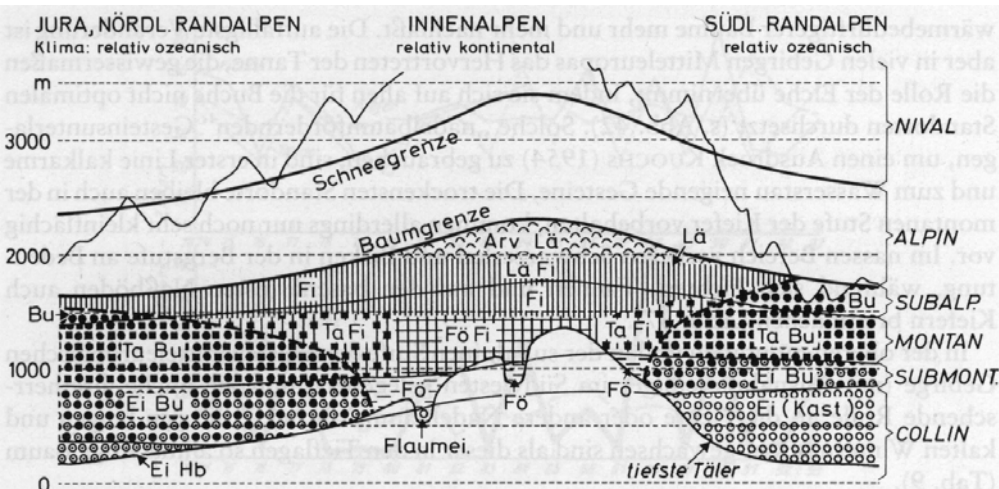
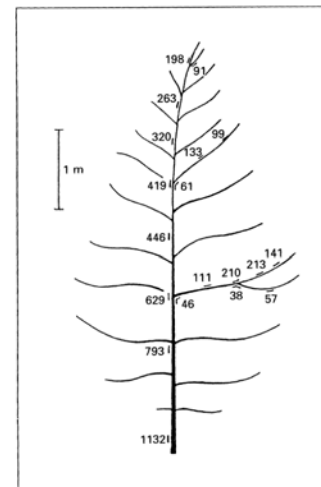




La structure du bois en tant que facteur déterminant de l'aire de distribution des espèces

Carte de conductivité hydraulique chez le thuya



5. ÉCOLOGIE ET STRUCTURE

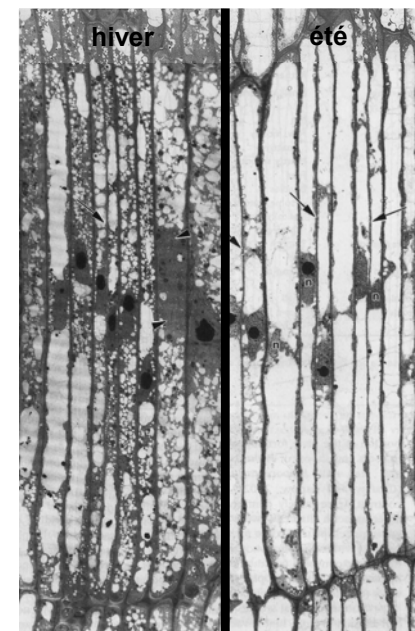
5.1 Structure anatomique et potentiel écologique

5.2 Changements structuraux en réponse aux contraintes environnementales



Nuages de condensation au-dessus de la canopée amazonienne

Cambium en dormance et en activité: changements structuraux au cours de l'année



5.1 Les flux de sève minérale à l'intérieur des végétaux supérieurs

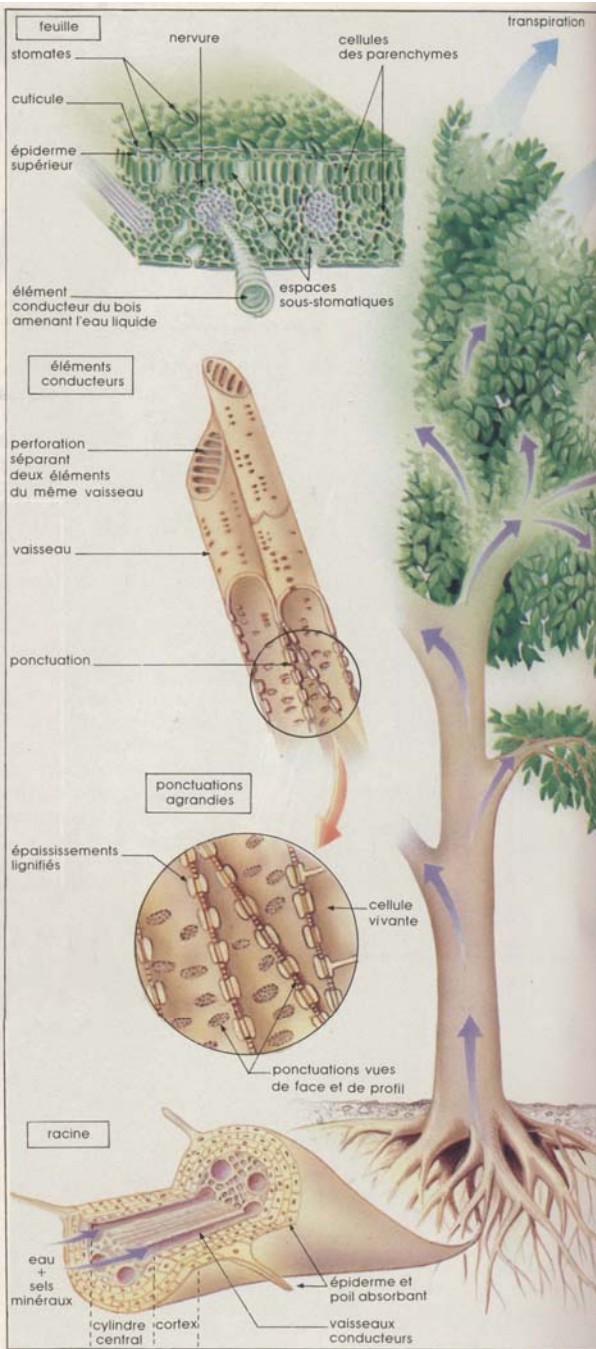


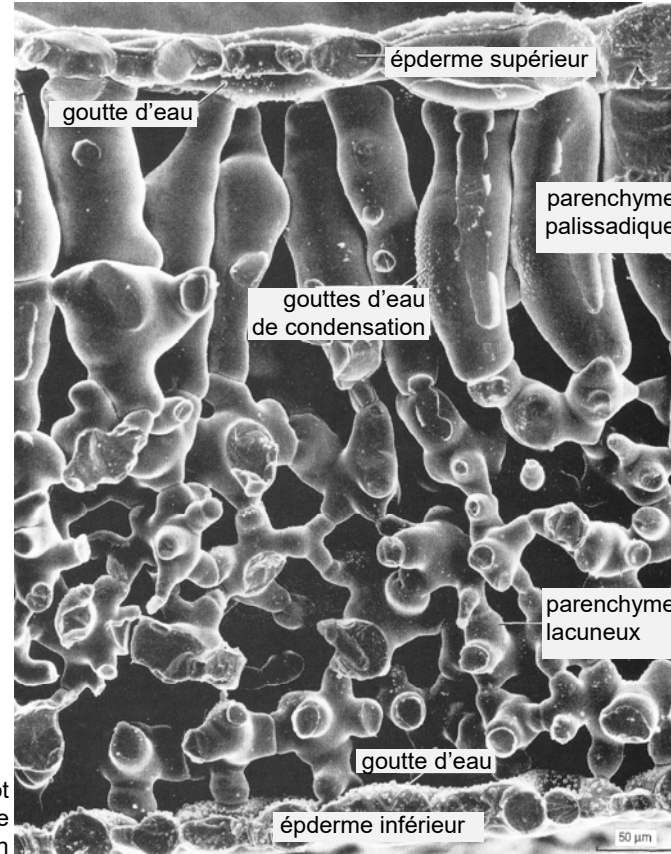
Figure 2. Les voies de circulation de l'eau dans la plante



Nuages de condensation formés par la vapeur d'eau évapotranspirée de la canopée amazonienne, en seconde partie de journée

(<http://en.wikipedia.org/wiki/Transpiration>).

