



L'eau doit toujours couler dans leurs veines

Comment les arbres résistent à la sécheresse



Les changements climatiques à l'échelle planétaire se caractérisent notamment par des augmentations de température et des variations des patrons de précipitations; il en résulte une augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse¹. Aux quatre coins de la planète, les sécheresses exercent une influence considérable sur les écosystèmes forestiers, notamment en réduisant la croissance des arbres et en augmentant leur mortalité²⁻³. C'est le cas par exemple de la forêt boréale au Canada, où l'on note le dépérissement à grande échelle du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) dans l'ouest du pays par suite de la sécheresse sévère de 2001-2002⁴.

La résistance des arbres à la sécheresse est intimement liée au maintien de la circulation de la sève brute (eau + nutriments du sol) à travers la plante⁵⁻⁶. Cependant, les stratégies pour y parvenir varient selon les espèces. Il est donc primordial de bien comprendre les facteurs qui influent sur la circulation de la sève chez les différentes espèces d'arbres et leur résistance à la sécheresse. De telles connaissances permettront de mieux aider les professionnels et parties prenantes du milieu forestier à répondre aux défis des changements climatiques.

Comment le transport de l'eau dans un arbre se déroule-t-il?

L'eau est l'élément clé de la vie d'une plante, notamment parce qu'elle participe :

1. au transport des nutriments du sol depuis les racines vers les autres organes (tiges, feuilles, fruits);
2. à la régulation de la température des feuilles au moyen de la transpiration;
3. au processus de photosynthèse, qui produit les sucres nécessaires pour combler les besoins énergétiques (p. ex. : croissance, reproduction, résistance contre les pathogènes).

L'eau du sol est absorbée par les racines et transportée jusqu'aux feuilles par le xylème, tissu végétal constitué d'une succession d'éléments conducteurs de sève appelés « vaisseaux ». Au regard des feuilles, l'eau est rejetée par transpiration dans l'atmosphère à travers de minuscules pores appelés « stomates ». Cette perte d'eau a lieu parce que la teneur en vapeur d'eau de l'air est plus faible que celle contenue dans les feuilles. Autour de 95 % de l'eau absorbée dans le sol est perdue par transpiration⁷.

