécissement des vaisseaux au niveau des points d'insertion. Les constriction qui

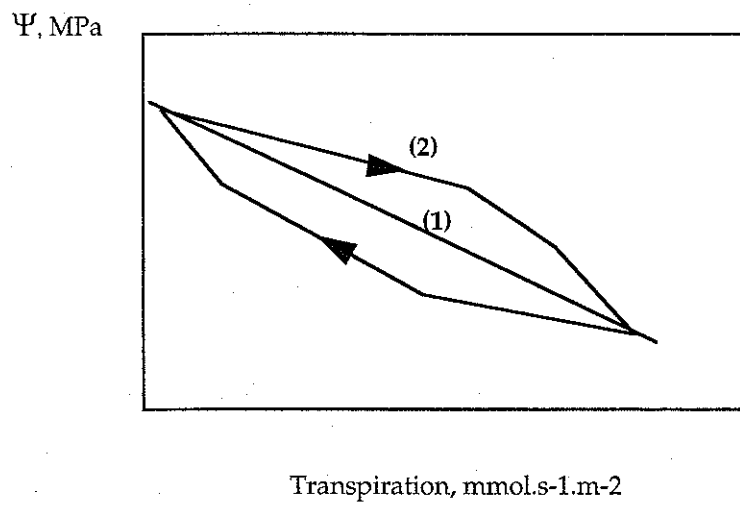


Figure 4 : Représentation graphique de la relation observée au cours d'un cycle diurne, entre le potentiel hydrique foliaire et la transpiration. La relation linéaire (1) qui en résulte permet de déterminer le potentiel hydrique de sol (ordonnée à l'origine) et la valeur de résistance sol-feuille (pente de la droite). Souvent, lorsque le flux d'eau n'est pas conservatif (absorption $\neq$ transpiration) la relation obtenue est curviligne (2). Pour une même transpiration, le potentiel hydrique est moins négatif le matin que l'après midi et dépend de la vidange ou du remplissage de réservoirs internes à la plante.

seraient à l'origine des faibles LSC des jonctions entre éléments d'ordre différents n'ont été réellement observées que dans le cas des pétioles (Larson et Isebrands, 1978).

La LSC permet de prédire le gradient de potentiel hydrique dans le tronc ou les branches pour une demande évaporatoire, E ($\text{mmol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$), donnée :

$$d\Psi/dx = E/LSC$$

Ainsi, plus la LSC est grande et plus la différence de potentiel hydrique nécessaire pour faire parvenir l'eau aux feuilles sera faible.

3-3-Limite du formalisme ohmique

Ce modèle simplifié de la circulation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère présente des limites. Il suppose l'existence d'un flux conservatif, ce qui est généralement vérifié à l'échelle de la journée. La représentation graphique du potentiel hydrique foliaire (Ψ_f) en fonction de la transpiration ($E = (\Psi_{\text{sol}} - \Psi_f) / R_{\text{sol-feuille}}$) doit conduire à une relation linéaire d'ordonnée à l'origine le potentiel hydrique de sol (Ψ_{sol}) et de pente la résistance hydraulique sol-feuille ($R_{\text{sol-feuille}}$) (figure 4). Ψ_{sol} et $R_{\text{sol-feuille}}$ étant supposés constant à l'échelle de la journée. Mais de nombreux auteurs (Morizet *et al.*, 1988 ; Granier *et al.*, 1989) ont observé des relations curvilignes, souvent en boucles. En effet, à certains moment de la journée (le matin lorsque le déficit de saturation de l'air augmente, lors de changements rapides des conditions de transpiration...) le flux d'eau au sein du végétal n'est pas conservatif. L'absorption d'eau par les racines n'est pas égale à la perte d'eau par la transpiration, il y a utilisation des réserves en eau de la plante (Berger 1970). Tous les organes sont mis à contribution mais les feuilles participent pour 70% de cette mobilisation d'eau pour des potentiels hydriques peu négatifs chez les arbres (Tyree et Yang, 1990). Pour des potentiels encore plus négatifs, les vaisseaux qui s'embolisent participent à cette ressource en eau (Zimmermann, 1983 ; Waring et Running, 1978).

La capacité de stockage d'eau par les tissus végétaux, C , est définie comme la quantité d'eau, q (masse, mole), qui peut être libérée par unité de potentiel hydrique ($\Delta\Psi$, MPa) :

$$C = \Delta q / \Delta\Psi, \text{ kg ou mmol. MPa}^{-1}$$

Cette valeur est proportionnelle à la taille du tissu en question, il est donc habituel de rapporter C au volume du tissu ou pour les feuilles à l'unité de surface foliaire.

Cette caractéristique joue un rôle important lors de périodes de sécheresses en permettant de soutenir la transpiration au moment de pics évaporatifs et permet à certains moments de la journée de gommer les pics de potentiels hydriques foliaires. La valeur de capacitance d'un organe est difficile à mesurer directement, elle peut être estimée grâce aux variations de volume mesurées sur cet organe (variations d'épaisseur de limbes pour les feuilles, variation du diamètre des branches ou du tronc).

L'observation de courbes $\Psi = f(\text{transpiration})$ (c.f., figure 4) effectuées en conditions naturelles n'ont montré qu'un très faible décalage entre le matin et l'après midi. Nous avons considéré ces courbes comme linéaires. Ainsi, au cours de cette étude, nous n'avons pas pris en compte les valeurs de capacitances et raisonné essentiellement en flux conservatif.

Le formalisme Ohmique est le modèle plus approprié dans le cas des arbres pour caractériser les interactions entre les facteurs physiques du milieu (sol, atmosphère) et le fonctionnement hydrique de la plante (en phase gazeuse et en phase liquide).

3-4-Architecture hydraulique

Après avoir défini les caractéristiques hydrauliques des éléments unitaires (vaisseaux et trachéides), il est possible de définir l'architecture hydraulique d'une plante comme l'ensemble des caractéristiques du tissu conducteur de sève brute qui déterminent la répartition des flux d'eau et des potentiels hydriques des racines jusqu'aux feuilles (Tyree et Ewers, 1991 ; Cochard, 1994).

Ce terme fait référence aux propriétés élémentaires du xylème :

- (1) porosité
- (2) conductivité
- (3) vulnérabilité à la cavitation

et à certaines propriétés d'ensemble, combinaisons des précédentes :

- (1) segmentation hydraulique
- (2) segmentation de vulnérabilité

L'une des principales caractéristiques du tissu conducteur est l'efficacité hydraulique. Cette dernière est quantifiée par la résistance hydraulique, qui dépend étroitement des propriétés anatomiques du bois (Cochard *et al.*, 1996a).

De nombreuses études décrivent les résistances du xylème (Zimmermann, 1978 ; Tyree, 1988 ; Joyce et Steiner, 1995) sans différencier les compartiments de l'arbre. Nous avons utilisé un fluxmètre haute pression (principe décrit plus loin dans le texte, Tyree *et al.*, 1993a et 1995) qui permet de mesurer les résistances hydrauliques tout au long d'une branche, des feuilles à l'axe principal, et ainsi de décrire l'architecture hydraulique de l'arbre ou plus précisément de quantifier les capacités de transfert de l'eau des différents organes et de comprendre leurs rôles dans la régulation des flux.

Des études récentes ont montré que l'efficacité hydraulique pouvait être fortement diminuée lors de la cavitation des conduits (Pickard, 1981 ; Zimmermann, 1983 ; Sperry et Tyree, 1988). Cet aspect sera développé dans le paragraphe 4-2.

4-Variations spatiales et temporelles de la répartition et des valeurs de résistances hydrauliques

Quels paramètres agissent sur la répartition et les valeurs de résistances hydrauliques au sein de l'arbre ?

(1) L'anatomie du xylème (diamètre et densité des vaisseaux, constriction) et la morphologie des axes (longueur des entre-nœuds) permettent d'expliquer les variations intra et inter spécifiques observées et la répartition des résistances hydrauliques à l'intérieur d'un individu

(2) Le dysfonctionnement hydraulique (cavitation et embolie) explique les variations intra-annuelles des résistances observées en conditions naturelles.

4-1-Anatomie des vaisseaux et facteurs de variations

Les différences anatomiques entre vaisseaux et trachéides conduisent à des différences dans le transfert de la sève. On peut ainsi définir trois groupes de végétaux en fonction du type de conduits utilisés (trachéides exclusivement ou vaisseaux) et de la densité transversale de ces conduits. On obtient ainsi :

- (1) Les arbres à trachéides : les conifères (sapins, épicéa, pins, mélèzes, ...)
- (2) Les arbres à zone poreuse : le chêne, le frêne, l'orme, le chataigner, ...
- (3) Les arbres à pores diffus : le hêtre, le charme, l'érable, le bouleau, ...

Une des caractéristiques fondamentales du xylème est le diamètre des éléments conducteurs. Pour mieux comprendre les différences inter et intra-spécifiques du fonctionnement hydraulique, il est important de prendre en compte l'anatomie des vaisseaux et les principaux facteurs de l'environnement qui peuvent l'affecter (disponibilité en eau du sol, lumière et variations de l'éclairement...).

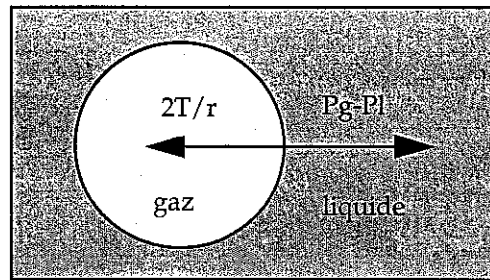
4-2-Cavitation et embolie : aspects théoriques

4-2-1-Stabilité d'une bulle d'air dans la sève

Lorsqu'une bulle d'air se trouve en suspension dans la sève, il existe naturellement à l'interface air/eau une pression capillaire, P_c , qui tend à la comprimer. Cette pression est inversement proportionnelle au rayon, r , de la bulle :

$$P_c = 2T/r$$

(a)



(b)

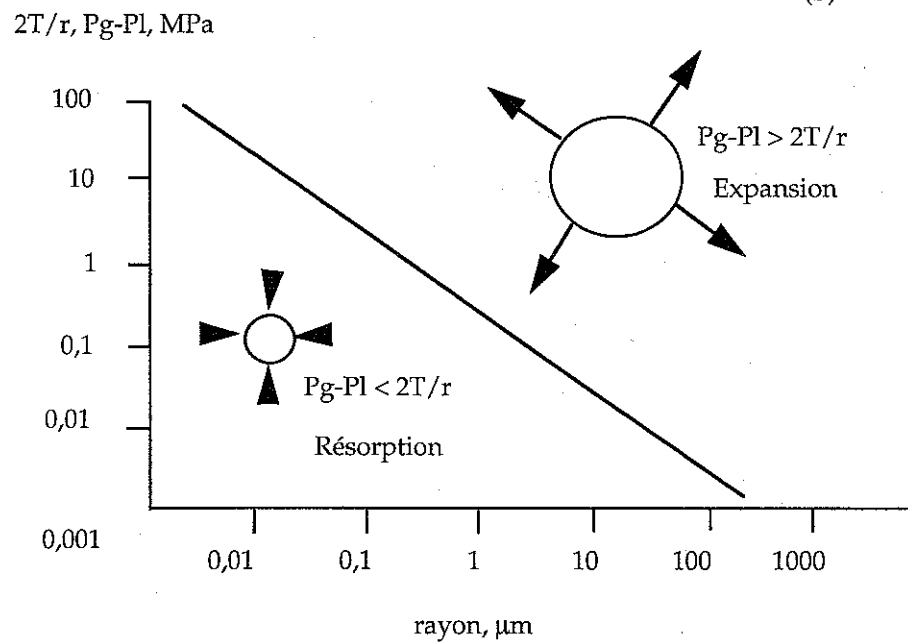


Figure 5 : (a) Pressions agissant sur une bulle d'air dans une phase aqueuse: pression capillaire, $2T/r$, et pressions hydrostatiques, $P_g - P_l$.

(b) Zones de stabilité et d'instabilité d'une bulle d'air en solution en fonction de son rayon et de la pression hydrostatique, $P_g - P_l$. Pour un rayon donné si la pression hydrostatique est supérieure (en valeur absolue) à la pression capillaire ($2T/r$), la bulle d'air augmente de volume et cavite le conduit. (d'après Cochard, 1995).

(avec T la tension superficielle de l'interface air/eau, $72,8 \text{ kPa} \cdot \mu\text{m}^{-1}$ pour l'eau pure)

Il se crée également une seconde force à l'interface air/eau liée à la différence de pression entre l'intérieur ($P_{\text{gaz}} = P_g$) et l'extérieur ($P_{\text{liquide}} = P_l$) de l'interface (figure 5). La pression hydrostatique dans la phase gazeuse est toujours proche de la valeur de pression atmosphérique alors que la pression hydrostatique de la phase liquide est très variable et généralement très négative dans le xylème (sève sous tension).

Lorsque la pression capillaire est égale à la différence de pression entre l'air et la solution, la bulle est en équilibre, son rayon reste constant :

$$P_g - P_l = P_c = 2T/r$$

Si une bulle de rayon r est à l'équilibre (P_g est proche de la pression atmosphérique soit 0 en valeur relative), la pression hydrostatique est égale à $-2T/r < 0$. Si cette pression devient un peu moins négative, la bulle est comprimée. Les molécules de gaz (N_2 , O_2 ...) diffusent dans la sève, le rayon de la bulle diminue. La diminution du diamètre de la bulle augmentera davantage la pression capillaire jusqu'à ce que la bulle disparaisse. Inversement, si la tension hydrostatique devient plus forte, le rayon de la bulle augmente et la bulle s'étend et envahit tout le conduit (figure 5).

4-2-2-Le dysfonctionnement du xylème : cavitation et embolie

De par l'état instable des colonnes d'eau (paragraphe 2-3), le xylème est une structure hydraulique vulnérable. On appelle dysfonctionnement du xylème la perte partielle ou totale de son aptitude à la conduction de la sève. Ce dysfonctionnement peut être provoqué par un stress mécanique (blessure, insectes piqueurs...), l'entrée d'air, des gommages, des thylls... Dès l'introduction de la théorie de la tension-cohésion (Dixon, 1914, cité par Cochard et Tyree, 1990) la cavitation a été reconnue comme une cause majeure de dysfonctionnement du xylème.

Définition :

L'**embolie gazeuse** correspond au remplacement brutal de la sève par une phase gazeuse dans les éléments conducteurs. C'est l'une des formes les plus fréquentes de dysfonctionnement du xylème. Les principales causes du développement de l'embolie sont : le stress hydrique, le gel de la sève en hiver et les agents pathogènes (Zimmermann, 1983 ; Tyree et Sperry, 1989 ; Cochard, 1991).

Quand les forces de tension dans un conduit induisent la rupture d'un grand nombre de liaisons hydrogènes entre molécules d'eau ou lorsqu'une bulle d'air est aspirée (c.f. hypothèse du germe d'air), la colonne d'eau se rompt, c'est le phénomène de **cavitation** (Zimmermann, 1983 ; Cruiziat et Tyree, 1990). La rupture de la colonne d'eau libère une partie de l'énergie sous forme d'émissions acoustiques. Quelques millisecondes après, le conduit se remplit progressivement d'air provenant du dégazage de

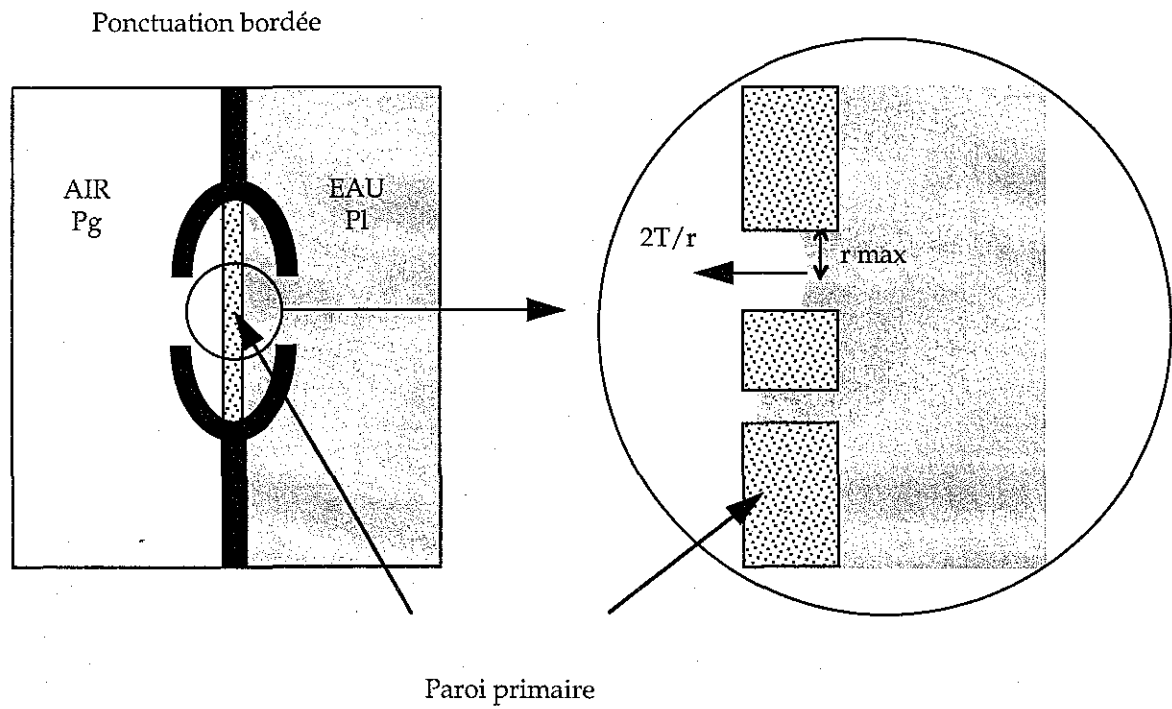


Figure 6 : Mécanismes de formation de l'embolie. Il y a rupture d'un ménisque air/eau dans un pore de la paroi primaire d'une ponctuation lorsque la tension hydrostatique dans le liquide devient supérieure à la pression capillaire maximale du pore ($2T/r$).

la sève environnante du fait de la différence de pression entre le vaisseau cavité et les vaisseaux fonctionnels adjacents. On peut dire que le **vaisseau est embolisé** (Cruiziat et Tyree, 1990).

Hypothèse dite du germe d'air :

Le risque de cavitation des colonnes d'eau dans le xylème a longtemps été considéré comme peu probable suite à des calculs théoriques sur les forces de liaisons des molécules d'eau. Les tensions nécessaires pour rompre ces liaisons (plusieurs dizaines de MPa, Cochard, 1991) sont très largement supérieures à celles rencontrées dans la sève des plantes. Ainsi, parmi les hypothèses actuelles qui permettent d'expliquer le phénomène de cavitation, l'**hypothèse dite du germe d'air** (air seeding) est la plus probable (Zimmermann, 1983 ; Tyree et Sperry, 1989). L'embolie se déclenche lorsque la tension de la sève atteint la valeur maximale (en valeur absolue) que peut supporter le plus gros ménisque air-sève des pores de la paroi mitoyenne séparant un vaisseau embolisé et un vaisseau fonctionnel (c.f. paragraphe 4-2-1). Quand la différence de pression entre les deux côtés du ménisque a dépassé l'équivalent de cette hauteur capillaire, une bulle d'air est aspirée dans le conduit (**cavitation d'origine extra-conduit**), en provenance d'un conduit déjà embolisé ou d'une blessure des tissus adjacents (Cruiziat et Tyree, 1990). Dans ce mécanisme, le diamètre des pores de la paroi primaire des ponctuations entre deux conduits conditionne le passage du ménisque air-sève d'un conduit à l'autre (*figure 6* ; Zimmermann, 1983 ; Cruiziat et Tyree, 1990) et est donc central dans le degré de vulnérabilité d'un vaisseau.

L'embolie hivernale :

La formation d'embolie par le gel résulte de la faible solubilité des gaz dans la glace (Hammel, 1967). Lorsque la sève gèle, l'air dissout (2,8 ml pour 100 ml d'eau) forme des bulles dont la taille varie en fonction du diamètre des vaisseaux. Ces bulles peuvent alors s'étendre et emboliser le vaisseau lors du dégel total de la sève lorsque les tensions hydrostatiques sont suffisamment fortes (forte transpiration pour les espèces sempervirentes ou tensions préexistantes avant la congélation pour les espèces à feuilles caduques). Les vaisseaux les plus gros seront plus sensibles à l'embolie par le gel que les plus petits car de plus grosses bulles pourront s'y former (Ewers, 1985 ; Cochard et Tyree, 1990), comme la tension nécessaire pour l'expansion d'une bulle est inversement proportionnelle à son rayon, elles s'étendront pour des tensions plus faibles (Siau, 1984).

Conséquences :

L'embolie rend les vaisseaux (ou les trachéides) inaptes à la conduction de la sève. L'augmentation de la résistance au transfert de l'eau est d'autant plus importante que le vaisseau embolisé a un gros diamètre (Hagen-Poiseuille). Les tensions se répartissent dans les conduits qui restent fonctionnels, si la transpiration n'est pas affectée tout de suite, cette tension qui s'exerce sur un

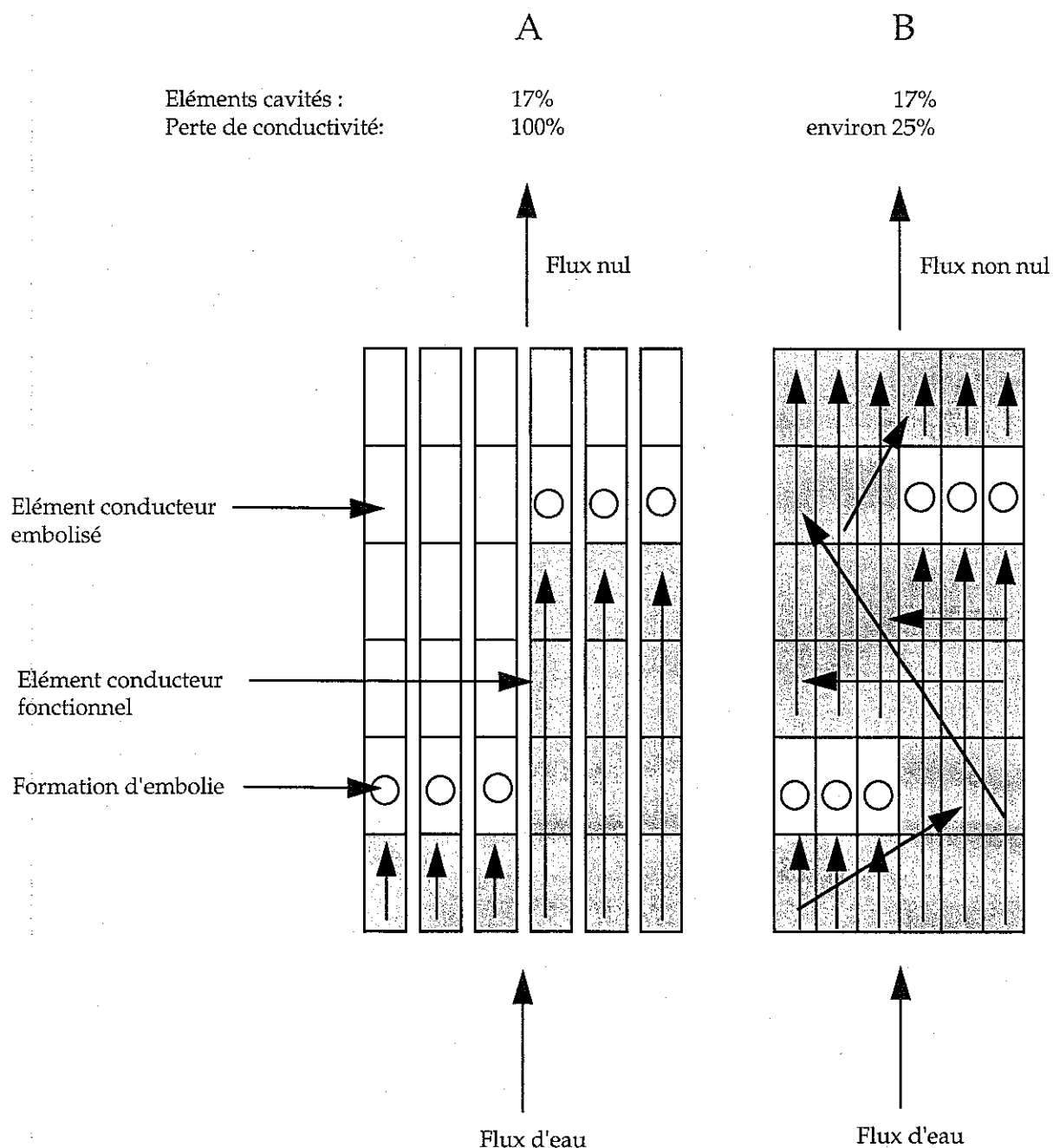


Figure 7 : Diagramme illustrant la redondance du système conducteur de la sève brute. A : pas de redondance, les éléments conducteurs sont connectés uniquement par leurs extrémités, ce qui empêche tout mouvement d'eau par les voies latérales, une embolie localisée bloque tout le système conducteur. B : système conducteur redondant, les éléments conducteurs sont connectés à la fois par leurs extrémités et leurs côtés, les effets de l'embolie sur la conductivité sont limités (d'après Tyree *et al.*, 1994).

plus petit nombre de conduits augmente encore les risques d'embolie et peut entraîner un emballement de l'embolie (Tyree et Sperry 1988). Ces auteurs ont montré que la plupart des espèces étudiées semblent fonctionner à la limite du seuil critique du développement de l'embolie. Cependant, des mécanismes de régulation (fermeture des stomates, chute des feuilles...) stabilisent la diminution du potentiel hydrique en limitant les pertes d'eau au niveau foliaire.

4-2-3-Limitation du développement de l'embolie et rétablissement de la fonctionnalité d'un conduit cavité

Pour limiter les effets de l'embolie ou pour réparer les accidents, deux mécanismes existent. D'une part des adaptations anatomiques qui limitent le développement de l'embolie, d'autre part des mécanismes physiologiques qui rétablissent la conduction dans les vaisseaux embolisés (Cruiziat et Tyree, 1990). Les adaptations anatomiques contribuent à faire du **système conducteur** d'un arbre un système à la fois **intégré** (redondance des éléments de transfert) et **compartmenté** (figure 7, Cochard, 1991, Tyree *et al.*, 1994a).

La présence de ponctuations entre deux vaisseaux voisins limite la progression de l'embolie tant que la tension ne dépasse pas la résistance maximale des ménisques air-sève. D'autre part la répartition des résistances hydrauliques au sein de la plante qui transpire (l'architecture hydraulique) conditionne le développement des tensions, ainsi les gradients de tensions sont d'autant plus accentués que l'on s'éloigne de la tige en direction des feuilles. Zimmermann (1983) a défini la notion de **segmentation hydraulique** : les parties périphériques (feuilles, pétioles) sont soumises à de fortes tensions et c'est à ce niveau que la cavitation commencera préférentiellement, à vulnérabilité égale. Ces parties périphériques vont alors se dessécher ce qui réduira très nettement la transpiration. L'extension de l'embolie restera confinée à la périphérie de l'arbre et ne pourra pas gagner les zones plus essentielles que sont les grosses branches, le tronc et les racines.

Les végétaux peuvent présenter également une **segmentation de vulnérabilité** (cas du noyer, Tyree *et al.*, 1993a) qui se traduit par une vulnérabilité plus importante des zones périphériques (pétioles, rameaux de 1 an). Lorsque les tensions augmentent au cours d'un stress hydrique ces parties périphériques cavitent très tôt, sèchent et limitent fortement la transpiration. La chute des surfaces évaporatives stoppe l'augmentation des tensions dans le reste de la plante.

La restauration de la conduction du système conducteur embolisé n'est possible que si le végétal est capable d'établir et de maintenir dans les vaisseaux du xylème un potentiel hydrique positif. Cela est très peu probable en périodes sèches chez les arbres forestiers (été-automne). La restauration éventuelle des vaisseaux embolisés suite à un stress hydrique est donc différée dans le temps. Au printemps, au moment de la reprise de la végétation, certaines espèces (érable, vigne...) sont capables de pressuriser la sève (phénomène osmotique) et d'atteindre des potentiels hydriques positifs dans l'ensemble du système conducteur (Tyree et Yang, 1990). Chez d'autres espèces ligneuses (le chêne, le frêne...), il n'y a pas resaturation du tissu conducteur (Cochard et Tyree, 1990), c'est la

formation du nouveau cerne au printemps qui va permettre l'alimentation en sève de l'arbre (Tyree, 1999).

Au cours de cette étude, nous nous sommes intéressés aux variations annuelles de l'embolie chez le hêtre. Nous avons caractérisé le risque et les mécanismes de développement l'embolie au cours de l'hiver et en cas de contrainte hydrique en été, et étudié les mécanismes de limitation du développement de l'embolie et du rétablissement de la fonctionnalité des vaisseaux cavités.

4-2-4-Mesures de l'embolie

Au moment où cavite un vaisseau, la rupture de la colonne d'eau produit une émission acoustique (c.f. paragraphe 4-2-2). L'émission acoustique (Milburn, 1973) ou ultrasonique (Tyree et Dixon, 1983) produite peut être analysée et corrélée avec le développement de l'embolie. Cette technique est utilisable avec les espèces homoxylées qui présentent une structure homogène du bois (conifères) mais pose certains problèmes avec les feuillus (Cochard, 1991). En effet, chez les feuillus, le transport de la sève est assuré par de gros vaisseaux que l'on ne peut pas individualiser des trachéides ou même des fibres (d'un point de vue acoustique). De plus, on peut mettre en évidence des émissions acoustiques alors que le système conducteur ne souffre d'aucun dysfonctionnement hydraulique (Cochard, 1991). Cette technique n'a pas été utilisée dans cette étude.

Une fois embolisés, les conduits deviennent inaptes à la conduction et entraînent une augmentation de la résistance au transfert de la sève. On peut ainsi estimer l'étendue de l'embolie d'un tissu en mettant en évidence ses parties conductrices à l'aide d'un colorant spécifique (phloxine B, Fast Green), soit en évaluant la perte de conductance hydraulique qui en résulte. C'est la méthode que nous avons utilisée dans cette étude.

5-Couplage entre conductance stomatique et conductance hydraulique totale

L'architecture hydraulique détermine l'efficacité du transfert de la sève dans l'arbre (résistance hydraulique totale, r_L , ou conductance hydraulique spécifique totale, g_L) et conditionne les échanges gazeux foliaires. Ainsi, de nombreux auteurs ont montré l'existence d'une relation linéaire entre la conductance hydraulique totale (g_L) et la conductance stomatique (g_s) (Reich et Hinckley, 1989 chez le chêne ; Winckel et Rambal, 1993 sur la vigne ; Saliendra *et al.*, 1995 sur le bouleau). Cependant, la variabilité de la conductance stomatique à l'échelle de l'arbre (Granier et Claustres, 1989 ; Jacobelly et McCaughey, 1993) et le changement d'échelle entre les deux types de mesure (durée de la mesure ; mesure à l'échelle de la feuille ou de l'arbre entier) donnent souvent des résultats contradictoires (Lu *et al.*, 1996).

Le couplage entre g_s et g_L permet d'équilibrer les pertes en eau par transpiration avec la capacité d'absorption du système racinaire. Différentes hypothèses permettent d'expliquer ce phénomène. Certains auteurs ont montré un couplage indirect entre g_s et g_L par l'intermédiaire de signaux tels l'acide abscissique ou d'autres métabolites racinaires émis au cours de stress hydrique

(Meinzer et Grant, 1990 ; Meinzer *et al.*, 1991). Cependant, Sperry et Pockman (1993) ont montré une corrélation entre ces deux conductances après avoir induit de l'embolie dans les tiges de *Betula occidentalis* sans modification de l'état hydrique racinaire. Il est donc difficile de conclure sur l'origine du couplage entre g_s et g_L .

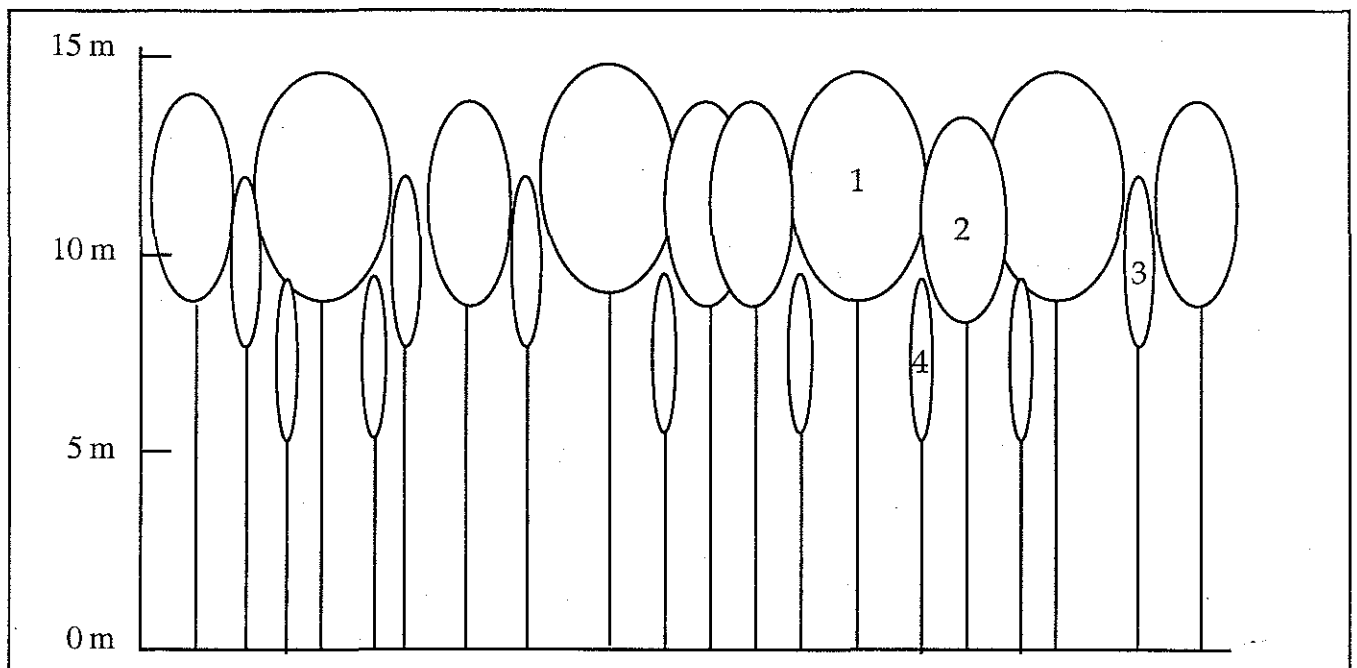


Figure 8 : Classes de dominance du hêtre et structure du peuplement de Hesse. La figure a été réalisée en tenant compte des dimensions relatives des arbres et en respectant approximativement la proportion d'arbres dans chaque classe (d'après Le Goff et Ottorini, 1997).

II-Protocoles expérimentaux

Nous allons présenter dans ce chapitre les principaux protocoles mis en oeuvre dans cette étude. Nous rappellerons les "Matériels et Méthodes" des articles présentés en annexe (de I à VI).

1-Le site de Hesse

1-1-Description de la parcelle

Le dispositif expérimental, localisé dans la forêt domaniale de Hesse (300 ha) (Moselle, France, 48°40'27" N, 7°03'53" E, altitude 305 m, pente faible <2%), est installé dans une jeune hêtraie (25 à 35 ans). Cette forêt est située à l'extrémité est du plateau lorrain à proximité des premières collines vosgiennes. La parcelle (0,6 ha) a été choisie au milieu de quatre parcelles homogènes de 64 ha, sensiblement de même âge et de même hauteur. Le peuplement est quasiment pur avec quelques bouleaux, chênes et merisiers, le sous étage ligneux est composé de charmes (<20%). Le sous étage herbacé est très réduit. En 1996, elle contenait 3360 tiges.ha⁻¹ d'une hauteur dominante moyenne de 14,5 m (hauteur dominante maximale 17,7m). La surface terrière de la parcelle a été mesurée à 1,3 m sur un échantillon de 541 arbres et est égale à 18,16 m².ha⁻¹ (mesures effectuées en 1997).

Cette parcelle fait partie d'un site Euroflux (description du site en annexe V). Ce projet Européen a deux objectifs : (1) mesurer en continu les flux d'eau et de CO₂ au dessus de couverts forestiers d'espèces forestières variées (hêtre, pin maritime, épicéa, Douglas, ...) et (2) d'estimer et de modéliser la capacité de puits de carbone des forêts européennes.

Afin de représenter statistiquement le peuplement en ses différentes classes de dominance, une correspondance a été établie entre la circonférence des arbres et leur statut social (dominant, codominant, dominé et surcimé) au cours de l'hiver 1995-96 (Le Goff et Ottorini, comm. pers. ; *figure 8*):

(1) Dominant : de 30 à 60 cm (400 tiges, 19,8%) : classe 1

(2) Codominant : de 20 à 29,9 cm (570 tiges, 28,3%) : classe 2

Tableau 2 : Les espèces végétales permettant de caractériser le sol de la station de Hesse (d'après Torres-Cuevas, 1997).

Espèces présentes dans la station	Indication
<i>Stachys silvatica</i>	Nitrophiles
<i>Gallium odoratum</i> <i>Viola reichenbachiana</i>	Mésoneutrophiles
<i>Dryopteris dilatata</i> <i>Dryopteris filix-mas</i>	Optimum Mull mésotrophe
<i>Filipendula ulmaria</i>	Hygrophile du Mull
<i>Salix caprea</i>	Optimum Mull acide
<i>Scrophularia nodosa</i>	Hélionitrophile
<i>Luzula luzuloides</i> <i>Hypericum pulchrum</i>	Optimum moder

(3) Dominé : de 16 à 19,9 cm (423 tiges, 21%) : classe 3

(4) Surcimé (sous couvert) : de 8 à 15,9 cm (623 tiges, 30,9%) : classe 4

Trois échafaudages ont été installés dans la parcelle :

(1) Un échafaudage de 18 m (3 m au dessus du couvert) sur lequel est installé le poste météorologique (pluviomètre, mesures de rayonnements global et net, température, anémomètre, psychromètre) et un système de mesure des corrélations turbulentes.

(2) Deux échafaudages de 15 m qui permettent l'accès aux houppiers de 8 arbres.

1-2-Sols et climats

1-2-1-Etude pédologique

Deux fosses pédologiques ont été ouvertes en 1996 au nord et au sud de la parcelle afin de ne pas perturber le sol de la parcelle proprement dite. Le sol est de type **luvisol (sol brun lessivé à pseudogley)** avec un humus de type **mull mésotrophe** (base internationale de référence). On note un bon enracinement jusqu'à 35 cm où l'on observe la présence d'une nappe temporaire (pseudogley). Au delà de 35 cm, l'enracinement est faible mais réparti de façon bien homogène en profondeur. L'ensemble de la parcelle présente une forte richesse minérale.

1-2-2-Etude botanique et analyse de sol

Une étude botanique du site expérimental (*tableau 2*) réalisée en 1996 (Torres-Cuevas, 1997) a permis de définir le site à l'aide du "catalogue des stations forestières du plateau Lorrain" (INRA-ENGREF, juillet 1976) comme : **station oligotrophe moyennement drainée sur limons épais et marnes**. Cette description semble cohérente avec l'étude pédologique au niveau du drainage (engorgement persistant en certains points de la parcelle).

Le type d'humus diffère entre les deux types d'analyse. L'analyse botanique traduit la bonne disponibilité minérale du sol et son utilisation par les plantes alors que la méthode pédologique repose sur des critères plus physico-chimiques. La description botanique nous renseigne donc sur les "potentialités forestières" du sol.

1-2-3-Le climat

Le climat est de type océanique à influence continentale. La moyenne des précipitations est de 820 mm avec une température moyenne de 9,2°C. Le mois le plus froid est janvier avec une température moyenne minimale de -2°C et le mois le plus chaud juillet avec une température moyenne maximale de 22°C.

2-Suivi de la mise en place de la surface foliaire et du nouveau cerne au printemps

L'analyse de la phénologie et de la mise en place du cerne annuel chez le hêtre permettent de définir précisément le démarrage de la saison de végétation. Ces protocoles n'étant pas décrits dans les articles placés en annexes, nous détaillerons ces méthodes.

2-1-Etude de la phénologie

Au moment de la reprise de croissance, le stade de développement des bourgeons a été noté tous les 2 à 3 jours suivant une échelle comportant 6 stades proposée par Bréda (1994) :

- (1) stade B0 : bourgeon hivernal, pointu (note 0)
- (2) stade B1 : bourgeon gonflé, les écailles ne sont pas décollées (note 20)
- (3) stade B2 : bourgeons avec les écailles décollées (note 40)
- (4) stade B3 : bourgeon bien éclaté, les feuilles sont visibles (note 60)
- (5) stade B4 : feuilles étalées (note 80)
- (6) stade B5 : allongement de la tige (note 100)

Les observations ont été réalisées à partir des échafaudages et depuis le sol à l'aide d'une paire de jumelles. A chaque date d'observation une note de 0 à 100 a été attribuée, l'utilisation de stades intermédiaires nous a permis de prendre en compte l'hétérogénéité du débourrement à l'échelle de la branche et du houppier. Une seule note globale par arbre a été retenue après observation du houppier complet.