Fig. 3.26. Feuille de haricot (*Phaseolus vulgaris*) en pleine photosynthèse et visualisée en microscopie à balayage, après cryo-fixation. L'eau transpirée a condensé sous la forme de gouttelettes visibles à la surface de l'épiderme et des parois du mésophylle (Jeffrey et al. 1987).



Ascension capillaire (loi de Jurin)

$$h \sim \text{force capillaire} \leq \frac{2t}{r}$$

t: tension superficielle de l'eau

r: rayon du ménisque air-eau

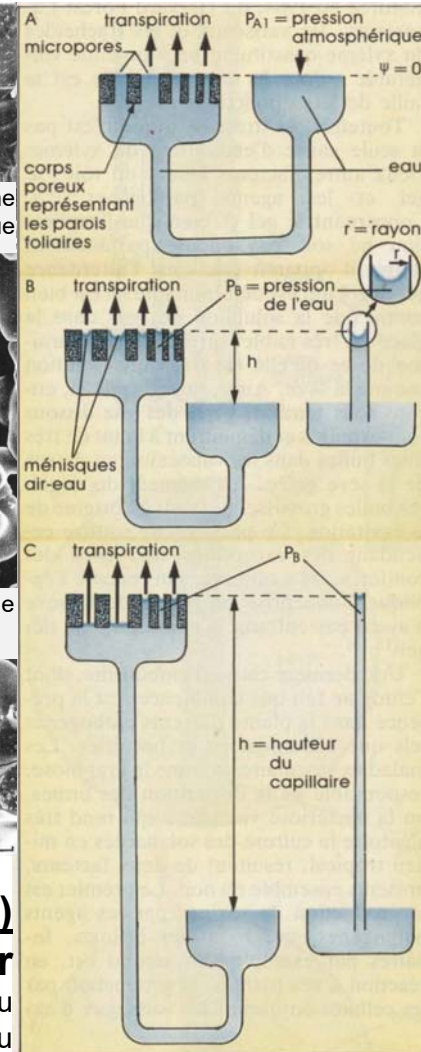


Figure 4, Comment la transpiration induit-elle une tension dans tout le système conducteur de la plante? La paroi pectocellulosique de la feuille au niveau de laquelle l'évaporation de l'eau se produit est analogue à un corps poreux. Supposons qu'elle soit recouverte d'un film d'eau très fin; tant que sa surface reste plane, aucune force ne se développe dans le corps poreux (en A), Mais si le niveau s'abaisse, une dépression s'installe et le film plat disparaît pour faire place à des surfaces courbées s'appuyant sur les bords des micropores (en B et C), Tout change alors: ces courbures de la surface d'évaporation produisent, comme dans un capillaire (représenté à droite en B et C) une force ascensionnelle s'exerçant sur toute la colonne liquide située sous le ménisque air-eau. La hauteur capillaire h correspond à la différence de pression ($P_a - P_b$) de part et d'autre des ménisques, P_a étant la pression atmosphérique qui s'exerce sur les ménisques, et P_b la pression de l'eau sous les ménisques, P_b est toujours inférieure à P_a et devient négative pour des hauteurs capillaires supérieures à dix mètres, C'est la raison pour laquelle on parle de tensions exercées sur les colonnes de liquide, Plus les ménisques ont tendance à se creuser, leur rayon à diminuer, et plus en conséquence, la tension s'accroît dans les éléments conducteurs (en C), La transpiration exerce donc une traction sur la sève par l'intermédiaire des ménisques air-sève dont le diamètre est suffisamment petit pour soutenir les colonnes liquides sous-jacentes.

5.1 Conductivité hydraulique et structure du xylème secondaire

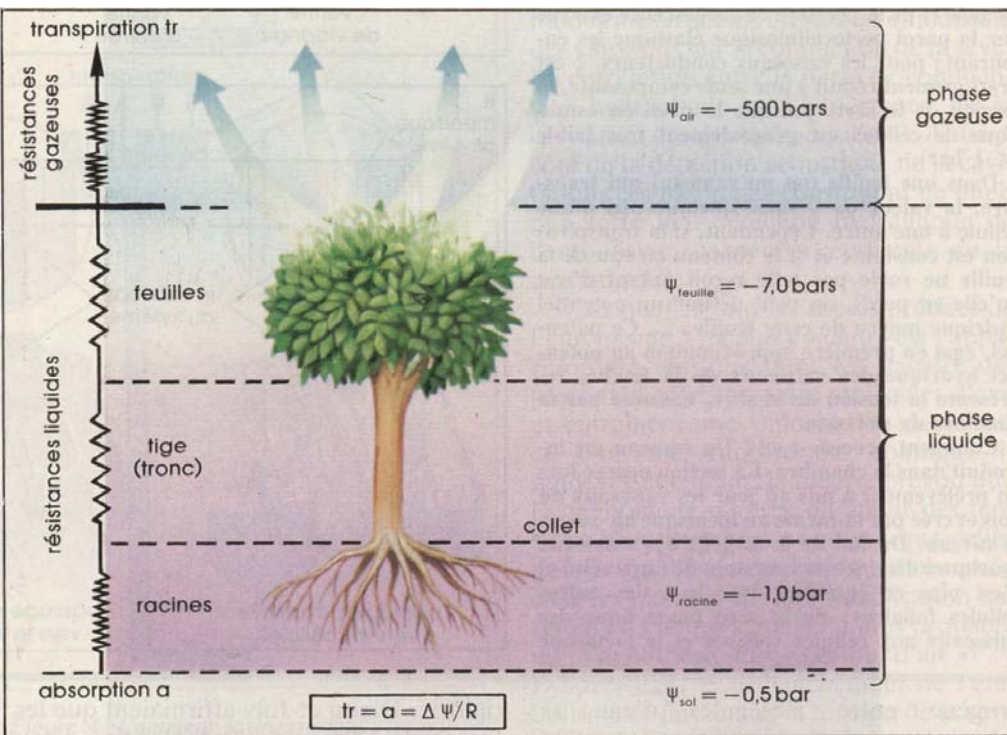


Figure 3. La transpiration est la force qui tracte la sève des racines jusqu'aux feuilles. Elle crée ainsi entre deux points quelconques, comme sur toute la hauteur du végétal, une tension de la sève appelée aussi différence de potentiel hydrique Ψ (ψ). L'analogie a été faite avec un circuit électrique comprenant plusieurs résistances en série. C'est le concept de « formalisme ohmique ». Selon celui-ci, c'est cette différence de potentiel qui provoque le déplacement de la sève vers le haut dans le système vasculaire. Chaque organe végétal est caractérisé par une résistance R au transfert de la sève. Lorsque la transpiration (flux d'eau entre les feuilles et l'air) et l'absorption (flux d'eau entre le sol et les racines) sont égales, la valeur de ces flux est donnée par le rapport de la différence de potentiel entre deux points à la résistance entre ces points. Comme la différence de potentiel est maximale (ici 493 bars) entre les feuilles et l'air, c'est à ce niveau que les résistances sont les plus importantes.

