

FORÊTS ET CHANGEMENT CLIMATIQUE

Comprendre et modéliser
le fonctionnement hydrique des arbres

F. Courbet, C. Doussan, J.-M. Limousin,
N. Martin-StPaul, G. Simioni



Forêts et changement climatique

Comprendre et modéliser
le fonctionnement hydrique des arbres

François Courbet, Claude Doussan, Jean-Marc Limousin,
Nicolas Martin-StPaul, Guillaume Simioni

Éditions Quæ
RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Le bruit en mer

Développement des activités maritimes et protection de la faune marine

F. Schneider et H. Glotin, coord., 2022, 160 p.

Les productions fruitières à l'heure du changement climatique

Risques et opportunités en régions tempérées

J.-M. Legave, coord., 2022, 464 p.

Blé dur

Synthèse des connaissances pour une filière durable

J. Abécassis, J. Massé, A. Allaoua, coord., 2021, 320 p.

One health, une seule santé

Théorie et pratique des approches intégrées de la santé

J. Zinsstag, E. Schelling, D. Waltner-Toews, M.A. Whittaker, M. Tanner, coord., 2020, 584 p.

Alerter la population face aux crues rapides

Compréhension et évaluation d'un processus en mutation

J. Douvinet, 2020, 256 p.

L'eau en milieu agricole

Outils et méthodes pour une gestion intégrée et territoriale

D. Leenhardt, M. Voltz, O. Barreteau, coord., 2020, 288 p.

Biomasse

Une histoire de richesse et de puissance

B. Daviron, 2020, 392 p.

Agriculture et qualité de l'air

Comprendre, évaluer, agir

C. Bedos, S. Générumont, J.-F. Castell, P. Cellier, coord., 2019, 324 p.

Pour citer cet ouvrage : Courbet F., Doussan C., Limousin J.-M., Martin-StPaul N., Simioni G., 2022.

Forêts et changement climatique. Comprendre et modéliser le fonctionnement hydrique des arbres, Versailles, éditions Quæ, 144 p., DOI : 10.35690/978-2-7592-3458-5.

Cet ouvrage est diffusé sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Pour toutes questions, remarques ou suggestions : quae-numerique@quae.fr

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex

www.quae.com
www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2022

ISBN : 978-2-7592-3457-8
ISBN PDF : 978-2-7592-3458-5
ISBN ePub : 978-2-7592-3459-2
ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Table des matières

Introduction	5
Chapitre 1. Fonctionnement hydrique des arbres forestiers	7
Les voies de transfert de l'eau dans le système sol-arbre-atmosphère.....	7
L'eau dans le sol.....	8
L'eau dans l'arbre.....	8
Transfert de l'eau : concepts et formalisation.....	16
Le fonctionnement d'un arbre en cas de sécheresse.....	25
Les paramètres de la vulnérabilité à la sécheresse.....	29
Les indicateurs des effets de la sécheresse.....	35
Récapitulatif.....	48
Chapitre 2. Bilan hydrique et modèles : des outils au service des chercheurs et des praticiens	50
Caractériser le niveau de sécheresse subie par les arbres : le bilan hydrique.....	50
Des modèles intérateurs des connaissances sur le fonctionnement des arbres.....	52
Conclusion.....	59
Chapitre 3. Fiches variables écophysologiques	61
1. Le potentiel hydrique.....	61
2. Flux hydrique.....	64
3. Conductance et conductivité.....	66
4. Efficience d'utilisation de l'eau (WUE pour <i>Water Use Efficiency</i>).....	69
5. Rapports isotopiques.....	70
6. Cavitation.....	72
Chapitre 4. Processus et paramètres impliqués dans les modèles de fonctionnement de la végétation	75
Principaux processus impliqués dans les modèles de fonctionnement.....	75
Principaux paramètres et variables impliqués dans les modèles de fonctionnement.....	80
Chapitre 5. Fiches modèles fonctionnels	86
Biljou.....	86
CASTANEA.....	89
CONTINUUM.....	92
ForCEEPS.....	95
GO+.....	98
ISBA.....	101
MAIDEN.....	105
MuSICA.....	108
NOTG.....	111

ORCHIDÉE	114
PHENOFIT4	117
RReShar	120
SAMSARA2.....	122
SIERRA	124
SurEau	127
Glossaire	131
Références bibliographiques	137
Auteurs principaux	140
Rédacteurs des fiches modèles	141

Remerciements

Les auteurs remercient les personnes dont la relecture critique a permis d'améliorer le manuscrit : Myriam Legay (AgroParisTech) ; Jérôme Rosa (CNPf-CRPF Île-de-France–Centre-Val de Loire) ; Céline Perrier (CNPf-IDF) ; Philippe Balandier, Nathalie Bréda et Hervé Cochard (INRAE) ; Jean Ladier, Christine Deleuze et Christine Micheneau (ONF).

Ils remercient également les structures dont la participation financière a permis l'édition de cet ouvrage : le réseau mixte technologique Adaptation des forêts au changement climatique (RMT Aforce), le département Écologie et biodiversité d'INRAE (Écodiv), l'unité de recherche Écologie des forêts méditerranéennes d'INRAE (URFM), l'unité de recherche Environnement méditerranéen et modélisation des agro-hydrosystèmes (Emmah), le ministère de l'Agriculture et de l'alimentation, l'interprofession nationale France bois forêt et le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive du CNRS (CEFE).

Ils remercient les rédacteurs des fiches modèles, ainsi que les éditeurs et personnes qui ont accepté de mettre gracieusement à disposition leurs illustrations. Lorsque ces illustrations ne viennent pas des auteurs de l'ouvrage ou des fiches modèles, leur nom est crédité sous les figures.

Enfin, ils remercient les personnes qui ont permis la mise en forme de l'ouvrage, texte et figures : Mickaël Legrand, Gwendolin Butter, Anne-Lise Prodel (éditions Quæ), Marie-Christine Lemayeur (atelier Lemayeur Alunni), Élise Druon.