2-2-Différenciation des vaisseaux et mise en place du cerne

A l'image de l'étude de la chronologie des stades de débournement, il est possible de suivre la formation et la différenciation des vaisseaux du xylème. Il est intéressant de suivre cette dynamique de développement du cerne au printemps car c'est elle qui va conditionner l'efficacité des transferts d'eau dans le végétal et donc les mécanismes de croissance en début de saison de végétation. Sur des coupes fines de rameaux de hêtre au cours des printemps 1996 à 1998, il a été possible de distinguer 6 stades de différenciation (Lachaud et Bonnemain, 1981) :

- (1) stade C0 : les cellules cambiales sont inactives (note 0)
- (2) stade C1 : les cellules cambiales montrent des divisions périclinales (note 20)
- (3) stade C2 : les cellules sont formées, leur distinction est impossible (note 40)
- (4) stade C3 : épaissement des parois encore cellulodiques (note 60)
- (5) stade L1 : début de la lignification (note 80)
- (6) stade L2 : les vaisseaux sont totalement formés (note 100)

Les différents stades peuvent coexister dans un même cerne donc pour évaluer l'état de différenciation des vaisseaux et leur fonctionnalité, nous n'avons noté que l'état des vaisseaux les plus avancés dans le cerne en formation (zone la plus interne). L'estimation du nombre de vaisseaux à un stade donné pour les différentes coupes anatomiques à une même date permet d'obtenir un indice de différenciation du cerne, allant de 0% à la fin de l'hiver à 100% lorsque les vaisseaux sont fonctionnels et que le transfert de l'eau peut s'effectuer dans le nouveau cerne. Il est alors possible de savoir à partir de quelle date au cours de l'année, le cerne devient fonctionnel.

Seul le stade C1 est très difficile à observer sur les coupes, les notations n'ont pu commencer qu'à partir du stade C2.

Les coupes minces ont été colorées au carmino-vert qui permet de différencier les tissus celluloseux des tissus lignifiés. Les observations ont été faites à l'aide d'un microscope optique (8x40).

3-Anatomie des éléments conducteurs du xylème et facteurs de variations

3-1 -Zone de transfert de la sève dans l'aubier

La mesure de la variation radiale de la teneur en eau dans les troncs d'arbres adultes nous a permis de déterminer l'extension de la zone conductrice de sève. La mesure de teneur en eau a été réalisée sur des segments de 0,5 cm de carottes de bois prélevées à 1,3 m radialement dans les troncs. Nous avons pu réaliser ainsi un gradient de la teneur en eau du bois jusqu'au coeur du tronc (circonférences des arbres de 24 à 36 cm).

Parallèlement, sur trois arbres, nous avons placé des capteurs de densité de flux de sève (5 par arbre) à différentes profondeurs dans les troncs (jusque 5,5 cm) afin de déterminer le gradient de densité de flux en fonction du rayon.

3-2-Différences anatomiques entre espèces et variations dans le cerne

Les caractéristiques anatomiques du bois varient d'une espèce à l'autre et constituent même un critère de reconnaissance (Gasson, 1987 ; Jacquot, 1973). Chez les espèces à zone poreuse (chêne, Frêne), le bois initial (Bi), à larges vaisseaux et faible densité, se distingue bien du bois final (Bf), à petits vaisseaux moins nombreux et forte densité ; chez les espèces à pores diffus (hêtre, charme), le diamètre des vaisseaux change peu sur toute la longueur du cerne (Fritts, 1976). Ainsi, chez le hêtre, la variation est progressive, les vaisseaux les plus clairsemés à la fin du cerne (Gasson, 1987). La distinction Bi/Bf est difficile. Cependant, par une étude quantitative intra-cerne, Sass et Eckstein (1992) ont mis en évidence une rupture dans la distribution des surfaces des vaisseaux qui permet de fixer une limite.

3-3-Influence des paramètres environnementaux sur l'anatomie

L'activité cambiale d'un arbre dans un milieu donné varie au cours du temps, sous l'influence de facteurs propres à l'arbre (âge, rythme endogènes...) et de facteurs externes dont le principal est le climat (Lachaud et Bonnemain, 1981 ; Lachaud et Fazilleau, 1987 ; Lachaud et Mansouri, 1993). Les variations de croissance qui en résultent se traduisent par la formation d'un cerne plus ou moins large selon les années et par des variations de sa structure anatomique. Le cerne intègre donc au cours de sa mise en place des informations concernant l'incidence des facteurs climatiques sur sa croissance (Fritts, 1976).

Après avoir suivi les différentes étapes de la mise en place du cerne au printemps, nous nous sommes intéressés aux facteurs environnementaux qui peuvent moduler les caractéristiques anatomiques du xylème et donc ses propriétés hydrauliques. Nous avons retenu deux facteurs principaux affectants le diamètre des vaisseaux : le conditionnement lumineux et la disponibilité en eau du sol.

3-3-1-Acclimatation anatomique à la lumière chez le hêtre

Pour caractériser les effets de la lumière sur l'anatomie du xylème, nous avons mesuré la taille des vaisseaux de rameaux prélevés à la lumière (éclairage solaire direct) et à l'ombre sur des plants en pépinière âgés de 3 ans et des arbres adultes. Les plants en pépinière ont été élevés sous deux éclairagements différents :

- (1) en pleine lumière : 100% de l'éclairage solaire
- (2) à l'ombre, sous toile en polycarbonate aluminisé : 12% de l'éclairage solaire

Pour chaque traitement, 200 vaisseaux ont été mesurés (20 vaisseaux x 10 rameaux de l'année (=5 à 10 plants)).

3-3-2-Effets d'une éclaircie sur l'anatomie du xylème

Au cours de l'hiver 1998-1999, la parcelle forestière a été éclaircie conformément au plan de gestion de l'Office National des Forêts. Environ 25% de la surface terrière de la parcelle a été enlevée principalement dans l'étage des arbres codominants et dominés. Les branches les plus basses des arbres restants se sont trouvées dans un environnement lumineux différent avec une forte augmentation de l'éclairage. Nous avons mesuré le diamètre et la densité des vaisseaux de rameaux de l'année ayant poussé dans ces nouvelles conditions microclimatiques.

Pour chaque traitement, 200 vaisseaux ont été mesurés (20 vaisseaux x 10 rameaux de l'année (=5 à 10 plants)).

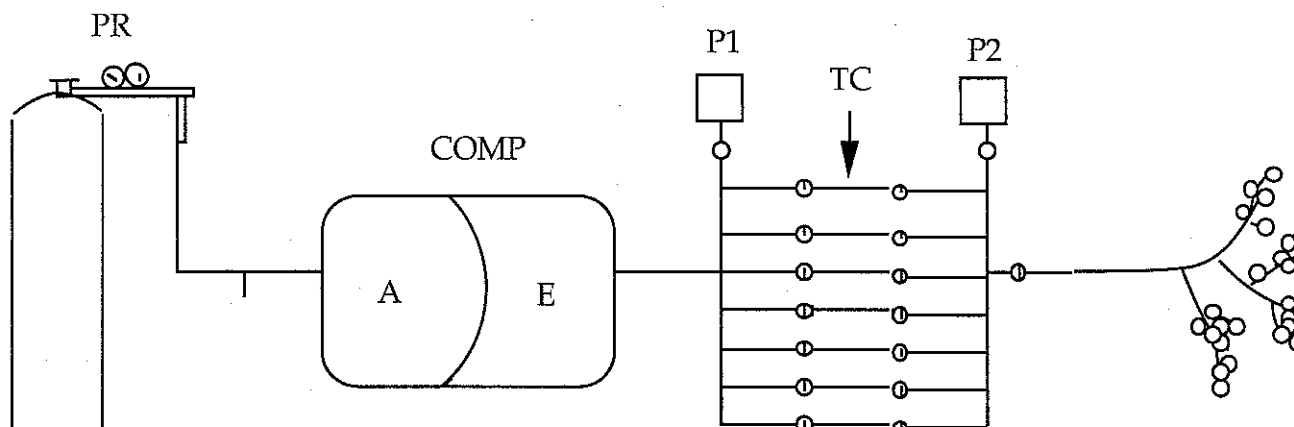


Figure 9a : Schéma du fluxmètre haute pression (HPFM) : mesure des résistances hydrauliques (Tyree et al, 1995)

PR : bouteille d'air comprimé

COMP : compresseur : A : air comprimé à 0,2 MPa, E : eau filtrée à 0,1 μm et dégazée

P1 et P2 : capteurs de pression

TC : tubes capillaires de résistance connue avec robinets de de sélection.

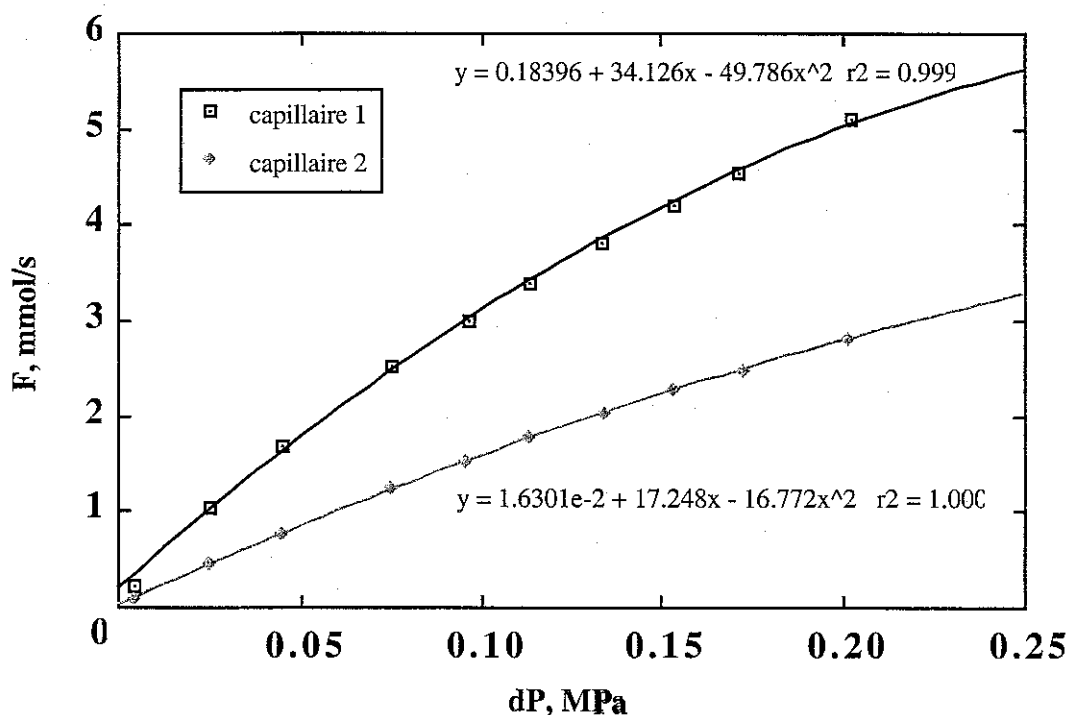


Figure 9b : Courbes d'étalonnage de deux capillaires pour le fluxmètre haute pression.

Deux capillaires de 250 μm de diamètre et de 15 et 45 cm de longueur sont connectés à une balance analytique (Mettler, précision à 10^{-5} g). Pour différentes pressions hydrostatiques, nous mesurons le flux d'eau et la différence de pression aux bornes du tube capillaire, nous en déduisons la résistance hydraulique du capillaire valable dans la gamme de pression 0 - 0,2 MPa.

Capillaire 1 :

- longueur 15 cm
- diamètre 250 μm

Capillaire 2 :

- longueur 45 cm
- diamètre 250 μm .

3-3-3-Impacts de la disponibilité en eau du sol sur l'anatomie du xylème

L'effet de la disponibilité en eau du sol sur l'anatomie des vaisseaux, a été mesuré sur des arbres de même âge installés sur des sols de réserves utiles différentes. Ainsi notre choix s'est porté sur deux parcelles de hêtre âgées de 25 à 35 ans :

(1) la première située en forêt domaniale de Hesse (c.f. paragraphe II, 1-1), sur sol épais, argileux et à réserve utile en eau forte.

(2) la deuxième située en forêt domaniale de Hayange (49°19'03" N, 6°03'19" E, altitude 300m, Moselle), sur bord de plateau calcaire, sol mince et à réserve utile en eau faible présentant en outre les même caractéristiques que Hesse (densité de plantation, humus).

Pour chaque traitement, 200 vaisseaux ont été mesurés (20 vaisseaux x 10 rameaux de l'année (=5 à 10 plants)).

4-Répartition des résistances hydrauliques dans l'arbre

La répartition des résistances hydrauliques est le paramètre principal qui conditionne la chute de potentiel hydrique et les flux d'eau dans l'arbre. Nous avons donc déterminé les valeurs de résistance hydraulique des racines jusqu'aux feuilles.

4-1-Résistances hydrauliques racinaires

Nous avons mesuré gravimétriquement les résistances hydrauliques de segments de racine de différents diamètres. Après resaturation des échantillons avec de l'eau distillée dégazée et filtrée (filtration à 0,1 µm) sous pression (0,1 MPa) pour éliminer l'embolie préexistante ou liée au transport, nous les avons perfusées avec de l'eau dégazée sous une pression hydrostatique, P , de 6 kPa. Le flux, F , qui traverse l'échantillon a été mesuré à l'aide d'une balance analytique (Mettler, précision à 10^{-5} g). La résistance hydraulique, R , de l'échantillon est obtenue par le rapport :

$$R = P/F$$

4-2-Résistances hydrauliques aériennes

Nous avons utilisé la méthode du fluxmètre haute pression (HPFM), proposé par Tyree *et al.* (1993, 1995) (dispositif de mesure, *figure 9a*), qui permet de mesurer sous pression hydrostatique contrôlée ($> 0,3$ MPa) le flux d'eau entrant dans une branche excisée. La branche est maintenue dans l'eau afin que le potentiel hydrique des parties distales soit nul. Le principe est de mesurer la différence de pression hydrostatique entre les extrémités d'un capillaire de 250 µm de diamètre placé

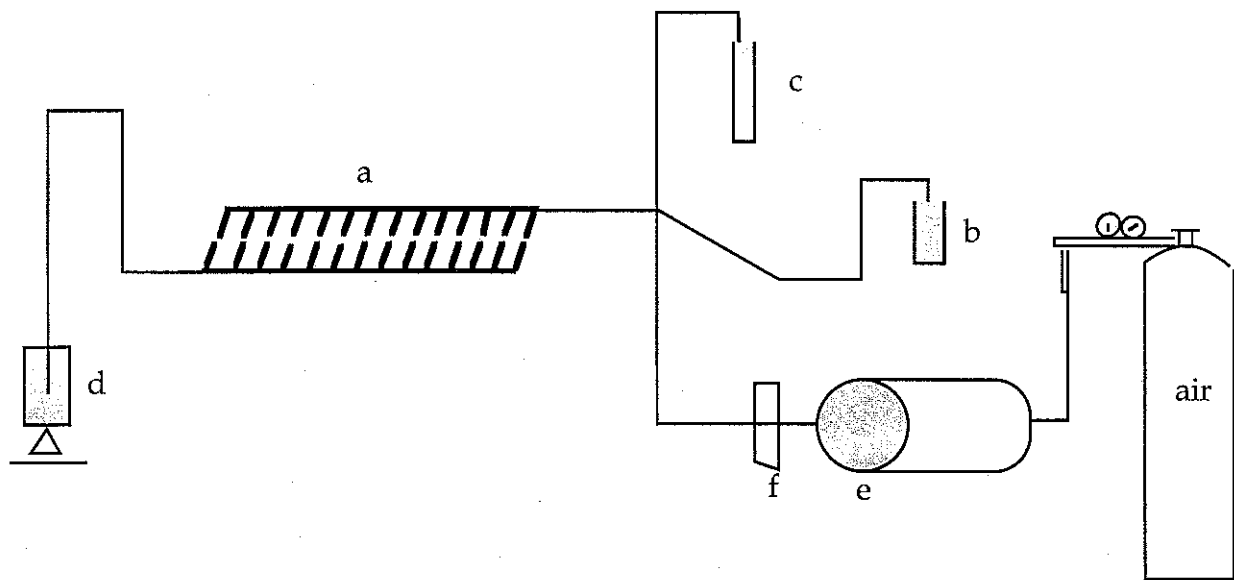


Figure 10 : Schéma du dispositif de mesure des pertes de conductances hydrauliques dues à l'embolie (Sperry et al, 1988).

Les échantillons (pétioles, rameaux ...) sont placés dans des rampes en plastiques (a) appelées rampes de conductivité ou "millepattes" elles même placées dans un bac remplie d'eau thermostatée. Le flacon b est rempli d'eau distillée afin de permettre l'installation des échantillons. Chaque échantillon est en contact avec deux réservoirs : un en hauteur (c) et un placé à environ 60 cm plus bas par rapport à l'autre et posé sur une balance analytique (d). On connaît ainsi la pression hydrostatique pour chaque échantillon (hauteur de la colonne d'eau entre les deux réservoirs) et le flux qui le traverse, on peut calculer leur conductance hydraulique initiale $K_i = F/P$. La deuxième phase de la mesure consiste à resaturer les échantillons en les perfusant avec de l'eau pressurisée à 0,1 MPa (e) et filtrée à 0,1 μ m (f) pendant 10 à 20 min. On répète cette opération jusqu'à obtenir une valeur de conductance maximale K_{max} . L'embolie est alors calculée par la perte de conductance hydraulique : $\% LC = 1 - K_i/K_{max}$.

en série sur le trajet de l'eau, dont la résistance hydraulique a été préalablement mesurée gravimétriquement (*figure 9b*, étalonnage du fluxmètre). Le flux d'eau entrant dans le capillaire et la pression à l'aval du capillaire sont égaux à ceux entrant dans la branche. Afin de tenir compte des variations thermiques de viscosité de l'eau ($2,5 \text{ \%} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) les températures du capillaire et de la branche sont mesurées tout au long de l'expérience.

Une première mesure de résistance, R_{tot} ($\text{MPa} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ ou mmol^{-1}), est réalisée sur la branche entière, puis après avoir enlevé toutes les feuilles nous obtenons la valeur de résistance des parties ligneuses, R_{lig} . La différence $R_{\text{tot}} - R_{\text{lig}}$ nous donne la valeur de la résistance au transfert de l'eau dans le limbe des feuilles. Nous procédons de même en coupant successivement les rameaux longs de l'année puis les rameaux courts.

Ainsi, il est possible de quantifier la répartition des résistances hydrauliques au sein d'un compartiment ou d'un individu.

Les valeurs de résistances obtenues à l'aide du fluxmètre haute pression représentent les valeurs minimales de résistances hydrauliques dépendantes des structures anatomiques en équilibre avec le milieu. En effet, la pressurisation de la branche supérieure à 0,3 MPa resature les vaisseaux éventuellement embolisés et nous n'avons jamais observé la présence de thylls dans les vaisseaux.

Nous avons ainsi mesuré la répartition des résistances hydrauliques de 36 branches placées à différentes hauteurs dans les houppiers et caractérisées par toute une gamme d'éclairement.

En multipliant la résistance hydraulique totale mesurée par la surface foliaire de la branche, on obtient une résistance hydraulique spécifique foliaire égale à l'inverse de la conductivité spécifique foliaire ou LSC (pour Leaf Specific Conductivity). Rappelons que ce paramètre lie le gradient de potentiel hydrique tout au long de la branche ($d\Psi$, $\text{MPa} \cdot \text{m}^{-1}$) au flux d'eau qui la traverse (E , $\text{mmol} \cdot \text{s}^{-1}$) :

$$d\Psi = E \cdot R \text{ ou } d\Psi = E / \text{LSC}$$

5-Suivi annuel de l'embolie

De 1996 à 1998, nous avons suivi régulièrement le taux d'embolie (estimé à partir de mesures de perte de conductivité hydraulique) sur des branches de lumière d'arbres en conditions naturelles (forêt de Hesse). Une à deux branches ont été prélevées 1 à 3 fois par mois à l'aide d'un échenilloir dans la zone supérieure du houppier d'arbres dominants ou codominants de la parcelle.

Pour mesurer la conductance du xylème (principe de la mesure, *figure 10*) nous prélevons plusieurs échantillons (16) sur chaque branche (d'âge et de diamètre variés) d'une longueur d'environ 20 mm. Cette étape se déroule sous l'eau afin de ne pas induire d'embolie additionnelle. La conductance est alors mesurée en perfusant les échantillons avec de l'eau dégazée et filtrée à $0,1 \mu\text{m}$ à une faible pression hydrostatique de $6,5 \cdot 10^{-3}$ MPa (P) pour éviter de désemboliser les vaisseaux du xylème. Il suffit d'exercer à l'une des extrémités d'un rameau une pression légèrement supérieure à la pression capillaire se développant dans chaque vaisseau embolisé pour expulser l'air qu'il contient.

Selon la loi de Jurin, des pressions équivalentes à des colonnes d'eau de 3 m, 1 m et 10 cm seront suffisantes pour resaturer des capillaires de 10, 30 et 300 μm de diamètre. Les mesures ont été effectuées avec une pression équivalente à 60 cm d'eau ce qui correspond à un diamètre maximal de 50 μm , supérieur au diamètre moyen des vaisseaux des pousses terminales chez le hêtre (tableau 3 ; figure II, 4). Le flux d'eau F (kg.s^{-1}) à travers l'échantillon est mesuré à l'aide d'une balance précise à 10^{-5} g, on obtient ainsi la conductance initiale K_i :

$$K_i = F / P \text{ en kg (ou mmol).s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$$

Après cette première mesure, les échantillons sont perfusés avec de l'eau pressurisée et dégazée à 0,1 MPa pendant 10 minutes pour chasser et dissoudre l'air des vaisseaux embolisés. Cette opération est répétée jusqu'à obtenir une conductance maximale appelée K_{max} qui correspond à une résorption totale de l'embolie.

Le pourcentage de perte de conductance (% LC) est alors obtenu par le rapport conductance initiale sur conductance maximale :

$$\% \text{ LC} = 1 - (K_i / K_{\text{max}}) . 100$$

Ce rapport permet d'estimer le taux d'embolie de l'échantillon au moment de la récolte.

6-Mécanismes de développement de l'embolie hivernale

Deux expérimentations complémentaires ont été réalisées afin de caractériser les mécanismes du développement de l'embolie liée au gel. Plusieurs branches (agées de 4 à 6 ans et de 1,5 à 2 mètres de longueur) ont été prélevées en forêt de Hesse dans la partie supérieure des houppiers et resaturées au laboratoire sous haute pression (eau filtrée à 0,1 μm , pressurisées pendant 4 heures à 0,2 à 0,3 MPa) afin de dissoudre l'embolie préexistante ou induite pendant le transport.

Dans une première expérience, nous avons simulé des cycles de gel et de dégel. Nous avons congelé des branches entières à -10°C pendant 8 à 11 heures puis dégelées à température ambiante sous tension après les avoir connectées à une pompe à vide appliquant une dépression de 80 kPa correspondant approximativement à leur position d'origine (environ 8 mètres). Nous avons répété ces opérations jusqu'à 5 cycles.

Dans la seconde expérience, nous avons mesuré les variations de flux d'eau en continu au cours des cycles de gel-dégel. Les branches ont été exposées à 2 ou 3 cycles consécutifs avec une température de surface de -6 , -11 et -16°C respectivement.

Parallèlement, nous avons suivi la dynamique de congélation des rameaux en plaçant 5 thermocouples sur l'écorce de rameaux de 1 à 3 ans d'une même branche.

7-Mécanismes de résorption de l'embolie hivernale

Trois mécanismes permettent de rétablir la conduction du xylème au printemps (cf. paragraphe I, 4-2-3) :

- (1) la mise sous pression du tissu conducteur pour dissoudre l'embolie soit :
 - par la formation de pressions racinaires
 - par une augmentation du potentiel osmotique de la sève
- (2) la formation du nouveau cerne au printemps

7-1-Mesure de pressions racinaires

Nous avons mesuré la formation de pressions racinaires en insérant des capteurs de pression électroniques (model PDCR 1000, Druck LTD, Leicester, England) dans les troncs à 30 cm du sol. Ces capteurs ont été placés à 2 cm de profondeur dans le xylème à la base des troncs et à l'extrémité des branches principales. Les capteurs des branches se sont très rapidement remplis d'air et n'ont pas permis d'obtenir des valeurs correctes.

7-2-Mesure du potentiel osmotique de sève

De la fin février jusqu'à la mi mai 1997, nous avons suivi l'évolution du potentiel osmotique de la sève (MPa). La sève a été prélevée par pressurisation des branches dans une chambre à pression. Le potentiel osmotique de la sève a été déterminé à l'aide d'un osmomètre Wescor à point de rosée.

7-3-Formation du nouveau cerne

La reprise de croissance en diamètre des tiges a été estimée à partir des cinétiques de différenciation du cerne (paragraphe II, 3-2).

8-Sensibilité du hêtre à une contrainte hydrique

8-1-Courbes de vulnérabilité à la cavitation

Les courbes de vulnérabilité à la cavitation traduisent les relations qui existent entre l'état de contrainte hydrique que subit un tissu et son degré d'embolie (Sperry *et al.*, 1988a ; Cochard, 1991). Elles permettent de prédire au cours d'un stress hydrique d'intensité connue le développement de l'embolie. Pour caractériser une courbe de vulnérabilité, il est nécessaire de connaître au même instant la valeur de potentiel hydrique du tissu étudié et son taux d'embolie mesuré en général par voie hydraulique.

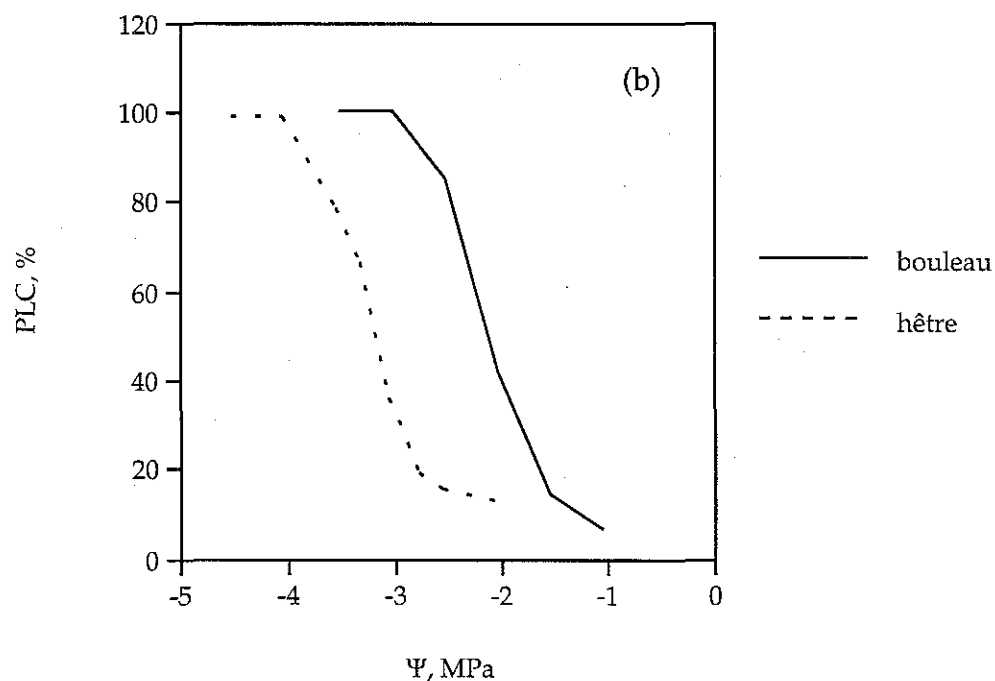
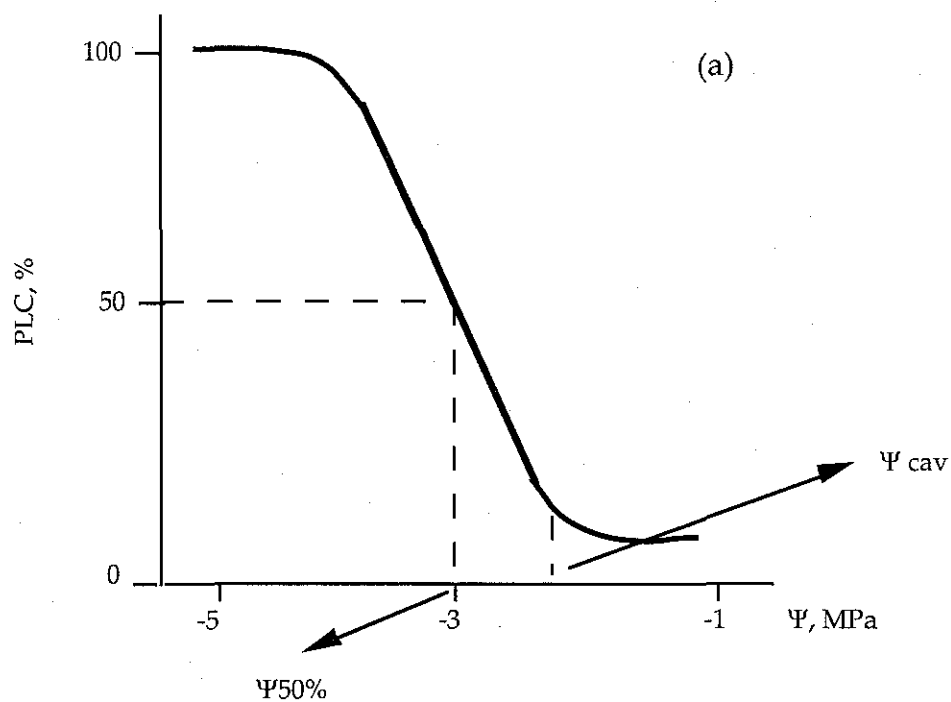


Figure 11 : (a) Courbe de vulnérabilité schématique. Avec Ψ_{cav} le potentiel hydrique critique du développement de l'embolie et $\Psi_{50\%}$ le potentiel hydrique qui induit 50% d'embolie.

(b) Comparaison des courbes de vulnérabilité de deux espèces de sensibilité différente au stress hydrique: le hêtre et le bouleau. Les valeurs de Ψ_{cav} et de $\Psi_{50\%}$ caractérisent une sensibilité à la cavitation moindre pour le hêtre.

La technique consiste à déshydrater soit des arbres entiers, en les privant de tout apport d'eau (sécheresse naturelle ou artificielle) et en prélevant des rameaux ou des branches tout au long du stress (Tyree *et al.*, 1992 ; Simonin, 1991), soit en prélevant des rameaux que l'on laisse dessécher à l'air (Sperry *et al.*, 1988). La réalisation de courbes de vulnérabilité à partir d'arbres entiers soumis à une sécheresse nécessite un temps très long car un stress hydrique se développe lentement surtout en région tempérée, et l'isolement du sol pour limiter l'apport d'eau nécessite la mise en oeuvre de moyens importants (Bréda, 1994). L'utilisation de rameaux prélevés sur des arbres et desséchés à l'air, permet de réaliser plus facilement et rapidement des courbes de vulnérabilité avec toutefois la difficulté d'obtenir un potentiel hydrique précis. Une technique récente permet de s'affranchir de ce problème, les branches ne sont plus déshydratées à l'air libre mais par compression pneumatique dans une chambre de Scholander (Cochard, 1992 ; Cochard *et al.*, 1991 ; Cochard *et al.*, 1992a).

Dans cette étude, la mesure de l'embolie a été réalisée par voie hydraulique et le choix d'une déshydratation par compression nous a permis de réaliser des courbes de vulnérabilité à la cavitation pour une gamme décroissante et régulière de potentiels hydriques.

Les branches ont été prélevées en forêt de Hesse et resaturées. Les branches sont ensuite placées dans une chambre à pression et déshydratées. La branche est en équilibre avec la valeur de potentiel hydrique désirée lorsque l'exudation de sève cesse (45 à 60 mn après la mise sous pression). Les branches sont ensuite placées dans l'eau afin de réduire les tensions de sève. La perte de conductivité est alors mesurée sur rameaux comme cela a été décrit précédemment.

La forme sigmoïde des courbes permet de définir deux valeurs caractéristiques de potentiel hydrique (*figure 11*) :

(1) Ψ_{cav} : est la valeur de potentiel hydrique induisant un développement significatif de l'embolie. Le taux d'embolie, de 5 à 10% en conditions hydriques optimales, augmente rapidement à partir de cette valeur.

(2) $\Psi_{50\%}$: est la valeur de potentiel hydrique qui induit une perte de 50% de la conductivité hydraulique.

Ces valeurs caractéristiques permettent d'effectuer des comparaisons entre espèces et d'observer les impacts éventuels de traitements sur la vulnérabilité à la cavitation.

8-2-Régulation stomatique au cours d'un stress hydrique

Afin de suivre la mise en place d'un contrôle stomatique des pertes d'eau au cours d'un stress hydrique, nous avons simulé une augmentation de la résistance sol-plante en pratiquant de profondes incisions dans le tronc d'un arbre et suivi l'évolution de la conductance stomatique.

La conductance stomatique est le rapport entre une densité de flux de vapeur d'eau (la transpiration, Φ) et la différence de concentration de vapeur d'eau entre les sites d'évaporation (cavités sous stomatiques, dTs) et l'air au contact de la feuille (dTa).

soit :

$$g_s = - \frac{\Phi}{d(T_a) - d(T_s)}$$

La quantité d'eau évaporée est exprimé en densité de flux molaire : $\text{mmole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et la différence de concentration de vapeur d'eau en fraction molaire sans dimension. La conductance stomatique est alors exprimée en $\text{mmole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Les mesures de conductance ont été réalisées à l'aide d'un poromètre à diffusion (modèle Li 1600, nul balance porometer) avec une cuvette de 2cm^2 d'ouverture. Des comptages de stomates ont montré leur quasi absence sur la face supérieure des feuilles (feuilles hypostomatiques), donc nous avons utilisé une chambre de mesure dont la partie supérieure est fermée par la feuille elle même.

La densité de flux de vapeur est déterminée par la mesure du débit d'air sec qu'il est nécessaire d'envoyer dans la chambre de mesure pour maintenir l'humidité de l'air constante. La différence de concentration de vapeur d'eau dépend de la température de la feuille (on suppose que la chambre sous stomatique est saturée en eau), de la température et de l'humidité de l'air dans la chambre.

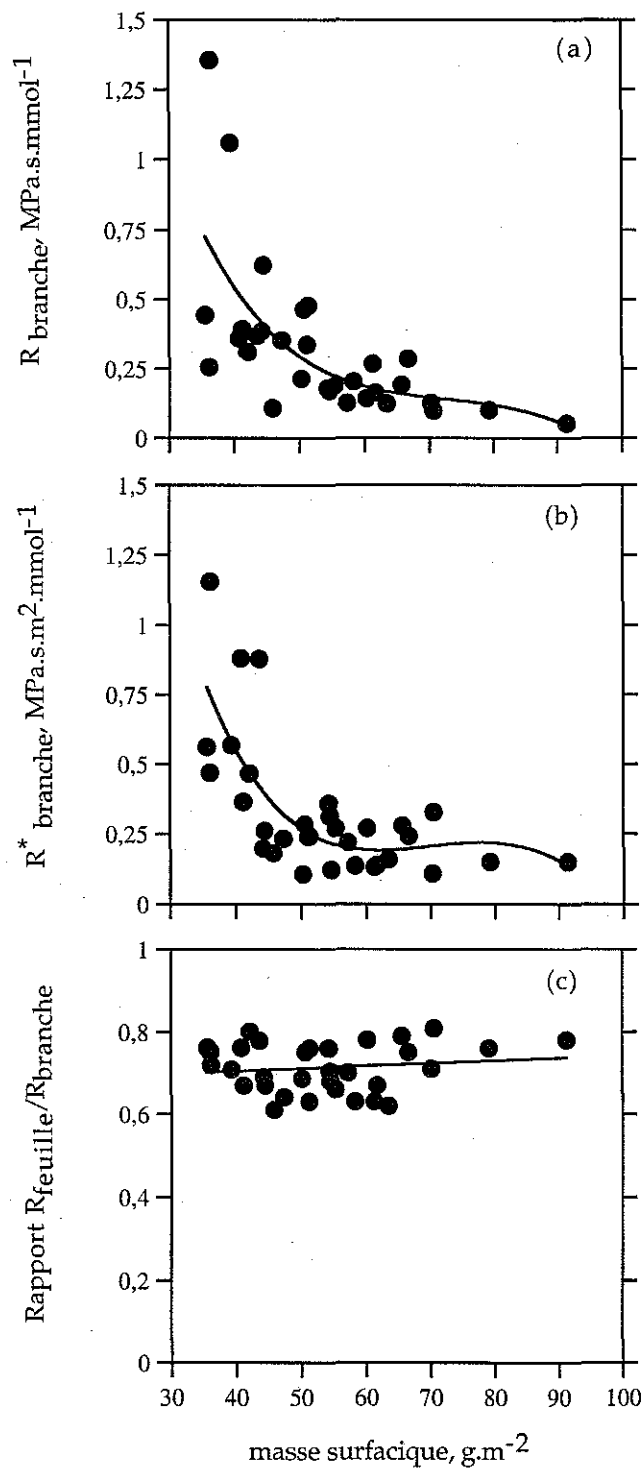


Figure 12 : Variation au sein des houppiers de la résistance hydraulique totale de branche (a), de la résistance spécifique foliaire (b) et de la part foliaire de la résistance totale de branche (c) en fonction de la masse surfacique des feuilles.

Fonctionnement hydrique du hêtre : architecture hydraulique et sensibilité à la cavitation

Cette synthèse sur le fonctionnement hydrique du hêtre est divisée en cinq parties. Dans une première partie, nous allons décrire les caractéristiques hydrauliques propres au hêtre. Dans les trois parties suivantes, nous analyserons l'impact de modifications de l'environnement sur l'architecture hydraulique en étudiant les mécanismes de réponses de l'arbre et ses capacités d'acclimatation aux effets (1) du gel en hiver, (2) de la contrainte hydrique estivale et (3) des modifications de l'éclairement. La dernière partie nous permettra d'établir un bilan.

I-Architecture hydraulique du hêtre

1-Variation spatiale des résistances hydrauliques du hêtre

Les valeurs de résistances hydrauliques dans les parties aériennes varient fortement avec la hauteur de la branche et son niveau d'éclairement (*figure 12*). Au sein des houppiers, il existe une forte hétérogénéité de l'éclairement, la branche intègre cette hétérogénéité et développe des structures morphologiques et anatomiques qui tamponnent dans une certaine mesure ces variations. La masse surfacique des feuilles est un bon indicateur de l'intégration de l'éclairement, elle nous permet de replacer une branche à une hauteur théorique calculée à partir des courbes moyennes d'extinction du PAR dans les houppiers (*figure 1*). Les branches de lumière portent des feuilles de masse surfacique plus importante que les branches d'ombre et ont une résistance hydraulique plus faible que les branches d'ombre. La part foliaire de la résistance hydraulique de la branche ($R_{\text{feuille}}/R_{\text{branche}}$) est constante dans les houppiers et représente environ 60 à 80% de la résistance totale de la branche (*figure 12c*). Ces valeurs sont en accord avec la littérature (Tyree *et al.*, 1993a ; Tyree *et al.*, 1993b) et traduisent le fait que les variations de résistances observées en fonction de la hauteur sont liées au

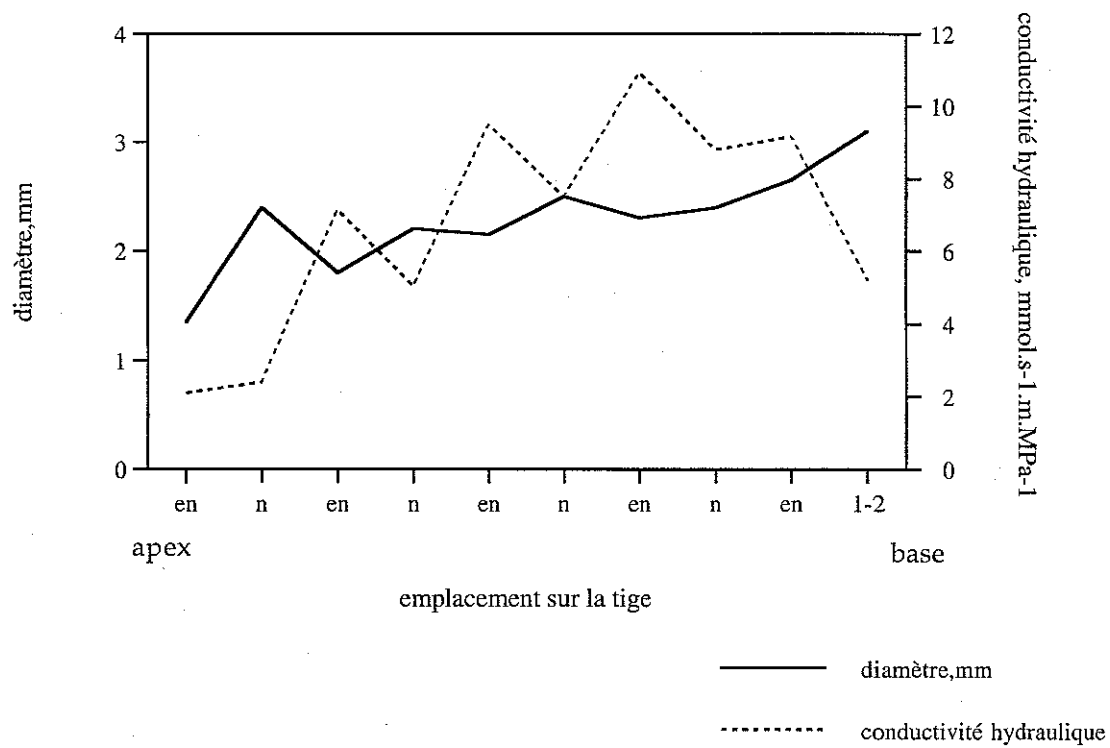


Figure 13 : Evolution du diamètre et de la conductivité hydraulique le long d'un rameau de 1 an.
 en : entre-nœud
 n : nœud
 1-2 : zone de transition entre la tige de l'année et la tige de 1 an.