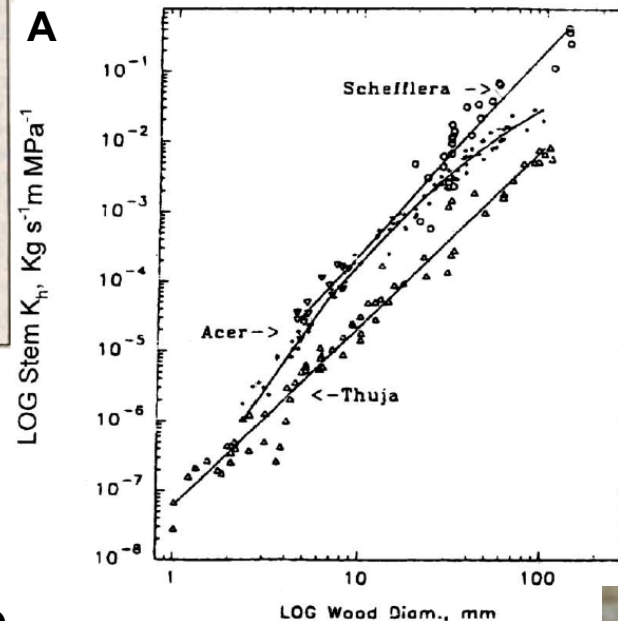
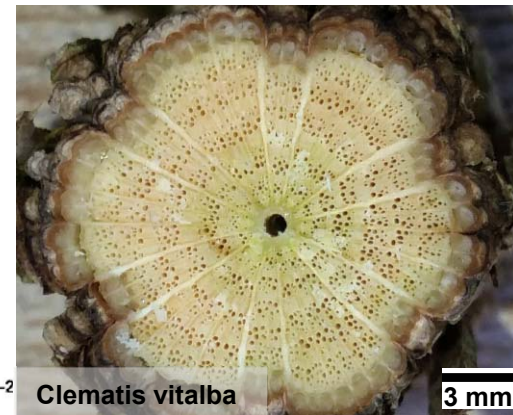
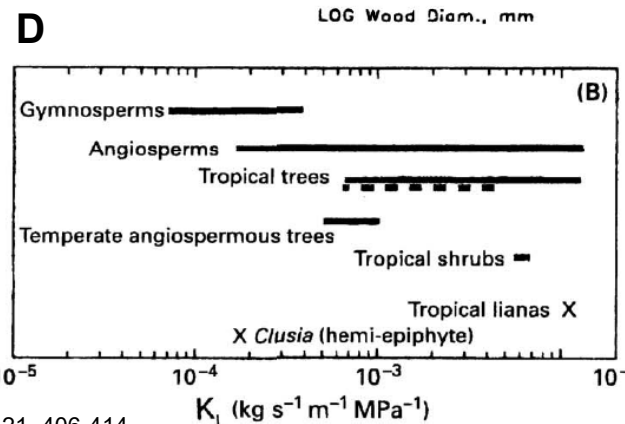


Figure 4. Examples of results of the hydraulic conductivity K_h , and leaf specific conductivity K_l . **A:** Log-log relation between K_h (ordinate) and stem diameter (excluding bark, abscissa) per unit stem length for *Thuja*, *Acer*, *Schefflera*. (...). **D:** Ranges of K_l by phylogeny or growth form, read from the bottom axis. Dashed line indicates *Ficus* spp.; "x" indicates a range too short to be represented.

même chez les lianes européennes (clématite), les plus gros éléments de vaisseaux - avec un diamètre jusqu'à **0.3 mm** - sont visibles à l'oeil nu.



Équation du "circuit" hydraulique

$$F = K_h \Delta P / \Delta x$$

F : flux de sève brute (kg s^{-1})

$\Delta P / \Delta x$: gradient de pression hydraulique (MPa m^{-1})

K_h : conductivité hydraulique ($\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}$)

Caractérisation de la conductivité ($K = 1/R$)

$$K_h = (\pi \rho / 128 \eta) \sum_{i=1}^n (d_i^4)$$

ρ : densité de l'eau (kg m^{-3})

η : coefficient de viscosité de l'eau ($\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$)

d_i : diamètre de l'élément conducteur i

référence: - Cruiziat et Tyree (1990). La montée de la sève dans les arbres. La Recherche 21, 406-414.
- Cruiziat et al. (2002). Hydraulic architecture of trees. Ann. For. Sci. 59, 723-752.

4. Encart no. 25: discontinuité des flux de sève sol-air: situations où les circuits hydrauliques végétaux ne conduisent plus

saule laurier (*Salix pentandra*)



L'équation du circuit hydraulique ne permet de décrire les échanges de sève brute dans les végétaux que dans la mesure où il y a équilibre entre les flux absorbés par les racines et ceux transpirés par les feuilles. Hors, il y a différentes conditions environnementales pour lesquelles ce n'est pas le cas ($F \neq K_h \Delta P / \Delta x$). Par exemple:

En hiver, la circulation de la sève s'arrête, l'arbre est en dormance. Pour prévenir le risque de gel et d'embolie, certaines espèces d'arbres dépolymérisent leurs réserves en sucre et sécrètent des mono- ou oligosaccharides dans les éléments de vaisseau du xylème. En conséquence, le potentiel hydrique hivernal varie et peut devenir positif. C'est notamment le cas lorsque les températures augmentent à nouveau en fin d'hiver et cela se traduit par des mouvements localisés de sève permettant la floraison ou une exsudation en cas de blessure (c'est ainsi qu'on récolte la sève brute enrichie en sucres du bouleau [Eurasie] et de l'érable sucrier [Amérique du Nord]).

$$F = 0$$

$$\Delta P / \Delta x \text{ variable, par moments } \geq 0$$

Similairement la nuit en saison de végétation, les flux et le potentiel hydrique des axes végétatifs ne sont pas corrélés. Les flux sont nuls ou fortement réduits alors que le potentiel hydrique, sous l'effet de la poussée racinaire (cf. p. 5/78), peut atteindre des valeurs élevées.

Floraison en fin d'hiver, alors que le sol est gelé et couvert de neige.

hêtre (*Fagus sylvatica*)



En présence de stress hydrique, les stomates se ferment et les flux s'interrompent. En raison de la transpiration non-stomatale et des ajustements osmotiques dans le symplaste des cellules, le potentiel hydrique continue d'évoluer vers des valeurs basses.

$$F = 0$$

$$\Delta P / \Delta x \ll 0$$

Enroulement des feuilles en réaction au stress hydrique

5.1 Architecture hydraulique

structure du bois et conduction

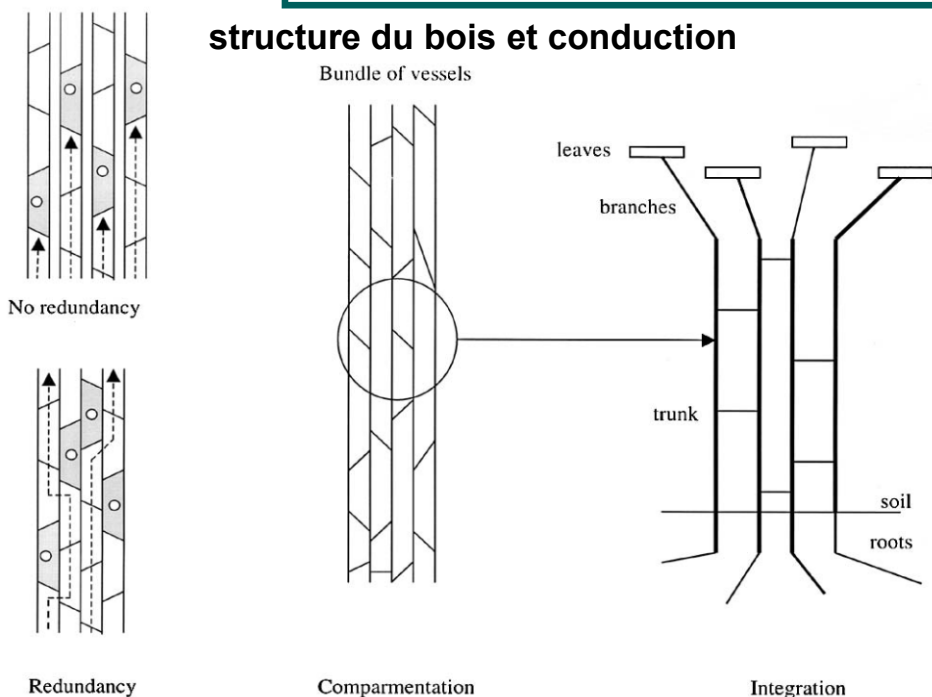


Figure 2. Illustration of the three main qualitative characteristics of the hydraulic architecture of a tree: integration, compartmentation and redundancy.