Avec le soutien de :



Introduction

Face au réchauffement climatique en cours et à venir, la forêt est le siège d'un double enjeu, d'atténuation et d'adaptation. Cette modification du climat étant due pour partie à l'effet de serre résultant de l'augmentation du taux de dioxyde de carbone (CO₂) dans l'atmosphère, la forêt peut jouer un rôle important dans l'atténuation du phénomène par la séquestration du carbone dans les arbres sur pied et dans le sol, et son stockage dans les produits de la filière bois. Or, si on a pu mettre en évidence des cas d'augmentation de la productivité, les dépérissements constatés et plus encore les projections climatiques (Déqué, 2007) indiquent que la forêt est menacée sous sa forme actuelle.

Le changement climatique est fait de changements directs des conditions environnementales : enrichissement de l'atmosphère en CO₂, modification des régimes thermique et pluviométrique, conséquences sur les sols. Il va également nécessiter une modification des pratiques agricoles et forestières. Les questions d'adaptation à ces nouvelles contraintes sont donc au centre des préoccupations des forestiers. Pour nourrir leurs réflexions, des recherches sont menées entre autres sur la plasticité des populations en place ; la migration et la modification des aires de répartition ; l'adaptation génétique par la sélection et la régénération naturelle ; la recherche de matériel forestier à substituer aux espèces vulnérables ; la sylviculture adaptative.

Sur toutes ces questions, que ce soit pour constater les effets du changement climatique, pour estimer la vulnérabilité des peuplements en place ou pour mesurer l'impact de la modification des pratiques, l'observation et l'étude du fonctionnement des arbres forestiers sous contraintes climatiques sont donc devenues essentielles dans le travail des personnes impliquées dans la recherche et le développement forestiers (Gauquelin, 2010 ; Chapelet et Havet, 2017 ; Département de la Santé des forêts, 2017).

Les symptômes de dépérissement (mortalité, dessèchement partiel du houppier) sont souvent les effets les plus visibles du changement climatique sur les forêts. Ce dépérissement peut avoir de multiples causes et résulter d'une succession ou d'une interaction de plusieurs facteurs. Pour autant, dans le contexte du changement climatique, la sécheresse joue souvent un rôle central dans la détérioration de l'état de santé des arbres. Plus globalement, l'évolution défavorable du climat

peut constituer un facteur fragilisant les arbres en les exposant à des évènements climatiques ponctuels extrêmes (sécheresse, canicule ou froid excessif) ou biotiques (attaques d'insectes ou de champignons) qui vont déclencher leur dépérissement ou aggraver leur état sanitaire (Vennetier, 2012).

L'observation des effets du climat et de son évolution sur le fonctionnement des arbres peut se faire bien avant d'atteindre la phase critique de leur déclin sanitaire. De nombreuses variables*¹ directes ou indirectes, liées à un processus écophysiologique particulier ou intégrant plusieurs mécanismes fonctionnels, permettent d'évaluer le niveau de stress — l'état physiologique des arbres — en particulier vis-à-vis du facteur hydrique, très prégnant dans le cas du changement climatique. Elles permettent à la fois de comprendre les modifications qu'il provoque sur le fonctionnement de l'arbre et d'anticiper ses effets délétères éventuels.

Dans la première partie de cet ouvrage seront rappelés les mécanismes biologiques et physiologiques qui régissent le transfert et l'utilisation de l'eau par les arbres, en conditions non limitantes et en cas de sécheresse. Ces mécanismes sous-tendent la vulnérabilité des plantes au changement climatique. Les principales variables mesurées et liées au fonctionnement hydrique — les indicateurs directs, indirects et intégrateurs du niveau de stress hydrique — seront ensuite présentés. Leur observation, leur mesure et leur interprétation seront également détaillées.

L'observation instantanée n'étant pas suffisante, il est aussi nécessaire de pouvoir anticiper l'évolution de ces mécanismes dans le temps sous différentes conditions climatiques. En effet, compte tenu de la longue durée de renouvellement des peuplements forestiers (50 à 180 ans selon les espèces), les conditions climatiques que connaîtront la plupart d'entre eux en fin de révolution seront très différentes de celles qu'ils ont connues au moment de leur installation. Il est donc important d'anticiper et de prévoir l'effet de ces nouvelles conditions, encore inobservées, sur les peuplements en place. Cela implique d'acquérir les connaissances nécessaires sur le fonctionnement des arbres et les mécanismes écophysiologiques, et de les intégrer dans des modèles capables de rendre compte des effets, principaux et en interaction, immédiats et différés, des changements de conditions environnementales (température, pluviométrie, CO₂...). Ce travail sera présenté dans la seconde partie du document qui traite des modèles de fonctionnement, de leur intérêt et de leurs limites actuelles. Le principe de la modélisation fonctionnelle y sera décrit avant de passer en revue les principaux modèles fonctionnels développés en France. Leurs fonctionnalités, leur prise en compte des processus hydriques et les conditions de leur utilisation opérationnelle y seront aussi détaillées.

1. Les termes assortis d'un astérisque sont définis dans le glossaire, en fin d'ouvrage.

Chapitre 1

Fonctionnement hydrique des arbres forestiers

» Les voies de transfert de l'eau dans le système sol-arbre-atmosphère

L'eau joue un rôle central dans la biologie des plantes. C'est un élément indispensable qui permet de maintenir les feuilles hydratées et de les alimenter en minéraux pour la réalisation de la photosynthèse*. Celle-ci transforme le dioxyde de carbone et l'eau en substances constitutives du bois et du reste de la biomasse végétale. L'ordre de grandeur de la quantité d'eau consommée est d'environ 150 m³ pour 1 m³ de bois produit.

Elle est puisée au niveau du sol par le système racinaire des arbres. L'arbre rejette cette eau sous forme de vapeur dans l'atmosphère lors du processus de transpiration, qui permet de réguler la température des feuilles. Elle est ensuite restituée au sol sous forme de précipitations.

Lorsque les conditions sont favorables, les arbres transpirent de grandes quantités d'eau durant le jour, entre dix et plusieurs centaines de litres par jour selon les espèces, leur taille et la période de l'année (tableau 1).

Tableau 1. Quelques données de transpiration maximale journalière d'individus de différentes espèces forestières. D'après Office national des forêts (1999).