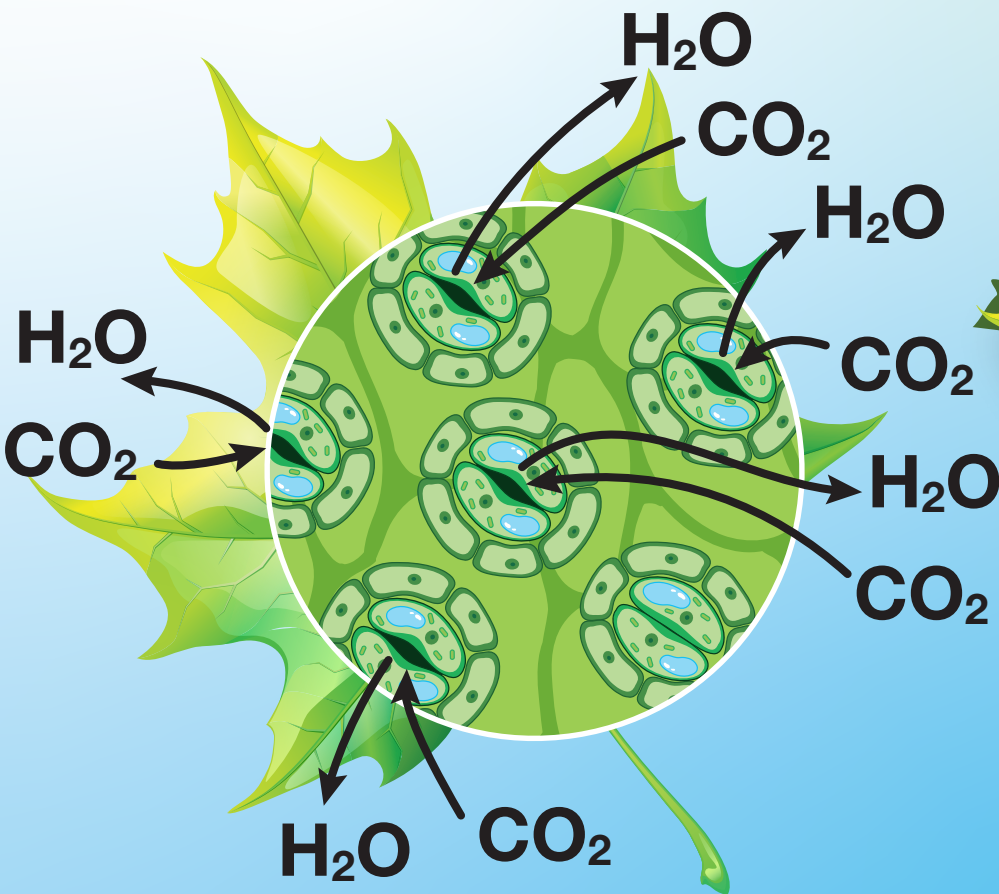
La mise en mouvement et la circulation de la sève brute dans un arbre sont un phénomène considéré comme « passif », car elles ne nécessitent pas d'énergie. C'est la transpiration foliaire qui en est le moteur. En effet, la perte d'eau au niveau des feuilles crée un phénomène d'aspiration (suction) qui permet de tirer toute l'eau contenue dans les vaisseaux (principe de tension-cohésion)⁸, et ainsi d'absorber l'eau du sol. Les échanges d'eau entre les feuilles et l'atmosphère à travers les stomates se produisent de manière simultanée à l'absorption du dioxyde de carbone (CO₂), celui-ci étant un autre élément central de la photosynthèse. Autrement dit, les arbres perdent de l'eau en même temps qu'ils absorbent le CO₂. Un compromis est donc à trouver pour absorber assez de CO₂ pour la production des sucres et la croissance des tissus, tout en évitant une perte excessive d'eau. Cet équilibre est réalisé en régulant l'ouverture des stomates.

Que se passe-t-il au cours d'une sécheresse?

Dans des conditions normales, c'est-à-dire quand la disponibilité en eau du sol n'est pas limitée, les arbres fonctionnent avec les stomates ouverts : ils transpirent beaucoup d'eau, mais ils absorbent également beaucoup de CO₂.

La régulation de l'ouverture des stomates entre en jeu lorsque survient une période de sécheresse et que l'eau du sol est de plus en plus difficile à extraire. Les arbres ferment leurs stomates de manière progressive pour éviter une perte excessive d'eau par transpiration et ainsi maintenir la circulation de la sève. Lorsqu'une sécheresse persiste et s'intensifie, des bulles d'air se forment dans les vaisseaux, entraînant un dysfonctionnement de la circulation de la sève brute. Ce phénomène « d'embolie du xylème » peut engendrer une cascade d'évènements critiques : mort des cellules, chute des feuilles/aiguilles, dessèchement des branches et de la couronne, voire la mort prématurée des individus.