carte de conductivité hydraulique spécifique

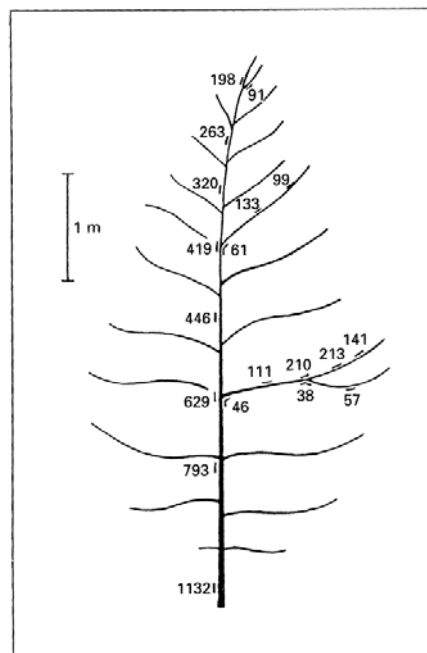
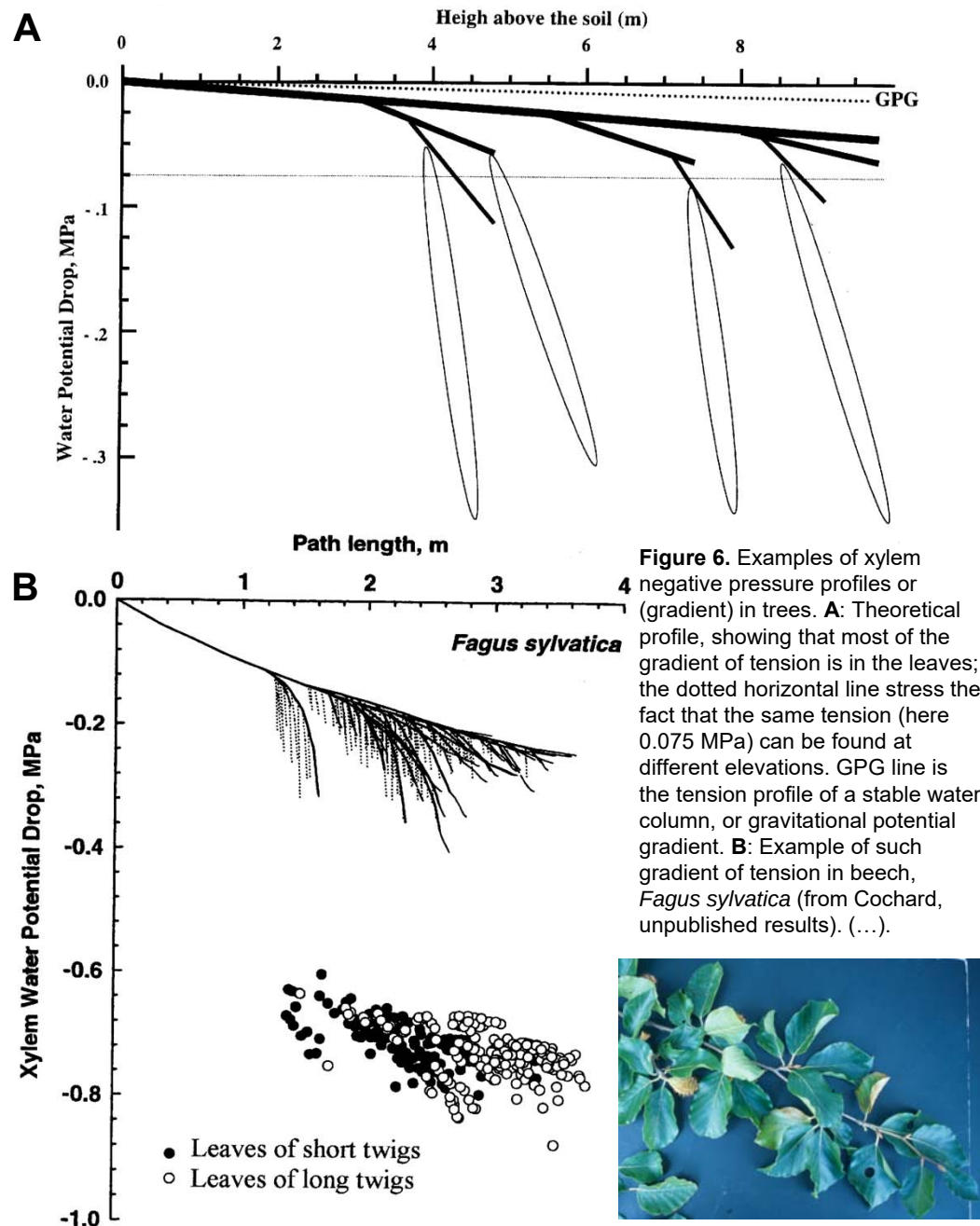


Figure 4. Pattern of LSC (leaf specific conductivity) in the crown of a *Tsuga canadensis*. LSC values are reported in $10^{-6} \text{ kg s}^{-1} \text{ m}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$. Note that LSCs are higher in the trunk than in branches, and higher in first-order than in second-order branches. Branch junctions have hydraulic constrictions (modified from Ewers & Zimmermann, 1984).

gradient de conductivité hydraulique dans l'arbre

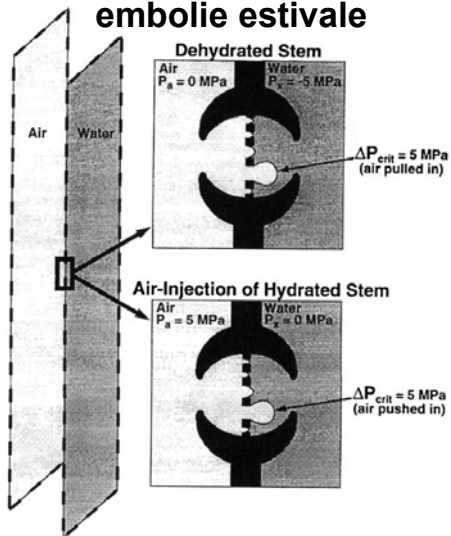


référence: - Cruiziat et al. (2002). Hydraulic architecture of trees. Ann. For. Sci. 59, 723-752.

- Tyree et Ewers (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytol. 119, 345-360.

5.1 Sécurité hydraulique: le problème de l'embolisme (1)

A embolie estivale



B

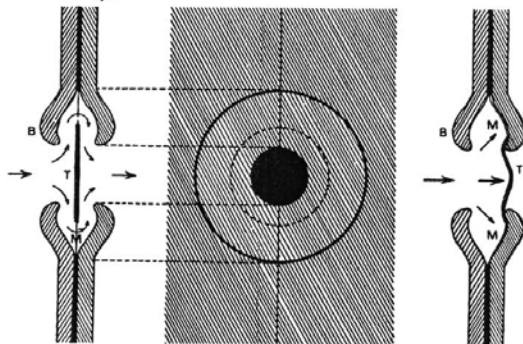
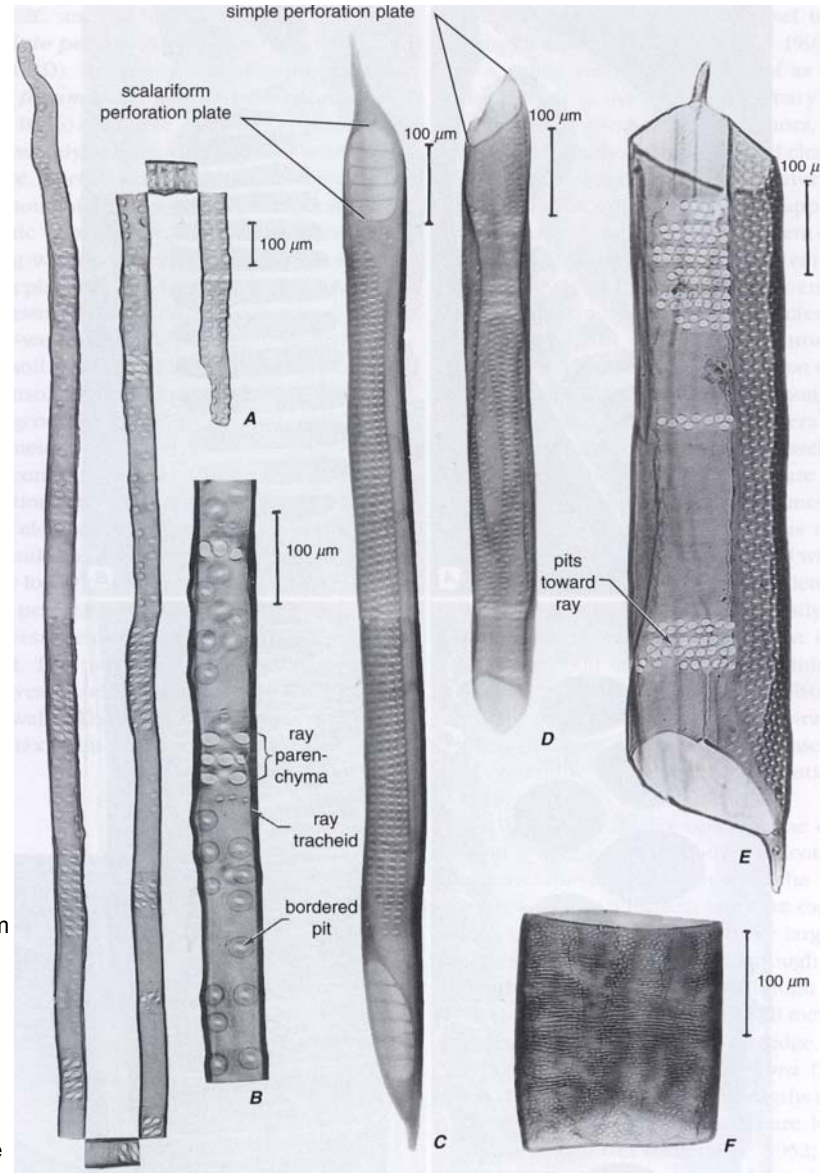