Espèce	Diamètre (cm)	Hauteur (m)	Transpiration (l/jour)
Chêne sessile	9	15	10
Épicéa	15	14	19
Épicéa	16	12	27
Épicéa	23	15	33
Épicéa	36	25	175
Hêtre	54	35	137
Mélèze	—	20	74
Pin d'Alep	—	9	49
Pin maritime	34	20	161
Pin maritime	35	26	125

►► L'eau dans le sol

Les arbres puisent l'eau dans le sol. Que connaît-on de l'état de l'eau dans le sol ?

Le sol est un milieu poreux constitué :

- d'éléments minéraux de différentes tailles, depuis les blocs/graviers ($> 2 \text{ mm}$) jusqu'aux argiles ($< 2 \mu\text{m}$) ;
- de matière organique non vivante plus ou moins transformée (litière, humus...) ;
- de matière organique vivante (racines, microfaune, microorganismes...).

Ces éléments sont répartis dans l'espace selon une certaine structure qui ménage des vides entre eux. Ces vides peuvent être occupés par de l'air ou par de l'eau. Le volume total des vides par unité de volume d'un sol représente la porosité. Le volume d'eau dans le sol par unité de volume de sol représente l'humidité volumique.

L'eau est plus ou moins liée aux particules du sol sous l'action de différentes forces d'intensités variables, par ordre décroissant :

- la gravité ;
- les forces matricielles*, qui représentent les forces d'attraction exercées par les éléments solides du sol sur les molécules d'eau. Elles comprennent les forces capillaires, liées à des phénomènes de tension superficielle, qui retiennent l'eau dans les interstices fins du sol (allant de moins d'un micromètre à une centaine de micromètres), et l'adsorption de l'eau à la surface des particules par les forces électrostatiques qui s'établissent entre les charges négatives des particules minérales et organiques et les charges positives des molécules d'eau ;
- les forces osmotiques dues à l'attraction exercée sur l'eau par les ions* en solution. Elles peuvent être considérées comme négligeables par rapport aux forces précédentes.

Selon son comportement vis-à-vis de ces forces, l'eau peut être classée en trois catégories :

- l'eau de gravité, qui circule dans les interstices les plus grossiers sous l'effet de la gravité ;
- l'eau capillaire, retenue dans les agrégats et la méso- et microporosité du sol malgré les forces de gravité. Elle peut être absorbée ou non par les racines selon l'intensité des forces matricielles qui la lient aux particules du sol ;
- l'eau hygroscopique, retenue très énergiquement par les particules élémentaires du sol et qui ne peut être extraite par l'arbre.

►► L'eau dans l'arbre

L'eau du sol, absorbée par les racines, circule ensuite dans le tronc et les branches par des vaisseaux conducteurs pour être ensuite transpirée sous forme de vapeur au niveau des feuilles (figure 1).

Quand elle est dans l'arbre, l'eau se retrouve principalement sous forme liquide dans deux types de compartiments :

- à l'intérieur du cytoplasme* des cellules dans lequel ont lieu les réactions chimiques du métabolisme*. Des canaux ou **plasmodesmes*** traversent les parois cellulaires* et

relient ainsi les membranes plasmiques* et les cytoplasmes des cellules adjacentes, qui forment alors un compartiment continu, le **symplasme*** ;

– à l'extérieur des cellules dans un compartiment appelé **apoplasme***, qui inclut les parois cellulaires et les espaces vides entre les cellules, dont les conduits de l'aubier* où monte la sève brute*, qui contient de l'eau et des sels minéraux en solution.

Selon le compartiment, les transferts d'eau sont régis par des mécanismes sensiblement différents.

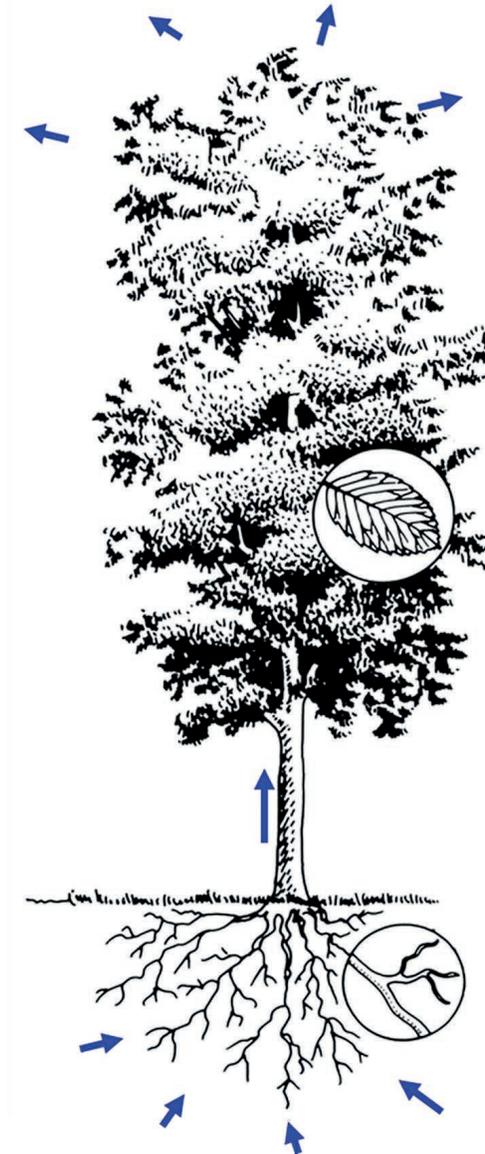


Figure 1. Trajet de l'eau dans l'arbre : absorption par les racines, transfert *via* le tronc et les branches, transpiration par le feuillage. © Hervé Cochard.