Tableau 3: Valeurs moyenne de conductivité spécifique foliaire (LSC) de rameaux de 1 an et de pétioles de branches et de feuilles de lumière (n= 30). Les étoiles indiquent une différence significative à 99% (PLSD Fisher)

	rameaux	pétioles
LSC (mmol.s ⁻¹ .m ⁻¹ .MPa ⁻¹)	12,36 ± 1,52	0,93 ± 0,16 **

xylème. Ces différences de valeurs de résistances hydrauliques entre branches de lumière et branches d'ombre peuvent s'expliquer d'une part par l'anatomie du xylème et d'autre part par les caractéristiques morphologiques des branches.

1-1-Impact de l'anatomie des vaisseaux

L'étude anatomique du xylème et plus particulièrement les mesures de diamètre moyen et de densité de vaisseaux montrent des différences importantes entre les branches de lumière et les branches d'ombre (tableau III, 1). Les branches de lumière présentent les diamètres de vaisseaux les plus grands et les densités les plus fortes. Ces différences anatomiques ont un impact très fort sur la conductivité du tissu conducteur. D'après la loi de Hagen Poiseuille l'augmentation du diamètre d'un conduit se traduit par une augmentation de sa conductivité à la puissance 4. Les différences observées sont suffisantes pour induire une augmentation significative de conductivité hydraulique dans les branches de lumière. L'augmentation de la densité des vaisseaux induit, elle, une augmentation linéaire de la conductivité (Zimmermann, 1983). Elle a un impact tout aussi important car chez les branches de lumière, les vaisseaux sont plus gros mais également plus nombreux.

1-2-Constrictions hydrauliques

L'étude des variations de la conductivité hydraulique le long d'un rameau long de 1 an montre qu'il existe chez le hêtre un phénomène de constriction hydraulique évident au niveau des noeuds (figure 13 ; Zimmermann, 1978 et 1983 ; Ewers et Zimmermann, 1978 ; Salleo et LoGullo, 1986 ; LoGullo et al., 1995 ; Rust et Hüttel, 1999). En effet, la conductivité hydraulique au niveau des nœuds est fortement réduite. Cette chute de conductivité (augmentation de la résistance) est corrélée à des terminaisons de vaisseaux plus nombreuses. Cette discontinuité hydraulique augmente la résistance au transfert de la sève (Tyree et Alexander, 1993 ; Cochard *et al.*, 1997). Au contraire, dans les entre-nœuds, la conductivité hydraulique est plus forte. Les rameaux courts présentent des empilements important d'entre-nœuds qui induisent une forte limitation au transfert de la sève. Les vaisseaux sont très courts, et le flux de sève est fortement limité par les cloisons transversales des vaisseaux contigus. Les rameaux courts présentent également des vaisseaux avec un diamètre moyen plus faible que dans les rameaux longs (tableau III, 1).

Les branches d'ombre présentent une proportion de rameaux courts plus forte que les branches de lumière (figure IV, 1) qui induit une augmentation de la résistance hydraulique totale de la branche.

1-3-Résistances foliaires et segmentation hydraulique

Nous avons montré que les résistances au niveau foliaire étaient très élevées (60 à 80% de la résistance totale de la branche, figure 12c), la majorité de ces résistances sont dues au transfert extra-

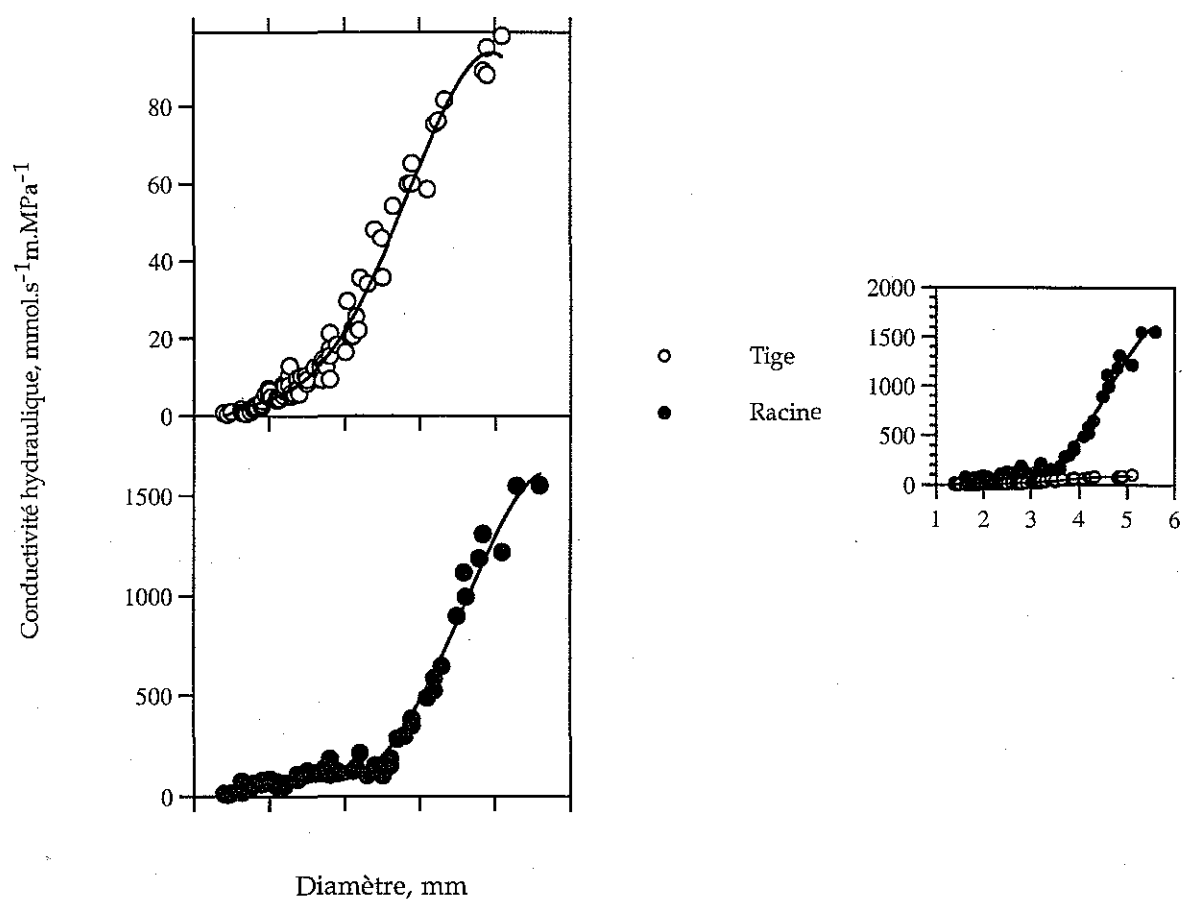


Figure 14 : Relation entre la conductivité hydraulique de segments de tige (agés de 1 à 3 ans) ou de racine, et le diamètre de l'échantillon.

Tableau 4 : Caractéristiques anatomiques et hydrauliques de segments de tiges et de racines de hêtre (moyenne $\pm$ écart-type ; n=16).

	diamètre échantillon, mm	diamètre vaisseaux, μm	K , $\text{mmol.s}^{-1}.\text{m.MPa}^{-1}$
racines	$2,1 \pm 0,4$	$73,42 \pm 19,13$	$75,25 \pm 9,55$
tiges	$1,9 \pm 0,5$	$30,11 \pm 4,15$	$7,05 \pm 0,65$

fasciculaire de l'eau (Tyree et Cheung, 1977 ; Tyree *et al.*, 1993 ; Cochard *et al.*, 1997). C'est le passage de l'eau des vaisseaux du xylème à la voie apoplasmique qui augmente de façon très significative ces résistances. Ce passage induit une forte chute de potentiel hydrique. Les valeurs de potentiel hydrique de xylème mesurées au point d'insertion des feuilles montrent un écart important avec les valeurs de potentiel hydrique foliaire (tableau II, 1 ; figure III, 3b, figure IV, 3).

Au niveau des pétioles, les valeurs de LSC sont fortement réduites par rapport à la tige de l'année (tableau 3). Cette augmentation des résistances hydrauliques au niveau des pétioles participe pour beaucoup dans la limitation des transferts d'eau vers la feuille. Ceci crée une "constriction hydraulique" qui limite les transferts d'eau et joue un rôle important dans le contrôle du statut hydrique des feuilles. Les résistances très élevées au niveau des pétioles et des feuilles présentent un avantage adaptatif de l'architecture hydraulique aux changements environnementaux. C'est au niveau foliaire qu'interviennent les mécanismes de régulation des transferts d'eau (stomates) et les résistances foliaires font partie de ces mécanismes. Lorsque la demande évaporatoire est forte, la chute de potentiel hydrique au niveau foliaire atteint un potentiel hydrique seuil qui induit la fermeture des stomates et limite la diminution du potentiel hydrique du xylème. Le xylème est ainsi protégé d'un risque de cavitation. Le signal hydraulique et/ou chimique qui induit cette réponse stomatique n'est cependant pas clair (Fort *et al.*, 1997 ; Fort, 1997).

1-4-Différences de conductivité entre tiges et racines

Les mesures de conductivité que nous avons réalisées sur segments de racines présentent une conductivité hydraulique très élevée, jusque 30 fois celle de tiges de même diamètre (figure 14). Chez *Pinus rubra*, Stone et Stone (1975) reportent un rapport entre les conductivité racinaires et aériennes de l'ordre de 50. La structure anatomique des racines tend à privilégier le transfert axial de l'eau en réduisant la part de résistance hydraulique du xylème en augmentant le diamètre des vaisseaux (Zimmermann, 1983 ; Ewers *et al.*, 1997). Nos mesures montrent chez le hêtre que le diamètre moyen des vaisseaux de racines de 2 à 3 mm de diamètre (diamètre équivalent à un rameau de 1 à 2 ans) présentait des valeurs très importantes, largement supérieures à ceux d'une tige de même diamètre (tableau 4).

Si l'augmentation du diamètre des vaisseaux permet d'atteindre des conductivités hydrauliques élevées, cela rend le système hydraulique plus vulnérable. A l'intérieur d'un végétal, la répartition statistiques de la taille des pores de la paroi primaire des ponctuations rendrait les plus gros vaisseaux plus sensibles au développement de l'embolie au cours d'un stress hydrique (Hargrave *et al.*, 1994) et après un épisode de gel (Cochard et Tyree, 1990 ; Sperry et Sullivan, 1992 ; Sperry *et al.*, 1994). Les racines semblent donc être plus exposées à un développement de l'embolie. Toutefois, les racines développent des tensions beaucoup plus faibles que dans les tiges (Zimmermann, 1983 ; Ewers *et al.*, 1997), et surtout l'embolie est plus facilement résorbée dans les racines grâce à la formation de pressions même légèrement positives (Ewers *et al.*, 1992).

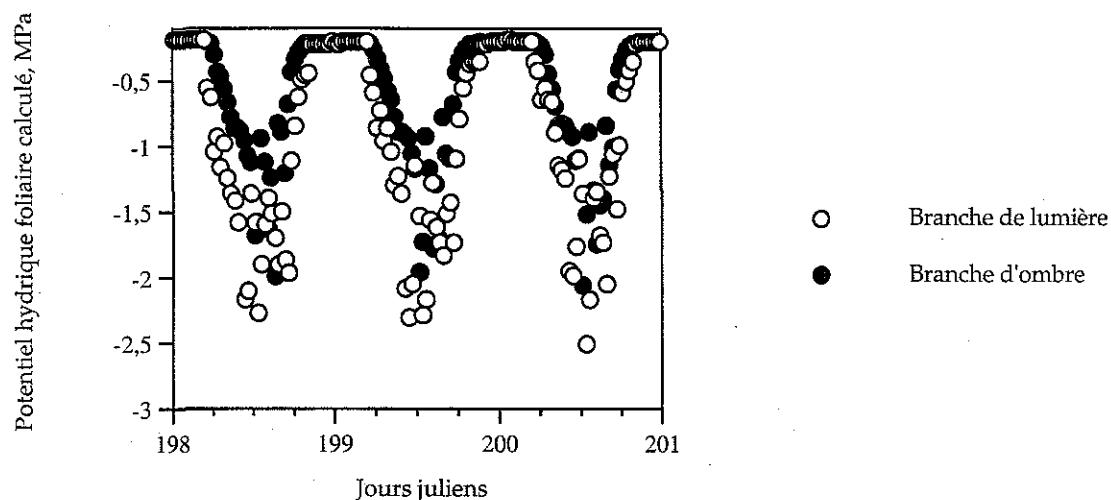


Figure 15 : évolution du potentiel hydrique foliaire calculé à partir de la répartition des résistances hydrauliques dans les houppiers et des valeurs de flux de sève de branches d'ombre et de plein soleil au cours de trois journées ensoleillées.

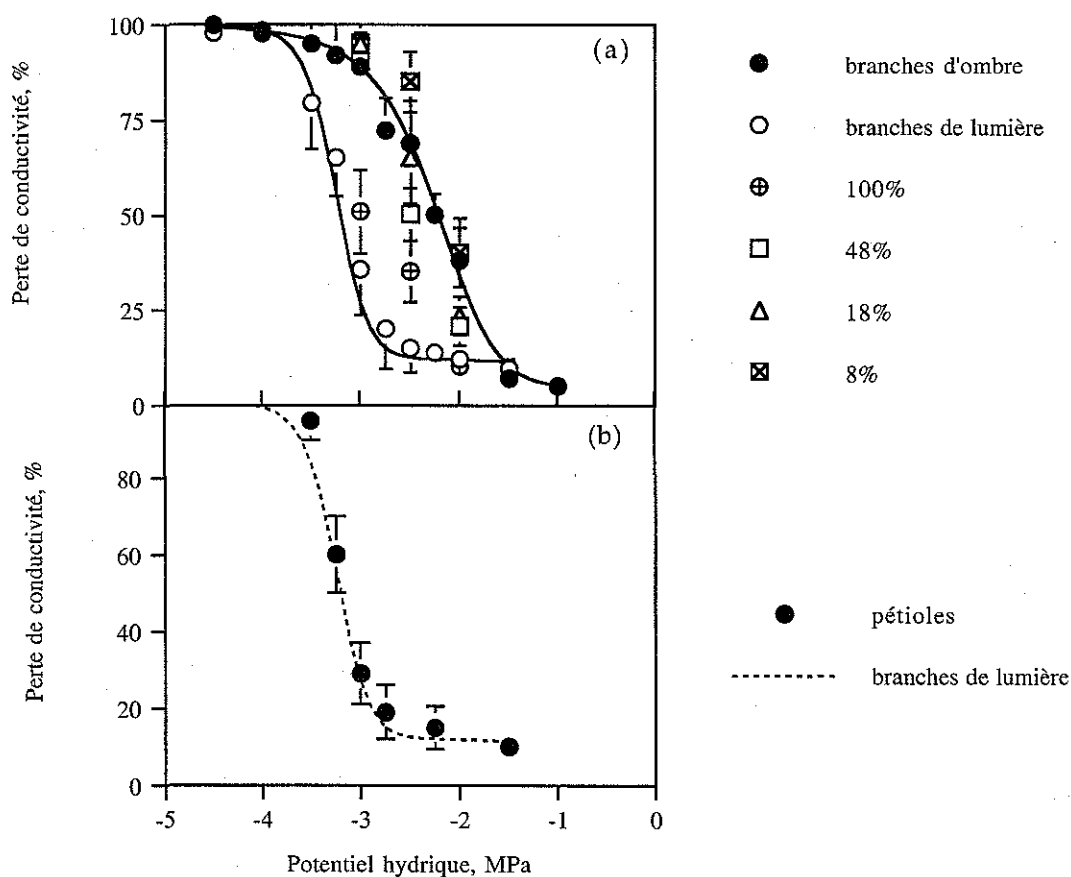


Figure 16 : (a) Courbes de vulnérabilité à la cavitation de rameaux de hêtre âgés de 1 ans prélevés en forêt sur des branches d'ombre et de lumière et sur des jeunes plants en pépinière conditionnés sous différents éclairagements (100%, 48%, 18% et 8% de l'éclairement solaire incident) ($n=10$).

(b) Courbe de vulnérabilité à la cavitation de pétioles de feuilles de lumière comparée à la courbe de vulnérabilité de rameaux de lumière. ($n=5$ pour les pétioles).

2-Répartition des potentiels hydriques dans l'arbre

Dans un peuplement forestier, la stratification du microclimat dans les houppiers (avec un rôle important de l'éclairement) conditionne les capacités de transfert de l'eau.

Les branches d'ombre ont une résistance spécifique totale plus importante que les branches de lumière (*figure 12*). La distance à parcourir pour une quantité d'eau donnée sera plus grande pour une branche située en haut du houppier que pour une branche d'ombre placée plus près du sol, le gradient de résistances dans le houppier compense ainsi la hauteur. Ainsi, la chute de potentiel hydrique provoquée par des résistances hydrauliques faibles dans une branche de lumière n'augmente que très peu la chute de potentiel provoquée par sa hauteur (0,1 MPa pour 10 m) alors qu'une branche d'ombre placée plus bas dans la couronne aura une chute de potentiel équivalente pour une même demande évaporatoire mais en grande partie due aux valeurs plus importantes de résistances hydrauliques. En réalité, la structure du houppier influe beaucoup le gradient de déficit de saturation à l'intérieur de celui-ci, la demande évaporatoire est moins forte au niveau des branches d'ombre (*tableau III, 2*). Les cinétiques de potentiel hydrique (*figure III, 3*) et des simulations à l'aide d'un modèle ohmique (*figure 15*) montrent que la chute de potentiel est moins marquée pour les branches d'ombre malgré les plus fortes résistances.

3-Courbes de vulnérabilité et segmentation de vulnérabilité

3-1-Vulnérabilité à la cavitation

La répartition des résistances hydrauliques dans la plante permet "d'optimiser" les flux d'eau des racines jusqu'aux feuilles. La vulnérabilité à la cavitation est une limite fonctionnelle pour l'arbre. L'embolie des vaisseaux limite l'efficacité de l'architecture hydraulique en augmentant les résistances hydrauliques du xylème (Tyree et Sperry, 1989).

Les courbes de vulnérabilité de rameaux de hêtre de 1 an (*figure 16 ; figure II, 1 ; figure III,1*) montrent une dynamique du développement de l'embolie comparable à celle observées sur chêne sessile (Cochard *et al.*, 1991 ; Bréda *et al.*, 1993b). Cependant nous pouvons noter un fort décalage des courbes réalisées sur rameaux prélevés sur des branches situées à l'ombre et à la lumière. Les différences observées sont significatives pour les valeurs de Ψ_{cav} et de $\Psi_{50\%}$ entre les deux traitements (-1,5 MPa et -2,25 MPa pour les rameaux d'ombre et de -2,5 MPa et -3,1 MPa pour les rameaux de lumière, *figure 16*). Ces courbes montrent une différence de vulnérabilité en fonction des conditions lumineuses de croissance avec une sensibilité moindre pour les branches de lumière. Les observations faites sur de jeunes plants en pépinière et acclimatés à différents niveaux d'éclairement présentent des vulnérabilités proches des arbres adultes. Les plants placés à l'ombre sont plus vulnérables que les plants de pleine lumière (*figure 16 ; figure II, 1*).

Tyree *et al.* (1994) ont comparé la vulnérabilité à la cavitation de près de 60 espèces et ont observé de grandes variations. Ces auteurs ont montré des différences imputables à des caractéristiques génétiques (notamment chez *Populus deltoides*,) mais également aux conditions de croissance (Tsuda et Tyree, 1997). Il est possible alors que la vulnérabilité du xylème à la cavitation soit plus faible lorsque les structures se différencient en conditions moins favorables (température et déficit de saturation forts). De telles différences pourraient être induites par une diminution du diamètre des pores de la membrane primaire des vaisseaux (Sperry *et al.*, 1991).

Il faut noter que ces différences de vulnérabilité à la cavitation sont corrélées avec les différences de potentiel hydrique de feuille et de xylème mesurés à midi solaire au cours de journées ensoleillées. Les valeurs de potentiels hydriques mesurés sur les feuilles d'ombre sont moins négatives qu'en pleine lumière du fait d'une demande évaporatoire et d'une transpiration plus faibles (tableau II, 1 ; tableau III, 2). Les valeurs les plus négatives de potentiel hydrique de feuilles approchent la valeur de potentiel hydrique qui induit un début de cavitation (Ψ_{cav} , 10% d'embolie) pour les deux types de branches. Cependant, cela ne signifie pas que les vaisseaux opèrent à la limite de leur point de dysfonctionnement car $\Psi_{xylème}$ est toujours moins négatif que $\Psi_{feuille}$ en conditions hydriques optimales (tableau II, 1 ; figure III, 3b, figure IV, 3). Cette différence entre $\Psi_{feuille}$ et $\Psi_{xylème}$ est due au fait que pour une branche les plus fortes résistances au transfert de la sève sont extra-fasciculaires et sont localisées dans le limbe des feuilles (figure 12) : en conditions hydriques favorables, la plus forte chute de potentiel hydrique a lieu dans les feuilles elles-mêmes. Lorsque les résistances du sol sont importantes ou que la transpiration est faible suite à un stress hydrique (g_s faible), $\Psi_{xylème}$ et $\Psi_{feuille}$ sont très proches et $\Psi_{xylème}$ approche Ψ_{cav} (figure III, 3b ; Cochard *et al.*, 1996 ; Lu *et al.*, 1996), le risque d'embolie augmente.

L'observation de la courbe de vulnérabilité des pétioles de feuilles de lumière montre un développement de l'embolie qui n'est pas statistiquement différent des rameaux prélevés sur branches de lumière (figure 16b). Ces résultats montrent qu'il n'y a pas de segmentation de vulnérabilité chez le hêtre.

3-2-Architecture hydraulique et segmentation

Dans le chapitre I nous avons défini deux types de segmentations chez les arbres : la segmentation hydraulique et la segmentation de vulnérabilité. Leurs mécanismes de mise en place sont différents. A la différence d'une segmentation de vulnérabilité, la segmentation hydraulique suppose l'existence d'un fort gradient de potentiel hydrique tout le long du système conducteur, et n'est effective que pour des taux de transpiration élevés. Tsuda et Tyree (1997) ont montré qu'il existe un lien entre la vulnérabilité à la cavitation, la résistance hydraulique totale d'un arbre et le type de segmentation développé. Les espèces étudiées par ces auteurs qui présentaient une faible résistance hydraulique étaient plus vulnérables et développaient en réponse à un stress hydrique une segmentation de vulnérabilité (le Noyer, Tyree *et al.*, 1993a ; l'érable à sucre, Tsuda et Tyree, 1997). Les différentes espèces de chêne ne présentent pas de segmentation de vulnérabilité (Cochard *et al.*,

1991) et possèdent de fortes valeurs de résistances hydrauliques (Tyree *et al.*, 1993). Nos résultats se rapprochent de ceux obtenus sur le chêne. Le hêtre a une vulnérabilité proche de celle du chêne sessile (figure 16 ; figure II, 1 ; figure III,1 ; Cochard *et al.*, 1991 ; Bréda *et al.*, 1993a) et présente des valeurs de résistances hydrauliques spécifiques totales équivalentes, $0,33 \text{ MPa.m}^2.\text{s}.\mu\text{mol}^{-1}$ pour le chêne (Bréda, 1994) et $0,73 \text{ MPa.m}^2.\text{s}.\mu\text{mol}^{-1}$ pour le hêtre. Ces valeurs de résistances hydrauliques ont été calculées à partir de valeurs de transpiration mesurées par la technique des flux de sève (Granier *et al.*, 1985) et de mesures de potentiels hydriques foliaires. Elles sont exprimées par unité de surface de bois d'aubier. Les arbres étaient d'âges voisins (25-30 ans pour les hêtres et 33 ans pour les chênes). Dans les deux cas, il n'a pas été observé de segmentation de vulnérabilité.

La répartition des résistances hydrauliques dans les branches peut laisser penser qu'il existe chez le hêtre une segmentation hydraulique. La chute de potentiel hydrique est plus forte au niveau des feuilles sans pour autant induire l'embolie des pétioles et la chute des feuilles au cours d'un stress hydrique. En effet, la régulation stomatique est suffisamment précoce pour limiter les pertes en eau et éviter un développement trop important de l'embolie (figure III, 4). Un fois les stomates fermés, le gradient de potentiel dans l'arbre est considérablement réduit sans différence entre les valeurs de potentiel hydrique de xylème et de feuilles (figure III, 3). Ainsi, au cours d'un stress plus poussés, la transpiration résiduelle induit un développement de l'embolie à la fois dans les pétioles et les rameaux.

4-Relation entre morphologie et architecture hydraulique

Si, comme nous l'avons observé, l'architecture morphologique des houppiers conditionne l'architecture hydraulique des arbres, il existe une relation inverse. Au niveau d'une branche, la résistance du xylème est relativement faible et se situe en grande partie dans les rameaux courts. Lorsque la demande évaporatoire est élevée, les apports d'eau au niveau des feuilles des rameaux courts sont limités et entraînent une diminution plus rapide qu'ailleurs des potentiels hydriques foliaires (Zimmermann, 1978). Le potentiel hydrique foliaire limite très rapidement les mécanismes de croissance (division et élongation au niveau des apex), dès $-0,5 \text{ MPa}$, la croissance est affectée (Wesgate et Boyer, 1986 ; Roden *et al.*, 1990 ; Hsiao *et al.* 1976 in Kozłowski *et al.*, 1991). Au niveau des rameaux longs, les résistances sont plus faibles, donc pour une même demande évaporatoire le potentiel hydrique foliaire chutera moins vite. Des apports d'eau plus conséquents permettront un maintien de la croissance plus longtemps.

Au niveau du xylème la formation de rameaux courts, sous la dépendance de la faible quantité de lumière, augmente la résistance hydraulique du xylème, cette augmentation a pour conséquence une diminution de la conductivité spécifique foliaire par la formation de vaisseaux de diamètre plus petits et par augmentation du nombre de nœuds par unité de longueur : l'efficacité hydraulique sera plus faible dans ces zones du houppier. Ce mécanisme va avec l'âge de la branche constituer un rôle primordial dans la formation de son architecture. Ainsi, au cours de la croissance de l'arbre, les

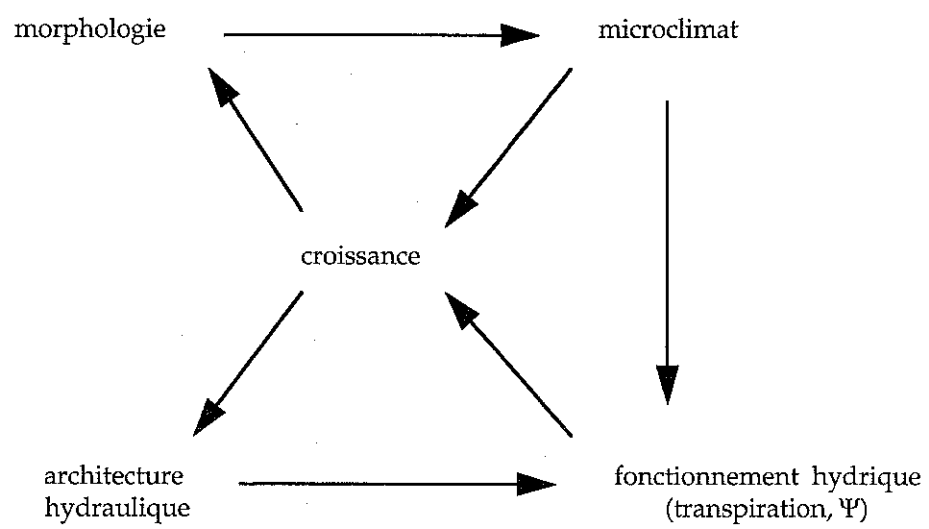


Figure 17 : Interaction entre morphologie et architecture hydraulique.

branches les plus basses subissent des conditions lumineuses de plus en plus réduites, les résistances hydrauliques augmentent et limitent la croissance en stimulant la formation de rameaux courts.

La répartition des résistances hydrauliques et leur évolution au cours de la croissance de l'arbre vont grandement influencer l'architecture de l'arbre. Les branches avec les résistances spécifiques les plus élevées (*figure 12b*) sont insuffisamment alimentées en eau et présentent une surface foliaire réduite et un élagage important des rameaux latéraux.

Il existe donc une interaction étroite entre morphologie et architecture hydraulique, qui ne sont pas dissociables (*figure 17*).

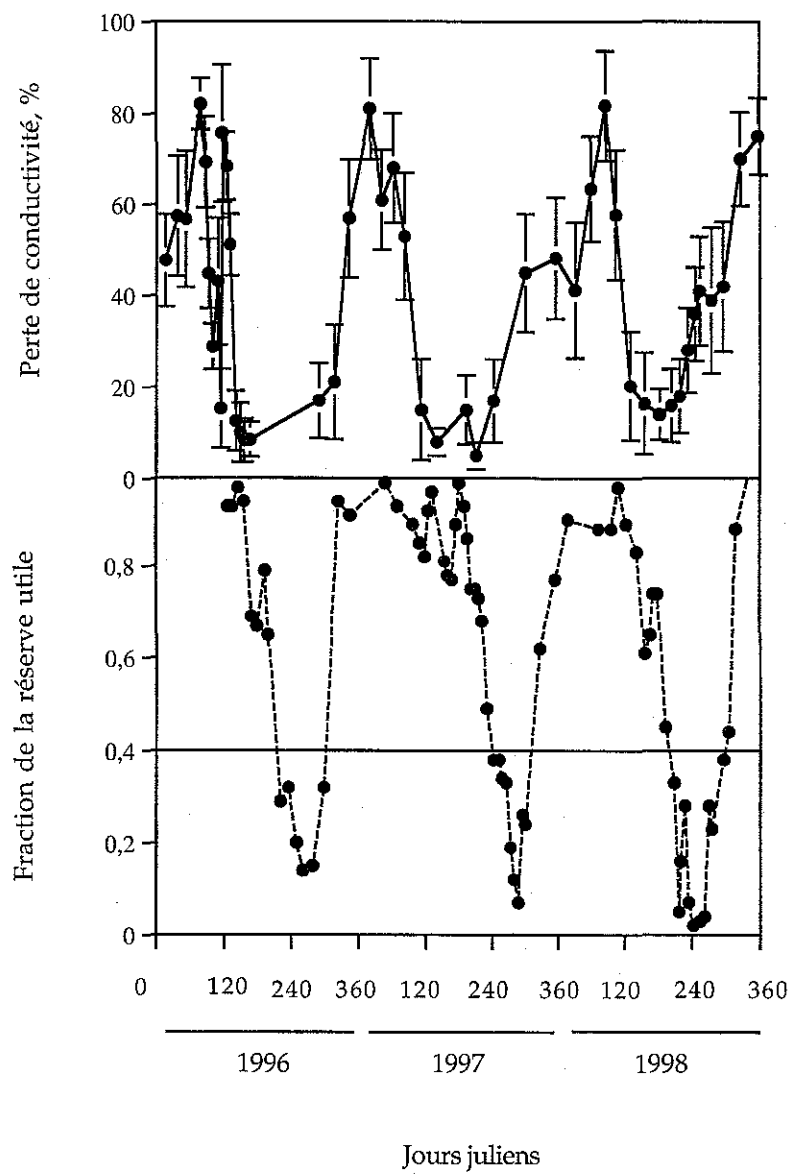


Figure 18 : (a) Evolution inter-annuelle de l'embolie dans un peuplement de hêtre âgé de 25 ans ($n=16$).
 (b) Variation de la fraction de la réserve utile de 1996 à 1998. A partir de 0,4 l'arbre se trouve en stress hydrique (Bréda, 1994).

II-Mécanismes d'induction de l'embolie hivernale et restauration de la conductivité hydraulique

L'observation de l'évolution de la perte de conductivité au cours de trois années successives montre des variations importantes du développement de l'embolie et de sa résorption (*figure 18a*). Ainsi, au cours de l'hiver, nous avons observé une augmentation régulière de la perte de conductivité qui atteint un maximum début mars avec 80% de perte. Au printemps, la conductance du xylème augmente et le taux d'embolie reste aux alentours de 20% jusque juillet. La fréquence et l'intensité variable des stress hydriques en été induisent un développement plus ou moins important de l'embolie (40% en 1998) jusqu'au retour des pluies en automne.

1-Embolie hivernale : mécanismes d'induction chez le hêtre

1-1-Résultats expérimentaux

Contrairement à ce que prédit la théorie du développement de l'embolie hivernale, ce sont les plus petits vaisseaux qui semblent s'être embolisés en premier. La conception actuelle de la formation de l'embolie hivernale repose sur l'importance du diamètre des vaisseaux. Nos résultats montrent que la taille des vaisseaux n'explique pas seule la vulnérabilité au gel des vaisseaux mais que la dynamique de congélation (*figure I, 2 ; figure I, 3*) et la formation de tensions qui résultent du dégel (*figure I, 1; figure I,4 ; figure I, 5*) doivent être prises en compte.

L'expérience 1 confirme les observations de terrains (valeur de PLC atteintes, *figure I, 1 ; figure I, 2; figure 18a*) et montre le rôle des tensions sur les mécanismes de développement de l'embolie. L'analyse des exothermes de congélation révèle que les petits rameaux sont entièrement gelés avant le reste de la branche.

Les résultats de l'expérience 2 montrent que l'expansion du volume de l'eau lors de la congélation de la sève entraîne une exsudation de l'eau (*figure I, 4*). Cette exsudation d'eau a certainement un rôle important dans le développement de l'embolie lié au gel au niveau des apex de

Tableau 5 : Etude comparée de l'embolie maximale atteinte par l'alternance de cycles gel-dégel et du nombre de cycles nécessaires pour atteindre cette valeur pour trois espèces forestières: deux espèces à pores diffus (hêtre et charme) et une espèce à zone poreuse (chêne sessile)

Espèces	embolie maximale, %	Cycles nécessaires
Hêtre	85%	4
Chêne	100%	1
Charme	80%	4

tige. En effet, lorsque l'eau peut pénétrer librement dans la tige au moment où la sève dégèle, l'embolie reste faible (expérience 2, figure I, 5). L'eau expulsée au moment du gel crée des tensions au niveau des zones apicales qui s'expriment quand il y a dégel. Ainsi, même si les bulles d'air formées au moment du gel sont plus petites dans les zones apicales, les pressions capillaires qu'elles développent ne sont pas suffisantes pour compenser l'augmentation des tensions du xylème. Ces résultats sont en accord avec les mécanismes proposés par Sucoff (1969) chez les conifères. Sucoff estime la perte en eau à 9% au cours de la congélation. Les trachéides qui s'embolisent en premier libèrent les tensions du xylème et limitent ainsi le développement de l'embolie. Nous pouvons penser qu'il existe dans notre cas un phénomène identique. Lorsque l'on observe la cinétique de congélation et de décongélation d'une branche de hêtre (figure I, 3) nous remarquons que les rameaux les plus petits dégèlent avant et plus vite que les gros. Dans les petits rameaux, la transition de l'état solide à l'état liquide se fait très rapidement, les bulles d'air se trouvent sous tension avant le temps nécessaire à leur redissolution, les vaisseaux qui cavitent et s'embolisent en premier relâchent les tensions et permettent la dissolution de l'air des vaisseaux qui dégèlent ensuite.

Ainsi tout au long des périodes de gel pendant l'hiver ou des cycles simulés en congélateur, les vaisseaux qui s'embolisent en premier limitent l'embolisation du reste du xylème. A chaque dégel un peu plus de vaisseaux s'embolisent jusqu'à obtenir la perte de conductivité maximale inductible par le froid. La cinétique de gel dégel, donc le rapport surface-volume du rameau, est un facteur important de la sensibilité à l'embolie hivernale et explique que les zones périphériques des branches sont plus sensibles au gel.

1-2-Comparaison avec d'autres études

Des mécanismes complémentaires expliquent le développement de l'embolie hivernale. Dans l'érable à sucre en peuplement (*Acer saccharum*), l'embolie hivernale semble être causée par la sublimation de la glace (Sperry *et al.* 1998). Les parties apicales sont plus vulnérables à la sublimation de la sève gelée car elles présentent un plus grand rapport surface-volume et sont plus exposées au soleil. Dans notre cas (les branches étaient placées en congélateur pendant un temps court) la sublimation de la glace était négligeable.

Le phénomène de limitation du développement de l'embolie chez le hêtre n'est possible que du fait de la taille relativement faible des vaisseaux du xylème. Ces dimensions permettent la dissolution des bulles malgré des tensions encore relativement élevées. Chez le chêne (espèce à zone poreuse) dont le diamètre des vaisseaux peut atteindre plus de 100 μm , un seul cycle à -6°C suffit à induire une perte totale de conductivité hydraulique (tableau 5 ; Cochard et Tyree, 1990). Les gros vaisseaux de l'année produisent des bulles dont le diamètre important ne permet pas leur dissolution au moment du dégel, le relâchement des tensions lors de l'embolisation des premiers vaisseaux ne suffit pas à la dissolution de l'air des autres vaisseaux qui alors s'embolisent à leur tour (Cochard, 1991).

1-3-Impacts de l'embolie hivernale en conditions naturelles

Quel peut être l'impact du développement de l'embolie dans les parties terminales du hêtre ? Sucoff (1969) suggère que seules quelques trachéïdes avec de grosses bulles cavitent quand elles dégèlent. L'expansion des bulles d'air permet alors le relâchement des tensions qui permet la dissolution des bulles dans les trachéïdes voisines. Un phénomène similaire est plausible chez le hêtre. L'embolisation des vaisseaux distaux protégerait les parties les plus vieilles de l'arbre contre des dégâts trop importants suite au gel. Malgré cela, les résultats de l'expérience 1, des observations de terrain et d'études précédentes (Sperry et Sullivan, 1992 ; Magnani et Borghetti, 1995) montrent que les effets sont cumulatifs et qu'après plusieurs cycles de gel-dégel l'ensemble du xylème présente un taux d'embolie relativement important. Il est probable qu'en conditions naturelles ce phénomène soit amplifié. Le soir, les parties apicales sont exposées à des températures plus froides et gèlent plus vite que le reste des houppiers et elles dégèlent en premier le matin en étant réchauffées par le soleil.

Les espèces qui ont une forte conductivité sont plus sujettes à une perte de leur capacité au transfert de l'eau à la fin de l'hiver (différences dans l'évolution de l'embolie chez le chêne et le hêtre par exemple) (Wang *et al.*, 1992). Wang montre également qu'il existe une très forte corrélation entre la perte de conductivité à la fin de l'hiver et la date de débourrement des bourgeons, il note que les espèces à pores diffus comme le hêtre (plus résistantes à l'embolie) débourrent plus précocement que les espèces à zone poreuse comme le chêne. Il existe donc une relation entre perte de conductivité et phénologie foliaire et peut être même avec le taux de croissance au printemps (Magnani et Borghetti, 1995).

2-Mécanisme de restauration de l'embolie hivernale chez le hêtre

Le phénomène de cavitation hivernale est très répandu et s'observe chez de nombreuses espèces avec des pertes de conductivité élevées à la fin de l'hiver (80 à 85% chez le hêtre et le charme, 100% chez le chêne (*tableau 5* ; Cochard, 1991)). Ceci nécessite donc des mécanismes qui permettent la restauration d'une conductivité maximale au moment du débourrement : soit par la formation de pressions racinaires (Bouleau : Sperry, 1991) ou xylémiennes (érable à sucre : Cortes et Sinclair, 1985 ; Milburn et Zimmermann, 1986) soit par la formation d'un nouveau tissu conducteur fonctionnel lors de la reprise de l'activité cambiale (chêne : Cochard, 1991).

2-1-Formation de pressions racinaires

La solubilité des gaz dans les liquides est proportionnelle à la pression du gaz qui entoure le liquide. Dans la plante les liquides sont entourés d'air à la pression atmosphérique, le seul moyen pour dissoudre l'embolie est de créer une pression supérieure à la pression atmosphérique.