Figure 11. Cavitation in tracheids and vessels. **A** (...) illustration of the air-seeding explanation. Two adjacent xylem vessels are shown, one being embolized (air filled) the second functional (with sap). Right: enlarged view of the intervessel pit structure. The air-seeding explanation states that xylem cavitation in a "dehydrated stem" is initiated by air pulled through the pit membrane pores. This occurs when the air pressure (P_a usually near zero) minus the xylem pressure (P_x , usually negative) across the air-water meniscus at the pore creates a pressure difference (P_{crit}) sufficient to displace the meniscus. In the example shown, the P_{crit} of 5 MPa is reached when $P_x = -5$ MPa. A corollary of this explanation is that by injection of air in a "hydrated stem", where xylem pressure is atmospheric (0 MPa), P_{crit} can be achieved by raising the air pressure (to + 5 MPa in this example). **B** (...) enlarged views of a bordered pit of a coniferous tracheid; left: pit in section, arrows indicating the path of water from one tracheid to the next; centre: surface view of the same pit; right: section showing the valve-like action of the torus. T = torus; M = pit membrane; B = pit border. (...).



embolie hivernale

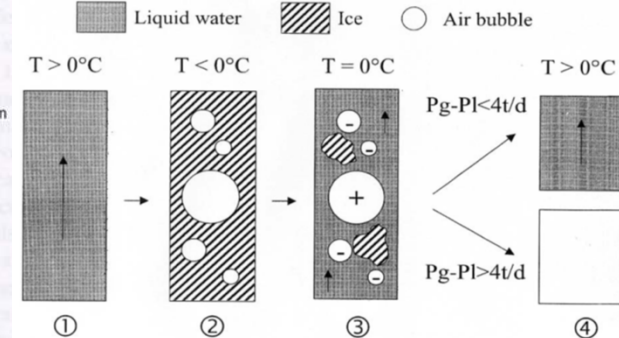


Figure 13. Mechanism of frost-induced embolism. The breakdown of water columns in xylem conduits following a frost-thaw event is probably due to the expansion of air bubbles formed during sap freezing. Tensions developed in the xylem at thawing are large enough to prevent the collapse of the largest bubbles caused by their surface tension. When temperatures decrease below 0 °C, the liquid column of sap freezes and ice forms (2). Gas being much less soluble in ice than in the liquid sap, bubbles of different sizes appear (2). When temperatures increase above 0 °C, ice sap thaws (3). Depending on their initial size and on the xylem tension at thawing, bubbles will either collapse (the smaller ones) or, in the contrary expand (the larger ones) (4). P_g = gas pressure of the bubbles; P_l = xylem sap pressure; t = surface tension of the sap; d = conduit diameter; T = temperature.

Détermination de la pression critique pour l'embolie

$$\Delta P_{crit} = (4\tau \cos\alpha) / dpo$$

ΔP_{crit} : différence de pression nécessaire pour la pénétration de l'air à travers un pore circulaire hydraté (Pascal); τ : tension superficielle de l'eau (N m⁻¹); α : angle du ménisque entre l'eau et le bord du pore ($\cos\alpha = 1$); dpo : diamètre du pore dans la partie primaire de la paroi de la ponctuation

référence: - Cruziat et al. (2002). Hydraulic architecture of trees. Ann. For. Sci. 59, 723-752.
- Evert (2006). Esau's plant anatomy. Wiley, Hoboken.



5.1 Sécurité hydraulique: poussée racinaire et récupération de l'embolisme (2)

Augmentation saisonnière de l'embolisme chez le chêne, avec et sans stress hydrique

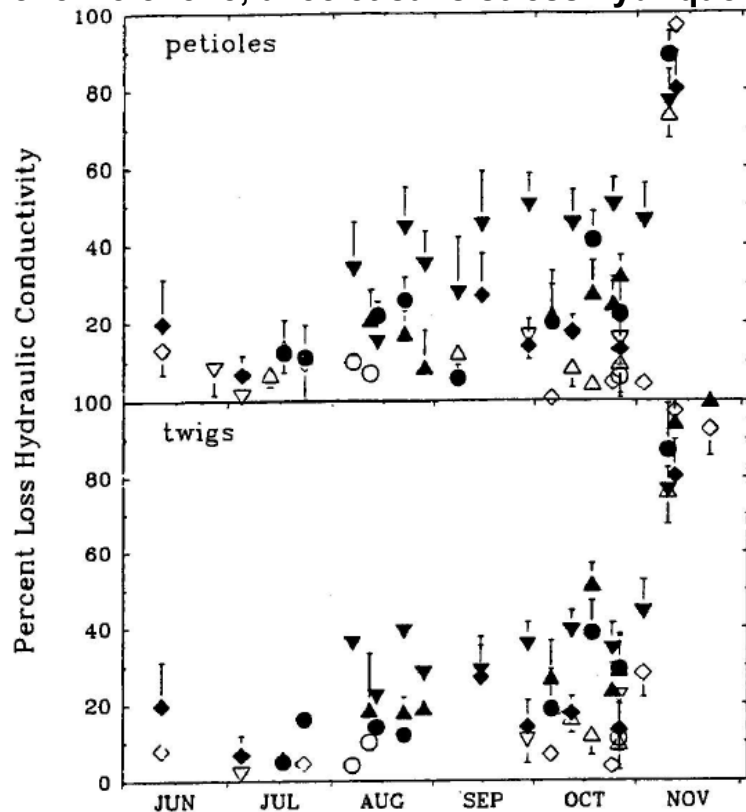


Figure 10. A: Seasonal evolution of xylem embolism in petioles (upper) and one-year old twigs (lower) for both control (open symbols) and water stressed (solid symbols) trees expressed in % from completely hydrated twig or petiole specimens. $\diamond$ *Quercus robur*; $\triangle$ *Quercus rubra*; $\bullet$ *Quercus petraea*; $\blacktriangledown$ *Quercus pubescens*

la poussée racinaire est un phénomène important de récupération des vaisseaux embolisés dans le xylème. Des valeurs atteignant 0.6 Mpa, permettant l'ascension de colonnes d'eau jusqu'à 7 m, ont été mesurées. Particulièrement chez les plantes de la strate herbacée, ce phénomène est à l'origine de rosées en fin de nuit et en matinée. Seulement dans le cas de la poussée racinaire, les gouttes d'eau se forment à l'apex et sur le bord des organes chlorophylliens.