L'absorption de l'eau par les racines

L'eau pénètre dans les tissus racinaires tout au long des racines, mais avec une facilité plus marquée au niveau des zones jeunes, en partie grâce à deux systèmes permettant d'augmenter la surface de contact entre le sol et la plante :

– les **poils absorbants** (figure 2), qui sont des prolongements filamenteux, de quelques millimètres de long, de cellules de la couche externe des jeunes racines. Ils sont particulièrement adaptés à l'absorption de l'eau (paroi fine, grande surface d'échange avec le milieu extérieur). Ces poils absorbants apparaissent dans la zone apicale des jeunes racines au fur et à mesure de leur élévation. À leur niveau, le passage de l'eau s'effectue en partie par **osmose***, du fait de la différence de concentration en ions entre les cellules, où ils s'accumulent, et le milieu extérieur ;

– les **mycorhizes**, association symbiotique (c.-à-d. à bénéfice réciproque) entre l'arbre et un champignon qui développe un réseau de filaments de faible diamètre autour des jeunes racines. Comme les poils absorbants, elles prospectent le sol autour de la racine et augmentent la surface de contact sol-racine, facilitant la conduction de l'eau du sol vers la racine. Selon que le champignon reste à l'extérieur ou pénètre dans les cellules de la plante hôte, on distingue les ectomycorhizes (figure 3) présentes chez les sapins, pins, épicéas, cèdres, chênes, châtaignier, hêtre, et les endomycorhizes présentes chez l'if, les séquoias, frênes, ormes, érables (Boulard, 1974) (figure 4).

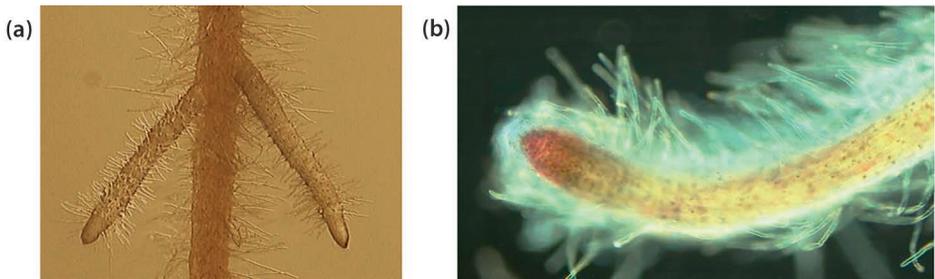


Figure 2. Poils absorbants de racines fines de peuplier en microscopie épiscopique (a) et optique (b). L'épaisseur des racines est d'environ 200 μm . © Aurélie Deveau, INRAE.

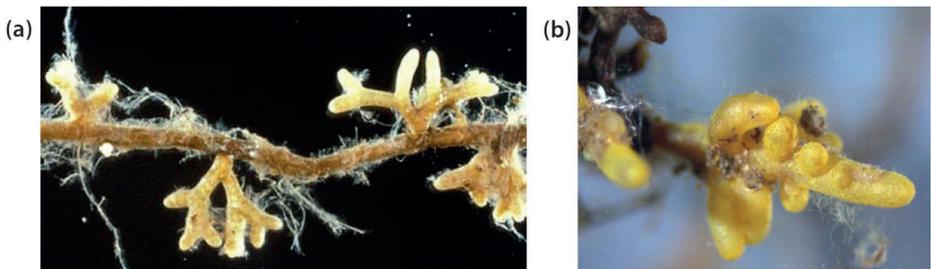


Figure 3. Ectomycorhizes (a) formées de l'association entre une racine de *Pinus radiata* et le champignon *Suillus brevipes*. Ectomycorhize (b) de russule ocre et blanche (*Russula ochroleuca*) sur racine fine de hêtre. © Nicholas Malajczuk (a) ; Marc Buée, INRAE (b).

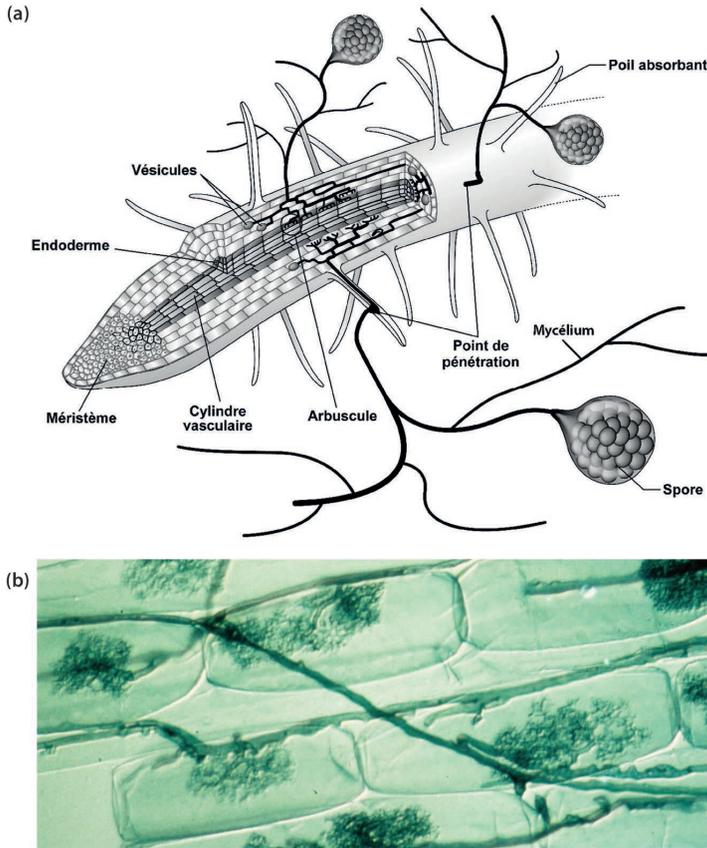


Figure 4. Schéma (a) et photo (b) de la structure d'une endomycorhize arbusculaire, association entre une plante et un champignon endomycorhizien. Sont représentés en (a) les différents tissus de la racine : les vaisseaux conducteurs qui forment le cylindre vasculaire ; le méristème* qui est la zone de multiplication cellulaire apicale ; l'endoderme* et les poils absorbants. Du côté du champignon sont représentés les spores, organes de dissémination du champignon à partir desquels se développent les filaments du mycélium qui vont pénétrer dans la racine ; les vésicules contenant des réserves carbonées provenant de l'arbre ; les arbuscules, visibles aussi en (b), qui pénètrent dans les cellules, permettant le transfert d'eau et d'éléments minéraux vers la racine. Source : Fortin *et al.* (2015).