Abondance d'eau

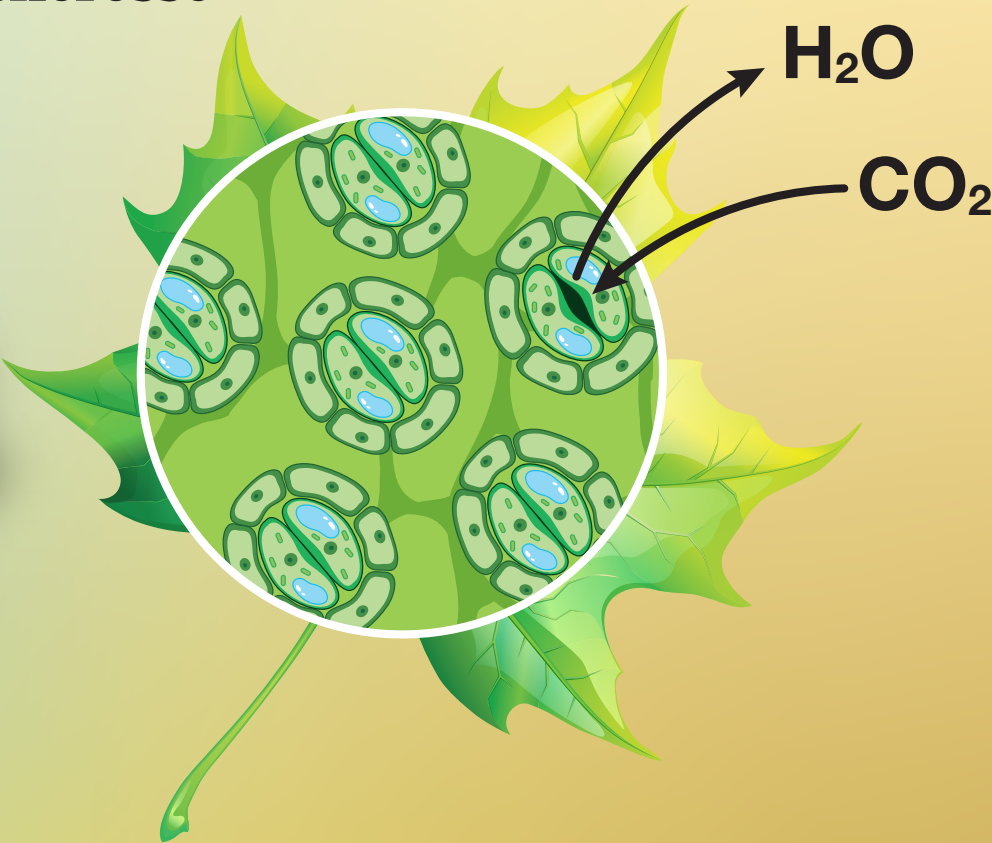


Les stomates : la majorité sont ouverts

- grande transpiration foliaire (perte d'eau)
- grande absorption de CO₂
- favorise la croissance soutenue des arbres

Circulation de la sève brute
(H₂O + nutriments du sol)

Sécheresse



Les stomates : la majorité sont fermés

- très faible perte d'eau par transpiration
- faible absorption de CO₂
- si la sécheresse persiste, une embolie du xylème pourrait entraîner une croissance réduite et éventuellement la mort de l'arbre

H₂O = eau
CO₂ = dioxyde de carbone

Comment mesure-t-on la résistance à l'embolie?

La microtomographie à rayons X et la technique optique représentent des avancées technologiques importantes qui ont récemment permis aux chercheurs de suivre directement l'apparition et la propagation de l'embolie du xylème d'un arbre avec plus d'exactitude⁹⁻¹⁰. En effet, les observations sont réalisées de façon directe sur des plants intacts. Ces nouvelles techniques ont permis de comprendre que :

1. les espèces sont généralement plus résistantes à l'embolie qu'on ne l'avait pensé, conclusion tirée en mesurant la résistance à l'embolie sur des branches coupées¹⁰⁻¹¹;
2. l'embolie du xylème semble irréversible¹²; autrement dit, il est peu probable que les vaisseaux embolisés puissent être réparés et faire circuler la sève de nouveau.

Visualisation de l'embolie du xylème

Les deux techniques de visualisation présentées sont dites indirectes et non-invasives parce qu'elles ne nécessitent pas de couper des organes (branches/racines). Les observations sont réalisées *in vivo*, sur plants intacts au cours de la déshydratation de la plante. Ces techniques reposent sur le principe de différence de réflexion de la lumière entre l'eau et l'air. On scanne à un endroit précis de la plante telle que la tige principale, une racine ou une structure de la feuille.