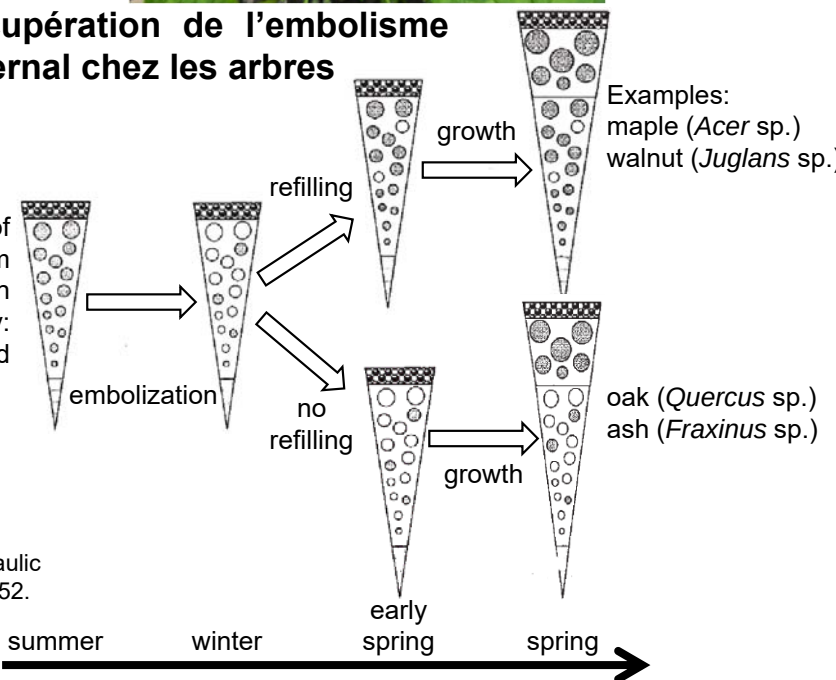
guttation par les hydathodes à l'extrémité des rameaux verticillés de la prêle géante (*Equisetum telmateia*)



guttation dans une prairie grasse un matin du mois de mai

Récupération de l'embolisme hivernal chez les arbres

Figure 14. Schematic representation of progression and recovery of embolism for a current-year shoot. Two main phenomena contribute to this recovery: refilling of already build vessels and production of new vessels.



référence: Cruiziat et al. (2002). Hydraulic architecture of trees. Ann. For. Sci. 59, 723-752.

5.1 Sécurité hydraulique: résistance à l'embolisme chez les angiospermes et les gymnospermes (3)

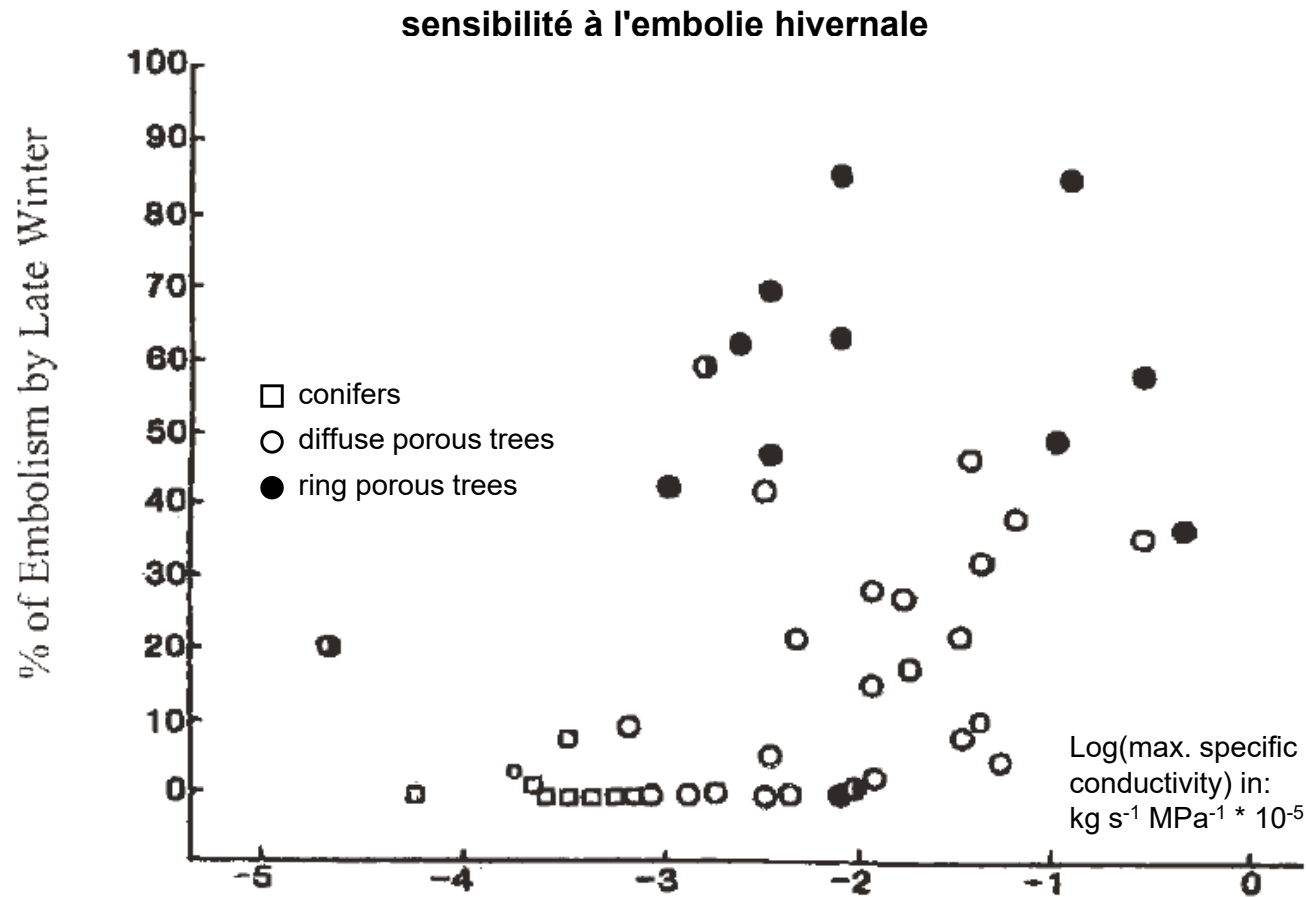
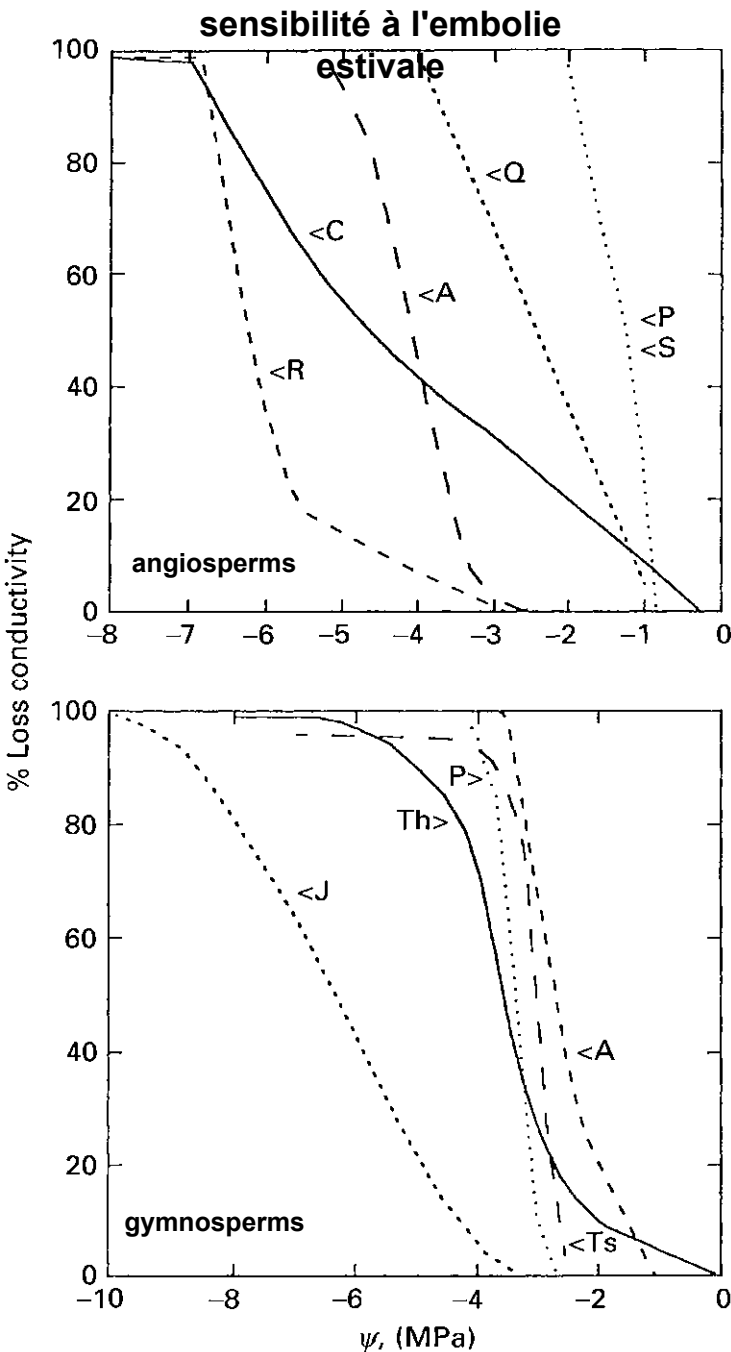