Si l'apoplasme est aussi utilisé directement, la voie symplasmique est la voie privilégiée utilisée par l'eau du sol pour atteindre les premiers vaisseaux conducteurs de l'apoplasme des racines (figure 5). Pour ce faire, l'eau doit franchir un certain nombre de barrières. Tout d'abord, ce transfert nécessite :

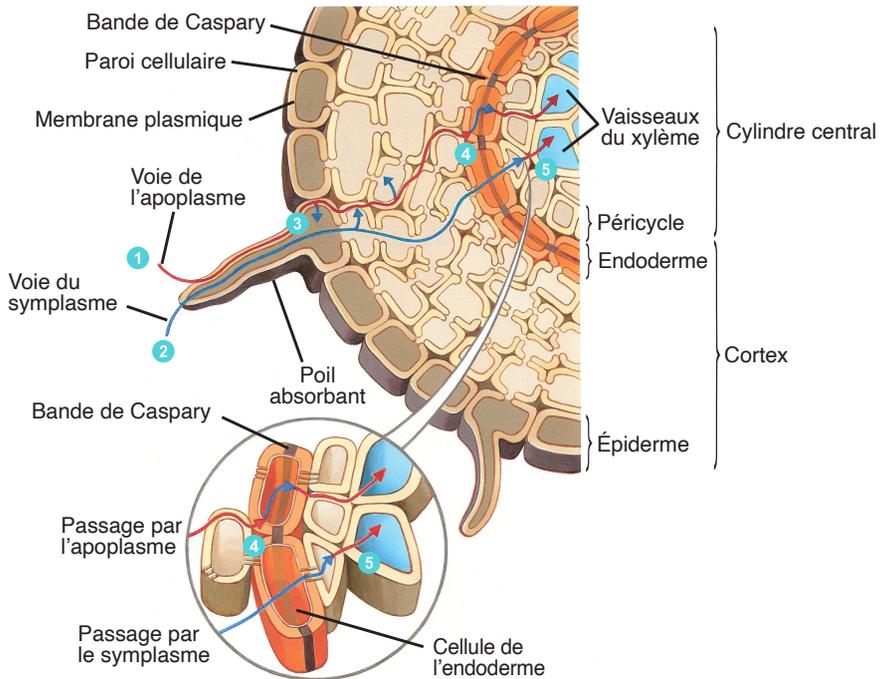
1. La traversée de parois cellulaires pectocellulosiques, que l'eau franchit à travers les **plasmodesmes**. Au niveau d'une assise cellulaire spécifique, l'endoderme*, qui sépare le parenchyme des vaisseaux conducteurs², les parois des cellules s'imprègnent de substances hydrophobes telles que la subérine et la lignine.

2. Un exoderme à la périphérie de la racine peut également exister.

Ces dépôts dans les parois de l'endoderme forment la bande de Caspary (figures 5 et 6) dans les zones plus âgées de la racine, l'imperméabilisant dans le sens radial. Les pointes, encore jeunes, des racines, qui en sont dépourvues, sont de ce fait plus perméables à l'eau ;

2. Le passage de membranes plasmiques à travers des **aquaporines***, qui sont des protéines membranaires formant des « pores » perméables aux molécules d'eau.

L'apoplasme et le symplasma ne sont pas étanches et il existe des transferts d'eau et d'éléments minéraux entre ces deux compartiments.



- 1 La paroi hydrophile des poils absorbants permet l'entrée de la solution du sol dans l'apoplasme. L'eau et les sels minéraux progressent ensuite vers le cylindre central en suivant le réseau des parois et des espaces extracellulaires.
- 2 L'eau et les sels minéraux traversent la membrane plasmique des poils absorbants et pénètrent dans le symplasma. Les sels minéraux utilisent des protéines transmembranaires : les aquaporines. Pour l'eau, ce passage se fait en outre par osmose. Le passage des parois cellulaires se fait par des canaux, les plasmodesmes.
- 3 De l'eau et les sels minéraux peuvent passer de l'apoplasme au symplasma. Le passage peut se faire également en sens inverse.
- 4 La bande de Caspary bloque le passage de l'eau et des minéraux par l'apoplasme. Ils peuvent rejoindre le symplasma en traversant la membrane plasmique des cellules endodermiques.
- 5 L'eau et les sels minéraux déjà présents dans le symplasma évitent la bande de Caspary et rejoignent les vaisseaux du xylème dont la paroi et la cavité interne font partie de l'apoplasme et où s'effectue l'ascension de la sève brute.

Figure 5. Transfert radial de l'eau et des minéraux dans les racines : voies symplasmique et apoplasmique. L'eau et les minéraux dissous sont aussi absorbés par les mycorhizes, association symbiotique entre la plante et un champignon, non illustrée ici. © Marie-Christine Lemayeur et Bernard Alunni, d'après Urry *et al.* (2020).

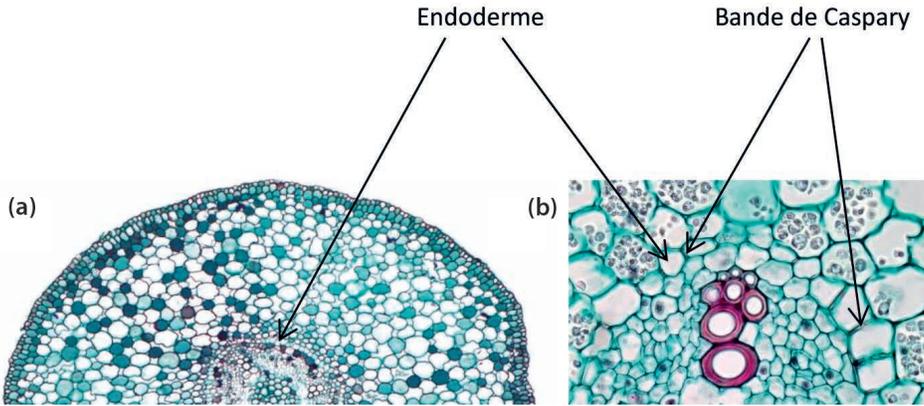


Figure 6. Endoderme dans une racine de saule (a) et dans une racine de Renonculacée (Dicotylédones) (b). L'endoderme apparaît sous forme d'un anneau de cellules entourant le cylindre central. En (b) les anneaux de Caspary apparaissent nettement sous forme d'épaississements latéraux des parois cellulaires. Photos : © Berkshire Community College, Bioscience Image Library.