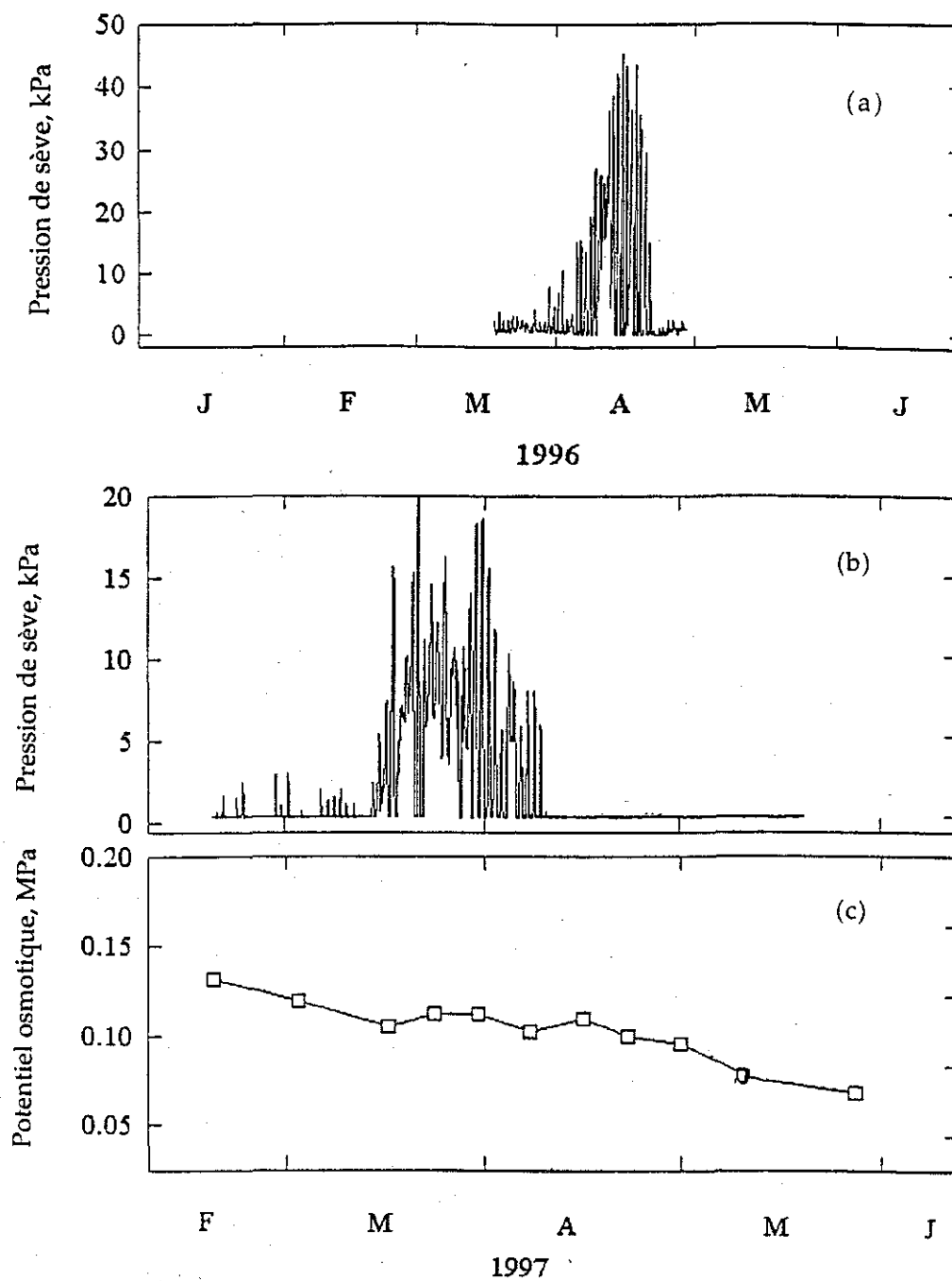


Figure 19 : Evolution de la pression de sève (mesurés à la base des troncs de hêtre) pendant les printemps 1996 (a) et 1997 (b) et du potentiel osmotique de la sève (1997, c) de rameaux de 1 an.

La pression requise pour permettre la résorption de l'embolie, P_c , est fonction de la tension de surface de l'eau, T (-72,8 kPa.μm), et proportionnelle au rayon, r , du vaisseau (chez le hêtre le diamètre moyen des vaisseaux est estimé à 20 à 40 μm au niveau des pousses de 1 an) :

$$P_c = - 2T / r \text{ (cf. figure 5)}$$

Pour résorber l'embolie il faut donc fournir chez le hêtre une pression comprise entre 14,6 et 7,3 kPa mais il faut aussi tenir compte de la pression hydrostatique qui s'oppose à l'établissement de cette pression tout au long de l'arbre : -10 kPa.m⁻¹

On définit alors la hauteur critique pour la réversion de l'embolie, h_c , en fonction de la pression à la base du tronc P_x :

$$h_c = (P_x + P_c) / 10$$

Pour une hauteur de 14 m (hauteur des arbres dominants) la pression à la base du tronc nécessaire pour résorber l'embolie doit être au moins de 154,6 kPa. Or, les mesures de pressions effectuées en 1996 et 1997 (figure 19a et figure 19b) montrent un pic de pression au moment du gonflement des bourgeons avec un maximum de 45 kPa à 70 cm de la base du tronc en 1996 (20 kPa en 1997). Ces valeurs ne permettent donc pas de resaturer le tissu conducteur à une hauteur de plus de 5 m (la base des houppiers se situe à environ 8 m du sol). Au niveau des branches, la diminution de l'embolie n'est donc pas liée à la formation de pressions racinaires.

Chez le hêtre il n'a donc pas été mis en évidence de pressions racinaires suffisantes pour désemboliser le xylème ni en 1995 (Cochard *et al.*, 1998) ni au cours de cette étude (1996 et 1997). Des études sur *Fagus grandifolia*, espèce très proche de *F. sylvatica*, ne montrent pas non plus de pressions racinaires suffisantes (3 kPa ce qui permet de mettre sous pression une colonne d'eau jusque 3 m) pour resaturer les tissus conducteurs embolisés à 85 % à la fin du mois de mars (Sperry, 1991). On peut alors penser à d'autres mécanismes qui pourraient permettre la dissolution de l'embolie, tels l'augmentation de la pression osmotique de la sève (Cochard, 1991) ou encore une action des cellules des rayons ligneux nombreux dans le bois de hêtre (Jacquot *et al.*, 1973).

2-2-Augmentation de la pression osmotique de la sève

De nombreuses hypothèses controversées expliquent la resaturation du xylème par une augmentation de la pression osmotique de la sève (Grace, 1983 ; Borghetti *et al.*, 1991). L'hypothèse qui semble la plus vraisemblable implique un échange de solutés entre le phloème et le xylème via les rayons ligneux (Van Bel, 1990 ; Salleo *et al.*, 1996). Le transfert radial des solutés vers les vaisseaux augmenterait la concentration de la sève résiduelle des vaisseaux et permettrait le remplissage en eau des vaisseaux embolisés.

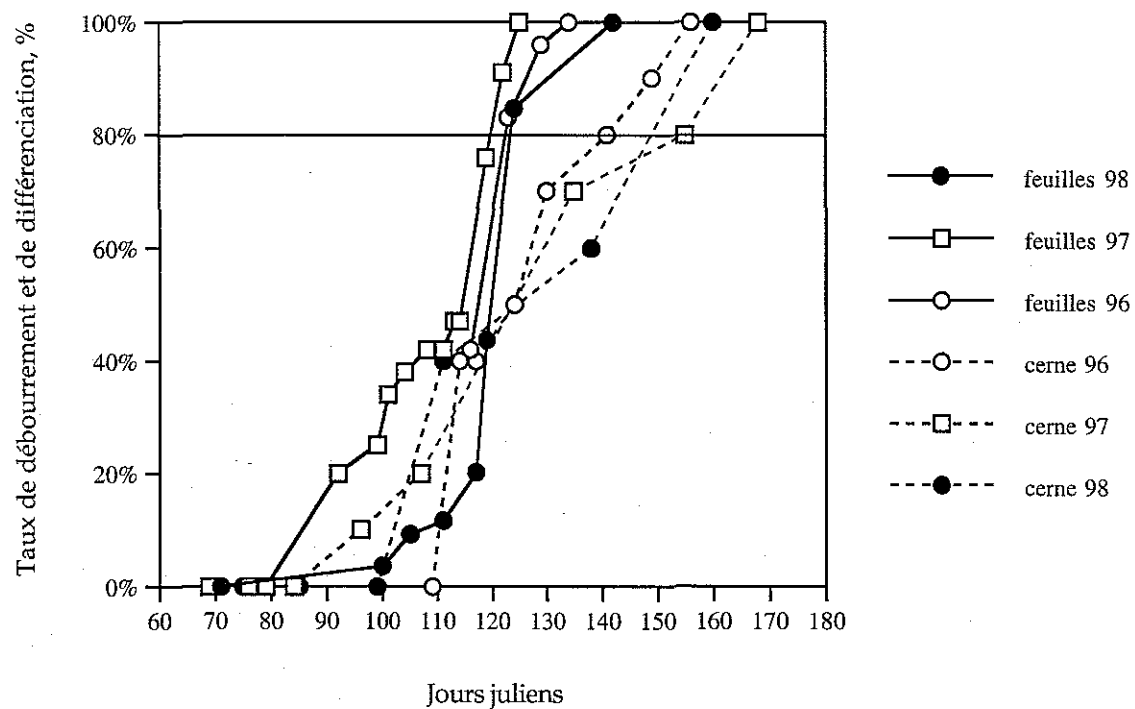


Figure 20 : Cinétique de débourrement et de différenciation des vaisseaux dans le cerne en formation de 1996 à 1998 (n=10).
 (Le 80% de différenciation correspond au début de la fonctionnalité des vaisseaux, à partir de 80% de débourrement on note la reprise de la transpiration).

L'évolution en fin d'hiver et au début du printemps de la pression osmotique de la sève de rameaux de 1 an prélevés sur des hêtres de Hesse (*figure 19c*) montre une diminution lente et régulière alors que le taux d'embolie diminue. Ces changements osmotiques ne permettent pas de resaturer le système conducteur chez le hêtre en fin d'hiver.

2-3-Mise en place des nouveaux vaisseaux

L'étude de la mise en place des nouveaux vaisseaux au cours du printemps permet de comparer la date de feuillaison des arbres et le début de fonctionnalité du nouveau cerne (stade L1) et déterminer la date où se produit le couplage entre transpiration foliaire et transfert d'eau dans les nouveaux vaisseaux.

Le début de différenciation des cellules cambiales est très difficile à observer et la notation ne peut commencer qu'à partir de cellules suffisamment différenciées (stade C2= 40%). La cinétique (*figure 20*) montre une différenciation très rapide des vaisseaux dans les premières étapes suivi d'un ralentissement au moment de leur lignification. Les vaisseaux sont fonctionnels à partir du stade L1 (soit 80%) soit le jour 141 en 1996 (153 et 149 en 1997 et 1998 respectivement) 21 jours après le stade B4 des feuilles (29 et 36 jours en 1997 et 1998 respectivement).

La mise en place du cerne est plus tardif que la feuillaison chez le hêtre et est fortement corrélée avec la baisse du degré d'embolie au printemps. La formation du nouveau cerne est certainement le mécanisme principale de restauration de la conductivité hydraulique au moment de la reprise de croissance au printemps.

Suzuki *et al.* (1996) ont montré les mêmes résultats sur 6 espèces d'arbres à pores diffus, avec une feuillaison plus précoce de 2 à 7 semaines. Au moment de la reprise de végétation, l'apport d'eau nécessaire à la croissance ne peut être assuré que par les vaisseaux des cernes des années antérieures (Chaney et Koslowski, 1977 ; Ellmore et Ewers 1986). En effet, nous pouvons noter chez le hêtre une circulation de la sève jusqu'à plusieurs centimètres à l'intérieur de l'aubier (Granier, Biron et Lemoine, 1999) et le taux d'embolie maximale des rameaux périphériques en fin d'hiver, qui atteint "seulement" 80 à 85%, permet un transfert d'eau significatif aux zones en croissance.

Si l'on compare ces observations faites sur arbres à pores diffus avec celles réalisées sur des arbres à zone poreuse, des différences apparaissent. Les espèces à zone poreuse débourent 2 à 6 semaines après la formation du nouveau cerne (Suzuki *et al.*, 1996). Ces observations sont à comparer avec les valeurs de perte de conductivité en fin d'hiver qui atteignent fréquemment 100%. Chez le chêne, la quasi totalité du flux d'eau transpiratoire passe par le cerne de l'année et quelques trachéides et petits vaisseaux des derniers cernes mis en place. L'embolisation quasi totale de son système conducteur en fin d'hiver ne permet pas de subvenir de manière optimale aux besoins en eau des organes en croissance, c'est le nouveau cerne qui soutient la demande hydrique.

III-Mécanismes de réponse à la contrainte hydrique

Les plantes supérieures répondent à la contrainte hydrique par différents mécanismes morphologiques, physiologiques et moléculaires. La réponse principale est une diminution de la conductance au flux d'eau tout au long du trajet de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère qui permet de limiter les pertes d'eau dans l'atmosphère. La conductance stomatique est une composante clé de la régulation des flux d'eau (Meinzer *et al.*, 1996) et c'est de loin la plus modulable. L'augmentation des résistances hydrauliques au niveau des tiges ou des racines (acclimatation anatomique) peut être également une réponse à la contrainte hydrique.

1-Valeurs critiques de potentiels hydriques en cours de journée

En cours de journée, le potentiel hydrique atteint ses valeurs les plus faibles entre 12 et 14 h solaire. C'est la valeur de potentiel hydrique de xylème qui est déterminant, et que l'on utilise pour prédire le développement de l'embolie. Ces valeurs de potentiel de xylème atteignent communément -2,1 MPa pour les branches de lumière et -1,5 MPa pour les branches d'ombre dès qu'une contrainte hydrique même modérée se met en place (figure III, 3). De telles valeurs de potentiels sont très proches des valeurs seuil induisant un début de cavitation (Ψ_{cav}) soit -2,5 et -1,5 MPa respectivement pour des branches de lumière et d'ombre. Ainsi, les valeurs de potentiels hydriques mesurés en cours de journée montrent que le hêtre en conditions naturelles fonctionne à la limite de son seuil de dysfonctionnement hydraulique.

2-Contrôle stomatique de la transpiration et maintien de l'intégrité du xylème au cours d'une sécheresse

Le suivi de la conductance stomatique de feuilles soumises à des microclimats lumineux contrastés (ombre et lumière) avait pour but (1) de quantifier les seuils de sécheresse du sol induisant

une régulation de la transpiration et (2) de mettre en évidence des différences entre ces niveaux d'éclairement.

La conductance stomatique au cours du dessèchement montre une diminution brusque pour des potentiels hydriques de xylème aux alentours de -1,4 MPa pour les feuilles d'ombre et -2 MPa pour les feuilles de lumière (figure III, 4). Au delà de ces seuils, la conductance stomatique se stabilise à des valeurs d'environ $30 \text{ mmol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ et cela quelque soit le type de feuilles. Malgré la forte diminution de g_s et les valeurs très faibles de potentiels hydriques, les valeurs minimales de g_s ne sont pas nulles et permettent une transpiration significative.

Il faut noter que la forte dispersion des valeurs de g_s en conditions hydriques favorables traduit la réponse des stomates aux facteurs climatiques, en particulier le déficit de saturation de l'air (cf. annexe VI ; Bréda, 1994). La brusque chute de g_s aux valeurs seuils citées précédemment traduit bien le fait que les valeurs de potentiels hydrique foliaires caractérisent mal les stades précoces du dessèchement où l'on observe une forte hétérogénéité de g_s et de potentiels hydriques foliaires.

La régulation stomatique constitue pour de nombreuses espèces le moyen permettant de maintenir la tension du xylème à un niveau juste inférieur au seuil de dysfonctionnement des vaisseaux (Jones et Sutherland, 1991 ; Tyree et Sperry, 1991 ; Tyree et Ewers, 1991). L'embolisation du xylème peut ainsi être évitée en limitant la transpiration et donc la chute du potentiel hydrique foliaire. Lorsque l'on observe les courbes de vulnérabilité réalisées sur des rameaux de 1 an, on observe que les seuils d'induction de l'embolie sont -1,5 MPa pour les branches d'ombre et -2,25 MPa pour les branches de lumière. Ces seuils sont légèrement plus négatifs que les seuils de fermeture des stomates. La limitation de la transpiration à partir de potentiels hydriques relativement élevés permet d'éviter une chute plus forte du potentiel hydrique risquant d'induire une embolie généralisée du tissu conducteur. Cependant, au cours d'une sécheresse plus prolongée la transpiration résiduelle induit une chute continue du potentiel hydrique qui peut alors dépasser la valeur de Ψ_{cav} . La régulation stomatique n'est pas suffisante pour limiter les pertes en eau et éviter un développement d'embolie à moyen terme ce qui traduit la sensibilité du hêtre à des stress hydriques intenses.

3- Embolie estivale en conditions naturelles

Les mécanismes de régulation des flux d'eau au cours d'un stress hydrique ne permettent donc pas de limiter totalement le développement de l'embolie. L'embolie atteint en fin de saison de végétation n'est pas négligeable (figure 18a) et dépend de la durée et de l'intensité du stress hydrique (figure 18b).

Durant les trois années du suivi intra-annuel du développement de l'embolie, 1998 a présenté le taux maximal de perte de conductivité en fin de saison de végétation (40%). En 1998, le stress hydrique a débuté très tôt ($REW < 0,4$ dès la mi-juillet) et s'est étendu jusque fin septembre. En 1996 et 1997, le stress a débuté en fin de saison (fin août-début septembre) et la perte de conductivité est restée inférieure à 20% au maximum avant les premiers gels. Au cours de ces trois années, le développement

Tableau 6: comparaison des paramètres anatomiques (diamètre et longueur moyens des vaisseaux) et hydrauliques (LSC) de rameaux de hêtre de 1 an ayant poussé sur des sols à réserves utiles différentes (Hesse RU forte; Hayange RU faible).
(n= 4 branches x 20 coupes pour le diamètre; n= 10 pour la longueur; n= 32 pour la LSC; une étoile indique une différence significative à 99 %, PLSD Fisher

localité	diamètre, μm	longueur, cm	LSC, $\text{mmol.s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}.\text{m}^{-1}$
Hesse	$30,11 \pm 4,15^*$	$63 \pm 2,5^*$	$24,25 \pm 7,43^*$
Hayange	$21,64 \pm 3,78$	$41 \pm 1,8$	$7,99 \pm 2,76$

de l'embolie estivale est resté relativement faible mais a atteint des valeurs fortes en 1998 pour un stress hydrique modéré (potentiel hydrique de base minimum de -1 MPa).

Peu d'études ont suivi le développement de l'embolie sur plusieurs années mais il semble que la perte de conductivité dépasse rarement le degré d'embolie induisant un emballement (Tyree et Sperry, 1988 ; Cochard, 1991). Ces valeurs d'embolie sont toujours inférieures à 30% en l'absence de stress hydrique marqué (5% pour l'érable, 15% chez le *Thuja*, Tyree et Sperry, 1988 ; 30% pour *Alnus cordata*, Tognetti et Borghetti, 1994). En 1998, les hêtres de Hesse ont atteint 40% d'embolie avec un risque important de généralisation de l'embolie. Le hêtre n'a pas une régulation stomatique suffisamment efficace pour limiter le risque de cavitation (cf. paragraphe précédent), c'est une espèce sensible à l'embolie estivale (Magnani et Borghetti, 1995 ; Rust et Hüttel, 1999).

4-Restauration de l'embolie estivale

De nombreuses études tentent d'expliquer une éventuelle résorption de l'embolie alors que la sève est sous tension (Buchard *et al.*, 1999 ; McCully, 1999 ; Holbrook et Zwieniecki, 1999 ; Tyree *et al.*, 1999). Nous n'avons jamais observé en conditions naturelles ou en laboratoire de restauration de la conduction des vaisseaux après induction d'embolie. Il semble qu'aucun mécanisme de resaturation des vaisseaux du xylème ne soit possible à court terme chez le hêtre pendant la saison de végétation. L'étude chez l'érable de la stabilité physique de bulles d'air dans un vaisseau cavité (Tyree et Yang, 1991) a montré qu'elles ne peuvent se dissoudre que si elles sont soumises à une légère surpression. La dissolution ne peut se produire que si le potentiel de pression est supérieur à $-2T/r$ (figure 5). Au cours de la saison de végétation, chez le hêtre, il est très peu probable de maintenir dans les vaisseaux du xylème un potentiel hydrique positif. L'embolie liée à la contrainte hydrique estival ne peut être résorbée. On peut ainsi observer l'effet cumulatif d'épisodes secs sur le développement de l'embolie au cours de la saison de végétation. L'embolie s'accumule tout au long de la saison de végétation et augmente fortement au cours de l'hiver suite aux alternances de gel-dégel jusqu'à atteindre son maximum (figure 18a). Ce n'est qu'au printemps suivant qu'il y aura restauration de la conductivité hydraulique comme cela a été décrit précédemment.

5-Mécanismes anatomiques de réponse à la contrainte hydrique : résultats expérimentaux

Les arbres forestiers peuvent subir des stress longs et modérés ou bien des stress courts mais intenses. Zimmermann et Milburn (1982) ont émis l'hypothèse d'un effet négatif du manque d'eau sur l'anatomie du xylème en notant la réduction des accroissements annuels au cours d'épisodes secs. D'autres auteurs ont mesuré une réduction de la tailles des vaisseaux sur sites secs (Huber, 1984 ; Gasson, 1987 ; Vysotskaya et Vaganov, 1989).

La comparaison de deux peuplements de hêtre à réserve utile en eau différente (Hesse et Hayange) a montré que sur sol à réserve utile faible (bord de plateau calcaire) il y a diminution de la conductivité hydraulique des rameaux avec diminution de la LSC (tableau 6). Cette diminution de la

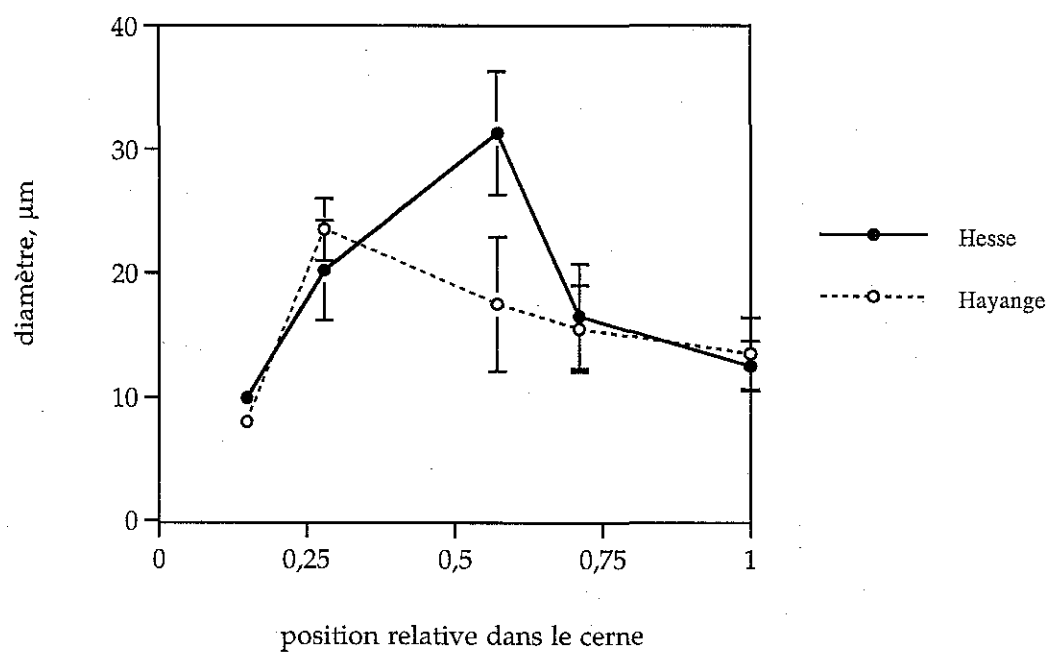


Figure 21 : Diamètre des vaisseaux en fonction de leur position relative dans le cerne de 1 ans de rameaux de lumière prélevés à Hesse et à Hayange ($n=4$ branches x 20 coupes).

conductivité est la conséquence de la réduction de la taille des vaisseaux et de leur longueur. Au cours d'un stress hydrique modéré, le potentiel hydrique diminue mais n'entraîne pas un développement significatif de l'embolie. Le système conducteur est à la limite de son dysfonctionnement mais l'intégrité hydraulique persiste. Très peu d'études ont montré l'impact d'un stress hydrique sur l'anatomie du xylème. Richard et Passioura (1981 *in* Salih *et al.*, 1999) et Cruz *et al.* (1992) ont noté une diminution importante du diamètre des vaisseaux du métaxylème au niveau racinaire de graminées (Blé et Sorgho) au cours d'une sécheresse. Lovisolo et Schubert (1998) ont montré des résultats similaires aux nôtres chez la vigne, avec une diminution de la conductivité hydraulique dans les tiges en relation avec une réduction du diamètre moyen des vaisseaux.

L'observation de la répartition des diamètres des vaisseaux à l'intérieur d'un cerne (*figure 21*) montre que la différence de diamètre, entre les deux peuplements, s'exprime surtout dans la zone produite au tout début du printemps. Cette différence s'estompe avec la formation de vaisseaux "d'été". Ce gradient de répartition du diamètre des vaisseaux montre que les modifications ne sont pas d'origine nutritionnelle mais bien d'origine hydrique. En effet, une différence de fertilisation entre les deux stations aurait induit une limitation de la taille des vaisseaux dans tout le cerne (Huber, 1984).

La diminution de la taille des vaisseaux et de la LSC induit un gradient de potentiel hydrique plus négatif dans l'arbre qui peut être préjudiciable si la disponibilité en eau diminue davantage. Nous n'avons pas réalisé de courbes de vulnérabilité sur les rameaux prélevés à Hayange mais nous pouvons penser que la vulnérabilité des vaisseaux a diminué en réponse à la contrainte hydrique (Alder *et al.*, 1996).

Ces résultats suggèrent que la modification de la taille des vaisseaux contribue à rendre le système conducteur plus résistant à l'embolie et que la perte d'efficacité hydraulique est compensée par une vulnérabilité plus faible. Ces résultats sont à confirmer par la réalisation de courbes de vulnérabilité.

6-Réponse hydraulique à la contrainte hydrique : conclusions

En réponse à un stress hydrique, la conductance hydraulique des tiges diminue (cavitation et embolie). La diminution de la conductance hydraulique contribue à réduire la conductance totale de la plante, la conductance stomatique et la conductance hydraulique sont affectées à la fois. La diminution de la conductance du xylème suite au développement de l'embolie contribue directement à la réduction du flux d'eau à travers la tige (Schultz and Matthews, 1988) et induit une fermeture stomatique qui limite la transpiration et permet d'éviter un développement plus important de l'embolie (*figure III, 4* ; Sperry, 1986 ; Meinzer et Grant, 1990 ; Sperry et Pockman, 1993). Dans certains cas, la régulation stomatique est précoce et limite le développement de l'embolie (Sperry, 1986), parfois la diminution de la conductance stomatique suit le développement de l'embolie (Meinzer et Grant, 1990).

La diminution de conductance hydraulique peut résulter également d'une modification de la taille des vaisseaux du xylème nouvellement formés. Nos résultats montrent que des apports en eau non optimaux induisent, à plus ou moins long terme, une diminution de la conductance hydraulique du xylème qui n'est pas imputable à un développement de l'embolie mais à une diminution du diamètre moyen des vaisseaux. Lovisolo et Schubert (1998) suggèrent que la diminution de conductance hydraulique est principalement due à une réduction de la surface des vaisseaux en réponse à une baisse de la croissance des tiges.

Ces auteurs et notre étude montrent que la taille des vaisseaux nouvellement formés diminue pour des contraintes hydriques relativement faibles, alors qu'à potentiel hydrique très négatif, les flux d'eau sont fortement régulés par les stomates.

Zimmermann et Jeje (1981) ont montré que chez les angiospermes le diamètre des vaisseaux est positivement corrélé avec leur longueur, c'est ce qui apparaît dans notre comparaison anatomique entre Hesse et Hayange (*tableau 6*). La diminution de la longueur des vaisseaux contribue également à diminuer la conductivité hydraulique des plants stressés (Lovisolo et Schubert, 1998).

Ces deux mécanismes, régulation stomatique et acclimatation anatomique, requièrent des temps de mise en place différents. Lovisolo et Schubert (1998) ont montré une diminution de la taille des vaisseaux environ 40 jours après un stress hydrique modéré chez la vigne. Par contre, la fermeture stomatique est beaucoup plus rapide à se mettre en place (de l'ordre de l'heure, Barradas *et al.*, 1994). Ces deux types de réponses caractérisent des stratégies différentes face à des contraintes d'intensité différentes. Une stratégie de réponse à court terme et réversible (régulation stomatique) et une stratégie à moyen terme plus durable (acclimatation hydraulique).

Si la réduction de la taille des vaisseaux et la régulation stomatique sont des mécanismes distincts, ils ne sont pas indépendants. Nous avons montré que le seuil de régulation stomatique est dépendant de la vulnérabilité à la cavitation (figure III, 4) ; la sensibilité d'un vaisseau à l'embolie est dépendante de la taille et de la structure des pores pariétaux et en général de petits vaisseaux ont une forte probabilité d'avoir des pores plus petits et donc d'être moins sensibles à la cavitation (Salleo *et al.*, 1985 ; Sperry et Tyree, 1988 ; Hargrave *et al.*, 1994 ; Lo Gullo *et al.*, 1995). Mais également, l'augmentation des tensions hydrostatiques suite à la diminution de LSC peut entraîner la différenciation de pores plus petits au niveau des ponctuations et contribuer ainsi à une réduction de la vulnérabilité à la cavitation. Ainsi, la diminution de la taille des vaisseaux pourrait ne pas avoir uniquement un rôle de diminution des pertes en eau mais aussi de réduire la vulnérabilité à la cavitation et donc de limiter le risque d'embolisation des tiges.

IV-Acclimatation du xylème à la lumière

1-Effets de l'éclairement sur l'efficience et la vulnérabilité à la cavitation du xylème

La vulnérabilité du xylème à la cavitation de rameaux suite à un stress hydrique est fortement modulée par l'éclairement reçu au cours de la croissance : nous avons remarqué précédemment que les branches d'ombre sont plus vulnérables que les branches de pleine lumière (figure 16 ; figure II, 1 ; figure III,1). Ces résultats obtenus sur branches d'arbres adultes sont transposables à de jeunes plants de hêtre acclimatés à différents niveaux d'éclairement.

Pour les branches de lumière, une faible vulnérabilité à la cavitation est positive car elles subissent des variations de transpiration au cours de la journée beaucoup plus importantes que les branches d'ombre. Ces fortes valeurs de transpiration induisent des potentiels hydriques de feuille et de xylème très négatifs (figure III, 3). Nos résultats suggèrent qu'à l'intérieur d'un houppier la vulnérabilité du xylème est corrélée à la transpiration et au potentiel hydrique minimum de xylème qui s'y développent. Dans notre étude, une diminution de la vulnérabilité à la cavitation n'est pas corrélée avec une diminution de l'efficience du xylème (figure II, 5). Chez le hêtre, les rameaux qui ont les vaisseaux les plus larges (diamètre moyen) et les plus fortes conductivités hydrauliques sont ceux qui sont les moins vulnérables. Il n'y a pas de compromis entre efficience hydraulique et vulnérabilité à la cavitation chez des branches de hêtre acclimatées à différentes conditions lumineuses.

Tyree *et al.* (1994) ont montré des résultats identiques aux nôtres sur d'autres espèces ligneuses. Une plus faible efficience augmente la chute de potentiel hydrique tout au long du trajet de la sève ce qui limite les bénéfices d'une plus faible vulnérabilité. L'impact positif d'une augmentation de la vulnérabilité chez les branches d'ombre semble alors peu clair. Ainsi la vulnérabilité du tissu conducteur serait un marqueur des conditions de croissance et des potentiels hydriques minima atteint au cours de la différenciation des vaisseaux.

Chez le hêtre, les branches qui ont poussé à l'ombre présentent une conductivité hydraulique plus faible que les branches de lumière (figure II, 2; figure II, 3). Cependant, les pertes en eau sont plus limitées par les taux de transpiration et de conductance stomatique induits par l'ombrage que par une limitation de la capacité de transfert du xylème. Un découplage entre la surface foliaire et le taux de transpiration peut être une stratégie évolutive permettant d'optimiser l'interception de la lumière

tout en ayant une bonne efficience d'utilisation de l'eau sous fort ombrage (Schutze et Matthews, 1993).

Ainsi, la structure du xylème est acclimatée aux conditions environnementales mais cette acclimation nécessite une période relativement longue (formation de vaisseaux). Nous pouvons alors nous poser la question sur les impacts d'un brusque changement des conditions lumineuses sur des branches acclimatées à un niveau donné d'éclairement. Aux vues de nos résultats, des branches d'ombre placées en pleine lumière (élagage, éclaircie...) risquent de s'emboliser rapidement s'il n'y a pas de régulation efficace des flux (Tognetti *et al.*, 1994).

2-Réponses anatomiques et hydrauliques à une éclaircie forestière

Les risques de mortalité des branches notamment les plus basses sont augmentés après une éclaircie (Tognetti *et al.*, 1994). Quatre mécanismes physiologiques ou hydrauliques permettent de limiter les risques d'un développement trop important de l'embolie :

- (1) la fermeture stomatique limite les pertes en eau et la chute du potentiel hydrique,
- (2) l'augmentation de l'efficience du xylème (LSC) limite la chute de potentiel hydrique tout au long du trajet de l'eau,
- (3) la diminution de la vulnérabilité à la cavitation,
- (4) la segmentation hydraulique confine l'embolie dans les zones périphériques de l'arbre).

Nos résultats ont montré que des branches d'ombre de hêtre soumises à des conditions d'évapotranspiration plus drastiques (rayonnement, température, déficit de saturation de l'air) après une éclaircie ne se sont pas embolisées malgré une conductance stomatique forte (figure IV, 2). Ces branches présentaient même des taux de croissances plus importants que des branches restées à l'ombre (figure IV, 1). Des mécanismes autres que la fermeture stomatique ont été mis en place pour permettre un transfert d'eau efficient et "sécurisé" (*safety*, Zimmerman, 1983). Les observations anatomiques réalisées sur les rameaux formés après l'éclaircie révélaient des différences significatives par rapports aux rameaux âgés de un an (tableau IV, 1) et la sensibilité des vaisseaux à la cavitation avait même diminué (figure IV, 4). Chez le hêtre, il semble que le xylème puisse rapidement acclimater sa structure à un changement des conditions lumineuses.

Nos études anatomiques ont montré que les branches de lumière avaient des vaisseaux plus larges que celles d'ombre et des densités plus fortes (tableau IV, 1). Tout comme les feuilles, l'anatomie du xylème est un bon marqueur de l'acclimation des structures de transfert aux conditions environnementales et dans notre cas de l'éclairement reçu.

Ces modifications anatomiques ont un impact important sur la conductivité hydraulique spécifique foliaire des rameaux (LSC). La LSC des rameaux "éclaircis" a fortement augmenté

(tableau IV, 2) sans toutefois atteindre celles des rameaux de pleine lumière ($9,56 \text{ mmol.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ versus $12,36 \text{ mmol.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$).

Les branches "éclaircies" avaient une plus faible sensibilité des vaisseaux à la cavitation que les branches d'ombre d'origine (figure IV, 4). Avec un Ψ_{cav} identique aux branches d'ombre, les branches "éclaircies" atteignent 50% de perte de conductivité pour des potentiels hydriques plus négatifs ($-2,5 \text{ MPa}$ versus $-2,25 \text{ MPa}$). La différence de vulnérabilité s'accroît encore pour des valeurs de potentiel hydrique plus négatives. Ces branches restent cependant plus vulnérables que les branches de lumière. Ces résultats confirment l'impact de l'éclaircissement sur la vulnérabilité à la cavitation observé sur jeunes plants et arbres adultes (figure 16 ; figure II, 1 ; figure III,1).

Les conditions de croissance et les caractéristiques microclimatiques ont un fort impact sur les caractéristiques anatomiques du xylème et sa vulnérabilité. Contrairement à la littérature (Tognetti *et al.*, 1994), dans notre cas l'acclimatation du xylème aux nouvelles conditions microclimatiques est rapide. Les mesures de vulnérabilité ont été effectuées en juillet, seulement trois mois après la reprise de croissance, et déjà nous pouvons noter des différences significatives de sensibilité à la cavitation. Les vaisseaux nouvellement formés semblent s'acclimater en "direct" aux nouvelles conditions climatiques.

3-Conclusions

Nos résultats montrent que les anciennes branches qui ont subi l'éclaircie présentent des caractéristiques différentes de celles des branches d'ombre. En l'espace de quelques mois, leurs caractéristiques physiologiques (régulation stomatique) et anatomiques (taille et densité des vaisseaux) se sont modifiées. Ces branches diffèrent toutefois des branches de lumière et montrent qu'elles ne sont pas acclimatées totalement aux nouvelles conditions lumineuses.

La différenciation et la taille des pores pariétaux semblent évoluer en équilibre avec les conditions de croissance. Ceci explique la contradiction entre les résultats de Hardgrave *et al.* (1994) et les nôtres (relation entre la taille des vaisseaux et la vulnérabilité à la cavitation). Malgré une augmentation de l'efficacité hydraulique pour les éclaircissements les plus forts (diamètre des vaisseaux plus gros), les branches de lumière étaient les plus résistantes à l'embolie. Les branches intègrent au cours de leur croissance les paramètres climatiques et développent des structures en équilibre avec le milieu afin d'optimiser les transferts d'eau. Ceci explique cette acclimatation en "direct" du xylème.

Les changements hydrauliques observés chez le hêtre au cours de cette étude ont un important impact sur la colonisation et la croissance des branches à l'intérieure des trouées de l'éclaircie. L'augmentation de la conductivité hydraulique et la diminution de la vulnérabilité du xylème vont permettre une optimisation des échanges gazeux (assimilation du carbone) et expliquer l'augmentation des taux de croissance observés (figure IV, 1 ; Maherali *et al.*, 1997). La plasticité phénotypique et la réponse rapide de la structure hydraulique contribuent à la survie des branches lors de changements brutaux du milieu.

V-Conclusions générales et perspectives de recherche

Cette étude avait deux objectifs principaux:

(1) caractériser les paramètres hydrauliques qui conditionnent les transferts d'eau dans l'arbre,

(2) analyser les impacts de facteurs climatiques et édaphiques tels que le froid, la lumière et la disponibilité en eau du sol sur la plasticité hydraulique du hêtre.

Ainsi, nous avons effectué dans une première partie un travail descriptif des caractéristiques hydrauliques à l'échelle de l'arbre (résistance hydraulique, anatomie, vulnérabilité à la cavitation) puis analysé les mécanismes de réponse aux changements environnementaux (anatomie, vulnérabilité...)

L'architecture hydraulique du hêtre est une structure variable en fonction des conditions environnementales qui peut s'acclimater rapidement à des changements climatiques brutaux (éclaircie, sécheresse...). Cette plasticité permet au xylème d'être en équilibre avec le milieu et de subvenir avec une efficacité maximale aux besoins en eau des feuilles.

Cependant, le système conducteur du hêtre est vulnérable. L'embolie hivernale semble inévitable et se développe progressivement au cours de l'hiver. L'embolie liée à la contrainte hydrique est plus rare en régions tempérées et se développe pour des déficits hydriques longs et de forte intensité. La résistance à la cavitation estivale dépend (1) de la sensibilité des vaisseaux et (2) des mécanismes développés pour limiter la chute de potentiel hydrique dans les tissus. Les différences de vulnérabilité à la cavitation observées sont corrélées avec les différences de potentiel hydrique de feuille et de xylème mesurés à midi solaire au cours de journées ensoleillées. Les différences de vulnérabilité semblent avoir pour origine les différences de taille des pores pariétaux entre deux vaisseaux. En effet, en station sèche (Hayange), les vaisseaux étaient plus petits qu'à Hesse mais certainement moins vulnérables à la cavitation, alors qu'à Hesse les rameaux avec les vaisseaux les plus gros étaient les moins vulnérables. C'est pourquoi la vulnérabilité à la cavitation ne peut pas être corrélée à la taille des vaisseaux uniquement (Tyree *et al.*, 1994). C'est au cours de la différenciation des vaisseaux au printemps qu'a lieu la mise en place de ces pores, leur taille est certainement corrélée au $\Psi_{\text{xylème}}$ que les vaisseaux supportent les quelques semaines qui suivent leur maturation. Cette étude suggère que les vaisseaux de hêtre acclimatés à différentes conditions lumineuses sont en équilibre avec les taux de transpiration et les valeurs de potentiel hydrique de

xylème. Cette plasticité du hêtre est à mettre en relation avec sa tolérance à l'ombrage et sa capacité à maintenir des branches vivantes sous des éclairages variés et des demandes évaporatoires d'intensités variables. Ce travail montre que le hêtre peut acclimater son architecture hydraulique à des variations d'intensités des pertes en eau.

Chez le hêtre, la régulation stomatique est suffisamment précoce pour limiter les tensions dans le xylème, mais la conductance résiduelle non nulle montre que c'est une espèce malgré tout assez sensible à la contrainte hydrique.

Malgré sa vulnérabilité hydraulique, l'arbre développe des mécanismes qui permettent de réparer l'embolie dès la fin du stress (embolie hivernale) ou de manière différée dans le temps (embolie estivale). Ces mécanismes sont suffisamment efficaces pour restaurer rapidement la conductivité des rameaux.