Figure 12. Interspecific vulnerability to frost-induced embolism. The degree of xylem embolism was measured at the end of the winter for a large number of conifers (open squares) diffuse-porous (open circles) and ring-porous species (closed circles). This degree of embolism is expressed as a function of the xylem specific hydraulic conductivity which primarily correlates with conduit sizes: the larger the conduits, the higher the conductivity, the higher the embolism at late wintertime.

Figure 6. Vulnerability of various species to embolism measured as the percentage loss hydraulic conductivity versus water potential. Upper panel are angiosperms: R, *Rhizophora mangle*; A, *Acer saccharum*; C, *Cassipourea elliptica* (Sw.) Pair.; Q, *Quercus rubra* L.; P, *Populus deltoides*; S, *Schefflera morotoni*. Lower panel are gymnosperms: J, *Juniperus virginiana*; Th, *Thuja occidentalis*; Ts, *Tsuga canadensis*; A, *Abies balsamea*; P, *Picea rubens* Sarg.

5.1 Structure de la tige et déterminisme de la niche écologique

gradient édaphique

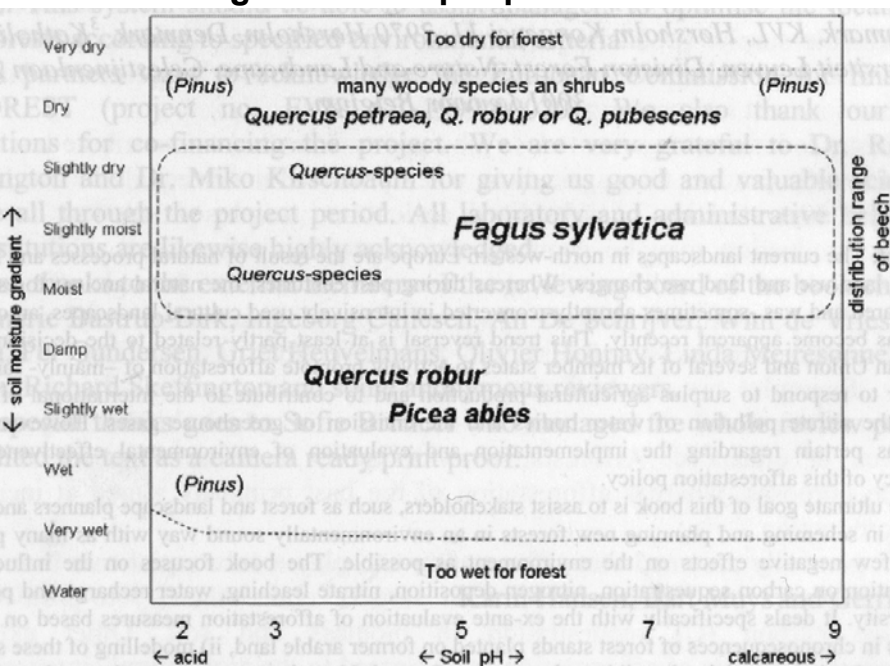


Figure 1.1. Eco-diagram of oak (*Quercus*), beech (*Fagus*), pine (*Pinus*) and spruce (*Picea*), under (sub-oceanic) climate conditions and under different soil moisture - soil pH conditions. Letter size and boldness of the names of the tree species represent the strength of (co-)dominance in this moisture-pH domain (simplified after Härdtle et al. 2004).

gradient altitudinal

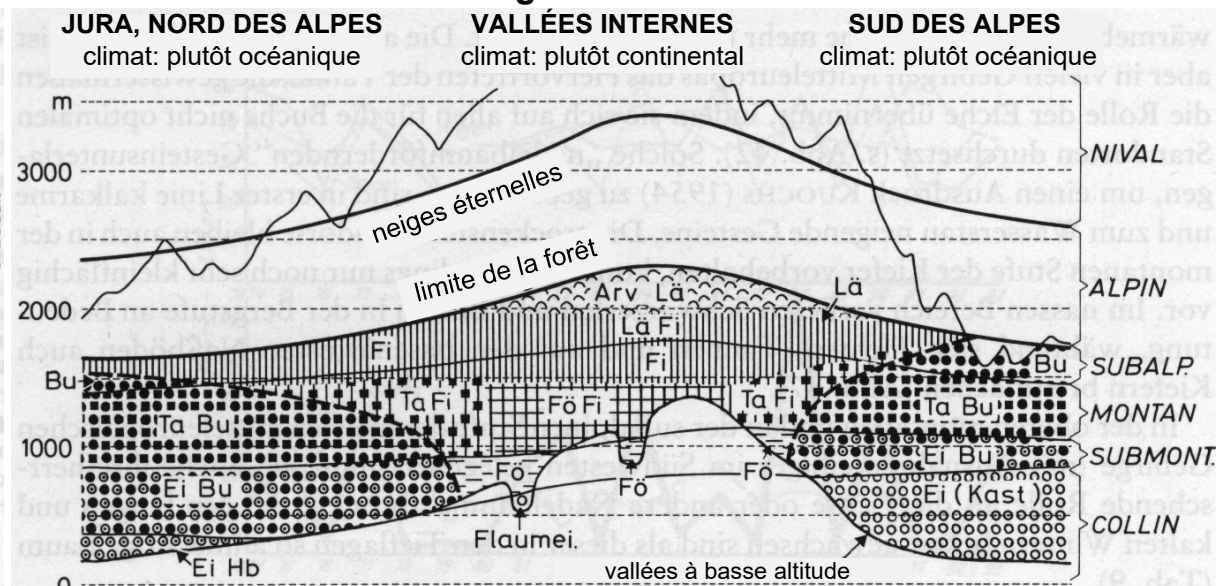
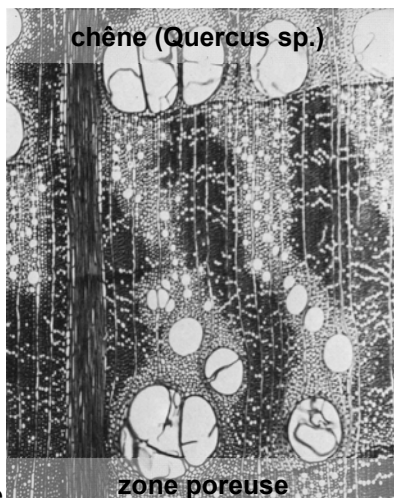
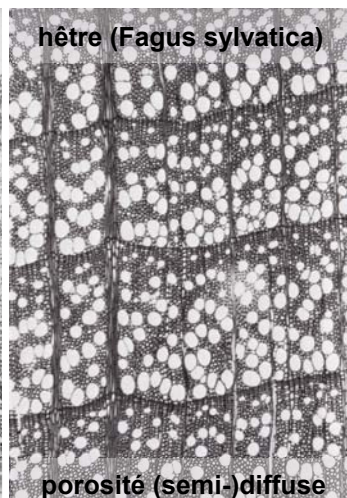


