

Arbres

Ce document est la transcription révisée, chapitrée et illustrée d'une vidéo du MOOC UVED « Arbres ». Ce n'est pas un cours écrit au sens propre du terme ; le choix des mots et l'articulation des idées sont propres aux interventions orales des auteurs.

La journée d'un arbre

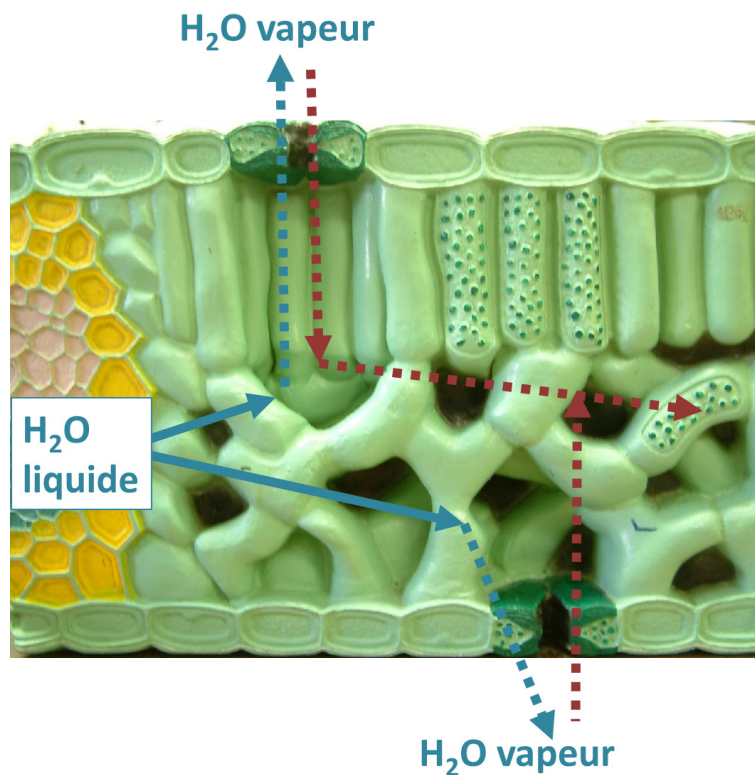


Erwin Dreyer

Directeur de recherche à l'INRAE

1. Problématique

Les arbres, comme toutes les plantes, sont fortement influencés par le microclimat local qu'ils subissent. Les composantes du microclimat les plus impactantes sont le rayonnement lumineux intercepté par la feuille, la température et le déficit en humidité de l'air. Ce microclimat conditionne la transpiration des feuilles, qui est le moteur de la circulation de l'eau dans l'arbre, et il conditionne la photosynthèse, qui est la source de carbone, indispensable pour la croissance et la survie de l'arbre. Pour comprendre ces processus, il nous faut examiner une coupe dans une feuille.



Vous avez ci-dessus un modèle très simplifié de structure de feuille. Dans une feuille, la transpiration est provoquée physiquement par le rayonnement reçu, le déficit d'humidité de l'air et la température. Une cuticule imperméable recouvre l'épiderme et la périphérie des feuilles, et protège la feuille de la déshydratation. La photosynthèse, elle, requiert de la lumière visible comme source d'énergie. Elle n'est donc active que pendant la phase diurne des cycles. Elle requiert aussi du gaz carbonique, qui est présent en faible quantité dans l'atmosphère. En faible quantité du point de vue de la plante, pas du point de vue du climat. Ce gaz doit pénétrer dans les feuilles, alors même que la cuticule lui est totalement imperméable. L'entrée de ce gaz, absolument nécessaire pour la photosynthèse, ne peut se faire que grâce à la présence de stomates, qui sont des petits pores dans les épidermes, qui peuvent s'ouvrir et se fermer grâce à des processus actifs et la perception de signaux qu'on comprend maintenant très bien. Il y a, de ce fait, un compromis en jeu. La photosynthèse n'est possible que si les stomates sont ouverts et si le gaz carbonique peut pénétrer, ce qui entraîne nécessairement une plus forte transpiration. Inversement, une limitation de la transpiration ne peut que conduire à une baisse de photosynthèse, en limitant l'entrée de gaz carbonique dans les feuilles.