Une partie importante de ce travail était de comprendre quelles étaient les capacités d'acclimatation du xylème en réponse à des contraintes environnementales telles des variations d'éclairement ou le manque d'eau. L'anatomie du xylème s'acclimate aux nouvelles conditions et permet d'ajuster les pertes en eau en fonction de l'offre (eau du sol) et de la demande (déficit de saturation de l'air). Des modifications anatomiques induisent des changements dans les niveaux des potentiels hydriques et leur répartition dans l'arbre. Ces modifications de l'état hydrique interne de l'arbre vont induire un "réajustement" de l'architecture hydraulique. L'architecture de l'arbre et l'architecture hydraulique du xylème vont donc interagir afin "d'optimiser" les flux d'eau en fonction des différences microclimatiques à l'intérieur du peuplement.

Nous avons pu montrer que la vulnérabilité à la cavitation pour une espèce variait en fonction des conditions de milieu. La lumière (cette étude), la teneur en eau du sol (Alder *et al.*, 1996), la position dans la couronne (Cochard *et al.*, 1997 et cette étude) sont des facteurs qui induisent des variations intra-spécifiques de vulnérabilité.

Nos résultats démontrent une certaine plasticité des propriétés hydrauliques d'un tissu conducteur et de sa dépendance vis à vis de certains facteurs du milieu. La prise en compte de l'architecture hydraulique des arbres et de la vulnérabilité à la cavitation est importante et offre un regard nouveau sur la compréhension du fonctionnement hydrique et carboné des plantes.

Ce travail va nous permettre de développer un modèle de calcul de la répartition des potentiels hydriques et de la circulation de l'eau dans l'arbre en utilisant l'analogie à la loi d'Ohm (*cf. figure 15*). En intégrant à ce modèle le risque de cavitation, défini par les courbes de vulnérabilité à la cavitation, et la régulation stomatique, il sera possible d'estimer l'état de contrainte du système et de prédire un risque de dysfonctionnement hydraulique au cours d'une contrainte hydrique. En intégrant ce modèle à un modèle plus général de bilan hydrique à l'échelle de la parcelle forestière, il nous sera alors possible de mieux analyser les échanges d'eau entre le sol et l'atmosphère via la plante.

Définir la sensibilité à l'embolie des espèces forestières et comprendre les relations qui existent entre architecture morphologique et architecture hydraulique feront partie des outils d'analyse du fonctionnement hydrique des arbres.

Références bibliographiques

Alder N.N., Sperry J.S., Pockman W.T., 1996. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Ecologia* 105, 293-301.

Améglio T, Cruiziat P, Béraud S , 1995. Tension/pressure alternation in walnut xylem sap during winter: Effect on hydraulic conductivity of twigs. *C R Acad Sci Sér III* 318 : 351-357.

Aussenac G., Ducrey M. , 1977. Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de la France. 1. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. *Annals of Forest Science* 34, 265-284.

Aussenac G., Granier A. 1978. Quelques résultats de cinétique journalière de potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Annals of Forest Science* 35, 19-32.

Barradas V., Jones H.G., Clark J.A., 1994. Stomatal responses to changing irradiance in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Experimental Botany* 45, 931-936.

Berger A. 1970. Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*heliantus annuus* L. *Ecologia Plantarum* 4, 123-154.

Berger A. 1981. Les transferts d'eau dans les tissus végétaux : Etude expérimentale, modélisation. *Sém. Ec. Biol. Théor.*, CNRS, 1-4 juin 1981.

Borghetti M., Edwards W.R.N., Grace J., Jarvis P.G., Raschi A., 1991. The refilling of embolized xylem in *Pinus sylvestris* L. *Plant Cell and Environment* 14, 357-369.

Borghetti M., Leonardi S., Raschi A., Snyderman D., Tognetti R., 1993. Ecotypic variation of xylem embolism, phenological traits, growth parameters and allozyme characteristics in *Fagus Sylvatica*. *Functional Ecology* 7, 713-720.

Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. 1993a. Water transfert in mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of severe drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 1136-1143.

Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. 1993b. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science* 50, 571-582.

Bréda N., 1994. Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse sur publications, Université de Nancy I, 60 p + annexes.

Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C. 1995. Soil water dynamics in an oak stand. I-Soil moisture, water potentials and water uptake by roots. *Plant and Soil* 172, 17-27.

Buchard C., McCully M., Canham M., 1999. Daily embolism and refilling of root xylem vessels in three dicotyledonous crop plants. *Agronomie* 19, 97-106.

Canham C.D., 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.

Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runckel J.R., Spies T.A., White P.S., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree fall gaps in temperate and tropical forest. *Canadian Journal of Forest research* 20, 620-631.

Chambers J.S., Hinckley T.L., Cox G.S., Metcalf C.L., Aslin R.G., 1985. Boundary-line analysis and models of leaf conductance for four Oak-Hickory forest species. *Forest Science* 31, 437-450.

Chaney W.R., Kozlowski T.T., 1977. Patterns of water movement in intact and excised stems of *Fraxinus americana* and *Acer saccharum* seedlings. *Annals of Botany* 41, 1093-1100.

Cochard H., 1991 Vulnérabilité à la cavitation de quelques espèces forestières feuillues et résineuses : aspects méthodologiques, importance écophysiological. Thèse sur publication de l'Université Paris Sud Centre d' Orsay.

Cochard H., 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology* 11, 73-83.

Cochard H., Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1991. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*). *Annals of Forest Science* 49, 225-233.

Cochard H., Bréda N., Granier A., 1996a. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation: evidence for stomatal control of embolism? *Annals of Forest Science* 53, 197-206.

Cochard H., Cruiziat P., Tyree M.T., 1992b. 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., Peiffer M., Le Gall M., Granier A., 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L. : impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany* 48, 655-663.

Cochard H., Ridolfi M., Dreyer E., 1996b. Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar 2. Hydraulic properties and xylem embolism. *New Phytologist* 134, 455-461.

Cochard H., Tyree M. T. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology* 6, 393-407.

Cortes P.M., Sinclair T.R., 1985 The role of osmotic potential in spring sap flow of mature sugar maple tree. *Journal of Experimental Botany*. 36 (162) : 12-24.

Cruz R.T., Jordan W.R., Drew M.C., 1992. Structural changes and associated reduction of hydraulic conductance in roots of *Sorghum bicolor* L. following exposure to water deficit. *Plant Physiology* 99, 203-212.

Cruiziat P., Tyree M.T., 1990. La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche* 220, 406-414.

Dougherty R.L., Bradford J.A. Coyne P.I., Sims P.L., 1994. Applying an empirical model of stomatal conductance to three C-4 grasses. *Agricultural Forest Meteorology* 67, 269-290.

Edelin C., 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : concept de plan d'organisation. In Edelin C. ed. L'arbre, biologie et développement, 127-154. Natura Monspeliensa, n° hors série.

Ellmore G.S., Ewers F.W., 1986. Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana*. American Journal of Botany 30, 1093-1100

Ellsworth D. S., Reich P. B. 1992. Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contrasting natural light and water regimes. Tree Physiology 10, 1-20.

Ellsworth D. S., Reich P. B. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in deciduous forest. Ecologia 96, 169-178.

Ewers F.W, Cruisiat P., 1990. Measuring water transport and shortage. In Technique and Approaches in forest Trees Ecophysiology. (Eds Lassoie J.P. and Hinckley T.M.). CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, Boston, 91-115

Ewers F.W, North G.B., Nobel P.S., 1992. Root-stem junctions of a desert monocotyledon and dicotyledon: hydraulic consequences under wet conditions and during drought. New phytologist 121, 377-385.

Ewers F.W, Carlton M.R., Fisher J.B., Kolb K.J., Tyree M.T., 1997. Vessel diameters in roots versus stems of tropical lianas and other growth forms. IAWA Journal (18) 3, 261-279.

Ewers, F.W., Zimmermann M.H., 1984. The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). Canadian Journal of Botany 62, 940-946)

Farquhar G.D., Wong S.G., 1984. An empirical model of stomatal conductance. Australian Journal of Plant Physiology 11, 191-201.

Ferreira M.I., Katerji N., 1992. Is stomatal conductance in a tomato crop controlled by soil or atmosphere? Oecologia 92, 104-107.

Fetcher N., strain B.R., Oberbauer S.F., 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology and water relation of seedlings of two species of tropical trees. Ecologia 58, 314-319.

Fort C., 1997. Régulation des échanges hydriques de jeunes plants de différentes espèces forestières feuillues et résineuses : effet de la contrainte hydrique, rôle du substrat et origine de la régulation stomatique. Thèse sur publications de l'Université Henri Poincaré Nancy I. 50 p + annexes.

Fort C., Fauveau M.L., Muller F., Label P., Granier A., Dreyer E., 1997. Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology* 17, 281-289.

Fritts H.C., 1976. The rings and climate. Academic Press, New York, 245p.

Gasson P. 1987. Some implications of anatomical variations in the wood of pedunculate oak (*Quercus robur* L. including comparisons with common beech (*Fagus sylvatica* L.). *IAWA Bulletin* 2, 149-165.

Granier A., Claustres J.P., 1989. Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles : variation spatiale. *Acta Oecologia, Oecologia Plantarum* 10, 295-310.

Granier A., Bréda N., Claustres J.P., Colin F. 1989. Variation of hydraulic conductance of some adult conifers under natural conditions. *Annals of Forest Science* 46, 357-360.

Granier A., Ceschia E., Damesin C., Dufrêne E., Epron D., Gross P., Lebaube S., Le Dantec V., Le Goff N., Lemoine D., Lucot E., Ottorini J.M., Pontailler J.Y., Saugier B., 1999. Carbon balance of a young beech forest over a two year experiment. *Functional Ecology*, submitted.

Grace J., 1983. Refilling of embolised xylem. In Borghetti M., Grace J., Raschi A., eds. *Water transport in plants under climatic stress*. Cambridge University Press, 52-62.

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., Sauter J.J. 1996. Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia* 105, 435-439.

Hallé F., Oldeman R.A.A., 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178p.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B., 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, heidelberg, New York : Springer Verlag, 441p.

Hargrave K.R., Kolb K.J., Ewers F.W., Davis S.D., 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). New Phytologist 126, 695-705.

Holbrook N.M., Zwieniecki M.A., 1999. Embolism repair and xylem tension : do we need a miracle? Plant Physiology 120, 7-10.

Huber F., 1984. Influence du froid, de la lumière et des stress hydriques sur la formation du bois de hêtre. Annals of Forest Science 41, 323-334.

Iacobelli A., MxCaughey J.H., 1993. Stomatal conductance in a northern temperate deciduous forest: temporal and spatial patterns. Canadian Journal of Forest Research 23, 245-252.

Ito S., Sakuta K., Gyokusen K. 1995a. Distribution of hydraulic resistance in seedlings, sprouts and an adult tree of *Pasania edulis* Makino. Ecological Research 10, 143-149.

Ito S., Sakuta K., Gyokusen K. 1995b. Distribution of hydraulic resistance within shoots of *Pasania edulis* Makino Grown in sunny and shaded crown. Bull. Kyushu Univ. For. 72, 11-19.

Jacquot C., Trenard Y., Dirol D., 1973. in "Atlas d'anatomie des bois d'Angiospermes", Edition centre technique du bois. Vol 1.

Jackson G. E., Irvine J., Grace J. 1995a. Xylem cavitation in Scots pine and Sitka spruce saplings during water stress. Tree Physiology 15, 783-790.

Jackson G.E., Irvine J., Grace J., 1995b. Xylem cavitation in two mature Scots pine forests growing in a wet and a dry area of Britain. Plant Cell and Environment 18, 1411-1418.

Jarbeau J.A., Ewers F.W., Davis S.D., 1995. The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. Plant Cell and Environment 18, 189-196

Jarvis P.G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the fields. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 273, 593-610.

Jones H.G., , 1983. Plant and microclimate. Cambridge University Press, Cambridge.

Jones H.G., Higgs K.H., 1989. Empirical model of the conductance of leaves in apple orchards. *Plant Cell and Environment* 12, 301-308.

Jones H.G., Sutherland R.A., 1991 Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell and Environment* 14, 607-612.

Just J, Sauter J.J., 1991. Changes in hydraulic conductivity upon freezing of the xylem of *Populus-X-Canadensis* Moench Robusta. *Trees* 5 : 117-121.

Kaufmann M.R., 1990. Ecophysiological processes affecting tree growth: water relationships. *Process Modeling of Forest Growth* 64-76.

Kozlowski T.T., 1982. Water supply and tree growth. Part I. Water deficit. *Forest Abstract* 43, 57-95.

Kozlowski T.T., Kramer P.J., Pallardy S.G., 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, 656p

Kuuluvainen T., Pukkala T., 1987. Effect of crown shape and tree distribution on the spatial distribution of shade. *Agriculture and Forest meteorology* 40, 215-231.

Lachaud S., Bonnemain J.L., 1981. Xylogénèse chez les dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les Hêtres et les Chênes âgés. *Canadian Journal of Botany* 59, 1222-1230.

Lachaud S., Fazilleau C., 1987. Inertie et réactivation cambiale chez le hêtre. *Bulletin de la Société Botanique Française* 45, 279-283.

Lachaud S., Mansouri A., 1993. Reprise de l'activité cambiale et xylogénèse chez l'alisier torminal. *Annals of Forest Science* 45, 279-283.

Langan S.J., Ewers F.W., Davis S.D., 1997. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant Cell and Environment* 20 : 425-437.

Lange O.L., Lösch R., Schulze E-D., Kappen L., 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100, 76-86.

Larson P.R., Isebrands J.G., 1978. Functional significance of the nodal constricted zone in *Populus deltoïdes*. Canadian Journal of Botany 56, 801-804.

Lewis M. A., Boose E. M. 1995. Estimating volume flow rates through xylem conduits. American Journal of botany 82(9), 1112-1116.

Lipp C.C., Nilsen E.T., 1997. The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought Plant Cell and Environment 20, 1264-1272.

Lloyd J., Trochoulas T., Ensbey R., 1991. Stomatal response and whole tree hydraulic conductivity of orchard *Macadamia integrifolia* under irrigated and non irrigated conditions. Australian Journal of Plant Physiology 18, 661-671.

Lo Gullo M. A., Salleo S. 1991. Three different methods for measuring xylem cavitation and embolism: comparison. Annals of Botany 67, 417-424.

Lo Gullo MA, Salleo S, 1993. Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L to freeze-induced and summer drought-induced xylem embolism - An ecological interpretation. Plant Cell and Environment 16 : 511-519.

Lo Gullo M.A., Salleo S., Piaceri E.C., Rosso R., 1995. Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. Plant cell and Environment 18, 661-669

Lösch R., Tenhunen J.D., 1981. Stomatal responses to humidity - phenomenon and mechanism. In Stomatal Physiology, Eds P.G. Jarvis and T.A. Mansfield, Cambridge University press 137-161.

Lovisolo C., Schubert A., 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L.. Journal of Experimental Botany (49) 321, 693-700.

Lu P., Biron P., Granier A., Cochard H. (1996) Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. Annals of Forest Science 53, 113-121.

McCully M., 1999. Root xylem embolism and refilling. Relation to water potential of soil, roots and leaves and osmotic potentials of root xylem sap. Plant Physiology 119, 1001-1008.

- Magnani F., Borghetti M. 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell and Environment* 18, 689-696.
- Maherali H., DeLucia E.D., Sipe T.W., 1997. Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Ecologia* 112, 472-480.
- Massman W.J., Kaufmann M.R., 1991. Stomatal response to certain environmental factors: a comparison of models for subalpine trees in the Rocky Mountains. *Agricultural Forest Meteorology* 54, 155-167.
- Meinzer F.C., Grant D.G. 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell and Environment* 13, 383-388.
- Meinzer F.C., Grant D.G. 1991. Coordination of stomatal, hydraulic and canopy boundary layer properties: do stomata balance conductances by measuring transpiration? *Physiologia Plantarum* 83, 324-329.
- Meinzer F.C., Grant D.G., Schmit B., 1991. Root signals mediate coordination of stomatal and soil to leaf hydraulic conductance in growing sugar cane. *Australian Journal of Plant Physiology* 18, 329-338.
- Meinzer F.C., Fownes J.H., Harrington R.A., 1996. Growth indices and stomatal control of transpiration in *Acacia koa* stands planted at different densities. *Tree Physiology* 16, 605-615.
- Milburn J.A., 1973. Cavitation studies on whole *Ricinus* by acoustic detection. *Planta* 112, 333-342.
- Milburn J.A, Zimmermann M.H., 1986. Sapflow in the sugar maple in the leafless state. *Journal of Plant Physiology* 124, 331-334.
- Morizet J., Cruiziat P., Falcimagne R., 1998. Variation de la résistance au transfert de l'eau dans les racines de tournesol (*Helianthus annuus* L.). Etude sur système racinaire fractionné. *C.R. Acad. Sci. Paris sér. III. Sci. Vie* 306, 345-350.
- Mulkey S.S., Pearcy R. W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology* 6, 719-729.
- Müller N., 1993. Etude dendrométrique et anatomique de la croissance radiale intra-annuelle du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). DEA de l'ENSAIA, 33 p + annexes.

Nederhoff E.M., Rijdsdijk A.A., DeGraff R., 1992. Leaf conductance and rate of crop transpiration of greenhouse grown sweet pepper as affected by carbon dioxide. *Science in Horticulture* 52, 283-301.

Neilson R.E., Jarvis P.G., 1975. Photosynthesis in Sitka spruce. VI. response of stomata to temperature. *Journal of Applied Ecology* 12, 879-891.

Neufeld H.S., Grantz D.A., Meinzer F.C., Goldstein G., Crisosto G.M., Crisosto C., 1992. Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology* 100, 1020-1028.

Nicolini E., 1997. Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Thèse de l'Université de Montpellier II, 173pp.

Nobel P.S., 1983. Biophysical plant physiology and ecology. W.H. Freeman and Co., New York, 608 p.

Nobel P.S., Cui M.Y., 1992. Hydraulic conductances of soil, the soil air gap, and the root-changes for desert succulents in drying soil. *Journal of Experimental Botany*, 43, 319-326.

Nutman F.J., 1937. Studies on the physiology of *Coffea arabica* L. : Stomatal movements in relation to photosynthesis in natural conditions. *Annals of Botany N.S.* 1, 681-693.

Pickard W.F., 1981. The ascent of sap in plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 37, 181-229.

Phillips N., Oren R., Zimmermann R. 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non, diffuse and ring porous tree species. *Plant Cell and environment* 19, 983-990.

Rameau J.C, Mansion D., Dumé G., Lecointe A., Timbal J., Dupont P., Keller R., 1993. Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 2, Plaines et collines. IDF éd.

Reich P.B., Hinckley T.M., 1989. Influence of predawn water potential and soil to leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf conductance in two oak species. *Functional Ecology* 3, 719-726.

Richards R.A., Passioura J.B., 1981. Seminal root morphology and water use of wheat. I. Environmental effects. *Crop Science* 21, 249-252.

Ritchie G.A., 1997. Evidence for red:far red signaling and photomorphogenic growth response in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology* 17, 161-168.

Roden J., Van Volkenburgh E., Hinckley T.M., 1990. Cellular basis for limitation of poplar leaf growth by water deficit. *Tree Physiology* 6, 211-219.

Rust S., Hüttel R.F., 1999. The effect of shoot architecture on hydraulic conductance in beech (*Fagus sylvatica* L.) . *Trees* 14, 39-42.

Saliendra N.Z., Sperry J.S., Comstock J.P., 1995. Influence of the leaf water status on stomatal response to humidity, soil to leaf hydraulic conductance and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta* 196, 357-366.

Salih A.A., Ali I.A., Lux A., Luxova M., Cohen Y., Sugimoto Y., Inanaga S., 1999. Rooting, water uptake, and xylem structure adaptation to drought of two Sorghum cultivars. *Crop Science* 39 168-173.

Salleo S., Lo Gullo M.A., 1986. Xylem cavitation in nodes and internodes of whole *Chorisa insignis* plants subjected to water stress: relations between xylem conduit size and cavitation. *Annals of Botany* 58, 431-441.

Salleo S., Lo Gullo M. A., De Paoli D., Zippo M. 1996. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: possible mechanism. *New Phytologist* 132, 47-56.

Sass U., Eckstein D., 1992. The annual vessel area of beech as an ecological indicator. In tree rings and environment, LUNDQUA Report, 34, 374 p, 281-285.

Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstett E.D., Hemmingsen E.A., 1965. sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346.

Schultz H.R., Matthews M.A., 1988. Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L *Plant Physiology* 88, 718-724.1

Schultz H.R., Matthews M.A., 1993. Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L) - Evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta* 190, 393-406.

- Schulze E-D., 1986. Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in atmosphere and in the soil. Annual Review of Plant physiology 37, 247-274.
- Siau J.F., 1984. Transport process in wood. Springer Verlag, Berlin, 245 p.
- Simonin G., 1991. Implantation d'*Ophiostoma quercus* dans le système vasculaire de chênes pédonculés et action sur le fonctionnement hydrique. DEA de l'université de Nancy I, 40 p + annexes.
- Sipe T.W., 1990. Gap partitioning among maples (*Acer*) in the forests of the central New England. Dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Sperry J.S., 1985. Xylem embolism in the palm *Rhapis excelsa*. IAWA bulletin 6, 283-292.
- Sperry J.S., 1986. Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. Plant Physiol. 80, 110-116.
- Sperry J.S., 1993. Winter xylem embolism and spring recovery in *Betula cordifolia*, *Fagus grandifolia*, *Abies Balsamea* and *Picea rubens*. in "Water transport in plants under climatic stress". Borghetti, Grace editor, Cambridge Press p 86-98.
- Sperry J.S., Alder N.N., Eastlak S.E. 1993. The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. Journal of Experimental Botany vol44 (263), 1075-1082.
- Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T. 1988a. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). American Journal of Botany 78(8), 1212-1218.
- Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T., 1988b. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant Cell and Environment 11, 35-40.
- Sperry J.S., Perry A.H., Sullivan J.E.M. 1991. Pit membrane degradation and air embolism formation in ageing xylem vessels of *Populus tremuloides* Michx. Journal of Experimental Botany. vol 42(244), 1399-1406.
- Sperry J.S., Pockman W.T. 1993. limitation of transpiration by hydraulic conductance and cavitation in *Betula occidentalis*. Plant Cell and environment 16, 279-287.
- Sperry J.S., Saliendra N.Z., 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. Plant Cell and Environment 17, 1233-1241.

Sperry J.S., Saliendra N.Z., Pockman W.T., Cochard H., Cruiziat P., Davis S.D., Ewers F. W., Tyree M. T. 1996. New evidence for large negative pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant Cell and environment* 19, 427-436.

Sperry J.S., Sullivan J.E.M., 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring porous, diffuse porous, and conifer species. *Plant Physiology* 100, 605-613.

Sperry J.S., Tyree M.T., 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88, 581-587.

Sperry J.S., Tyree M.T., Donnelly J.R. 1988. Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Plant Physiology* 74, 276-283.

Staffeld M.G., 1955. The stomata as an hydrophobic regulator of the water deficit of the plant. *Physiologia Plantarum* 8, 572-593.

Stone J.F., Stone E.L., 1975. Water conduction in lateral roots of red pine. *Forest Science* 21, 53-60.

Suocff E. 1969. Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiologia Plantarum* vol 22 424-431.

Suzuki M., Yoda K., Suzuku H. ,1996. Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a japanese temperate forest. *IAWA Journal* (17) 4, 431-444.

Tardieu F., Davies W.J., 1992. Stomatal response to abscissic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiology* 98, 540-545.

Teissier du Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J., 1981. Le hêtre. INRA éditions, 610 p.

Tognetti R., Borghetti M. 1994. Formation and seasonal occurrence of xylem embolism in *Alnus cordata*. *Tree Physiology* 11, 241-220.

Tognetti R., Michelozzi M., Borghetti M., 1994. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. *Tree Physiology* 14, 751-758.

- Torres-Cuevas H., 1996. Etude d'un écosystème de plaine à base de hêtre (*Fagus sylvatica* L) dans le nord est de la France. Caractérisation pédologique et fonctionnement hydrique. Mémoire de Maîtrise de l'université de Nancy I, 27 p + annexes.
- Trejo C.L. Davies W.J., 1991. Drought-induced closure of *Phaseolus vulgaris* L. stomata precedes leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration. *Journal of Experimental Botany* 42, 1507-1515.
- Tsuda M., Tyree M., T. 1997. Whole plant hydraulic resistance and vulnerability segmentation in *Acer saccharinum* L. *Tree Physiology* 17, 351-357.
- Turner N.C., 1981. Correction of flow resistances of plants measured from covered and exposed leaves. *Plant Physiology* 68, 1090-1092.
- Tyree M.T., 1983. Maple sap uptake, exudation, and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiology* 73, 277-285.
- Tyree M.T., 1988. A dynamic model for water flow in single tree : evidence that models must account for hydraulic architecture. *tree Physiology* 4, 195-217.
- Tyree M.T., 1999. Water relations and hydraulic architecture. In handbook of functional plant ecology edited by Pugnaire F.I., Valladares F. , Dekker M., Inc.
- Tyree M.T., Alexander J.D., 1993. Hydraulic conductivity of branch junctions in three temperate tree species. *Trees* 7, 156-159.
- Tyree M.T., Cheung Y.N.S., 1977. Resistance to water flow in *Fagus grandifolia* leaves. *Canadian Journal of Botany* 55, 2591-2599.
- Tyree M. T., Cochard H. 1995. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annals of Forest Science* 53, 173-180.
- Tyree M.T., Davis S.D., Cochard H., 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *IAWA Journal* 15: 335-360.
- Tyree M.T., Dixon M.A., 1983. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiology* 72, 1094-1099

- Tyree M. T., Dixon M. A. 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiologia Plantarum* 66, 397-405.
- Tyree M.T., Ewers F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119, 345-360.
- Tyree M.T., Sperry J.S., 1988. Do wody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology* 88, 574-580.
- Tyree M. T., Sperry J. S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 40, 19-38.
- Tyree M.T., Wilmot T.R., 1990. Errors in the calculation of evaporation and leaf conductance in steady-state porometry: the importance of accurate measurement of leaf temperature. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 1031-1035
- Tyree M.T., Yang S., 1990. Water-storage capacity of *Tuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms. *Planta* 182, 420-426.
- Tyree M.T., Zimmermann M.H., 1971. The theory and practice of measuring transport coefficients and sap flow in the xylem of red maple stems (*Acer rubrum*). *Journal of Experimental Botany* 22, 1-18.
- Tyree M. T., Snyderman D. A., Wilmot T. R., Machado J. L. 1991. Water relation and hydraulic architecture of tropical tree (*Schefflera morototoni*). *Plant Physiology* 96, 1105-1113.
- Tyree M.T., Cochard H., Cruiziat P., Sinclair B., Ameglio T., 1993a. Drought-induced leaf shedding in walnut - evidence for vulnerability segmentation. *Plant Cell and environment* 16, 879-882.
- Tyree M.T., Sinclair B., Lu P., Granier A., 1993b. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Annals of Forest Science* 50, 417-423.
- Tyree M.T., Yang S., Cruiziat P., Sinclair B., 1994. A maize-root dynamic model for water and solute transport. *Plant Physiology* 104, 189-199.
- Tyree M.T., Patino S., Bennink J., Alexander J., 1995. Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and the field. *Journal of Experimental Botany* 282, 83-94.

Tyree M.T., Salleo S., Nardini A., LoGullo M.A., Mosca R., 1999. Refilling of embolised vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? *Plant Physiology* 120, 11-21.

Van Bel A., 1990. Xylem-phloem exchange via the rays: the undervalued route of transport. *Journal of Experimental Botany* 41, 631-644.

Vysotskaya L.G., Vaganov E.A., 1989. Components of the variability of radial cell size in tree rings of conifers. *IAWA Bulletin* 10, 417-428.

Wang J., Ives N. E., Lechowicz J., 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* 6, 469-475.

Waring R.H., Running S.W., 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old growth Douglas fir. *Plant, cell and Environment* 1, 131-140

Weiser R. L., Wallner S. J., 1988. Freezing woody plant stems produces acoustic emissions. *Journal of American Society of Horticultural Science* 113(4), 636-639.

Wesgate M.E., Boyer J.S., 1986. Transpiration and growth-induced water potential in maize. *Plant Physiology* 74, 882-889.

Williams M., 1996. A three-dimensional model of forest development and competition. *Ecology and Modelling* 89, 73-98.

Winkel T., Rambal S., 1993. Influence of water stress on grapevines growing in the field: from leaf to whole plant response. *Australian Journal of Plant Physiology* 20, 143-157.

Zimmermann M.H., 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* 56, 2286-2295

Zimmermann M.H., 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-verlag, 143p.

Zimmermann M.H. Jeje A., 1981. Vessel-length distribution in stems of some american woody plants. *Canadian Journal of Botany* 59, 1882-1892.

Zimmermann M.H. Milburn J.A., 1982. Transport and storage of water. In Pirson A., Zimmermann M.H., eds. *Encyclopedia of plant physiology*, vol. 12B. New York: Springer verlag.

Annexes

Damien LEMOINE, André GRANIER and Hervé COCHARD, 1999
Mechanism of winter stress- induced embolism in *Fagus sylvatica* L.
Trees 13, 206-210.

ORIGINAL ARTICLE

Damien Lemoine · André Granier · Hervé Cochard

Mechanism of freeze-induced embolism in *Fagus sylvatica* L.

Received: 29 May 1998 / Accepted: 15 August 1998

Abstract The mechanism of freeze stress-induced embolism in *Fagus sylvatica* L. branches was analyzed under controlled conditions. Excised branches were exposed to successive freeze-thaw cycles in temperature controlled chambers. Thermocouples were placed on the bark to detect sap freezing exotherms. The degree of xylem embolism was estimated after each cycle by the loss of hydraulic conductivity. After one freeze-thaw cycle the degree of embolism was found to decrease with xylem specific hydraulic conductivity, small apical shoots being more susceptible to embolism. Exotherms revealed that distal shoots were freezing first and exuded sap as a result of water expansion. The lower water content in apical shoots upon freezing probably induced higher sap tensions which promoted air bubble expansion and vessel cavitation preferentially near the apices. When the decrease in water content was experimentally prevented, embolism developed to a lesser extent. The higher vulnerability of shoot apices may protect the rest of the branch from winter damage.

Key words Beech (*Fagus sylvatica* L.) · Cavitation · Conductivity · Xylem embolism · Freeze-thaw

Introduction

Winter embolism is probably the main cause of xylem dysfunction in temperate tree species (Sperry and Sullivan 1992; Wang et al. 1992). In species of oak, for instance, the degree of xylem embolism following prolonged water stress remains low whereas one freezing event may be sufficient to entirely impair all xylem conduits (Cochard and Tyree 1990; Cochard et al. 1992; Sperry and Sullivan 1992). Xylem vulnerability to freez-

ing stress appears to vary considerably among species (Wang et al. 1992). This property may influence plant success in colder environments (Tyree et al. 1994; Langan et al. 1997).

The mechanism of xylem embolism production by sap freezing has been widely documented (Sucoff 1969; Sperry et al. 1988; Just and Sauter 1991; Sperry and Sullivan 1992; Lo Gullo and Salleo 1993; Améglio et al. 1995; Langan et al. 1997). Current thinking may be summarized as follows: When sap freezes, air is released from solution and forms bubbles which become trapped in the ice. The risk of embolism formation will depend on the stability of these bubbles when released into the liquid phase upon thawing. This stability is mainly determined by the balance between the pressures exerted on the air-water meniscus: the xylem pressure potential (P_x) and the bubble capillary pressure (P_c). If P_x is greater than P_c then the bubble expands, if P_x is less than P_c , the bubble contracts and vanishes. Good agreement has been found experimentally between conduit volume and vulnerability to freeze-thaw events with larger conduits being more vulnerable (Cochard and Tyree 1990; Wang et al. 1992; Sperry and Sullivan 1992; Lo Gullo and Salleo 1993). This may be explained if larger bubbles (lower P_c) form in larger conduits or if P_x decreases faster in wide vessels.

Several studies have reported effects of freezing on xylem embolism in *Fagus sylvatica* L. (Borghetti et al. 1993; Magnani and Borghetti 1995; Hacke and Sauter 1996). The patterns of embolism development were typical of a diffuse-porous species with a graduated increase over winter (Sperry et al. 1988). However, no attention has been paid in these studies to within-branch variation on vulnerability. In a recent field survey (Cochard and Lemoine, unpublished data), we found during winter a higher degree of embolism in 1-year-old apical twigs compared to older shoots. This contradicts the theory that larger conduits are more vulnerable because vessels are narrower and shorter near the apices in *Fagus*. In this paper we report on two experiments undertaken to try to elucidate this anomaly in *F. sylvatica*. We tested the hy-

D. Lemoine · A. Granier · H. Cochard (✉)¹
Unité d'Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy,
F-54280 Champenoux, France

Present address:

¹ INRA-PIAF, Site de Crouël, F-63039 Clermont-Ferrand, France
e-mail: cochard@clermont.inra.fr; Fax: 33 4 73 62 44 54

pothesis that apical twigs were freezing and thawing initially in a branch and that the subsequent xylem water deficit would induce further embolism in the xylem sap near the apices. In the first experiment we simulated freeze-thaw cycles on cut branches and analyzed the patterns of ice formation and embolism development. In the second experiment, we analyzed the impact of shoot dehydration brought about by freezing on embolism formation.

Materials and methods

Plant materials

Most measurements were made on branches cut from 25-year-old beech (*Fagus sylvatica* L.) trees growing in a beech stand (Hesse state forest, 48°40'N, 7°05'E, France). Branches were collected from the sun-exposed part of the crowns with a pruning pole in January and February 1996. Branches were 4 to 6 years old, 1.5–2.0 m long and with a basal diameter of approximately 1.5–2.0 cm. In a preliminary experiment, the maximum vessel length was determined using the air perfusion method (Ewers and Fisher 1989). No vessels were cut open in the current year shoots but a few vessels were cut open in the 2- and 3-year-old growth increments. The cut ends were refreshed with a razor blade and the branches were pressurized with water (0.3 MPa, filtered through a 0.1 µm inline filter) over 4 h to dissolve any pre-existing embolism.

Experimental setup

The branches were then used for one of the two following experiments:

Experiment 1

Freeze-thaw cycles were simulated using a large temperature-controlled chamber in which intact branches could be wholly enclosed. Air temperature was gradually reduced from ambient (20°C) down to –10°C in 4 h (–7.5°C h^{–1}) and maintained at –10°C for 8–11 h. The maximum branch temperature variation rate observed in the field was close to –6°C h^{–1} (personal observation). Branches were then exposed to ambient temperature for the thawing phase. During this phase, a vacuum pump (–80 kPa pressure relative to atmospheric) was connected to the base of the branch in order to create a tension equivalent to the gravity tension occurring at the initial position above ground (ca. 8 m). For one branch, the pump was disconnected at thawing in order to infer the effects of such xylem tensions. After branches had reached ambient temperature, they were either sampled for hydraulic measurements (see below) or submitted to another cycle (up to five cycles). Because branches may have dehydrated and developed water-stress induced embolism during the thawing phases, one branch was used as control and left at room temperature for five cycles (i.e. 5 days). The branch was wrapped in a plastic bag during the freezing phases and air exposed during the thawing periods. The branch was also connected to the vacuum pump during the thawing procedure. The amount of embolism was measured on sub-branches excised before each freezing phase. A total of 15 branches were sampled for experiment 1.

In order to assess the dynamics of sap freezing, one branch was equipped with copper-constantan thermocouples to detect the freezing exotherms. Ice crystal formation dissipated latent heat and the duration of the exotherm indicated the time required for the branch to freeze (Tyree 1983). Five thermocouples were placed on the bark of 1- to 3-year-old shoots and covered with foam. A

second set of thermocouples measured the reference chamber air temperature at the same locations. The difference in temperature, Δt , between the two thermocouples characterized the freezing exotherm of each shoot. To standardize the values, we subtracted the temperature difference at the onset of freezing to Δt for each set of thermocouples. Data were logged every minute with a Campbell CR7 Data Logger. This branch was exposed to a first cycle as above, refilled with distilled water and exposed to a second cycle.

Experiment 2

This second experiment aimed at continuously following the water flow through a branch segment during freeze-thaw cycles. Because water was allowed to enter the segment at both ends, xylem dehydration was minimized in this experiment. The experimental set up was similar to that described by Cochard and Tyree (1990) for *Quercus rubra*. Seven 50–70 cm long, 1- to 7-year-old segments were excised under water from beech branches. Cut ends were refreshed under water with a razor blade and fitted to water-filled tubing connected to source and sink reservoirs. The shoots were placed in a 40 cm long insulated and temperature controlled box with both ends protruding outside. On two occasions, the reservoirs were placed on the scales of two computer-controlled balances located 90 cm (source) and 130 cm (sink) below the branch. The average water tension in the branches was then –11 kPa (relative to atmosphere). For the remaining experiments, the sink reservoir was connected to a vacuum pump. The depression was monitored with an electronic pressure transducer and adjusted between –65 and –75 kPa. The average water tensions in the branches ranged between –37 and –42 kPa. The branch temperature was monitored with thermocouples mounted on the bark. The branches were exposed to two or three consecutive freeze-thaw cycles with minimum branch temperatures respectively equal to –6, –11 and –16°C.

Embolism detection

Embolism was estimated via its effect on hydraulic conductivity (Sperry et al. 1988) in different segments of the branches (corresponding to different diameters and different ages). On each branch, usually 15 2-cm-long samples were cut under water with a razor blade. The hydraulic conductivity (K_{init} , Kg m s^{–1} MPa^{–1}) was measured by perfusing the samples with degassed distilled water at 6 kPa. Conductivity was restored by flushing with water pressurized to 0.1 MPa (K_{max}). A 15 min flush was usually sufficient to restore the full capacity of the xylem. However, a second flush was performed as confirmation. The degree of loss of hydraulic conductivity (PLC) was computed as:

$$\text{PLC} = 100 * (1 - K_{\text{init}} / K_{\text{max}})$$

At the end of the measurements, we measured the mean xylem diameter, excluding bark, to compute the saturated xylem-area-specific hydraulic conductivity (K_s , Kg m^{–1} s^{–1} MPa^{–1}). K_s is an estimator of the xylem hydraulic efficiency and is mainly controlled by vessel size (Tyree et al. 1994).

Results

Experiment 1

The effects of one freeze-thaw cycle on the loss of hydraulic conductivity (PLC) in beech branches can be seen in Fig. 1. The x axis represents the sample specific hydraulic conductivity (K_s) which increases with sample diameter due to wider vessels in larger twigs (not shown). When no tension was applied upon thawing only apical shoots with low K_s exhibited significant degrees

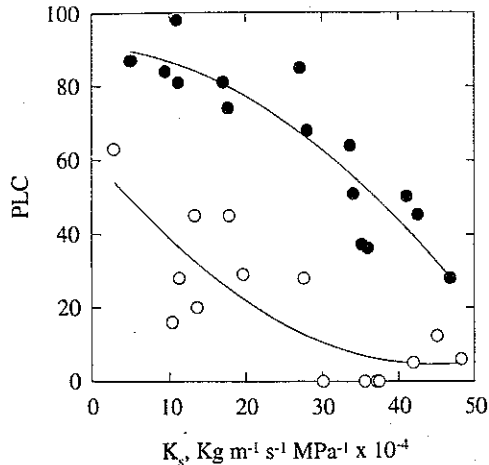


Fig. 1 Percent loss of xylem hydraulic conductivity (PLC, %) measured in internodes of two excised branches of *Fagus sylvatica* exposed to one freeze-thaw cycle. For one branch (closed circles) a vacuum pump was connected to the cut base upon thawing. The x axis represents the specific hydraulic conductivity (K_s) which is a measure of sample porosity. Each point represents an internode sampled. Xylem embolism decreased with K_s and increased when tensions were applied

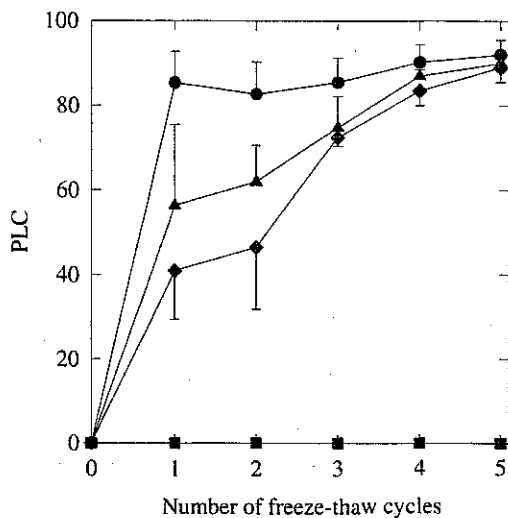


Fig. 2 Progression of embolism (PLC, %) in the xylem of cut branches exposed to successive freeze-thaw cycles (experiment 1). One branch (squares) was not frozen and used as a control. Xylem samples were averaged according to their K_s values in three classes (circles: $<1.5 \times 10^{-3}$; triangles: $1.5\text{--}2.5 \times 10^{-3}$; diamonds: $>2.5 \times 10^{-3} \text{ Kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). $n=15$. Error bars represent one SD

of embolism (up to 60 PLC). On branches submitted to 80 kPa tension, a drastic increase in PLC (compare open and closed symbols) was measured.