L'ascension de la sève brute

Après un transfert radial de cellule en cellule, depuis l'épiderme jusqu'aux vaisseaux du xylème* racinaire, l'ascension de la sève brute depuis les racines jusqu'aux feuilles se fait principalement par l'apoplasme, au sein d'un réseau de tuyaux formés du squelette de cellules mortes vidées de leur contenu (trachéides chez les résineux, figure 7 ; éléments de vaisseaux chez les feuillus, figure 8). Ce réseau est situé dans la partie périphérique du xylème, l'aubier, qui permet d'alimenter ensuite en eau les cellules vivantes des feuilles (figure 9).

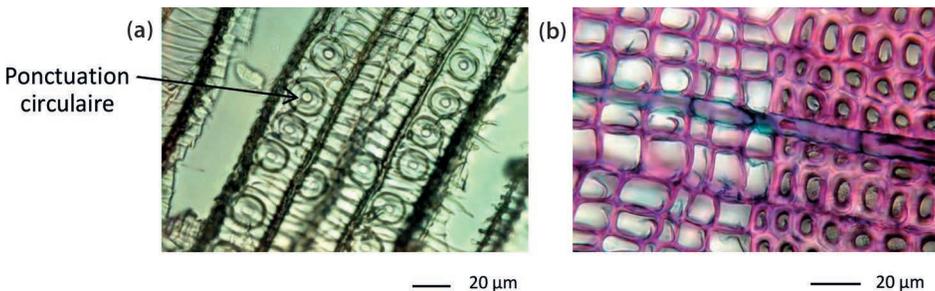


Figure 7. Vue en coupe radiale (a) et transversale (b) de trachéides (éléments conducteurs de la sève brute chez les résineux) du bois d'un sapin de Douglas (a) et d'un pin laricio (b). On notera en (a) les ponctuations circulaires qui permettent les échanges entre trachéides contiguës. En (b), on pourra remarquer la différence de taille entre les vaisseaux du bois formé au printemps (à gauche) et ceux formés en été (à droite). © Ralph Roletschek (a), Christian Aubert (b).

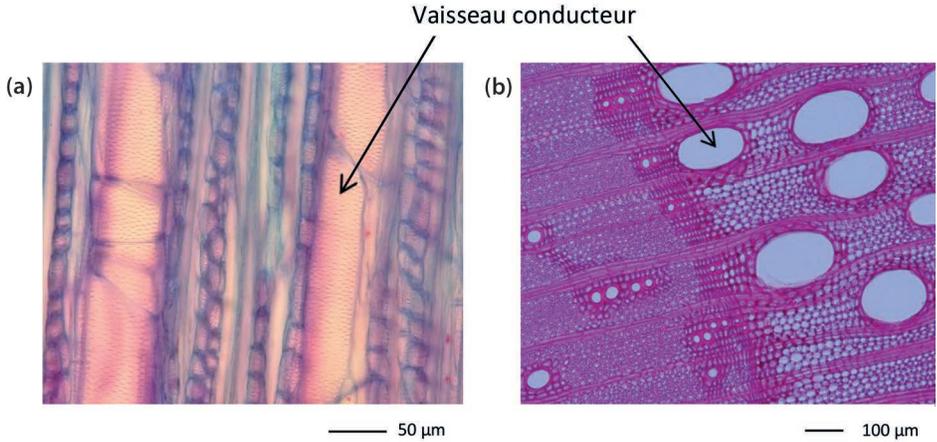


Figure 8. Vue en coupe radiale (a) et transversale (b) de bois de frêne montrant les vaisseaux conducteurs du xylème. © MIKROSCOPIA.com (a), Marie-Christine Trouy (b).

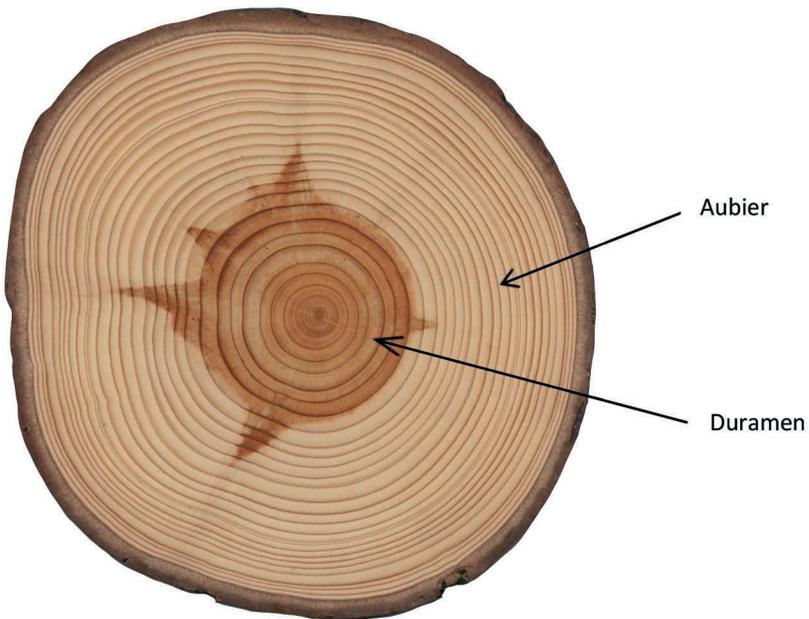


Figure 9. Coupe du tronc d'un cèdre de l'Atlas. L'aubier (bois plus clair) se distingue bien du duramen (bois plus sombre), ce qui n'est pas toujours le cas selon les espèces. L'aubier conduit la sève brute ascendante, qui alimente l'arbre en eau et sels minéraux. Le duramen correspond à du bois où se sont accumulées différentes substances qui obstruent les éléments conducteurs (duraminisation). Il n'est donc plus fonctionnel pour le transport de sève.

La transpiration par le feuillage

L'essentiel de ce flux ascendant gagne ensuite les feuilles, alimentant en eau les cellules chlorophylliennes du parenchyme où s'effectuent les réactions chimiques de la photosynthèse. Dans les feuilles, l'eau passe essentiellement par la voie symplasmique. Elle gagne ensuite les espaces intercellulaires du parenchyme lacuneux où, en se vaporisant, elle se retrouve sous forme de vapeur d'eau. Puis elle est transpirée dans l'atmosphère au travers des stomates*, minuscules pores présents à la surface des feuilles (figure 10) et de la cuticule. La transpiration permet de réguler la température au niveau des feuilles, l'empêchant de dépasser un seuil létal. À noter que l'entrée du dioxyde de carbone nécessaire au processus de photosynthèse se fait aussi par ces mêmes stomates.