Microtomographie synchrotron à rayon X

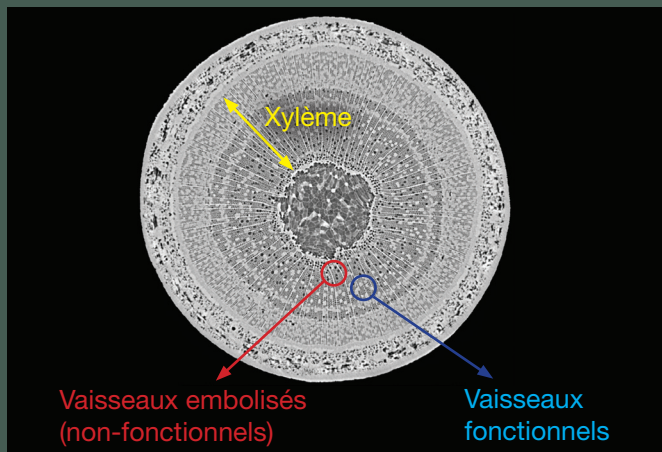
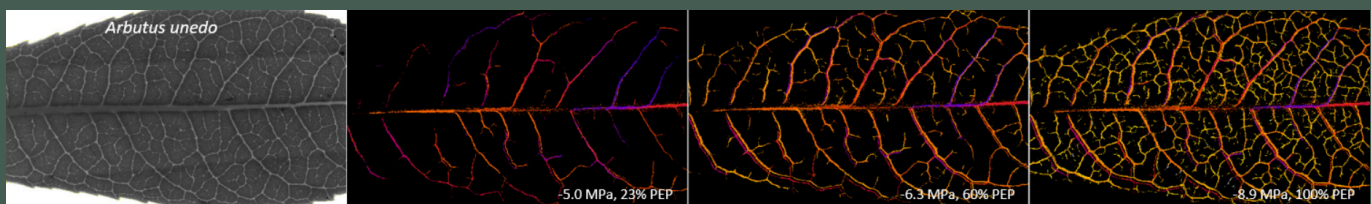


Image de coupe transversale d'une tige obtenue à l'aide de la microtomographie synchrotron à rayons X. Les rayons X traversent les vaisseaux embolisés remplis d'air, mais ne traversent pas les vaisseaux fonctionnels remplis d'eau. L'image montre les vaisseaux fonctionnels qui apparaissent en gris, et les vaisseaux embolisés qui apparaissent en noir.

Technique optique



Sécheresse croissante →

Image obtenue par la technique optique employant un scanner ou de petites caméras. Une partie spécifique de la plante est scannée à intervalles réguliers (par exemple, toutes les cinq minutes) tout au long de la déshydratation de la plante. La lumière du scanner traverse les vaisseaux remplis d'air, mais ne traverse pas les vaisseaux remplis d'eau. Les vaisseaux embolisés sont représentés en couleur grâce au traitement d'image de cette technique.

Quelles stratégies limitent le risque de rupture de la circulation de la sève?

À l'échelle mondiale, les espèces d'arbres présentent une variation très large de résistance à l'embolie⁵⁻¹³. Sans surprise, ce sont les espèces des habitats les plus secs qui sont les plus résistantes à la rupture du transport de l'eau, à l'image des espèces de *Callitris* en Australie¹⁴. Au Canada, les mesures effectuées jusqu'à présent laissent entendre que le degré de variation en matière de résistance à l'embolie est plus restreint entre les espèces, à l'exception du genévrier de Virginie (*Juniperus virginiana*), espèce résistante que l'on retrouve dans le sud-est de l'Ontario.

Lors d'une sécheresse, les arbres peuvent par ailleurs employer différentes stratégies complémentaires pour assurer le maintien de la circulation de la sève et le stockage de l'eau.

Par exemple, ils peuvent :

1. développer un système racinaire en profondeur¹⁵ permettant d'extraire de l'eau quand les couches superficielles du sol sont taries, comme le font généralement les espèces de feuillus (chênes, érables, peupliers)¹⁶⁻¹⁷ et de pins (pin gris, pin tordu)¹⁷;
2. mettre en place une régulation stomatique plus stricte (fermeture hâtive des stomates), comme le font généralement les espèces de conifères (pins, sapins, épinettes)¹⁸⁻¹⁹;
3. avoir des feuilles formées d'une couche externe (cuticule) épaisse et davantage imperméable à la perte d'eau²⁰.