Figure 2 shows the evolution of PLC with increasing number of freeze-thaw cycles. Because PLC were well correlated with sample K_s (Fig. 1) we distributed and averaged our data set for three conductivity classes. No significant water stress-induced embolism developed in the control branch at any stage. Branch segments with low K_s (apical) exhibited high PLC values (85%) after the first cycle with no subsequent significant increase in sub-

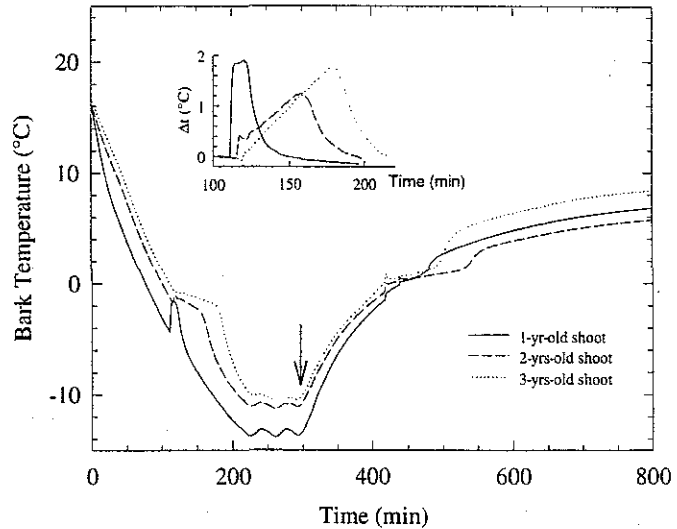


Fig. 3 Time course of bark temperature of an entire branch exposed to one freeze-thaw cycle (experiment 1). Different lines represent different 1- to 3-year-old internodes. The arrow indicates the onset of the warming phase. The time course of temperature differences between ambient air and the bark during the freezing exotherm is shown in the insert

sequent cycles (upper line on Fig. 2). The degree of PLC in samples with higher K_s values only reached 50% after the first cycle and steadily increased with repeated cycles up to 95%.

Time course of bark temperature during one freeze-thaw cycle is shown in Fig. 3a. Three shoot internodes of different ages are shown. Freezing exotherms are shown in Fig. 3b. The onset of freezing was clearly identified by a rapid increase of bark temperature (up to 2°C). The end of the exotherm was arbitrarily taken when ΔT returned to zero. Freezing occurred within a few minutes in the different parts of the branch but lasted much longer in bigger and older stems (from 40 min for 1 year old twigs to 100 min for 3 year old twigs).

Experiment 2

The results for one experiment for a branch segment with both ends connected to a balance can be seen in Fig. 4. The water flow measured by the lower balance (down-stream) progressively decreased during the cooling phase due to changes in water viscosity (Fig. 4b). When water started to freeze, as shown by the onset of the exotherm (Fig. 4a arrows) the water flow rapidly increased corresponding to water expulsion from the branch. Upon thawing the opposite phenomenon was noticed, the water entering the branch induced a negative flow. Figure 4c shows the algebraic summation of water weights on the two balances. This sum represents the variation of water stored in the branch and the tubing. Because the ambient air temperature was constant during the experiment, this graph mostly indicates the variation in the water content of the branch itself. The variations in branch temperature produced minor changes in water content due to change

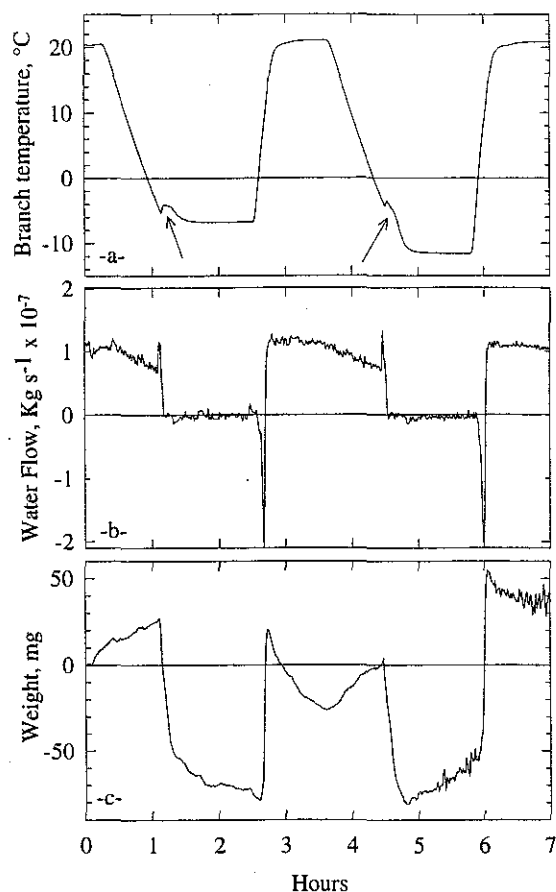


Fig. 4 Representative results from experiment 2. A 60 cm long branch segment with each cut end connected to an analytical balance was exposed to two successive freeze-thaw cycles. **a** Time course of bark temperature. Note the two freezing exotherms (arrows). **b** Time course of water flow through the branch as measured by the downstream balance. **c** Variation of branch water content. Water was exuded out of the branch during freezing

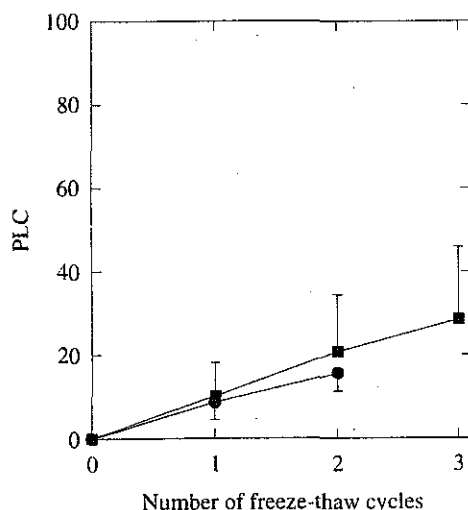


Fig. 5 Progression of embolism (PLC, %) in the xylem of branch segments exposed to successive freeze-thaw cycles (experiment 2). Contrary to experiment 1, xylem dehydration was prevented upon freezing. Water tension in the branches was ca. -11 kPa (circles, $n=2$) or ca. -40 kPa (squares, $n=5$). Error bars represent one SD

in water density. When the branch was frozen, its water content was clearly reduced. It can be seen (Fig. 4b) that the water flow through the branch segment under ambient temperature was barely reduced by two freeze-thaw cycles. The same pattern was observed when branches were placed under higher tensions (ca. -40 kPa). In other words, under the conditions of experiment 2, the freeze-thaw treatments had much lower impact on the development of embolism than under the conditions of experiment 1 (Fig. 5).

Discussion

The experiments conducted, under controlled conditions, on *F. sylvatica* branches may explain why, in apparent contradiction to the theory of larger conduits being more vulnerable, apical shoots with smaller vessels are the more vulnerable to freeze-thaw events. Results from experiment 1 confirmed field observations and emphasized the role of xylem tension in the mechanism of embolism induction. Furthermore, the analysis of the freezing exotherms revealed that smaller shoots were entirely frozen before the remainder of the branch. Results of experiment 2 suggested that upon freezing water was exuded as a consequence of water volume expansion. Water exudation was probably the triggering factor for embolism formation in the shoot apex because when water was allowed to freely enter the shoot upon thawing, the embolism developed little (experiment 2). From these observations we can conclude that water exudation upon freezing in intact shoots probably lowered the water content of the smaller shoots and thus induced higher xylem tensions upon thawing near the apex. Although bubbles were likely to be smaller in these terminal shoots, the capillary pressure they developed was not high enough to compensate for the decrease in xylem pressure.

These results largely agree with the mechanism proposed by Sucoff (1969) for conifers. Sperry et al. (1998) proposed a different mechanism for *Acer*. According to their observations, winter embolism in sugar maple was probably caused by ice sublimation. Terminal shoots were more vulnerable because they were more exposed to the sun and exhibited higher surface-to-volume ratio. Ice sublimation can occur under field conditions but was unlikely during our experiments. *Acer* is also unusual because its xylem uptakes water upon freezing (Tyree 1983). Consequently, xylem tension is considerably reduced or even positive upon thawing which lowers the risk of embolism formation.

Was the higher vulnerability of *Fagus* terminal shoots only incidental or could it benefit the trees? Sucoff (1969) suggested that upon thawing in conifers, only a few tracheids with big air bubbles cavitate. As these bubbles expand, tension is released which allows bubbles in the surrounding tracheids to dissolve. A similar phenomenon appears to be plausible for *Fagus*. The embolisation of distal vessels may protect the older parts of the branch from freezing damage. However, results from experi-

ment I and other experiments (Sperry and Sullivan 1992; Magnani and Borghetti 1995) suggest that this effect is cumulative and after several freeze-thaw cycles the whole xylem reaches a high degree of embolism.

It is likely that the mechanism we describe is exacerbated under field conditions. This results because at dusk, tree apices will be exposed to lower ambient air temperature and freeze earlier, whereas in the morning they will be the first to be rewarmed by the sun.

In conclusion, within a branch of *F. sylvatica*, the likelihood of embolism formation is more dependant on the dynamics of sap freezing than xylem characteristics. Because terminal shoots freeze first, they are more prone to embolism even though they exhibit smaller vessel size.

References

- Améglio T, Cruiziat P, Béraud S (1995) Tension/pressure alternation in walnut xylem sap during winter: effect on hydraulic conductivity of twigs. *C R Acad Sci Sér III* 318:351–357
- Borghetti MS, Leonardi A, Raschi D, Snyderman, Tognetti R (1993) Ecotypic variation of xylem embolism, phenological traits, growth parameters and allozyme characteristics in *Fagus sylvatica*. *Functional Ecol* 7:713–720
- Cochard H, Tyree MT (1990) Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel vizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol* 6:393–407
- Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussenac G (1991) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*). *Ann Sci For* 49:225–233
- Ewers FW, Fisher JB (1989) Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *Am J Bot* 76:645–656
- Hacke U, Sauter JJ (1996) Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia* 105:435–439
- Just J, Sauter JJ (1991) Changes in hydraulic conductivity upon freezing of the xylem of *Populus-X-Canadensis* Moench Robusta. *Trees* 5:117–121
- Langan SJ, Ewers FW, Davis SD (1997) Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant Cell Environ* 20:425–437
- Lo Gullo MA, Salleo S (1993) Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L to freeze-induced and summer drought-induced xylem embol. sm – an ecological interpretation. *Plant Cell Environ* 16:511–519
- Magnani F, Borghetti M (1995) Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant Cell Environ* 18:689–696
- Sperry JS, Sullivan JEM (1992) Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol* 100:605–613
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum*). *Am J Bot* 75:1212–1218
- Sucoff E (1969) Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiol Plant* 22:424–431
- Tyree MT (1983) Maple sap uptake, exudation, and pressure changes correlated with freezing exotherms and thawing endotherms. *Plant Physiol* 73:277–285
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *IAWA J* 15:335–360
- Wang J, Ives NE, Lechowicz MJ (1992) The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Funct Ecol* 6:469–475

Hervé COCHARD, Damien LEMOINE and Erwin DREYER, 1999

The effects of light irradiance on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L.

Plant Cell and Environment 22, 101-108.

The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L.

H. COCHARD*, D. LEMOINE & E. DREYER

INRA, Unité d'Ecophysiologie Forestière, 54280 Champenoux, France

ABSTRACT

We assessed the effects of irradiance received during growth on the vulnerability of *Fagus sylvatica* L. xylem vessels to water-stress-induced embolism. The measurements were conducted on (1) potted saplings acclimated for 2 years under 100% and 12% incident global radiation and (2) branches collected from sun-exposed and shaded sides of adult trees. Both experiments yielded similar results. Light-acclimated shoots were less vulnerable to embolism. Xylem water potential levels producing 50% loss of hydraulic conductivity were lower in sun-exposed branches and seedlings than in shade-grown ones (−3.0 versus −2.3 MPa on average). The differences in vulnerability were not correlated with differences in xylem hydraulic conductivity nor vessel diameter. Resistance to cavitation was correlated with transpiration rates, midday xylem and leaf water potentials in adult trees. We concluded that vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* may acclimate to contrasting ambient light conditions.

Key-words: *Fagus sylvatica*; Fagaceae; acclimation; cavitation; hydraulic conductivity; light; water relations.

INTRODUCTION

Since the introduction of reliable techniques to measure cavitation events (Tyree & Dixon 1983) and air embolism in xylem (Sperry, Donnelly & Tyree 1988a), considerable progress has been made in the knowledge of species vulnerability to water stress and in the understanding of whole plant water relations. We now have evidence that xylem conduits are exposed to cavitation events and that many woody species are operating very close to the point of xylem dysfunction (Tyree & Sperry 1988). Therefore, it has been suggested that the maintenance of xylem integrity may impose a limitation to maximum plant transpiration rates (Jones & Sutherland 1991; Cochard, Bréda & Granier 1996a; Lu *et al.* 1996). This hypothesis has recently been verified for a mutant of *Populus trichocarpa* lacking efficient water loss regulation (Cochard, Ridolfi & Dreyer 1996b).

The mechanism of dehydration-induced xylem embolism has been identified (Sperry & Tyree 1988). Air enters the lumen of water-filled vessels through pores in the pit membrane of the walls when the xylem pressure potential exceeds the maximum capillary pressure sustainable by the pores. Xylem tension, measured by its water potential, Ψ_{xylem} , is therefore the triggering variable for embolism induction. Xylem dysfunction can then be characterized by 'vulnerability curves' (VC) which represent the changes in embolism level with increasing tension in xylem sap. Xylem VCs have been established for a large number of woody species and we now have a better idea of its variability. VCs were first shown to differ considerably between species (e.g. Sperry, Tyree & Donnelly 1988b; Cochard *et al.* 1991; Cochard 1992), or genotypes (Neufeld *et al.* 1992; Borghetti *et al.* 1993). Significant differences were also found between organs of a same plant (Tyree *et al.* 1993a; Sperry & Saliendra 1994; Hacke & Sauter 1995) or similar plants growing under contrasted soil water conditions (Jackson, Irvine & Grace 1995; Alder, Sperry & Pockman 1996). It has also been shown that petiole vulnerability varied according to their vertical position in a crown of *Fraxinus excelsior* (Cochard *et al.* 1997).

However, the question of whether the xylem vulnerability of a tree can acclimate to modifications in ambient conditions remains largely unexplored. For instance, forest tree species experience very contrasting light conditions during their life-time, especially shade-tolerant species that initiate their growth in the understory. As light is a major factor determining plant water relations, the degree of xylem tension and therefore the risk of xylem embolism may change with the growing conditions of the tree. Xylem vulnerability acclimation to new irradiance conditions might then determine tree survival. This may also be an important issue in the context of a global climate change because the increasing likelihood of drought may interact with the effects of light. There is evidence from the literature that xylem conductance is sensitive to light (Schultz & Matthews 1993) but there is no information available on the effect of light on xylem vulnerability to embolism.

The objective of this study was to assess the plasticity of xylem vulnerability in *Fagus sylvatica* induced by different ambient light conditions. We chose this species because it is known to grow and develop under both full-light and heavily shaded conditions and to maintain large living branches in the shade of the under-canopy. We compared

Correspondence: Hervé Cochard. Fax: + 3 33 83394069; e-mail: cochard@nancy.inra.fr

*New address: INRA-PIAF, Domaine de Crouël, 63039 Clermont-Ferrand, France.

shoot internodes VCs (1) of saplings grown under two different irradiance levels and (2) of branches in different light conditions from the same adult trees. Xylem safety was compared to xylem anatomy and xylem hydraulic conductivity to examine if a gain in hydraulic safety was associated with a loss in hydraulic efficiency. We also analysed leaf gas exchange and leaf water potentials to find out if differences in VCs had some impacts on branch water relations.

MATERIALS AND METHODS

Plant material

Two mature, 70-year-old, *Fagus sylvatica* L. trees were chosen in the Arboretum of Amanice, near Nancy, in the eastern part of France (48°45' N, 6°20' E, elevation: 255 m). The trees were growing on the periphery of the Arboretum, with southern branches exposed to full sunlight (= light branches), and northern ones heavily shaded by upper crown branches and surrounding trees (= shade branches).

The experiments on potted saplings were conducted in 1994 after the plants were grown for two consecutive years under contrasting light environments. In spring 1993, 80 1-year-old plants were transplanted in 5-L pots containing a mixture of sand and blond peat and fertilizer (Nutricote 100 N/P/K 13/13/13; Nutril, Paris, France). The plants were randomly allocated to each of two treatments: full light (control) and shade. In the shade treatment, the incident irradiance was artificially reduced by shade screens. The microclimate under the screens was continuously monitored for several weeks with a portable weather station and correlated with the nearby weather station of Champenoux. On average, the global radiation (W m^{-2}) for the shade treatment was 0.12, the air temperature ($^{\circ}\text{C}$) 0.86, and the air vapour pressure deficit (hPa) 0.9 that of the ambient values, respectively. The shade treatment was close to the light environment in *Fagus sylvatica* forest understory (Aussenac & Ducrey 1977) with the difference that the red/far red ratio was not modified by these neutral screens (data not shown). Plants were well watered throughout the experiment. Six full-light, and seven shade-grown saplings were sampled for hydraulic analysis.

Vulnerability curves

Vulnerability curves (VCs) are plots of degrees of xylem embolism versus Ψ_{xylem} that induced the embolism. They are constructed by dehydrating different excised branches to different Ψ_{xylem} . Degrees of embolism were assessed as described by Sperry *et al.* (1988a) by measuring losses of hydraulic conductance caused by air blockages in the xylem conduits of short (2–3 cm) shoot internodes. We established VCs for current-year and previous-years shoot internodes. In August and September 1993, we collected branches from the mature trees in the morning with a 6-m-long pruning pole, enclosed them in an black airtight plastic bag to reduce water loss through transpiration and brought them to the laboratory for hydraulic analysis. In August 1994, VCs

were established for saplings. Saplings' root systems were cleaned from their soil in the nursery and brought to the laboratory as described above. In the laboratory, the samples were bench dehydrated for a few hours to a few days, then enclosed for at least 4 h in an black airtight plastic bag to stop transpiration and remove water potential gradients between the leaves and xylem vessels. Ψ_{xylem} was then calculated from the leaf water potential measured on four randomly chosen leaves with a pressure chamber. Xylem tension was then returned to zero by immersing the branches in tap water for 30 min before hydraulic analysis. When the saplings were large enough, one or two branches were cut under tap water from the main axis and the remainder of the saplings allowed to dehydrate anew to lower Ψ_{xylem} values. After rehydration, eight to 15 shoot internodes were excised under water from different growth units of each branch. The initial hydraulic conductivity K_{init} ($\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) was measured by forcing distilled water with 5 kPa pressure difference through each sample and measuring the resulting flow rate (mmol s^{-1}) with five decimal place analytic balances connected to a computer. Air embolism was then removed by successive 0.1 MPa water pressurization until the conductivity no longer increased (K_{max}). The percentage loss of hydraulic conductivity (P) was then calculated as:

$$P = 100 (1 - K_{\text{init}}/K_{\text{max}}) \quad (1)$$

The following sigmoid function was fitted to the experimental vulnerability curves:

$$P(\Psi_{\text{xylem}}) = P_0 + (100 - P_0)/(1 + (\Psi_{\text{xylem}}/\Psi_{50P})^s) \quad (2)$$

where P_0 is the native state of embolism, Ψ_{50P} is the Ψ_{xylem} that induces 50 P and s is a slope parameter. Equation 2 was inverted to compute the value of Ψ_{xylem} for which P increased by 10% (Ψ_{10P}). Ψ_{10P} was a rough estimate of the point of runaway embolism, i.e. a threshold water potential below which any slight increase in leaf transpiration will lead to 100 P and shoot desiccation (Tyree & Sperry 1988).

To characterize the xylem hydraulic efficiency to water transport (Tyree & Ewers 1991), we assessed xylem anatomy (see below), segment cross-section area specific hydraulic conductivity (K_s , $\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) and leaf area specific hydraulic conductivity (K_l , $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). K_s was computed by dividing K_{max} by the segment cross-section (m^2 , bark not included). K_s is an integrative parameter determined by vessel diameter and vessel number. K_l was calculated by dividing K_{max} by total leaf area distal to xylem internodes (m^2 , one side counted).

Water potential and stomatal conductance

Minimum midday leaf water potentials (Ψ_{leaf}) of the adult trees were assessed with a portable pressure chamber (PMS, Corvallis, Oregon, USA) on two sunny days during the summers of 1993 and 1997. Midday xylem water potentials (Ψ_{xylem}) were estimated in 1997 by measuring the midday water potential of leaves that were previously enclosed in an aluminium foil early in the morning. During the 1994

growing season, we measured sapling midday leaf stomatal conductance, g_s ($\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$), and transpiration rate, E ($\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) with a portable porometer (Li-Cor 1600; Lincoln, Nebraska, USA). This was measured on four plants per treatment on 7 d. In 1997, we measured g_s and E for adult trees on leaves randomly taken from representative sunlit and shaded branches.

Xylem anatomy

Vessel diameters were measured for saplings and adult branches on four representative 1-year-old shoots. Thin cross-sections were obtained by hand with a fresh razor blade and observed with a light microscope (400x). On each cross-section we chose a sector delimited by two radial rays and measured at least 50 conduits larger than $10 \mu\text{m}$ with an micrometric ocular (resolution one μm). For each conduit, we measured the minimum and maximum lumen diameters and computed their geometrical means.

RESULTS

Shade- and full-light-grown branches differed in their anatomy and water relations (Table 1). Leaf mass per unit area (LMA) was higher for leaves grown under high irradiance, but the LMA values for light-acclimated saplings were much lower compared with light-acclimated adult branches. Midday leaf (Ψ_{leaf}) and xylem (Ψ_{xylem}) water potential values were significantly lower for full-light branches than shaded ones. Lower water potential values were associated with higher stomatal conductance and transpiration rates in adult trees. However, saplings of both treatments exhibited similar stomatal conductance (g_s) values.

On mature trees, branches developed under full-light conditions were clearly less vulnerable to water-stress-induced embolism (Fig. 1a & b and Table 2). The difference in Ψ_{50P} and Ψ_{10P} was about 0.8 MPa for both branch age classes and highly significant. Older branches (Fig. 1b) exhibited a higher degree of native embolism (about 40%) because of an incomplete removal of embolism accumulated during the previous winter (Cochard & Lemoine, unpublished).

The effect of irradiance levels on xylem embolism was experimentally confirmed on saplings grown in a nursery. Higher light intensity corresponded to lower vulnerability to embolism. However, the differences in Ψ_{50P} between treatments were lower (about 0.4 MPa) and for older shoots the differences were not significant. Overall, a linear relationship ($r^2 = 0.97$) was found between Ψ_{50P} of current year shoots and LMA (see also Fig. 5b).

On Fig. 2 we expressed the hydraulic conductivity after embolism dissolution (K_{max}) as a function of stem diameter for saplings and adult trees. The relationships were linear (on a log-log scale) but slopes were greater than two suggesting that segment cross-section area specific hydraulic conductivity (K_s) was increasing with stem diameter. For a given segment diameter, K_{max} was significantly higher for the internodes of shaded saplings (compare open and closed symbols on Fig. 2 lower panel) but K_{max} were identical for different branches in the same mature tree (Fig. 2 upper panel). Within each treatment, leaf specific conductivities (K_l) were significantly higher for current year apical shoots than older shoot internodes (Fig. 3, compare different symbols with same colour). For a given adult tree stem diameter, K_l values were much higher for branches acclimated to full light (Fig. 3 upper, open versus closed symbols) but irradiance had no effect on K_l for saplings (Fig. 3 lower). The frequency distribution of vessel diameters were comparable in 1-year-old shade and light branches of adult trees (Fig. 4). In saplings, the vessels were wider, especially in the full-light treatment. The fact that K_s was lower in full-light saplings although vessels were wider was probably caused by a lower vessel density or a higher production of late wood in this treatment.

On Fig. 5 we expressed Ψ_{50P} as a function of the mean K_s for each treatment. This graph expresses a safety versus efficiency trade-off for xylem vessels. Within the same branch system, there was a tendency for an increase in vulnerability with segment age and therefore K_s (compare data connected by a dotted line) but the increase in xylem vulnerability under low light conditions was not correlated with changes in K_s (compare data with same symbol and different colours).

Table 1. Anatomy and water relations of shade and light grown *Fagus* branches or saplings. Leaf characteristics included leaf mass per unit area (LMA) and individual leaf area. E represents leaf transpiration rates, g_s stomatal conductance to vapor water and Ψ_{xylem} and Ψ_{leaf} xylem and leaf water potentials, respectively. Data are means $\pm$ SE with n the number of replicates. Water potential values were not available for saplings

	Adult trees				Saplings			
	Light		Shade		Light		Shade	
LMA (g m^{-2})	79.20 $\pm$ 1.6	$n = 54$	39.27 $\pm$ 0.52	$n = 54^*$	58.00 $\pm$ 1.9	$n = 300$	34.70 $\pm$ 1	$n = 300^*$
Leaf area, cm^2	24.27 $\pm$ 0.9	$n = 54$	36.82 $\pm$ 1.8	$n = 54^*$	9.56 $\pm$ 0.48	$n = 300$	4.15 $\pm$ 0.48	$n = 300^*$
vessel diameter (μm)	17.66 $\pm$ 0.28	$n = 218$	17.86 $\pm$ 0.24	$n = 203$	27.42 $\pm$ 0.34	$n = 208$	20.06 $\pm$ 0.27	$n = 204^*$
E ($\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)	3.66 $\pm$ 0.10	$n = 21$	0.55 $\pm$ 0.27	$n = 20^*$	4.17 $\pm$ 0.19	$n = 28$	5.03 $\pm$ 0.44	$n = 28^*$
g_s ($\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)	218.20 $\pm$ 28.5	$n = 20$	33.60 $\pm$ 5.6	$n = 21^*$	183.90 $\pm$ 8.41	$n = 28$	234.00 $\pm$ 20.5	$n = 28^*$
Ψ_{xylem} (MPa)	-1.12 $\pm$ 0.14	$n = 9$	-0.64 $\pm$ 0.07	$n = 9^*$	-	-	-	-
Ψ_{leaf} (MPa)	-2.37 $\pm$ 0.16	$n = 19$	-1.39 $\pm$ 0.18	$n = 19^*$	-	-	-	-

*, $P < 0.001$.

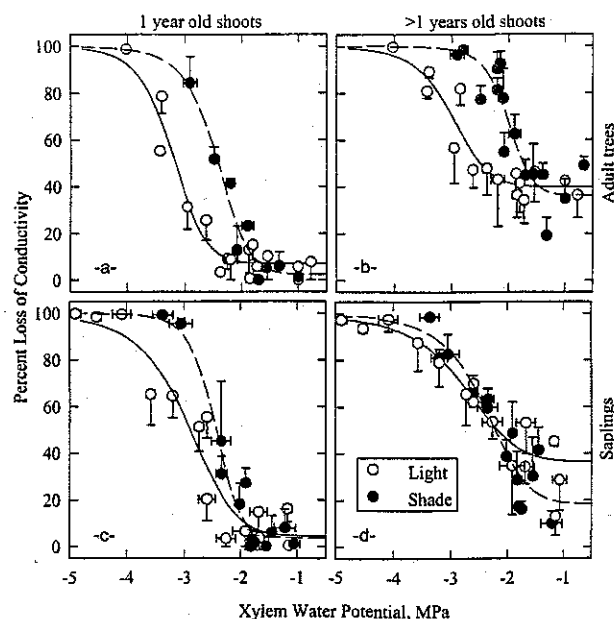


Figure 1. Vulnerability curves of *Fagus sylvatica* shoot internodes acclimated to shade- (closed circles) or full-light (open circles) conditions. Internodes were taken from current year (left, a and c) and previous years shoots (right, b and d) on adult trees (upper a and b) and potted saplings (lower c and d). Error bars represent one standard deviation ($n = 4$ for x, $n = 4-8$ for y). Solid and dashed lines are logistic regressions for light and shade treatments, respectively. In all treatments, full-light condition was associated with lower vulnerability to cavitation.

DISCUSSION

In this study we showed that the irradiance level received during growth had strong impacts on the xylem vulnerability to water-stress-induced embolism in *Fagus sylvatica*. Branches developed under shaded conditions were more vulnerable than sun-exposed ones. These patterns were reproduced experimentally by growing saplings under two different light regimes. However, saplings acclimated to full irradiance levels were more vulnerable than branches from adult trees. These saplings also exhibited lower leaf LMA values so we do not know if these patterns were age-related or due to differences in growth conditions between 1993 and 1994.

Differences in xylem vulnerability were correlated with the differences in Ψ_{leaf} and Ψ_{xylem} measured at midday during sunny days for the two types of adult branches. Ψ values were higher in the shade because the air evaporative demand, and thus transpiration rates, were much lower. The most negative Ψ_{leaf} values were very close to the Ψ_{10P} values for both shaded and full-light branches. However, it did not signify that xylem conduits were operating close to their point of dysfunction because Ψ_{xylem} was much higher than Ψ_{leaf} . This result occurred because, in *Fagus* (Tyree & Cheung 1977; Cochard & Lemoine, unpublished) and other species (Tyree *et al.* 1993b), most of the branch resistance to the sap pathway is extra-vascular and located in the leaf blades. Under adequate water availability, most of

Table 2. Xylem vulnerability to embolism. Logistic functions (see Eqn 2 in the text) were fitted to experimental P versus xylem water potential (Ψ_{xylem}) curves. Parameters of the functions were: (1) the native state percentage loss of conductivity (P_0), (2) Ψ_{xylem} for 50% increase of P above P_0 (Ψ_{50P}) and (3) s , a slope parameter. Ψ_{xylem} below which P increased 10% above P_0 (Ψ_{10P}), was then computed as a theoretical value for catastrophic xylem dysfunction. We distinguished 1-year-old shoots from older shoots because P_0 values were very different. Values are given $\pm$ SE. Data having a letter in common are not significantly different at $P = 0.01$

	Mature trees				Saplings			
	1-year-old		> 1-year-old		1-year-old		> 1-year-old	
	Light	Shade	Light	Shade	Light	Shade	Light	Shade
P_0	$7.60 \pm 2.45b$	$2.36 \pm 4.9b$	$39.80 \pm 3.1a$	$36.30 \pm 5.18ac$	$4.57 \pm 5.36b$	$3.70 \pm 3.45b$	$36.50 \pm 4.24a$	$18.50 \pm 8.8bc$
Ψ_{50P}	$-3.22 \pm 0.07a$	$-2.43 \pm 0.07df$	$-2.99 \pm 0.1ab$	$-2.00 \pm 0.08h$	$-2.92 \pm 0.12bc$	$-2.45 \pm 0.06de$	$-2.74 \pm 0.13cde$	$-2.38 \pm 0.15efg$
s	$-10.74 \pm 2.22a$	$-8.22 \pm 0.92ac$	$-8.89 \pm 2.55ac$	$-9.16 \pm 3.40ac$	$-6.67 \pm 1.68ac$	$-10.66 \pm 2.73a$	$-4.66 \pm 1.25bc$	$-6.01 \pm 1.77ac$
Ψ_{10P}	-2.64	-1.86	-2.49	-1.67	-2.12	-2.00	-2.03	-1.72

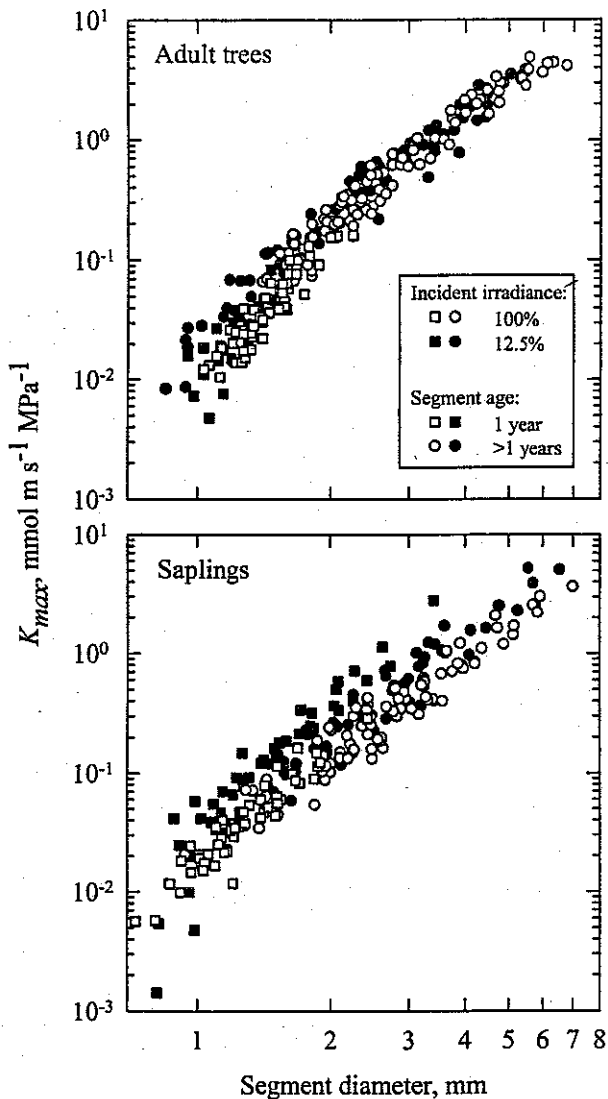


Figure 2. Xylem hydraulic conductivity (K_{max} , $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) versus segment diameter (bark excluded). Xylem segments, 2–3 cm long, were excised from current year (squares) and previous year (circles) shoot internodes of adult branches (upper) and saplings (lower) grown in full light (open symbols) or shade (closed symbols). Note that scales are logarithmic. For a given stem diameter, saplings acclimated to shaded conditions exhibited higher K_{max} but shade- and light-grown branches on mature trees did not differ.

the leaf water potential drop will then be in the leaf blade itself. However, when soil resistances are high and transpiration rates low because of a soil drought, Ψ_{leaf} may match Ψ_{xylem} more closely and Ψ_{xylem} is more likely to approach Ψ_{10P} (Cochard *et al.* 1996a; Lu *et al.* 1996).

Our results suggest that within a crown, branch xylem vulnerability correlates with branch leaf transpiration rates and prevailing xylem water potentials. We were surprised to find comparable and high g_s and E -values (and stomatal densities, data not shown) for saplings acclimated to shade or light because these parameters were very different for the branches of adult trees. However,

individual leaf and total branch leaf areas were much higher for shaded tree branches than saplings so that transpiration rate may not have been very different for branches versus saplings of comparable xylem areas. Schultz & Matthews (1993) suggest that in grapevine acclimated to low light, the xylem transport capacity was uncoupled from leaf area. This was the case only for adult *F. sylvatica* branches in this study, where shade grown branches exhibited lower K_i values. However, the xylem transport capacity was uncoupled to a lesser extent from water loss capacities because leaf E and g_s were greatly reduced in the shade. Uncoupling leaf area from leaf transpiration rate might be a strategy to maximize light interception and water use efficiency in the shade.

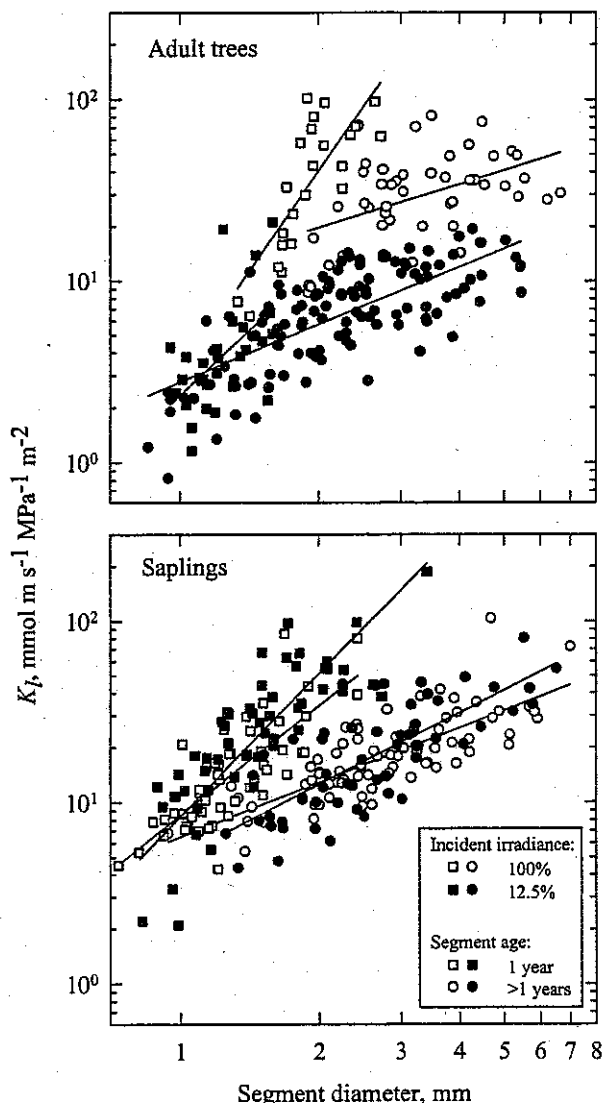


Figure 3. Xylem leaf specific hydraulic conductivity (K_i , $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-2}$) versus segment diameter for adult branches (upper) and saplings (lower). Same symbols as in Fig. 2. For a given stem diameter, adult branches acclimated to shaded conditions exhibited lower K_i values but shade- and light-grown saplings did not differ.

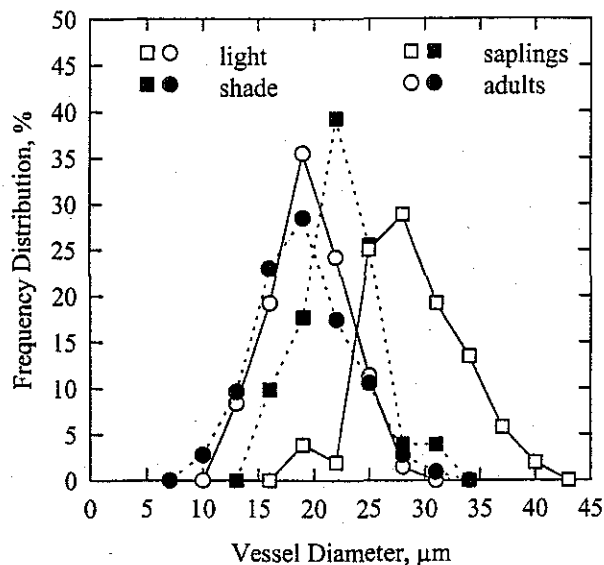


Figure 4. Frequency distribution of vessel diameters in xylem of 1-year-old shoots from shade and light branches. Higher xylem vulnerability in shade grown branches was not correlated with a difference in vessel size.

Low xylem vulnerability might be advantageous for full-light branches because they experience higher and more variable transpiration rates than shaded branches, which can result in lower Ψ_{leaf} and Ψ_{xylem} . The lower susceptibility to cavitation was not correlated with a decrease in xylem hydraulic efficiency (Fig. 5). There is no tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to embolism in *Fagus* branches acclimated to different light conditions. Tyree, Davis & Cochard (1994) came to the same conclusion when comparing the hydraulic properties of many woody species. A lower efficiency would have enhanced the water potential drop along the sap pathway which would have lessened the gain in cavitation resistance. A benefit associated with an increase in the vulnerability for shaded branches is less clear. However, because xylem conduits can acclimate to new environmental conditions probably only over the long-term (until new vessels are formed), we can predict that shade-grown branches or saplings suddenly exposed to full light (after forest thinning for instance) may experience xylem embolisms if transpiration rates are not efficiently regulated (Tognetti, Michelozzi & Borghetti 1994).

We know from other studies that, within a species, plants acclimated to different habitats may differ in their vulnerability. For instance, Alder *et al.* (1996) found that root xylem in *Acer grandidentatum* was more vulnerable for plants in a wetter site. However, vulnerability to drought-induced embolism of *Rhododendron maximum* was not affected by the light environment (Lipp & Nilsen 1997). Cochard *et al.* (1997) established that in *Fraxinus excelsior*, the leaf rachis from upper crown branches was more vulnerable in comparison with lower crown branches. In their study, the decrease in xylem vulnerability correlated with a decrease in Ψ_{xylem}

induced by higher xylem resistances in lower branches. Altogether, these results indicate that vulnerability to cavitation can exhibit a high degree of plasticity and can respond to light (present study), soil water availability (Alder *et al.* 1996) or vertical position in a crown (Cochard *et al.* 1997). These variations can actually be as large as between species or genotypes. From a methodological point of view, this suggests that, for comparisons of VCs of species or genotypes, plants must have experienced strictly similar ambient conditions during growth.