Ainsi, le transfert d'eau du sol aux feuilles se fait sous forme liquide tandis qu'il s'effectue sous forme gazeuse des feuilles vers l'atmosphère. Les mécanismes responsables de ce transfert entre ces différents compartiments permettent de comprendre ce qui se passe en cas de sécheresse.

L'ouverture des stomates varie en fonction de la **turgescence*** des deux cellules de garde qui entourent l'ostiole*, orifice par lequel passe la vapeur d'eau. Quand les vacuoles* de ces cellules sont remplies d'eau, leur membrane se tend et l'ostiole s'ouvre (figure 11). À l'inverse, si les cellules se vident d'eau, la turgescence cesse, les vacuoles se rétractent et l'ostiole se referme. Ce phénomène a des conséquences sur l'importance des échanges gazeux (vapeur d'eau, gaz carbonique, oxygène) s'effectuant par ces stomates.

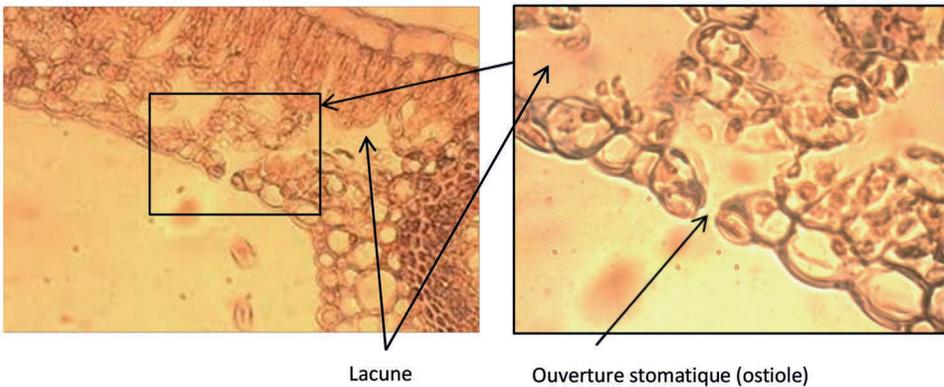


Figure 10. Coupe transversale de feuille de hêtre ($\times 400$) et détail d'un stomate ($\times 600$).
© ENS Lyon.

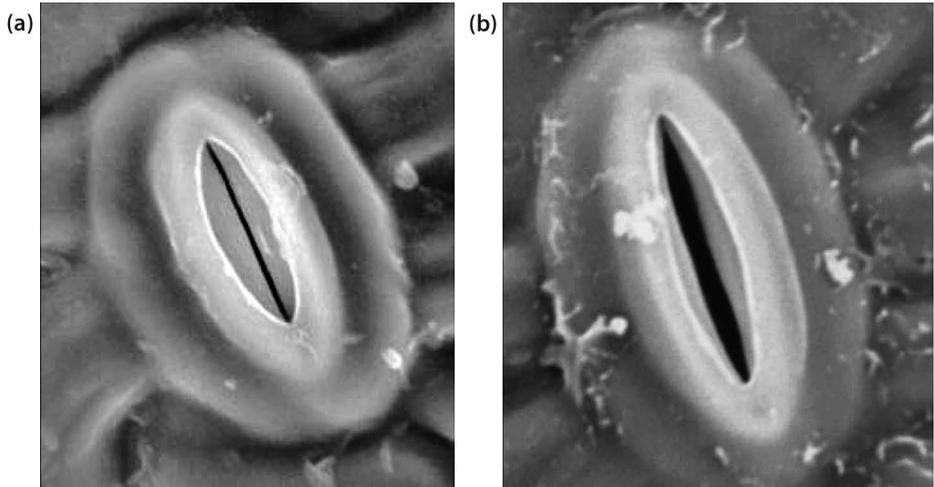


Figure 11. Vue d'un stomate fermé à gauche et partiellement ouvert à droite. Son degré d'ouverture a pour conséquence des échanges gazeux plus ou moins importants entre la plante et l'atmosphère : entrée de gaz carbonique pour la photosynthèse, d'oxygène pour la respiration, sortie de vapeur d'eau par transpiration. © Hervé Cochard.

Transferts d'eau entre apoplasme et symplasma

Comme on l'a déjà vu pour les racines, les deux voies, apoplasmique et symplasmique, ne sont pas étanches entre elles et des échanges sont nécessaires dans les deux sens :

- du symplasma vers l'apoplasme, pour transférer l'eau absorbée par les racines vers le xylème. Le symplasma joue aussi le rôle de réservoir d'eau pour alimenter l'apoplasme ;
- de l'apoplasme (xylème) vers le symplasma, pour alimenter en eau les cellules vivantes et permettre l'accomplissement des réactions chimiques du métabolisme, en particulier la photosynthèse dans les cellules des feuilles.

Comme dans les racines, ce transfert nécessite le passage de parois cellulaires pecto-cellulosiques à travers les canaux ou **plasmodesmes**, ainsi que celui de membranes plasmiques à travers des **aquaporines**.

►► Transfert de l'eau : concepts et formalisation

Le transfert de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère est régi par des lois physicochimiques. Ces connaissances, formalisées en modèles simples, aident à comprendre la vulnérabilité des arbres à la sécheresse.