Conclusion

La sylviculture d'adaptation aux changements climatiques et l'aménagement durable des forêts au Canada exigent une connaissance approfondie de toutes les caractéristiques (traits) des arbres qui leur permettent de maintenir la circulation de l'eau le plus longtemps possible au cours d'une sécheresse intense. Cela est particulièrement important pour la forêt boréale dont la zone géographique se réchauffe très rapidement.

À terme, ces recherches doivent entre autres aider à mieux prévoir la succession forestière en fonction d'un climat plus chaud et plus sec, et aboutir à l'identification d'espèces avec une plus grande résistance à la sécheresse. En effet, de telles espèces pourraient être privilégiées dans les programmes de reboisement ou de régénération de sites exploités.

Sources et informations

- 1 Dai A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3, 52-58.
- 2 Cailleret M., Jansen S., Robert E.M.R., Desoto L., Aakala T., Antos J.A., Beikircher B., Bigler C., Bugmann H., Caccianiga M., et al. (2017) A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, 23, 1675-1690.
- 3 Allen C.D., Breshears D.D., McDowell N.G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6, 1-55.
- 4 Hogg E., Brandt J., Michaelian M. (2008). Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1373-1384.
- 5 Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
- 6 Urli M., Porté A.J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33, 672-683.
- 7 McElrone, A.J., Choat, B., Gambetta, G.A. & Brodersen, C.R. (2013) Water Uptake and Transport in Vascular Plants. *Nature Education Knowledge* 4(5)
- 8 Dixon, H.H., Joly, J. (1895) On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B*, 186, 563-576
- 9 Torres-Ruiz J.M., Cochard H., Mayr S., Beikircher B., Diaz-Espejo A., Rodriguez-Dominguez C.M., Badel, E., Fernandez J.E. (2020) Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: further evidence of an open-vessel artifact associated with centrifuge and air-injection techniques. *Physiologia Plantarum*, 152, 465-474.
- 10 Lamarque L.J., Corso D., Torres-Ruiz J.M., Badel E., Brodribb T.J., Burlett R., Charrier G., Choat B., Cochard H., Gambetta G.A., et al. (2018) An inconvenient truth about xylem resistance to embolism in the model species for refilling *Laurus nobilis* L. *Annals of Forest Science*, 75, 88.
- 11 Skelton R.P., Anderegg L.D.L., Diaz J., Kling M.M., Papper P., Lamarque L.J., Delzon S., Dawson T.E., Ackerly D.D. (2021) Evolutionary relationships between drought-related traits and climate shape large hydraulic safety margins in western North American oaks. *PNAS*, 118, e2008987118.
- 12 Lamarque, Delzon (unpublished data)
- 13 Delzon S., Douthe C., Sala A., Cochard H. (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillar-seeding. *Plant, Cell & Environment*, 33, 2101-2111.
- 14 Larter M., Pfautsch S., Domec J.-C., Trueba S., Nagalingum N., Delzon S. (2017) Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist*, 215, 97-112.
- 15 Bachofen C., Tumber-Davila S.J., Mackay D.S., McDowell N.G., Carminati A., Klein T., Stocker B.D., Mencuccini M., Grossiord C. (2024) Tree water uptake patterns around the globe. *New Phytologist*, 242, 1891-1910.
- 16 Kahmen A., Basler D., Hoch G., Link R.M., Schuldt B., Zahnd C., Arend M. Root water uptake depth determines the hydraulic vulnerability of temperate European tree species during the extreme 2018 drought. *Plant Biology*, 24, 1224-1239.
- 17 Strong W.L., La Roi G.H. (1983) Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 1164-1173.
- 18 McDowell N., Tockman W.T., Allen C.D., Breshears D.D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G., Yezpe E.A. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- 19 Sullivan P.F., Brownlee A.H., Ellison S.B.Z., Cahoon S.M.P. (2021) Comparative drought sensitivity of co-occurring white spruce and paper birch in interior Alaska. *Journal of Ecology*, 109, 2448-2460.
- 20 Duursma R.A., Blackman C.J., Lopez R., Martin-StPaul N.K., Cochard H., Medlyn B.E. (2018) On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist*, 221, 693-705.

L'état des forêts au Canada