An important issue of this work is the mechanism by which xylem vulnerability acclimates to irradiance levels. The mechanism of water-stress-induced embolism has been largely documented (Sperry & Tyree 1988; Cochard, Cruiziat & Tyree 1992; Jarbeau, Ewers & Davis 1995) and, according to the current understanding of the phenomenon, differences in vulnerability originate from size differences in inter-conduits pit pores. This explains why xylem vulnerability was clearly not related to vessel size in this study and many others (see Tyree *et al.* (1994) for a review). However, the mechanism by

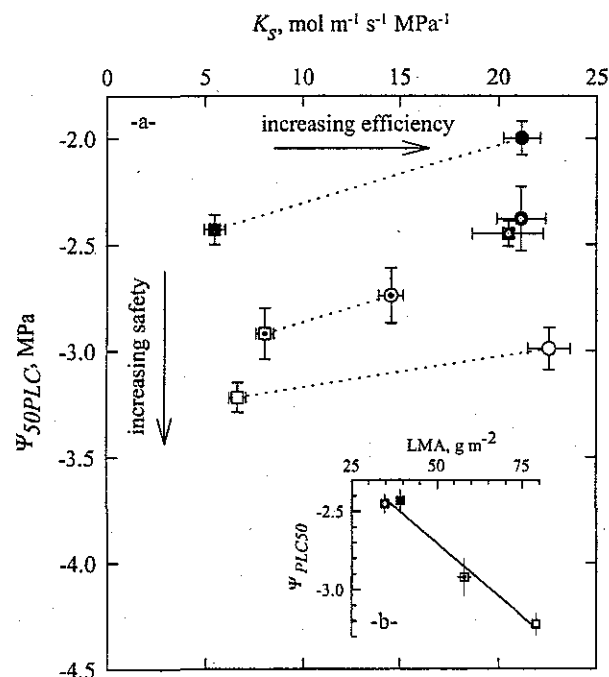


Figure 5. a, Xylem efficiency versus xylem safety in *Fagus*. Xylem hydraulic efficiency is estimated by the cross-section area specific hydraulic conductivity (K_s , $\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) and xylem safety by the water potential inducing 50% loss of conductivity ($\Psi_{50\text{PLC}}$, MPa). Closed symbols: shade; open symbols: light; dotted symbols: saplings; squares: 1-year-old shoots; circles: two- or more year-old shoots; Error bars represent one standard error. The increase in xylem efficiency was associated with a slight decrease in safety within a branch system (symbols linked by a dotted line) but there was no tradeoff of hydraulic efficiency for safety between shade- and light-acclimated branches. b, $\Psi_{50\text{PLC}}$ versus leaf mass per unit area (LMA, g m^{-2}) for 1-year-old shoots. Same symbols as in Fig. 5a. Xylem safety was increased for shoots with more xerophytic leaves.

which the light environment could induce microanatomical modifications in vessel walls remains to be explained. Because mature vessels and tracheids contain no cytoplasm, the pit pore dimensions are probably determined during conduit maturation. This suggests that when vessels differentiate during spring, the size of the pores in the pit membrane is already adapted to the Ψ_{xylem} the vessel will experience days or weeks after. It is well-known that light availability can affect plant growth through feedback mechanisms involving water transport or internal carbon balance (Kaufmann 1990). Shoot morphogenesis is also known to be changed by a modification in the far red : red ratio (Ritchie 1997). In the present study we found that under neutral shade (saplings) there were differences in the diameter distribution of vessels, whereas under natural shade and thus altered far red : red ratio there were no differences. So the possibility exists that light quality or quantity may have an effect on pit membrane structure.

In conclusion, our study suggests that xylem conduits of *Fagus sylvatica* grown under different light conditions are functionally adapted to contrasted xylem water potentials and transpiration rates. The high plasticity we found in *Fagus* correlates with its shade tolerance and its ability to maintain living branches in different light climates. We believe that these findings represent a new step in the understanding of tree-water relations. Studies on plant cavitation have already revealed that xylem dysfunction was a critical phenomenon and plant water loss must adjust to plant water transport vulnerability (Jones & Sutherland 1991; Cochard *et al.* 1996a). We now have evidence for an adaptation of xylem vulnerability to changing water loss intensity. The change in vulnerability with growing conditions might be an important parameter to consider in order to understand plant adaptation to its habitat.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank T. Améglio, P. Cruiziat, F. Ewers, A. Granier, R. Huc and two anonymous referees for helpful reviews of the manuscript. We are grateful to J.C. Hervé for assistance with the statistics.

REFERENCES

- Alder N.N., Sperry J.S. & Pockman W.T. (1996) Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia* **105**, 293–301.
- Aussenac G. & Ducrey M. (1977) Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de la France. 1. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. *Annales Des Sciences Forestières* **34**, 265–284.
- Borghetti M., Leonardi S., Raschi A., Snyderman D. & Tognetti R. (1993) Ecotypic variation of xylem embolism, phenological traits, growth parameters and allozyme characteristics in *Fagus sylvatica*. *Functional Ecology* **7**, 713–720.
- Cochard H. (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology* **11**, 73–83.
- Cochard H., Bréda N. & Granier A. (1996a) Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation: evidence for stomatal control of embolism? *Annales Des Sciences Forestières* **53**, 197–206.
- Cochard H., Ridolfi M. & Dreyer E. (1996b) Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar. 2. Hydraulic properties and xylem embolism. *New Phytologist* **134**, 455–461.
- Cochard H., Cruiziat 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., Bréda N., Granier A. & Aussenac G. (1991) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*). *Annales Des Sciences Forestières* **49**, 225–233.
- Cochard H., Peiffer M., Le Gall M. & Granier A. (1997) Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L. impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany* **48**, 655–663.
- 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.
- Jackson G.E., Irvine J. & Grace J. (1995) Xylem cavitation in two mature Scots pine forests growing in a wet and a dry area of Britain. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1411–1418.
- Jarbeau J.A., Ewers F.W. & Davis S.D. (1995) The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant, Cell and Environment* **18**, 189–196.
- Jones H.G. & Sutherland R.A. (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment* **14**, 607–612.
- Kaufmann M.R. (1990) Ecophysiological processes affecting tree growth: water relationships. In *Process Modelling of Forest Growth* (ed. R. Dixon) pp. 64–76. Timber Press, Portland.
- Lipp C.C. & Nilsen E.T. (1997) The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought. *Plant, Cell and Environment* **20**, 1264–1272.
- Lu P., Biron P., Granier A. & Cochard H. (1996) Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. *Annales Des Sciences Forestières* **53**, 113–121.
- Neufeld H.S., Grantz D.A., Meinzer F.C., Goldstein G., Crisosto G.M. & Crisosto C. (1992) Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology* **100**, 1020–1028.
- Ritchie G.A. (1997) Evidence for red: far red signaling and photomorphogenic growth response in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology* **17**, 161–168.
- Schultz H.R. & Matthews M.A. (1993) Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.) – evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta* **190**, 393–406.
- Sperry J.S. & Saliendra N.Z. (1994) Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment* **17**, 1233–1241.
- Sperry J.S. & Tyree M.T. (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* **88**, 581–587.
- Sperry J.S., Donnelly J.R. & Tyree M.T. (1988a) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* **11**, 35–40.
- Sperry J.S., Tyree M.T. & Donnelly J.R. (1988b) Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Plant Physiology* **74**, 276–283.

- Tognetti R., Michelozzi M. & Borghetti M. (1994) Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. *Tree Physiology* **14**, 751–758.
- Tyree M.T. & Cheung Y.N.S. (1977) Resistance to water flow in *Fagus grandifolia* leaves. *Canadian Journal of Botany* **55**, 2591–2599.
- Tyree M.T. & Dixon M.A. (1983) Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.? Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. *Plant Physiology* **72**, 1094–1099.
- Tyree M.T. & Ewers F.W. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**, 345–360.
- Tyree M.T. & Sperry J.S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology* **88**, 574–580.
- Tyree M.T., Davis S.D. & Cochard H. (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *IAWA Journal* **15**, 335–360.]
- Tyree M.T., Cochard H., Cruiziat P., Sinclair B. & Ameglio T. (1993a) Drought-induced leaf shedding in walnut – evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment* **16**, 879–882.
- Tyree M.T., Sinclair B., Lu P. & Granier A. (1993b) Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Annales Des Sciences Forestières* **50**, 417–423.

Received 19 March 1998; received in revised form 25 July 1998; accepted for publication 25 July 1998

Damien LEMOINE, André GRANIER and Hervé COCHARD (Submitted)

Evidence for a stomatal control of embolism in *Fagus sylvatica* L.

Soumis à Trees.

Evidence for a stomatal control of embolism in *Fagus sylvatica* L.

Damien LEMOINE¹, Hervé COCHARD² and André GRANIER^{1*}.

Running Title : Stomatal control of embolism in *Fagus*

¹ INRA, Unité d'Ecophysiologie Forestière, 54280 Champenoux, France

² INRA-PIAF, Domaine de Crouël, 63039 Clermont-ferrand, France

*To whom correspondence and reprint requests should be addressed.

Abstract

The stomatal control of embolism in *Fagus sylvatica* L. was analysed in response to crown position and brutal changes of trunk hydraulic resistance. For that, on one beech tree we made deep cuts in the trunk to increase the resistance to water transfert. We followed leaf and xylem water potential and stomatal conductance during the stress at three levels within the tree. We characterised vulnerability to cavitation for branches taken from two levels of irradiance (sun exposed branches and shade ones). Some differences appear between shade and sun exposed branches. Stomatal conductances decreased rapidly when the leaf water potential fall, but earlier and faster in the shade branches. These results are well correlated with vulnerability to cavitation. Shade branches were more vulnerable than sun acclimated branches. Xylem water potential levels producing fifty percent loss of hydraulic conductivity were lower in sun exposed branches than in shade grown ones (-3.1 vs. -2.5 MPa on average). Xylem water potentials that induced stomatal closure were above the threshold-value inducing cavitation both for shade and sun exposed branches. We confirmed that vulnerability to cavitation in *Fagus sylvatica* acclimate to contrasting ambient light conditions, and we concluded that stomatal response occurred early and sufficiently fastly to protect xylem from dysfunction.

Key words: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Xylem embolism, Vulnerability, Stomatal regulation, Irradiance, Acclimation

Introduction

Xylem sap of plants is usually under tension during the growing season. Thus, water columns may be disrupted (cavitation) and become air-filled (embolised) when tensions increase to much during water stress (Zimmermann, 1983). There is ample evidence to indicate that cavitation induced by water stress or excessive transpiration are common events in vascular plants (Tyree and Sperry, 1988). A large stomatal opening that induces transpiration is a necessary consequence of the plant's need to maintain gas exchange in leaves for photosynthesis. To maintain a favorable water balance an efficient water flux is needed in the xylem to replace the water loss by the leaves from roots. Embolism causes a reduction in xylem transport and thus induces an imbalance on the plant water status. In trees, there is usually no embolism repair during the growing season (Sperry *et al.*, 1988a; Tyree *et al.*, 1994). Thus, water potential should not fall significantly below the threshold-value inducing cavitation: Ψ_{cav} . It has been suggested that stomata play an important role in limiting cavitation (Tyree and Ewers, 1991). Decrease of hydraulic conductance following embolism directly contributes to limit water fluxes through the stem (Schultz and Matthews, 1988) and induce stomatal closure that limits transpiration to avoid runaway embolism (Sperry, 1986 ; Meinzer et Grant, 1990 ; Sperry et Pockman, 1993). Sperry (1986) noticed an early limitation of embolism by stomatal closure in some species but sometimes stomatal regulation occurs after embolism is induced (Meinzer et Grant, 1990). But few experiments exhibit such a control. The vulnerability to cavitation of several woody species has been measured. Large differences were shown among tree species and within a given species due to environmental adaptation. Besides genetic and site induced variations, within trees has been poorly studied. Cochard *et al.* (1999) showed a relation between vulnerability to cavitation and irradiance in beech. Shade sapling presented a higher vulnerability than sun exposed ones. But these authors did not study effects of irradiance on stomatal

functioning. In this paper, we were interested to replace the observations made on potted saplings (Cochard et al., 1999) in forest environment and to observe irradiance impacts on stomatal behavior while hydraulic resistances increase. *Fagus* presents a strong vertical light gradient within the crown and could be a good model to explain impacts of light gradient in shade-tolerant species. Thus, for a given tree, branches are submitted to diverse microclimate conditions (light, vapour pressure deficit...) that might induce differences in xylem vulnerability and stomatal responses to water demand. In this experiment, we artificially induced water shortage in a beech tree growing under natural conditions. Concomitant variations in leaf water potential and stomatal conductance were studied in relation with vulnerability to cavitation.

Material and methods

Plant Material

Five 30 years old, *Fagus sylvatica* L. trees were chosen within the dominant trees in the State Forest of Hesse, in the eastern part of France (48°40' N, 7°05' E, elevation: 300 m). Leaf area index estimated from litter collection was close to 7.3. More details can be found in Granier *et al.* (2000). Trees were growing in a closed stand, with upper branches exposed to full sun light (= sun branches), lower ones heavily shaded by upper crown branches and surrounding trees (= shade branches) and with an intermediate part of the crown with intermediate characteristics (= medium branches).

Light measurement

We measured the fraction of incident irradiance into the crown with a line quantum sensor (LI-191SA, LiCor, Lincoln, Nebraska, USA). We measured irradiance during 3 days at 9 levels in the stand from the top canopy to the soil. Measurements were made by cloudy days to avoid shade projection on the quantum sensor. Thus, we calculated the fraction of

incident irradiance as the ratio between the irradiance measured at a given place and irradiance above canopy.

LSC measurement

The efficiency of branch xylem in conducting water was estimated by measuring the leaf specific conductivity (LSC, $\text{mmol.s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}.\text{m}^{-2}$). This parameter links the water potential gradient across a branch ($d\Psi$, MPa.m^{-1}) to the water flow (F , mmol.s^{-1}) through the branch: $d\Psi = F / \text{LSC}$. We used a high pressure flow meter (HPFM, Tyree *et al.*, 1993b; Tyree *et al.*, 1994; Tyree *et al.*, 1995) to measure the whole branch conductivity, K_{branch} . K_{branch} was estimated by applying a positive pressure, P (MPa), and forcing distilled water into the base of the branch. The water flow, F (mmol.s^{-1}), was measured when it became constant (steady state measurement) and K_{branch} was calculated as the ratio between F and P :

$$K = F / P$$

The LSC of the branch was calculated as the ratio between K_{branch} and the leaf area of the branch. So, K_{branch} and LSC were measured in 36 branches from three trees.

Vulnerability curves

Vulnerability curves (VCs) are plots of degree of xylem embolism versus Ψ_{xylem} that induced the embolism. They were constructed by dehydrating different excised branches to decreasing Ψ_{xylem} . Degrees of embolism were assessed as described by Sperry *et al.* (1988a) by measuring losses of hydraulic conductance caused by air blockages in xylem conduits of short (2-3 cm) shoot internodes. We established VCs for current-year shoot internodes. In July and August 1998, we collected branches from trees in the morning with a six meter long pruning pole, enclosed them in an black airtight plastic bag to reduce water loss through transpiration and brought them rapidly to the laboratory for hydraulic analysis. In the laboratory, the samples were dehydrated by pressurization (Cochard, 1992; Cochard *et al.*, 1992a; Cochard *et al.*, 1992b) until sap exudation

ceased for 30 to 45 mn, then enclosed for at least one hour in a black airtight plastic bag to stop transpiration and remove water potential gradients between leaves and xylem tissues. Xylem tension was then returned to zero by immersing the branches 30 minutes in tap water before hydraulic analysis. After rehydration, 15 shoot internodes were excised under water from current year growth units of each branch. The initial hydraulic conductivity K_{init} ($\text{mmol m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) was measured by forcing distilled water under 6 kPa pressure difference through each sample and measuring the resulting flow rate (mmol s^{-1}) with a five decimal place analytic balances connected to a computer. Air embolism was then removed by two successive 0.1 MPa water pressurization until the conductivity no longer increased (K_{max}). The percent loss of hydraulic conductivity (PLC) was then calculated as:

$$PLC = 100 (1 - K_{init} / K_{max})$$

The sigmoidal shape of a vulnerability curve, that plots percentage of vulnerability loss versus Ψ , can be characterized by two critical water potential values. We define Ψ_{cav} which is the water potential that induces a significant loss of hydraulic conductivity. Embolism rate in optimal conditions is about 5 to 10% and increases quickly from this point when decreasing Ψ_{xylem} . The second values is $\Psi_{50\%}$, which is the water potential that induces a loss of 50% of the maximal hydraulic conductivity.

Water potential and stomatal conductance

Leaf water potentials (Ψ_{leaf}) of two 30 years old trees were assessed with a portable pressure chamber (PMS, Corvallis, Oregon, USA) on 12 sunny days during 1998 summer directly from a scaffolding. Predawn leaf water potential was measured at 3h00 (solar time) *i.e.* one hour before sunrise. Measurements were made every 1h30 from 7h30 (*i.e.* after dew evaporation) to 19h30 (the sunset). Xylem water potentials (Ψ_{xylem}) were estimated by measuring the water potential of leaves that had been previously enclosed in an aluminum foil and a plastic bag early in the morning (Turner, 1981; Cochard *et al.*, 1999). At the same time, we measured stomatal conductance, g_s (mmol s^{-1}

$l\ m^{-2}$) with a portable porometer (Li-Cor 1600, Lincoln, Nebraska, USA). Leaf water potential and gs measurements were done on six leaves randomly taken from the three levels previously described.

Increase of the trunk hydraulic resistance

For five days we measured the water status of the trees (day 218 to 222). During this time, we checked that no soil water stress developed. Then, on day 223 deep cuts were made in the trunk of one tree to increase the trunk xylem hydraulic resistance. On day 229, we made another trunk cutting to increase the resistance even more. The experiment finished on day 231.

Xylem anatomy

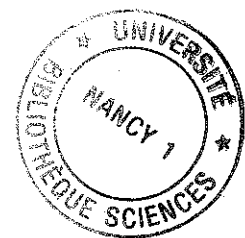
Vessel diameters and densities were measured for one-year-old twigs at two levels in the trees. Thin cross sections were made by hand with a fresh razor blade and observed with a light microscope (8x25). On each cross section we delimited four sectors between two radial rays and we measured all the vessels with a micrometric ocular (resolution one μm). For each vessel we noticed the minimum and maximum lumen diameters and we computed their geometrical means. Vessel densities were measured by counting all the vessels in the xylem zone delimited by two radial rays.

Results

Light measurement

Density of branches and leaves induced a strong decrease of irradiance from the top to the base of the crowns (see figure 1). Below the crowns there was only 10 to 15% of incident irradiance.

LSC pattern within the crown.



The LSC distribution within the crown can be described as a linear function of the height of the branch (see figure 1). Thus, the highest branches in the crown were three times more conductive per unit of leaf area than the lowest ones. As a consequence, a given transpiration rate would induce a larger water potential drop in the shade than in the sun exposed branches.

Vulnerability curves

Figure 2 presents vulnerability curves of one-year-old beech twigs taken from light and shade branches as described above. Significant differences occurred between the shade and sun twigs as well for Ψ_{cav} as for $\Psi_{50\%}$. Ψ_{cav} and $\Psi_{50\%}$ were -1.5 MPa and -2.25MPa, and -2.5MPa and -3.1MPa, for shade and sun exposed branches respectively. Shade branches displayed therefore a higher vulnerability to cavitation than sun branches.

Stomatal behavior during water stress.

Control trees presented a strong gradient of g_s and Ψ within the crown (see figure 3). Sun exposed branches exhibited higher g_s values and more negative Ψ values than intermediate and shade branches. All over the experiment, control trees remained constant Ψ and g_s values with small variations due to differences in mean air temperature (data not shown).

The time course of stomatal conductance and leaf water potential during tree dehydration is shown on figure 3a at three levels in the crown. During water stress and very quickly after the cuts, we observed a decrease of stomatal conductance (g_s). g_s was reduced very early in the shade branches while leaf water potential did not drop to very negative values. In the middle of the crown, g_s fall drastically one day after the cuts, but stabilized at one third of its initial value. The sun branches kept the highest g_s values, with a slower decrease. The second cut induced a more important effect and severely limited the water flux. As a result, Ψ dropped very quickly down to critical values (-4 MPa) in the whole. In this way, g_s was reduced to zero the very last day.

Figure 3b compares Ψ_{xylem} and Ψ_{leaf} , we can observe the evolution of the difference between Ψ_{xylem} and Ψ_{leaf} when Ψ decreased. When the leaves did not transpire (in the morning when Ψ was close to the predawn water potential, and during drought when stomata were closed), Ψ_{leaf} was very close to Ψ_{xylem} . Using figure 3b we can link up figure 3a and figure 4 which use Ψ_{leaf} and Ψ_{xylem} respectively. When Ψ_{leaf} reached down to almost -2,5 MPa, stomata were closed, Ψ_{leaf} and Ψ_{xylem} were very close.

In figure 4, we plotted the coevolution of PLC and g_s versus Ψ_{xylem} . The set point for stomatal closure and for cavitation induction were very close in the two types of twigs. A strong limitation of g_s occurred when Ψ was close to Ψ_{cav} both for light and shade branches. Reduction is more drastic for sun than shade branches.

Xylem anatomy

Sun exposed and shade branches presented significant differences in mean vessel diameter, with wider vessels in light twigs (table 1). We could notice significant differences between short and long twigs for light and shade branches too (*i.e.* long twigs had wider vessels). These differences in conduit diameter were correlated with an increase in vessel density. Long light twigs presented the greater vessel density. We could not observe significant density differences between short twigs in relation to irradiance.

Discussion

We found a large within crown gradient of hydraulic properties. Sun exposed branches presented higher LSC than shade branches (see figure 1). This gradient is linked to microclimate acclimation (irradiance, see figure 1) and vulnerability gradient. Difference in vulnerability is quite high between sun exposed and shade branches (almost 0.8 MPa). Studies on potted sapling exposed to different irradiance presented the same vulnerability

gradient between sun exposed saplings and shade ones (Cochard, 1999; unpublished data).

When water stress increased, our measurements indicated that stomata closed before excessive embolism occurred. Sperry *et al.* (1993) suggested that stomata were responding to a threshold leaf water potential coincident with the upper end of the cavitation range. In our case, g_s was reduced before Ψ reached Ψ_{cav} (see figure 4). The direct response of stomata to changes of humidity (vpd, Ψ) is well documented (Lange *et al.*, 1971; Schulze, 1986). Such a control loop is advantageous because it allows an early limitation of water loss.

Hydraulic conductance in the soil and at the soil root interface is reduced by soil water depletion (Nobel and Cui, 1992). If there is no efficient stomatal limitation of water losses, water potential drops to critical values and significant embolism develop. When Ψ drops below a threshold value (Ψ_{cav}) depending of the porosity of the bordered pit membranes, embolism increases rapidly (Sperry and Tyree, 1988; Cochard *et al.*, 1992; Jarbeau *et al.*, 1995). It is usually shown for trees that during sunny days Ψ values reached very close to critical values inducing embolism. Stomatal regulation allows the trees to maintain Ψ above Ψ_{cav} (Lu *et al.*, 1996; Cochard *et al.*, 1996).

This experiment was not designed to show really water relation in beech under natural drought because water stress induced by cuts develops more rapidly than natural one.

Hydraulic mechanisms allow to avoid embolism development; (1) decrease of the vulnerability to cavitation (increase xylem safety by limiting the pit pore membrane size), (2) increase xylem efficiency (higher LSC) resulting in less negative water potential; (3) hydraulic segmentation which confines embolism development to the peripheral parts of the tree (petioles) and maintaining xylem integrity in the shoots.

In Beech, we showed large differences in water stress responses with different embolism development depending on the position in the crown. So, sun branches presented a better resistance to water stress than the shade ones. They maintained g_s to very negative Ψ values very close to Ψ_{cav} . These physiological differences convey

hydraulic differences between the two kind of branches. Cochard *et al.* (1999) reported strong differences in vulnerability to cavitation for adult trees and potted saplings acclimated to various light conditions. Higher the irradiance, lower the vulnerability was. In our experiment, we observed the same results with a lower vulnerability for the sun branches (figure 2). This difference was increased with higher LSC values. Thus, beech sun exposed branches present an efficient acclimation to limit embolism development. This acclimation is efficient both under good water supply conditions (during high climatic water demand and high irradiance, table 2) and during water stress when xylem tensions increase drastically following the limitation of the soil water supply. Acclimation of sun branches allows them a late maintaining of g_s during water stress, and gas exchange to very negative Ψ values (see figure 3).

The differences in vulnerability to embolism between shade branches and sun branches could not be explained by anatomical differences (table 1). According to a comparative study with ring porous, diffuse-porous and conifer species, conduit volume does not correlate with vulnerability to embolism caused by water stress (Sperry and Sullivan, 1992). It seems that size of pores in the cell wall is the most important anatomical feature regarding drought-induced embolism (Zimmermann, 1983; Sperry and Sullivan, 1992). But pit pore diameter is both difficult to measure and to have a good statistical distribution (Ewers and Cruiziat, 1990). It seems that pore size is adapted to the water tensions induced during stem ontogeny. Sun branches submitted to higher tensions than shade ones during previous years and growth phases adapt pore size during their ontogenesis. Sun branches are more water efficient and less vulnerable to xylem embolism than the shadest one. This difference can compensate a higher place in the tree (Zimmermann, 1978). A higher place with a higher climatic water demand needs an efficient water transport to sustain water losses. Microclimat analysis within the crown (table 2) show big differences between light and shade conditions with a very low v_{pd} that induces low transpiration in the shade part. Thus, sun exposed branches are able to sustain a high

climatic water demand and able to resist to water deficit by maintaining xylem integrity with a weak vulnerability and an efficient stomatal response.

Vulnerability curves made on petioles (data not shown) did not reveal significant differences with shoot measurement. No significant hydraulic segmentation was observed in beech. Hydraulic segmentation does not achieve a gradient of vulnerability. At the end of the experimentation, when leaves were drying, shoots were totally embolised. Tyree *et al.* (1993a) showed a higher vulnerability of walnut petioles than of stems that can very efficiently prevent any embolism to shoot by shedding its leaves (data not shown). Cochard *et al.* (1996) showed that for *Populus*, embolism developed concurrently in the petioles and the internodes because there is no efficient hydraulic segmentation.

During water stress, when Ψ decreases, branches of a tree present different Ψ values depending on their position in the crown. Shade branches dropped to Ψ_{cav} for Ψ values less negative than sun branches. They needed an earlier stomatal regulation than the light ones. When we compare the g_s values evolution when the stress increased we notice that shade branches closed very quickly the stomata when Ψ values approached Ψ_{cav} . Whereas sun branches (and medium branches) keep higher g_s values for more negative Ψ values. When we compare g_s evolution and embolism development (see figure 4), g_s values decreased drastically for Ψ values close to Ψ_{cav} for the two kind of branches. Shade and sun branches presented an early stomatal regulation during drying and stomatal closure prevented Ψ from dropping below the point of xylem dysfunction.

In conclusion, embolism remained low in *Fagus*, (less than 20% at the end of summer, data unpublished) even though water potentials often approached Ψ_{cav} . Stomatal control of xylem embolism (Jones and Sutherland, 1991) is particularly important in trees that can not reverse embolism during growing season. Stomatal response must occur early and sufficiently fastly to protect xylem from dysfunction.

Our results on beech could be extrapolate to another shade-tolerant species (as fir) that present strong gradient of irradiance with branches subjected to different light condition.

Acknowledgements

D.L. was supported by a grant of the french ministry for higher education and research.

This study was partly supported by an ONF- INRA contract.

Table 1: mean vessel diameter and vessel density of twigs grown under different light regimes. (Data having a letter in common are not significantly different: $p=0.01$)

	mean vessel diameter, μm	vessel density. vessel/ mm^2
long twig (sun)	30.11 ± 4.15 a	1350 ± 35 a
short twig (sun)	26.19 ± 4.73 b	730 ± 34 c
long twig (shade)	24.06 ± 2.58 b	946 ± 39 b
short twig (shade)	21.69 ± 1.89 c	698 ± 30 c

Table 2: mean values of vapor deficit pressure (VPD) and photosynthetically active radiation (PAR) during the experiment near the sun and the shade branches

	VPD, hPa	PAR, $\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$
sun branches	2.130 ± 0.312	1850 ± 50
shade branches	1.393 ± 0.337	255 ± 55

References

- Cochard H (1992) Vulnerability to several conifers to air embolism. *Tree Physiol* 11:73-83
- Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussenac G (1992a) Vulnerability to air embolism of three european oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L.). *Ann Sci For* 49:225-233
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992b) Use positive pressures to establish Vulnerability curves. *Plant Physiol* 100:205-209
- Cochard H, Lemoine D, Dreyer E (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell Environ* 22:101-108
- Ewers FW, Cruiziat P (1990) Measuring water transport and shortage. In *Technique and Approaches in Forest Trees Ecophysiology*. (Eds Lassoie JP and Hinckley TM). CRC Press Boca Raton Ann Arbor Boston 91-115
- Granier A, Ceschia E, Damesin C, Dufrêne E, Epron D, Gross P, Lebaube S, Le Dantec V, Le Goff N, Lemoine D, Lucot E, Ottorini JM, Pontailler JY, Saugier B (1999) Carbon balance of a young beech forest over a two year experiment. *Funct Ecol* submitted
- Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ* 14:607-612
- Lange OL, Lösch R, Schulze E-D, Kappen L (1971) Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100:76-86
- Meinzer FC, Grantz DA (1990) Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ* 13:383-388
- Nobel PS, Cui MY (1992) Hydraulic conductances of soil, the soil air gap, and the root-changes for desert succulents in drying soil. *J Ex Bot* 43:319-326

- Sperry J S (1986) Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiol* 80:110-116
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11:35-45
- Sperry J S, Pockman WT (1993) limitation of transpiration by hydraulic conductance and cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell Environ* 16:279-287
- Sperry JS, Sullivan JEM (1992) Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring porous, diffuse porous, and conifer species. *Plant Physiol* 100:605-613
- Schulze ED (1986) Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant physiology* 37:247-274
- Schultz HR, Matthews MA (1988) Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L *Plant Physiol* 88:718-724
- Tyree MT, Sperry JS (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiol* 88:574-580
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119:345-360
- Tyree MT, Cochard H, Cruiziat P, Sinclair B, Ameglio T (1993a) Drought-induced leaf shedding in walnut - evidence for vulnerability segmentation. *Plant Cell Environ* 16:879-882
- Tyree MT, Sinclair B, Lu P, Granier A (1993b) Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann Sci For* 50:417-423
- Tyree MT, Yang S, Cruiziat P, Sinclair B (1994) A maize-root dynamic model for water and solute transport. *Plant Physiol* 104:189-199
- Tyree MT, Patino S, Bennink J, Alexander J (1995) Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and the field. *J Ex Bot* 282:83-94

Zimmermann MH (1978) Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can J Bot* 56:2286-2295

Zimmermann MH(1983) Xylem structure and the ascent of sap. Springer-verlag, 143p

Caption of figures

Figure 1: Leaf Specific Conductivity (LSC) distribution and light interception in the crown of three beech trees (n=4 for LSC). Stars indicate where branches used for vulnerability curves were cut.

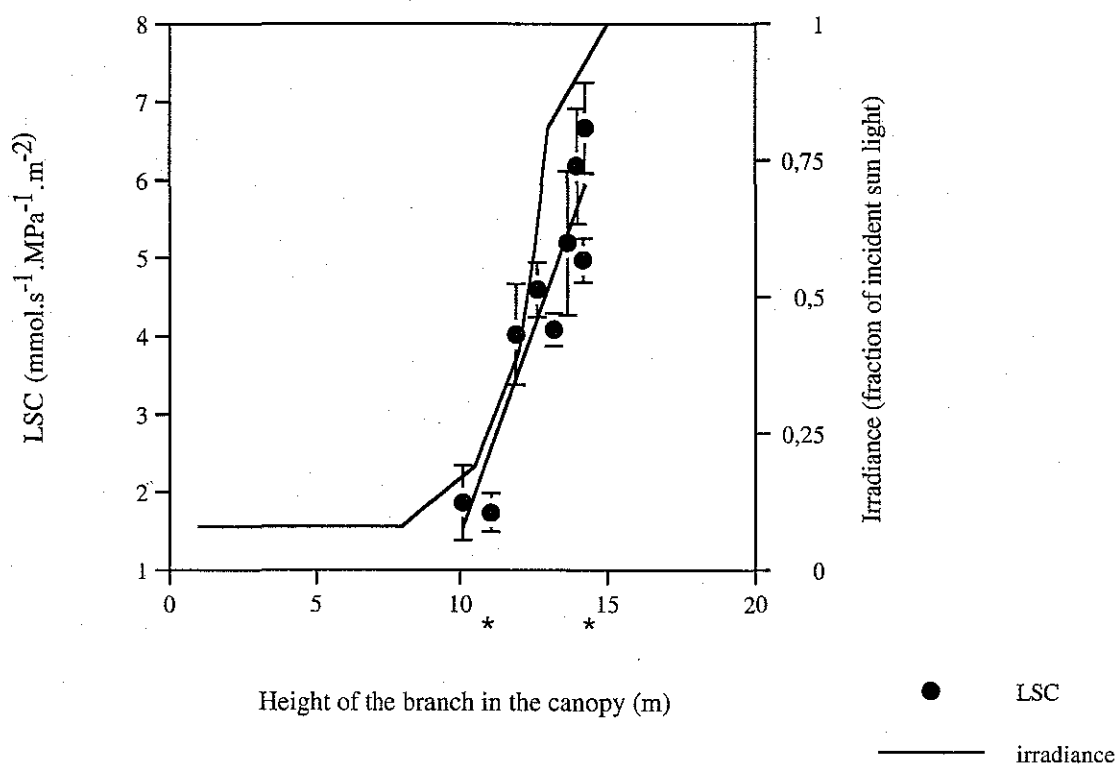
Figure 2: Percent loss of hydraulic conductivity as a function of the xylem water potential in one-year-old twigs of *Fagus sylvatica* harvested on sun exposed branches of the top of the canopy, or in shade branches from the base of the crown (n=15).

Figure 3: Time course of stomatal conductance (gs) and leaf water potential at three levels in the crown of *Fagus sylvatica* during water stress (a). The stars indicate the cuts in the trunk. Figure 3b plots the leaf water potential versus xylem water potential.

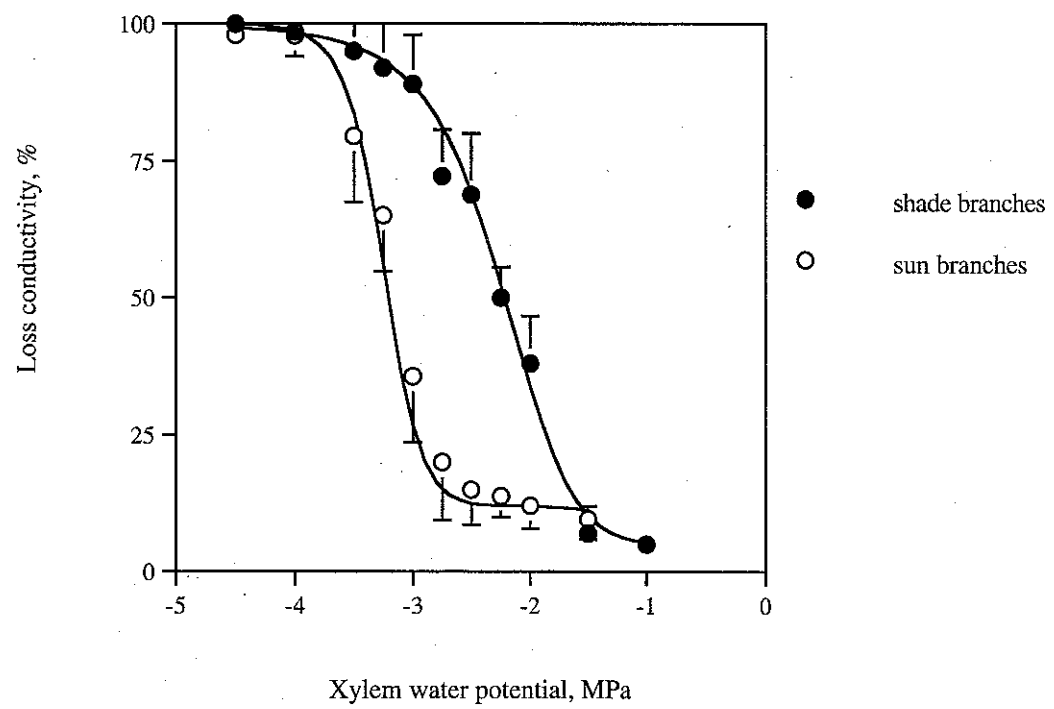
(n=6x3 for gs measurements and n=6 for water potential measurements)

Stars indicate days when cuttings were made.

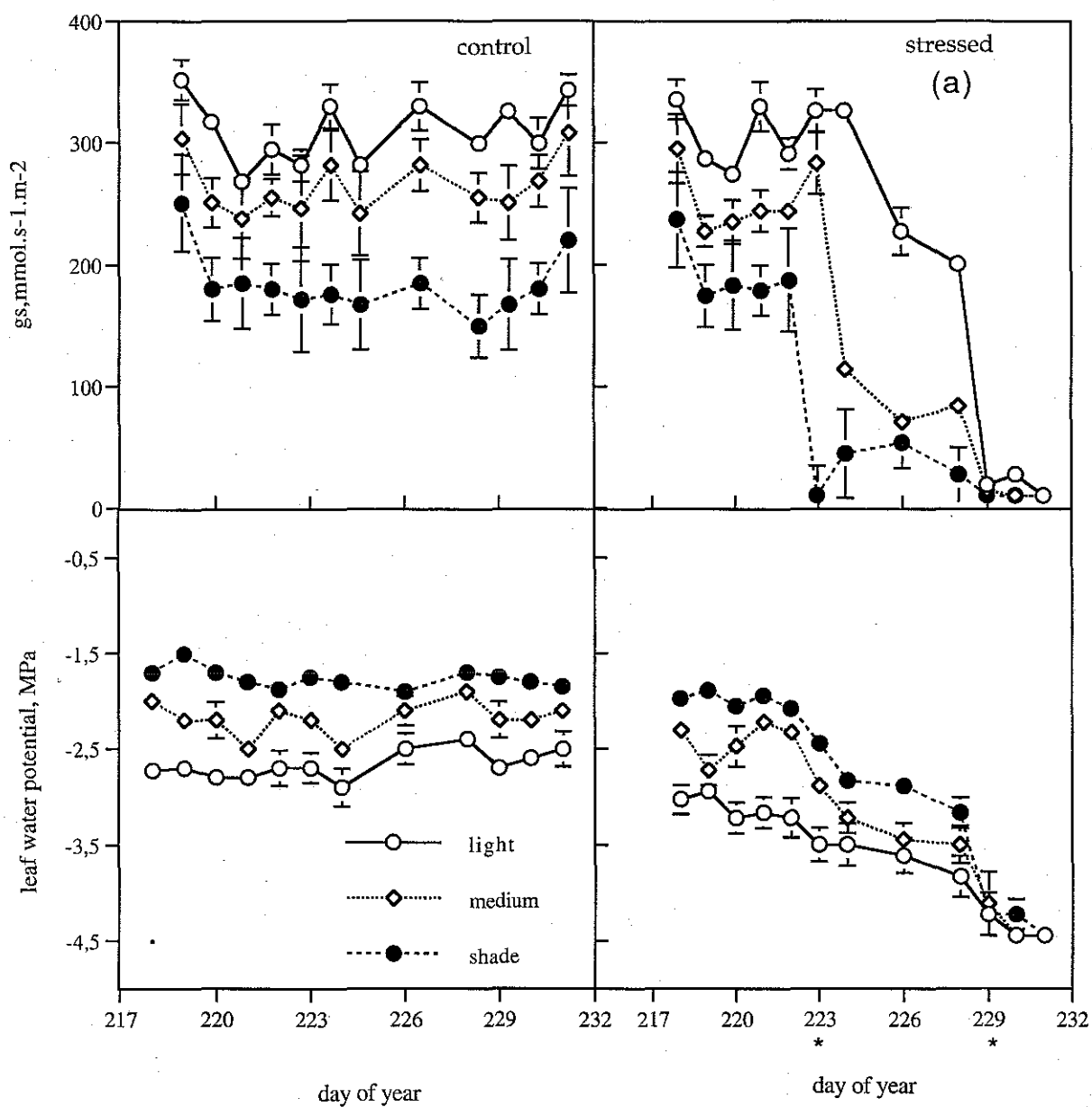
Figure 4: Evolution of stomatal conductance (gs) during xylem water potential decreasing. Dark line replaces PLC development (see figure 2).