Le potentiel hydrique : une notion importante du sol à la feuille

L'eau, quel que soit le compartiment dans lequel elle est située (sol, cytoplasme, éléments de vaisseau conducteur, espace intercellulaire...), est soumise à des

forces de rétention plus ou moins fortes et de différentes natures selon les compartiments (cf. p. 8, L'eau dans le sol). L'ensemble des effets de ces forces est rassemblé dans une variable, le **potentiel hydrique*** total Ψ . Celui-ci est défini comme l'opposé du travail qu'il faut fournir pour faire passer l'eau de l'état lié à l'état libre (c.-à-d. sous forme d'eau liquide pure, extraite du système à température et pression standard). C'est une énergie (fournie ou à fournir) par unité de masse du système (J/kg). Rapporté à l'unité de volume, il s'exprime sous forme de pression en mégapascal (MPa) ou en bar (1 MPa = 10 bars). Dans les végétaux et le sol, ce potentiel prend donc une valeur négative, rendant compte de l'état de liaison de l'eau aux particules de sol ou aux tissus. Des valeurs de plus en plus négatives traduisent un état de liaison de plus en plus fort. Il est donc d'autant plus faible (plus grand en valeur absolue) que l'eau est fortement retenue dans le système considéré. Quand le potentiel hydrique est uniforme dans le système, celui-ci est à l'équilibre et il n'y a pas de mouvement d'eau. À l'inverse, quand le potentiel hydrique n'est pas uniforme entre différentes parties du système, ce déséquilibre entraîne un mouvement de l'eau des zones de potentiel hydrique les plus élevées vers les zones de potentiel hydrique les plus faibles. Le potentiel hydrique est donc une variable qui permet de caractériser l'état hydrique de l'élément considéré et les échanges d'eau entre éléments du système³.

Réserve en eau et potentiel hydrique du sol

Après une pluie importante, sous l'effet de la gravité, une partie de l'eau va s'écouler assez rapidement en profondeur ou par drainage latéral. Une fois cette eau gravitaire évacuée, il reste une importante quantité d'eau dans le sol, dans un équilibre où la force de gravité contrebalance les forces matricielles d'attraction de l'eau par les solides. Cette teneur en eau correspond alors à la **capacité au champ***. Elle peut diminuer ensuite sous l'effet de l'évaporation et de l'absorption d'eau par les végétaux jusqu'à atteindre le **point de flétrissement permanent***, qui est la teneur en eau minimale à laquelle les végétaux peuvent extraire l'eau du sol. En deçà de ce seuil, l'eau est trop fortement retenue par les forces matricielles dans le sol. La quantité d'eau utilisable par les végétaux, entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent, est appelée **réserve utile*** du sol. Elle peut être estimée par la formule suivante (appliquée horizon par horizon du sol prospecté par les racines) :

$$RU = (\Theta_{cc} - \Theta_{pf}) \times E \times (100 - \%EG)$$

où RU est la réserve utile en mm, Θ_{cc} la capacité au champ et Θ_{pf} le point de flétrissement exprimés en pourcentage d'humidité volumique, E l'épaisseur de l'horizon considéré en décimètres, et %EG le pourcentage volumique d'éléments grossiers (graviers, cailloux...).

Si on connaît la classe de texture* de l'horizon (pourcentage de sable, d'argile et de limon), sa teneur en matière organique, on peut estimer la réserve utile, en se référant à des valeurs tabulées ou à des fonctions empiriques appelées fonctions de pédotransfert, appliquée à la terre fine débarrassée des éléments grossiers.

3. Voir la fiche variable écophysiological n° 1.

Quand la force de succion des racines est supérieure aux forces matricielles qui retiennent l'eau dans le sol (c.-à-d. que le potentiel hydrique des racines est plus négatif que le potentiel hydrique ou matriciel Ψ du sol), l'eau est alors disponible pour les plantes. Seule une partie de l'eau dans le sol est donc extractible par les racines. Il existe une relation entre **le potentiel matriciel Ψ** du sol, qui rend compte de l'importance des liaisons entre les molécules d'eau et les particules du sol, et la teneur en eau du sol. Cette relation est représentée par la courbe de rétention (figure 12). Elle traduit le fait que plus un sol est sec, plus il est difficile d'en extraire l'eau. Elle permet donc de situer les teneurs en eau et potentiels hydriques correspondant à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent.

Les limites de la notion de réserve utile et de son estimation

L'intérêt du calcul de la réserve utile est de pouvoir disposer rapidement d'ordres de grandeur des quantités d'eau potentiellement disponibles pour l'évapotranspiration* et de comparer les sols entre eux. La réserve utile est aussi une variable indispensable à considérer pour compléter un diagnostic relatif à l'adéquation entre climat, peuplement forestier et sol. Ce concept présente cependant des limites importantes.

D'une part, la notion de capacité au champ reste imprécise (le ressuyage du sol après une pluie est un phénomène continu, dont l'arrêt est difficile à situer nettement dans le temps). Elle est parfois remplacée par des valeurs fixes précises, mais arbitraires (par exemple, la teneur en eau lorsque le potentiel matriciel du sol est égal à $-0,03$ MPa).

D'autre part, le point de flétrissement permanent n'est pas une référence physiologique universelle (des plantes peuvent ainsi extraire de l'eau pour des potentiels inférieurs à $-1,5$ MPa, qui est la valeur de potentiel couramment utilisée pour les plantes cultivées). De plus, cette notion de réserve utile fait apparaître des notions de seuils ou des discontinuités brutales dans le domaine des mouvements de l'eau dans le sol et la plante, alors que les transferts hydriques dans le sol et l'absorption racinaire sont des phénomènes continus et progressifs.

Enfin, cette approche globale en termes de quantité d'eau disponible ne fait pas apparaître le rôle central des propriétés conductrices du milieu et de l'interface sol-racines dans la satisfaction de l'alimentation hydrique des plantes. La plante y est très simplifiée (une profondeur racinaire et un point de flétrissement). Les remontées capillaires ne sont pas considérées dans cette conception du sol, alors qu'elles peuvent être non négligeables dans le cas de milieux fortement conducteurs vis-à-vis de l'eau et lorsqu'une nappe est située à faible profondeur. En outre, la profondeur de sondage accessible à la tarière ou à la pelle mécanique, utilisée pour le calcul de la réserve utile, ne reflète pas toujours la profondeur de prospection réelle des racines. Il est alors nécessaire de dépasser l'analyse en termes de quantité globale d'eau disponible pour aborder l'analyse du transport de l'eau entre le sol et les racines en termes de flux, en tenant compte des facteurs qui vont les déterminer. La dynamique de l'absorption hydrique doit être considérée ainsi que l'équilibre instantané entre l'offre du sol et la demande de la plante.