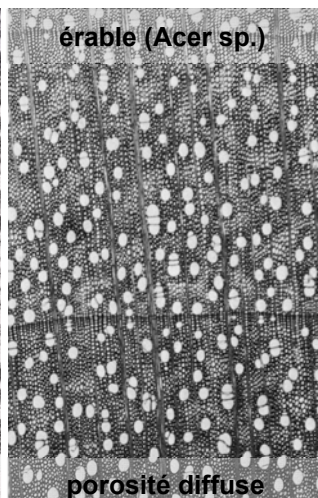
Fig. 42 a. Représentation schématique des étages de végétation et de la distribution des essences forestières dominantes dans les Alpes suisses (adapté de KUOCH 1954 et ELLENBERG 1966). Les limites des neiges éternelles, de la forêt et des étages de végétation gagnent en altitude dans les Alpes internes, en raison du climat continental plus ensoleillé. Dans cette partie des Alpes, les hivers rigoureux, les gels tardifs et les sécheresses excluent le **sapin blanc (Ta)** ou le **hêtre (Bu)** et d'autres espèces de feuillus du cortège des essences dominantes. La limite des forêts est formée par le **mélèze (Lă)** et l'**Arolle (Arv)** ou au sud par le **mélèze** seulement. Par contraste, les forêts de conifères du nord et du sud des Alpes sont riches en feuillus. Au nord des Alpes l'**épicéa (Fi)** est l'essence dominante à la limite de la forêt alors qu'au sud, ce rôle est dévolu au **hêtre**. Autres essences: **chênes (Ei)**, **châtaignier (Kast)**, **pin sylvestre (Fö)**, **chêne pubescent (Flaumei)**, **charme (Hb)**.



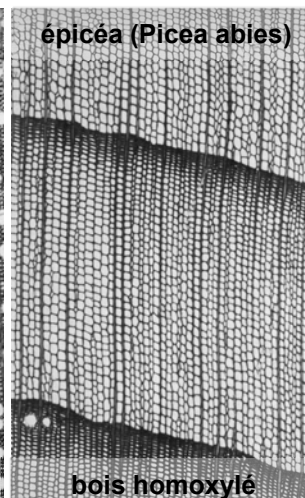
zone poreuse



porosité (semi-)diffuse



porosité diffuse



bois homoxylé

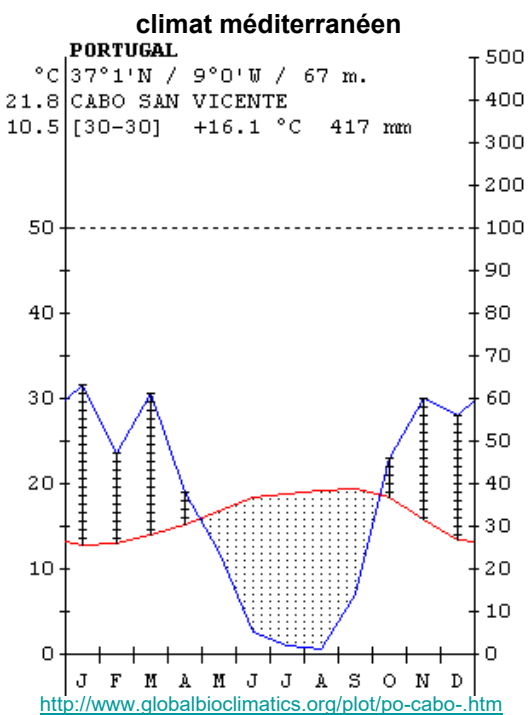
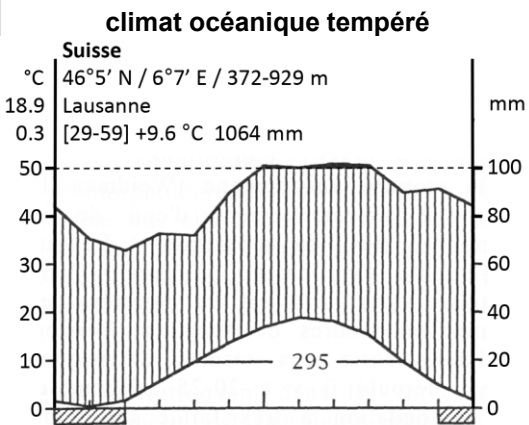
référence:

- Heil, G.W., Hansen, K., Muys, B., Van Orshoven, J., 2007. Introduction: demand for afforestation management in North-Western Europe. Extrait de: Environmental effects of afforestation in North-Western Europe. Springer, Dordrecht.
- Ellenberg, H., 1986. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart.
- Schweingruber, F.H., 1982. Anatomie microscopique du bois. Deuxième édition, EAFV, Birmensdorf.



4. Encart no. 26: sécurité hydraulique et universalité du stress hydrique

Les sécheresses affectent tous les écosystèmes terrestres, indépendamment de la zone climatique, et causent des dépérissements aussi bien en forêt humide, mésophile que sèche. L'explication principale de cette universalité paradoxale, même en climat humide, paraît être que les espèces forestières ne conservent qu'une faible marge de sécurité hydraulique avant de fermer drastiquement leurs stomates et de réduire au minimum leur transpiration. Ainsi les valeurs de potentiel hydrique minimum mesurées sur le terrain sont très proches de celles occasionnant une perte importante de conductivité par embolie des éléments conducteurs dans le xylème. Un proxy de cette marge de sécurité est donné par la différence entre le potentiel hydrique minimum et celui causant 50% de perte de conductivité [Ψ_{50} ($\Psi_{\min} - \Psi_{50}$) **safety margin**]. Les estimations pour les gymnospermes sont légèrement plus grandes que celles pour les angiospermes.



symptômes de stress hydrique: pertes foliaires et jaunissement du feuillage en forêt claire de chênes-liège dans l'Alentejo, en 2005

Cette conduite à risque trouve peut-être son origine dans l'équilibre subtil entre sécurité et efficacité hydraulique, alors que la concurrence intra- et interspécifique forme une autre contrainte majeure pour la survie des végétaux supérieurs.

symptômes de stress hydrique: nécroses de l'apex et du bord des feuilles en hêtraie mésophylle du pied du Jura, en 2003

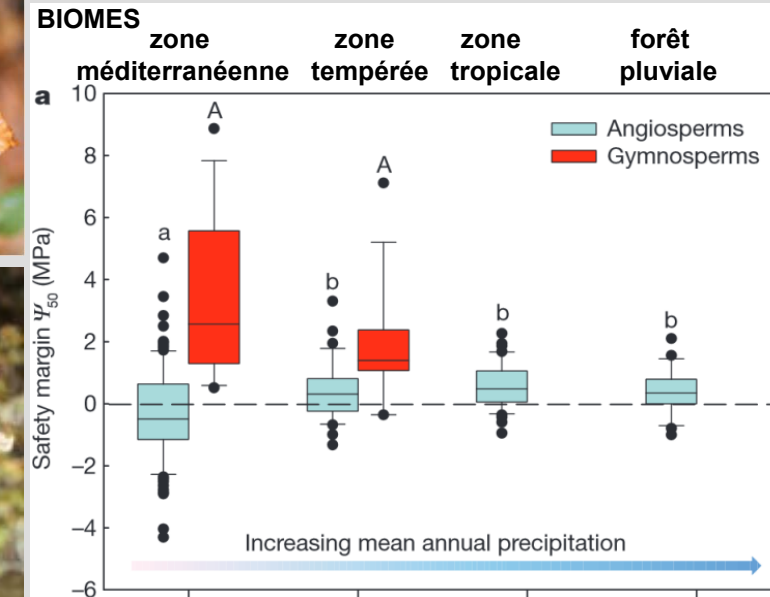


Figure 2. Box plot of hydraulic safety margins for angiosperm and gymnosperm species across forest biomes. a, The Ψ_{50} ($\Psi_{\min} - \Psi_{50}$) safety margin is shown in a ($n = 223$). Boxes show the median, 25th and 75th percentiles, error bars show 10th and 90th percentiles, and filled symbols show outliers. Gymnosperm species were not represented in tropical forests. Significant differences ($P < 0.05$) between biome means are indicated by letters above boxes with angiosperms (lowercase a, b) and gymnosperms (uppercase A) considered separately.

référence: - Choat et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature 491: 752-5.

- Vollenweider (1995) Influence de l'état physiologique et des conditions de croissance chez le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), sur la structure de la zone cambiale et du phloème conducteur. Thèse. Université de Lausanne.