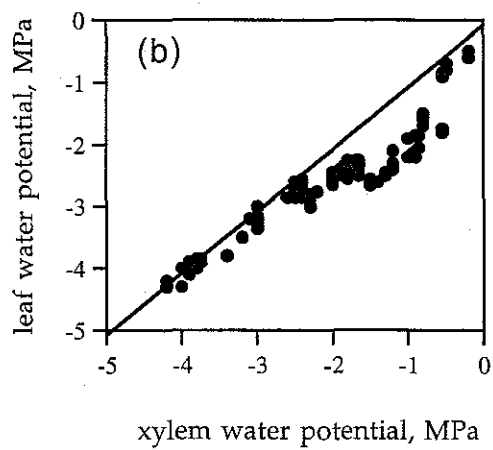
Lemoine *et al.* , Figure 1

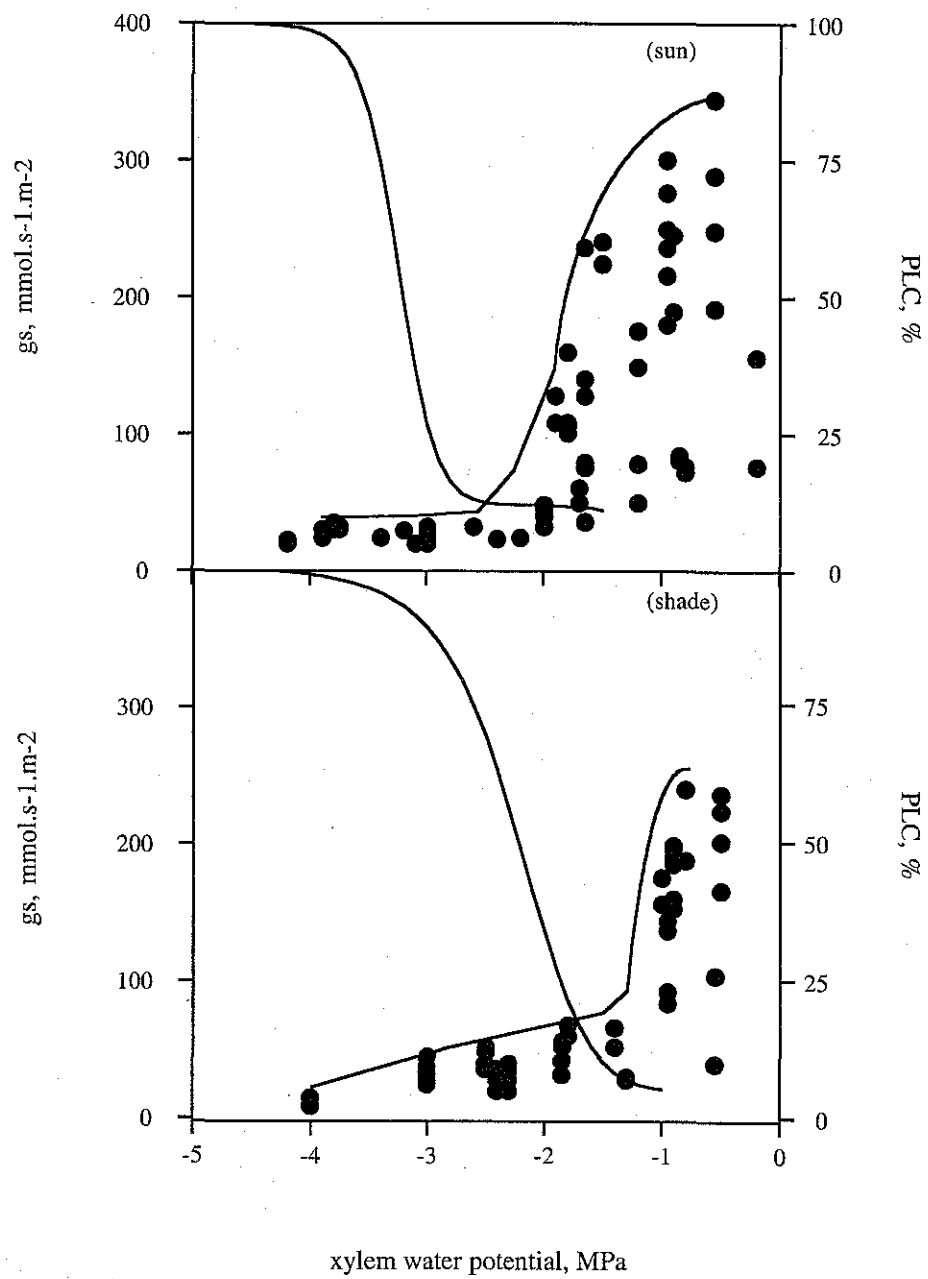


Lemoine *et al.*, Figure 2



Lemoine *et al.*, Figure 3a, b





Lemoine *et al.* , Figure 4

Damien LEMOINE, Sophie JACQUEMIN and André GRANIER, (*In prep.*)
Anatomical and hydraulic acclimation of xylem after clearing in a beech forest
(*Fagus sylvatica* L.).

Anatomical and hydraulic acclimation of xylem after thinning in a beech forest (*Fagus sylvatica* L).

Damien LEMOINE, Sophie JACQUEMIN and André GRANIER*

INRA, Unité d'Ecophysiologie Forestière, 54280 Champenoux, France

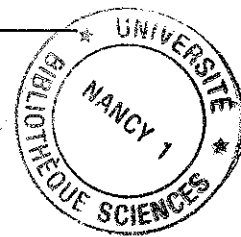
*To whom correspondence and reprint requests should be addressed.

Running Title : Xylem acclimation in beech

Abstract

Hydraulic acclimation of *Fagus sylvatica* L. was analysed in response to forest thinning. Few month after thinning, we followed leaf and xylem water potential and stomatal conductance of thinned branches compared to sun-exposed and shaded ones. We characterised vulnerability to cavitation for branches taken from these three canopy levels. We compared effect of thinning on xylem anatomy (mean vessel diameter, vessel density). Some differences appeared between thinned, shaded and sun-exposed branches. Thinned branches exhibited higher stomatal conductance and lower leaf water potential than the other ones. These results are well correlated with vulnerability to cavitation. Thinned branches were less vulnerable than shaded branches and mean vessel diameter and vessel density increased in thinned branches. These differences showed a partial hydraulic acclimation to climate changes. We confirmed that vulnerability to cavitation and xylem anatomy in *Fagus sylvatica* acclimate to contrasting ambient light conditions, and we concluded that hydraulic architecture acclimate sufficiently fast to protect xylem from dysfunction.

Key words: *Fagus sylvatica*, xylem embolism, vulnerability, stomatal regulation, xylem anatomy, thinning, light, acclimation



Introduction

Many species needs canopy gaps to have enough light to achieve their growth and reproduction (Canham, 1988). The formation of canopy gaps is important in the dynamics of old growth beech forests (Ohkubo *et al.*, 1996). However, gap formation represents a potentially stressful event to understory saplings or shaded branches. Measurements of irradiance in the understorey often are less than 5% of irradiance incident on the canopy and can increase very strongly when gap is formed or after thinning (Canham *et al.*, 1990). Radiation, temperature and VPD (vapor deficit pressure) are considerably higher in gaps than in understorey (Fetcher *et al.*, 1983; Sipe, 1990; Ellsworth and Reich, 1992; Mulkey and Pearcy, 1992). The greater input of energy can cause increases in leaf transpiration and in term a larger water potential gradient. Therefore, incidence of xylem embolism may increase, reducing water transfert to the leaves, and thus limit branch growth and productivity. Branches exposed to canopy gaps may increased transpiration without a rise in the water potential gradient by increasing hydraulic conductivity. The hydraulic conductivity of a stem increases with the fourth power of the radius of the conducting elements as described by the Hagen-Poiseuille law (Zimmerman, 1983). Changes in xylem anatomy, with increases in vessel diameter, are expected to have a strong impact on hydraulic conductivity; xylem acclimation is needed to avoid xylem dysfunction and branch death. Within the highly competitive environment of a recent thinning, the capacity to acclimate to a higher level of irradiance is beneficial. Acclimation is a process by wich physiological and morphological changes increase the ability for water transfer and growth in a new environmental regime (Naidu and Delucia, 1997).

In a temperate forest thinnings are made essentially during winter. When the growing season starts, branches are subjected to new a new microclimate. We were interested to analyse how branches acclimate few time after these changes (the first year after thinning) and if xylem structure could support them. Beech presents strong differences in branch morphology depending on light regime (Lemoine *et al.*, 1999). In the upper parts of the crown, branches are characterised by long internode in contrast with shaded branches where twigs are very short with very small growth units. Long and short beech twigs show large differences in their hydraulic structure that modified water relations at branch level (Lemoine, data unpublished). Changes in light regime should interact with branch morphology. Thus, we analysed both anatomical structure and ecophysiological

mechanisms that control water transfert in the soil plant continuum to observe possible changes only few month after light changes.

Material and methods

Plant Material

Five, 30 years old, *Fagus sylvatica* L. trees were chosen among the dominant ones in the State Forest of Hesse recently thinned (winter before measurements), in the eastern part of France (48°40' N, 7°05' E, elevation: 300 m). During winter 1998-1999, the stand was thinned, almost 25 % of the basal area were removed. Trees were growing in a closed stand, with upper branches exposed to full sun light (=sun-exposed branches), some lower ones were heavily shaded in 1998 by upper crown branches and surrounding trees (=shaded branches) and exposed directly to full sun after thinning in 1999 (=thinned branches).

Branch morphology

We analysed branch morphology by estimating the length of the twigs. We estimated the percentage of long and short twigs along the three kind of branches and the nature of the terminal twig (long or short). We classified long twigs as twigs with internodes longer than 5mm. Thus, 11 branches per level were analysed, all the lateral twigs were counted and measured to be classified as long or short twig.

Xylem anatomy

Vessel diameters and densities were measured in one-year-old twigs at two levels in the trees. In november 1998, just before thinning we cut sun-exposed and shaded twigs. In july 1999, we took twigs on thinned branches from the same place in the crown than the shaded ones in 1998 after xylem was lignified. Thin cross sections were made by hand with a fresh razor blade and observed with a light microscope (8x25). On each cross section we delimited four sectors between two radial rays and we measured all the vessels with a micrometric ocular (resolution one μm). For each vessel we noticed the minimum and maximum lumen diameters and we computed their geometrical means. Vessel densities were measured by counting all the vessels in the xylem zone delimited by two radial rays.

Water potential and stomatal conductance

Leaf water potentials (Ψ_{leaf}) of 30 years old trees were assessed with a portable pressure chamber (PMS, Corvallis, Oregon, USA) during 1999 summer directly from a scaffolding. Predawn leaf water potential was measured at 3h00 (solar time) *i.e.* one hour before sunrise. Measurements were made every 90 min from 7:30 AM TU (*i.e.* after dew evaporation) to 7:30 PM TU (the sunset). Xylem water potential (Ψ_{xylem}) was estimated by measuring the water potential of leaves that had been enclosed in an aluminum foil early in the morning (Cochard *et al.*, 1999). At the same time, we measured stomatal conductance, g_s ($\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) with a portable porometer (Li-Cor 1600, Lincoln, Nebraska, USA). This was done on six leaves randomly taken from the three branch types previously described.

Vulnerability curves

Vulnerability curves (VCs) are plots of degrees of xylem embolism versus Ψ_{xylem} that induced the embolism. They were constructed by dehydrating different excised branches to decreasing Ψ_{xylem} . Degrees of embolism was assessed as described by Sperry *et al.* (1988a) by measuring losses of hydraulic conductance caused by air blockages in xylem conduits of short (2-3 cm) shoot internodes. We established VCs for current-year shoot internodes. During July and August 1998, we collected branches from the mature trees in the morning with a six meters long pruning pole, enclosed them in a black airtight plastic bag to reduce water loss through transpiration and brought them rapidly to the laboratory for hydraulic analysis. In the laboratory, the samples were dehydrated by pressurization (Cochard, 1992; Cochard *et al.*, 1992a; Cochard *et al.*, 1992b) for 30 to 45 mn until sap exudation ceased, then enclosed for at least one hour in a black airtight plastic bag to stop transpiration and remove water potential gradients between leaves and xylem tissues. Ψ_{xylem} was then equal in absolute values to the air presurization. Xylem tension was then returned to zero by immersing the branches 30 minutes in tap water before hydraulic analysis. After rehydration, 15 shoot internodes were excised under water from current year growth units of each branch. The initial hydraulic conductivity K_{init} ($\text{mmol m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) was measured by forcing distilled water with six kPa pressure difference through each sample and measuring the resulting flow rate (mmol s^{-1}) with five decimal place analytic balances connected to a computer. Air embolism was then removed by two successive 0.1 MPa water pressurization until the conductivity no longer increased (K_{max}). The percent loss of hydraulic conductivity (PLC) was then calculated as:

$$PLC = 100 (1 - K_{init} / K_{max})$$

K_{max} values are indications of xylem efficiency. It allows us to correlate changes in xylem anatomy and efficiency to water transfert.

Results

Branch morphology

Morphology of branches grown in different parts of the crown showed large differences (figure 1). In all measured branches, the shortest internode on a long twig was 11 mm. Sun-exposed branche apices always developed long growth unit but shaded ones often presented short apice with very small internode (45 % of the total apical shoots). The thinned branches presented a transformation in their structure with a morphology intermediate between shaded and sun-exposed branches. These branches had longer apical shoots than shaded branches and 22% of the short apical shoots were transformed in long apical shoots. The result was a strong elongation of the thinned branches.

The lateral twig morphology depended very much on change in light regime. Sun-exposed branches exhibited very few short twigs as compared to shaded ones (15% versus 60%, figure 1). Thinning induced changes in the lateral twig morphology with a strong tendency to twig elongation, 33% of the short twigs developed into long twigs. Thinning induced very quickly strong changes in the branch morphology with a high tendancy in twigs elongation.

Xylem anatomy

Sun-exposed and shaded branches presented significant differences in mean vessel diameter, with wider vessels in sun-exposed twigs (table 1). We could notice significant differences between short and long twigs for sun-exposed and shaded branches too (*i.e.* long twigs had wider vessels). After thinning, vessels of shaded branches exposed to full sunlight increased very much in diameter. Short and long twigs at once exhibited diameter close to "sun-exposed" vessels. Vessels from short twigs presented the greatest increase in diameter.

These changes in conduit diameter were correlated with an increase of vessel density. Long thinned twigs presented an increase in vessel density. We could not observe significant density differences between short twigs in relation to irradiance.

Water potential and stomatal conductance

Results represent mean values of three sunny days. From sunrise to 3:30 PM TU, thinned branches had higher g_s values than sun-exposed and shaded branches (figure 2). Sun-exposed and shaded branches did not present significant differences during the morning and the beginning of the afternoon. g_s values kept stable all the first part of the afternoon until 3:30 PM TU when intense crown shade projection induced stomatal closure of the shaded and thinned leaves. Sun-exposed branches kept higher g_s values until sunset.

Leaf water potential dropped from sunrise to reach minimal values at 12 TU. Sun-exposed and thinned branches did not present significant differences until 3:30 PM TU when shade projection occurred, then Ψ of thinned branches increased slowly to reach "shaded" Ψ values in the evening. Shaded branches presented very low Ψ values all over the days.

Xylem water potential

Xylem water potential values were higher than leaf water potential (figure 3). This means there are strong hydraulic resistances limiting water transfert from xylem vessels to evaporative zones. Xylem water potential of thinned branches presented intermediate values between sun-exposed and shaded branches but very close to shaded ones (-0.8 vs -0.7 MPa), whereas they presented leaf water potential close to sun-exposed branches (-2.7 vs -2.8 MPa). Thus, thinned branches presented higher water potential drop (-1.9 MPa) than the other ones. There was no significant differences between water potential drop between leaves and xylem for sun-exposed and shaded branches (-1.3 MPa).

Vulnerability curves

Thinned branches showed an intermediate vulnerability between sun-exposed and shaded branches (figure 4). One year after thinning, the lower parts of the crown exposed to full light presented a decrease of their vulnerability to cavitation. We could notice some difference in the Ψ values inducing 50% of embolism ($Y_{50\%}$), $\Psi_{50\%}$ values were for shaded and sun-exposed branches -2.25MPa and -3.1MPa respectively and -2.5MPa for thinned branches. Differences between shaded and thinned branches were higher for low Ψ values (i.e. Ψ values below -2 MPa).

Hydraulic conductivity

The anatomical differences observed above induced changes in hydraulic conductivities. Thinned branches presented an increase of the vessels diameter that induced a rise in leaf

specific conductivity (see table 2). Values reached from 5.43 (shaded branches) to 9.56 $\text{mmol.s}^{-1}.\text{m.MPa}^{-1}$ after thinning, values very close to sun-exposed twigs (12.36 $\text{mmol.s}^{-1}.\text{m.MPa}^{-1}$).

Discussion

Our results showed that thinned branches were different from shaded branches both on a physiological and anatomical point of view. From the first year, we could observe changes due to irradiance modifications. However, thinned branches were different from sun-exposed branches, thus they were not totally acclimated to the new irradiance conditions. Leaf water potential of thinned branches reached values close to sun-exposed branches (see figure 1). Irradiance increase and an higher transpiration induced a strong diminution of leaf water potential values. To estimate water transfer efficiency between xylem and evaporative zones, we measured the water potential gradient between leaves and xylem. For the three kind of branches leaf water potential was 1.2-2 MPa lower than xylem ones (see figure 3). This result occurred because leaf is a zone with high hydraulic resistances that limit water transfer. Indeed, in a branch most of the hydraulic resistance to the sap pathway is extra-vascular and located in the leaf blades (Lemoine, unpublished data; Tyree and Cheung, 1977; Tyree *et al.*, 1993; Cochard *et al.*, 1997, Cochard *et al.*, 1999) and petioles presented a strong constriction to water flow (unpublished data). This hydraulic characteristic limits cavitation events to peripheral parts of the trees during water stress. When tensions increases during drought, water potential drops to lower values in the leaves than in lignified tissues. Petioles may embolise while water potential is still not critical yet in the shoots. The leaves dry and fall that strongly limit transpiration and water potential drops in the branch and in the trunk (Zimmerman, 1983). The water potential difference between xylem and leaves was equivalent in shaded and sun-exposed branches (1.3 MPa). For thinned branches this difference was higher (1.9 MPa). This difference convey a more important limitation to water transfer from xylem to the leaves for a same evaporative demand (sun-exposed and thinned branches). Thus xylem's structure did not permit to meet the evaporative demand. Hydraulic acclimation was not total, however higher g_s values in thinned branches showed that leaves were able to support high tensions ($\Psi_{\min} < -2.9$ MPa) and to conserve high g_s values all over the day. Leaves were perfectly acclimated to these new growth conditions whereas xylem needed more time to be balanced with environment.

To estimate xylem acclimation state, we measured vessel diameter and density for the different branches. Our results showed that vessel diameter and density increased after thinning both for long and short twigs. Vessel diameter increasing had to have a strong impact on hydraulic resistances (Hagen-Poiseuille law). We observed for thinned branches increase of LSC values (see table 2), but values did not reach "sun-exposed" values. This increase in xylem conductivity limited water potential gradient between xylem and leave but not totally as describe above (see figure 3).

Figure 4 shows that thinned branches were less vulnerable to cavitation than shaded branches but more than sun-exposed ones. Our results confirms that vulnerability to cavitation is correlated with irradiance. Cochard *et al.* (1999) observed on adult beech trees and on potted saplings that higher the irradiance, lower the vulnerability to cavitation is. Thus, growth and microclimatic conditions strongly influence hydraulic characteristics and xylem safety. In beech, shaded branches with lower diameter (see table 1) presented an higher vulnerability to cavitation (see figure 4). In beech vulnerability to cavitation is depending on vessel diameter. Wider the vessel, lower the xylem vulnerability to cavitation is. Nevertheless, it was demonstrate that xylem vulnerability is not directly correlated with conduits diameter, but is more depending on pit pore membrane diameter. Wider vessels had a higher probability to have big pit pores and so be more vulnerable to cavitation. But our results, in agree with Cochard *et al.* (1999), suggest that vulnerability depend on climat condition during growth. Vapor pressure deficit, temperature, irradiance during vessel differentiation may play an important part on pit pore structure formation. A full sun-exposed branches is submitted to high tensions all over the day so pit pore acclimate in consequence. Whereas a shaded branch develops in a more favorable environment (for water demand) pit pore differentiation will acclimat to this growth conditions. Branches integrate climatic parameters during growth, and develop structure balanced with environment. The environment changes in hydraulic conductivity observed for beech in this study may have important ecological implication for branch colonization and growth in canopy gaps. The increase in hydraulic conductivity and in xylem safety (decrease in vulnerability to cavitation) for beech in gaps may accelerate growth rate (see figure 1) by reducing hydraulic limitation to carbone assimilation (Maherali *et al.*, 1997). These benefits may contribute to the greater success of branches once a gap occurs.

Acknowledgements

D.L. was supported by a grant of the french ministry for higher education and research. This study was partly supported by an ONF- INRA contract.

References

- Canham CD. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps; *Ecology* 69: 786-795.
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runckel J.R., Spies T.A., White P.S., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree fall gaps in temperate and tropical forest. *Canadian Journal of Forest research* 20, 620-631.
- Cochard H., 1992. Vulnerability to several conifers to air embolism. *Tree Physiol* 11, 73-83.
- Cochard H., Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1992a. Vulnerability to air embolism of three european oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L.). *Ann. Sci. For.* 49, 225-233.
- Cochard H., Cruiziat P., Tyree M.T., 1992b. Use positive pressures to establish Vulnerability curves. *Plant Physiol.* 100, 205-209.
- Cochard H., Peiffer M., Le Gall M., Granier A., 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L. impacts on water relations. *Journal of Experimental botany* 48, 655-663.
- Cochard H., Lemoine D., Dreyer E., 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell and Environment* 22, 101-108.
- Hargrave K.R., Kolb K.J., Ewers F.W., Davis S.D., 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist* 126, 695-705
- Ellsworth D. S., Reich P. B. 1992. Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contrasting natural light and water regimes. *Tree Physiology* 10, 1-20.
- Fetcher N., strain B.R., Oberbauer S.F., 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology and water relation of seedlings of two species of tropical trees. *Ecologia* 58, 314-319.
- Maherali H., DeLucia E.D., Sipe T.W., 1997. Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Ecologia* 112, 472-480.
- Mulkey SS., Pearcy R. W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology* 6, 719-729.

- Naidu S.L., Delucia E.H., 1997. Physiological and morphological acclimation of shade late season canopy gap formation. *Plant Ecology* 138, 27-40.
- Ohkubo T., Tanimoto T., Peters R., 1996. Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Vegetatio* 124, 1-8.
- Sipe T.W., 1990. Gap partitioning among maples (*Acer*) in the forests of the central New England. Dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T., 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11, 35-45.
- Tyree M.T. & Cheung Y.N.S. (1977) Resistance to water flow in *Fagus grandifolia* leaves. *Canadian Journal of Botany* 55, 2591-2599.
- Tyree M.T., Cochard H., Cruiziat P., Sinclair B., Ameglio T., 1993a. Drought-induced leaf shedding in walnut - evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment* 16, 879-882.
- Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-verlag, 143p.

Caption of figures:

Figure 1: nature of the apical shoots (long or short) of sun-exposed, shaded and thinned branches (a) and distribution of long and short twigs along the branches (b). (n=11, letters indicate significant differences, $P < 0.01$).

Figure 2: mean stomatal conductance and leaf water potential values for sun-exposed, shaded and thinned branches during sunny days. Error bars indicate standard deviation (n=15 for g_s and n=9 for Ψ values).

Figure 3: differences between leaf and xylem water potential for sun-exposed, shaded and thinned beech branches during a sunny day. Error bars indicate standard deviation (n=15).

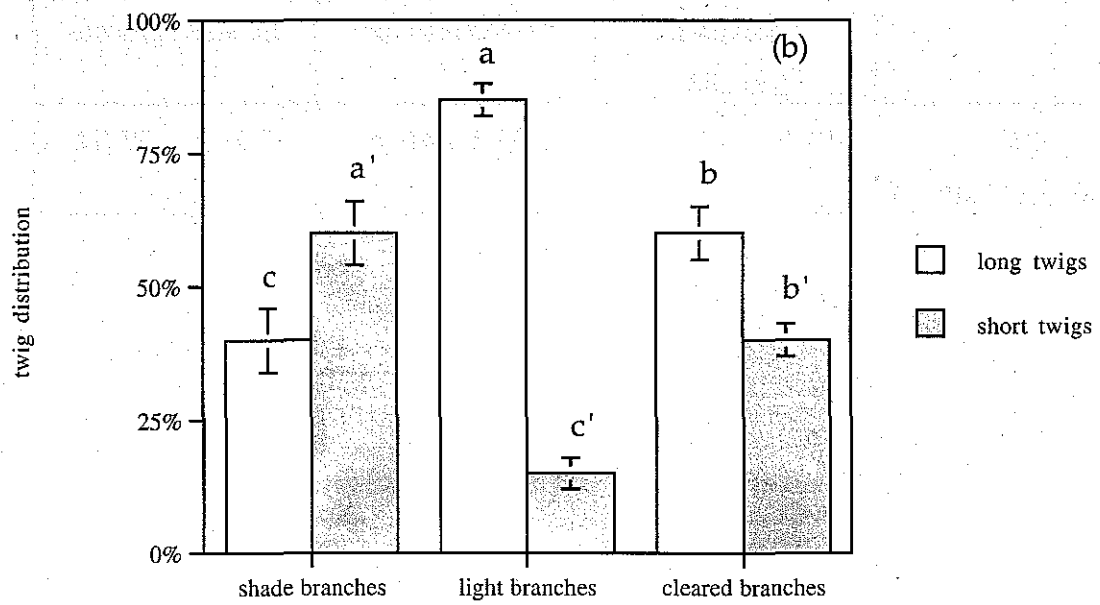
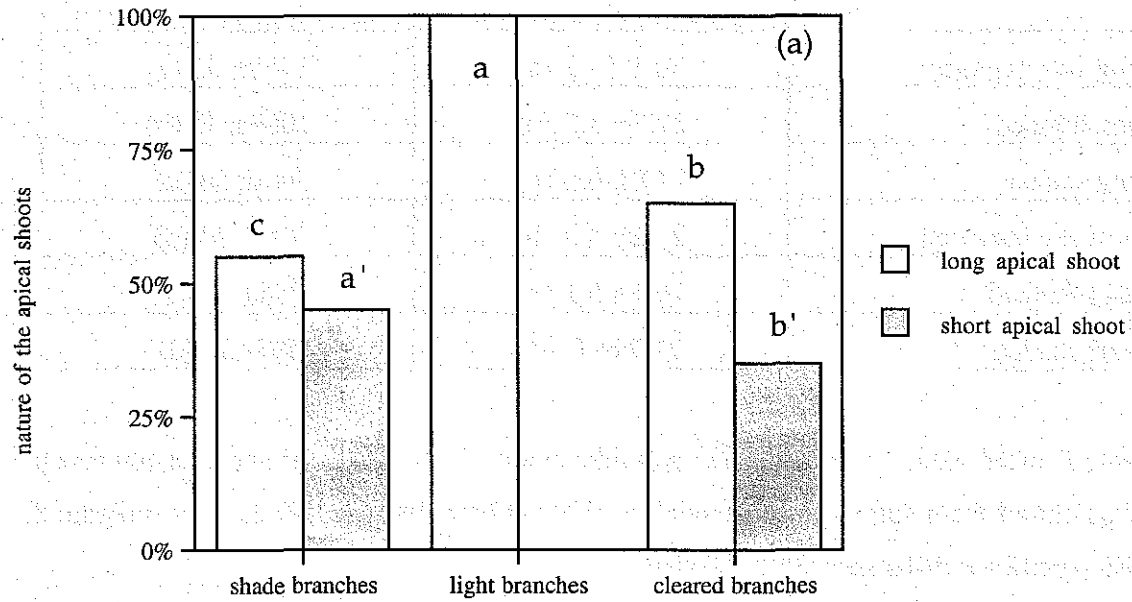
Figure 4: vulnerability curve of *Fagus sylvatica* internodes taken from current year shoots of thinned branches. The dashed line represents vulnerability curve of sun exposed branches and the upper line exhibits the vulnerability curve of shaded branches, (more details will be found in Lemoine *et al.*, 1999). Error bars represent standard deviation (n=16).

Table 1: thinning impact on xylem anatomy: vessel diameter and vessel density for long and short twig excised on sun-exposed, shaded and thinned branches. (n=40 for vessel diameter and n= 10 for density; letters indicate significant differences, $P < 0.01$)

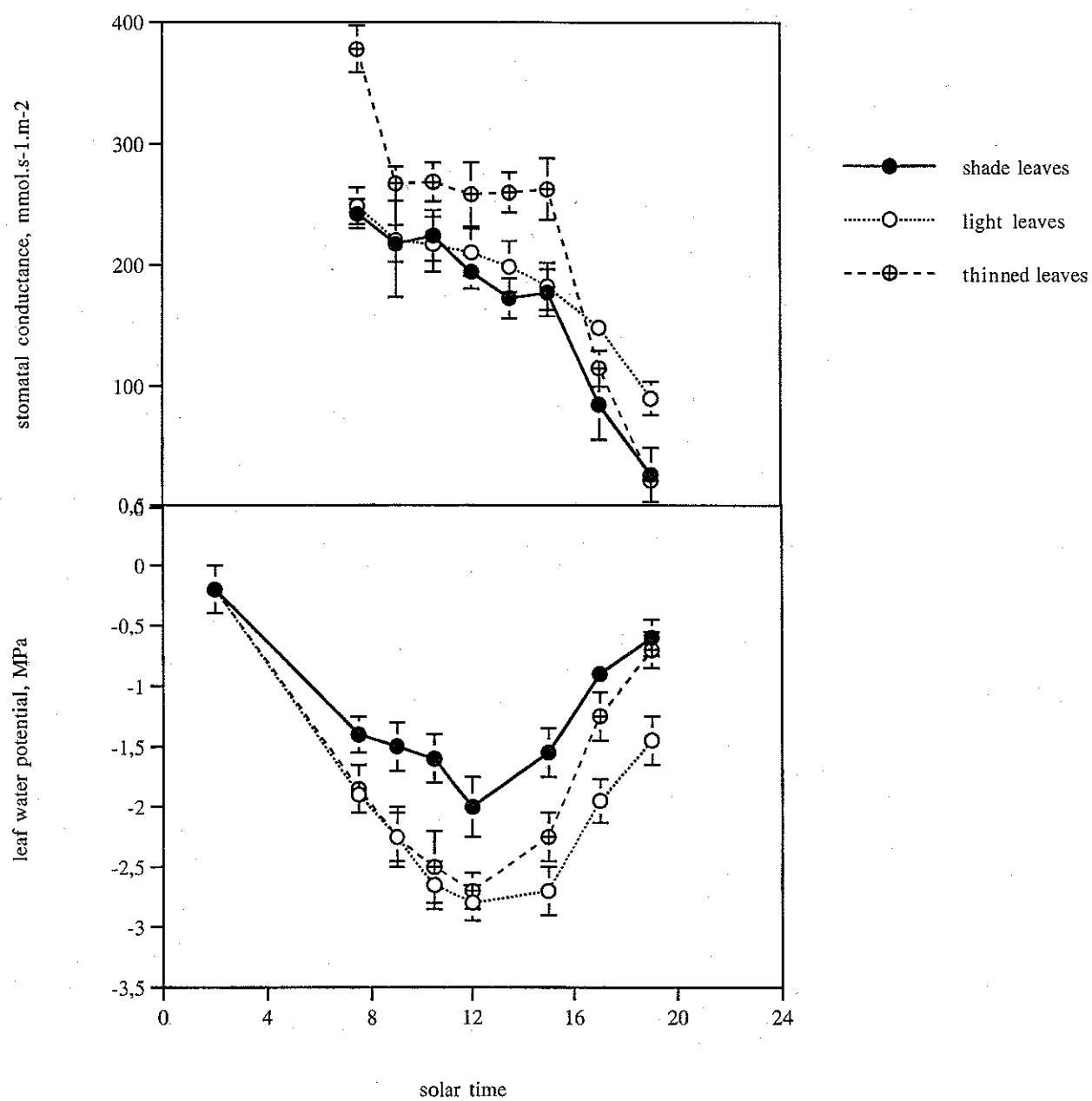
	mean vessel diameter (μm)	vessel density (vessel. mm^{-2})
long sun-exposed	30.1 $\pm$ 4.1 (a)	1350 $\pm$ 35 (a)
long thinned	27.2 $\pm$ 5.3 (b)	1009 $\pm$ 30 (b)
long shaded	24.0 $\pm$ 6.6 (c)	946 $\pm$ 36 (c)
short sun-exposed	26.2 $\pm$ 4.8 (b)	730 $\pm$ 34 (d)
short thinned	26.5 $\pm$ 5.2 (b)	748 $\pm$ 37 (d)
short shaded	21.7 $\pm$ 6.0 (d)	698 $\pm$ 38 (d)

Table 2: mean values of leaf specific hydraulic conductivity (LSC) for one-year-old beech twigs cutted from sun-exposed, shaded or thinned branches (n= 30). Letters indicate a 99% significant difference (PLSD Fisher)

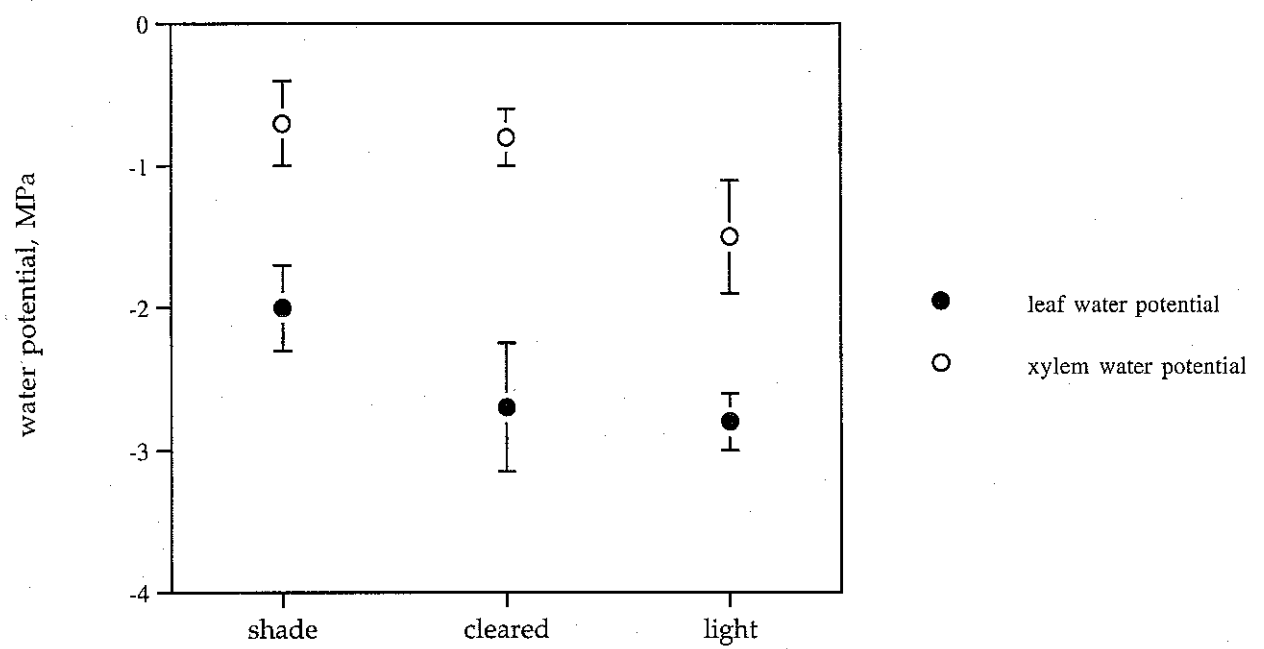
	sun-exposed branches	shaded branches	thinned branches
LSC ($\text{mmol.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$)	12.36 $\pm$ 1.52 (a)	5.43 $\pm$ 2.46 (c)	9.56 $\pm$ 1.07 (b)



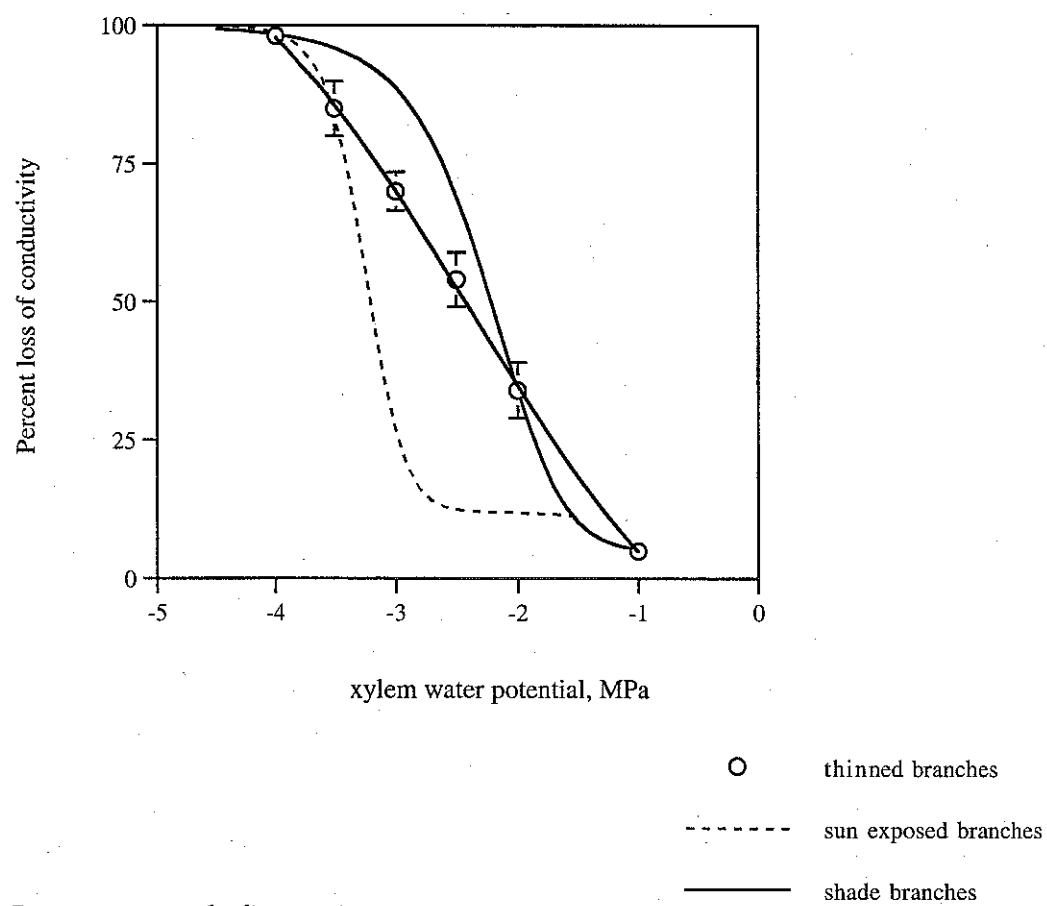
Lemoine *et al.*, figure 1



Lemoine *et al.*, figure 2



Lemoine *et al.*, figure 3



Lemoine *et al.*, figure 4

Fonctionnement hydrique du hêtre : architecture hydraulique et sensibilité à la cavitation

A l'aide d'un fluxmètre haute pression (HPFM), nous avons déterminé la répartition des résistances hydrauliques dans les houppiers de hêtre. Nous avons observé un gradient de résistance dans les houppiers avec les plus fortes résistances dans les branches d'ombre. Ce gradient est fortement corrélé avec l'éclairement reçu par les branches au cours de leur croissance. C'est la structure morphologique (rameaux courts et rameaux longs) et anatomique (diamètre et densité des vaisseaux) des branches modulées par l'éclairement qui induisent ce gradient. Ainsi, nous avons montré que la taille réduite des vaisseaux et l'empilement des noeuds dans les branches d'ombre augmentaient les résistances hydrauliques. L'architecture hydraulique est acclimatée aux conditions microclimatiques et permet de soutenir la demande évaporatoire en limitant les risques de dysfonctionnement (cavitation et embolie). Lorsqu'il y a modification des conditions de croissance (contrainte hydrique, modification de l'éclairement), nous avons montré que des mécanismes de régulation et d'acclimatation se mettent en place. La régulation stomatique permet une réponse rapide et à court terme en limitant fortement les flux d'eau, alors que des modifications anatomiques (modification de la taille des vaisseaux et de la densité) permettent à l'arbre de s'acclimater aux nouvelles conditions de croissance. Cependant le système conducteur du hêtre est une structure vulnérable. Au cours de l'année, nous avons observé des phases de développement de l'embolie. Chaque hiver, l'embolie se développe progressivement suite à l'alternance de périodes de gel et de dégel et au cours de l'été lorsque s'installe une contrainte hydrique précoce et intense (cf. 1998). Une fois les vaisseaux embolisés, la conductivité hydraulique est réduite et chez le hêtre, elle n'est restaurée qu'au printemps suivant par la formation d'un nouveau cerne.

Mots-clés : Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), relations hydriques, cavitation, embolie, résistance hydraulique, morphologie, anatomie, sécheresse, lumière

Water relation in beech : hydraulic architecture and vulnerability to cavitation

We used a high pressure flowmeter to measure the repartition of hydraulic resistances that control water fluxes within beech crowns. We observed a gradient with higher resistances in the shade-exposed branches. This gradient is strongly correlated with irradiance that branches received during their ontogenesis. Morphology (long and short twigs) and anatomy (diameter and vessel density) of branches are modulated by irradiance. Thus, we showed in shade branches that reduction in vessel diameter and the increase of the number of node increase hydraulic resistances. Hydraulic architecture is acclimated to microclimatic conditions and allows the xylem to sustain water demand and limits dysfunctioning (cavitation and embolism). When growth conditions change (water stress, changes in irradiance), we showed an early stomatal regulation able to limit strongly water fluxes, and anatomical changes inducing an acclimation to the new conditions. However, beech xylem is vulnerable to cavitation. Over the year, we observed increased of embolism following freeze-thaw cycles during winter and when a severe drought occurred early in the season (1998). When vessels are embolised, hydraulic conductivity is reduced and can be restored when new ring take place in spring.

Keywords : Beech (*Fagus sylvatica* L.), water relation, cavitation, embolism, hydraulic resistance, morphology, anatomy, drought, irradiance

Monsieur LEMOINE Damien

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I
en BIOLOGIE FORESTIERE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 7 février 2000 n° 336

Le Président de l'Université