2. La journée d'un arbre



Chambre de mesure de la photosynthèse et de la transpiration

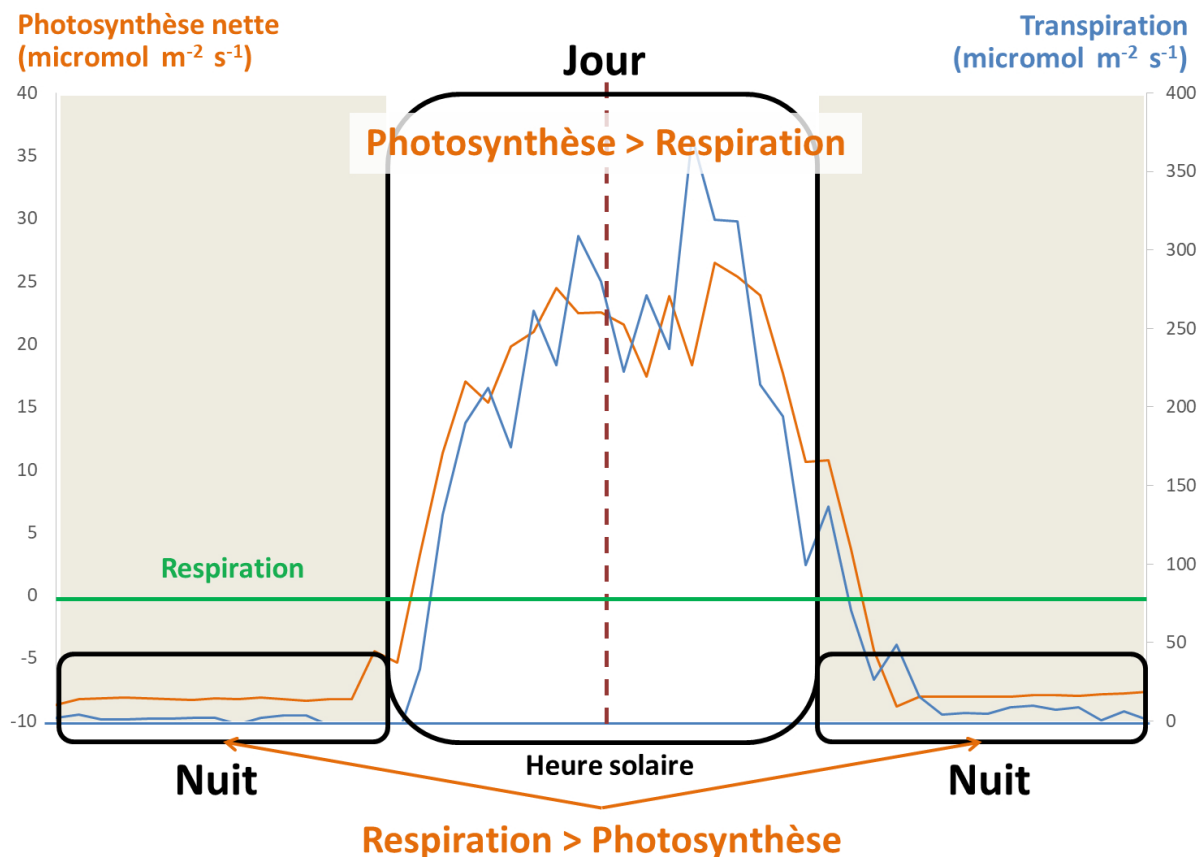
Nous savons mesurer les échanges entre les feuilles individuelles et l'atmosphère, en utilisant des chambres de mesure comme celle qui est sur cette photographie. De nombreux jeux de données décrivent ainsi finement les variations de photosynthèse et de transpiration en fonction du microclimat. Nous savons aussi mesurer la photosynthèse, cette fois-ci à l'échelle de la canopée, du couvert forestier, en utilisant des systèmes de mesure des flux de différents gaz entre la canopée et l'atmosphère. La photo ci-dessous vous illustre une tour de mesure qui est installée en Guyane, dans le site de Guyaflux à Paracou, et qui mesure, depuis une quinzaine d'années, régulièrement, à un pas de temps semi-horaire, les flux de gaz carbonique, de vapeur d'eau, et le rayonnement au-dessus de la canopée guyanaise.

Tour de mesure de différents gaz



Source : dispositif Guyaflux, Guyane française

Ces changements conduisent à une impressionnante dynamique journalière de la photosynthèse et de la transpiration. Durant la nuit, la transpiration est très faible. Elle augmente en cours de journée et elle redevient très faible en fin de journée. De même, la nuit, les feuilles libèrent du gaz carbonique par la respiration, et le jour, elles en absorbent des quantités importantes, quand la photosynthèse domine largement la respiration.

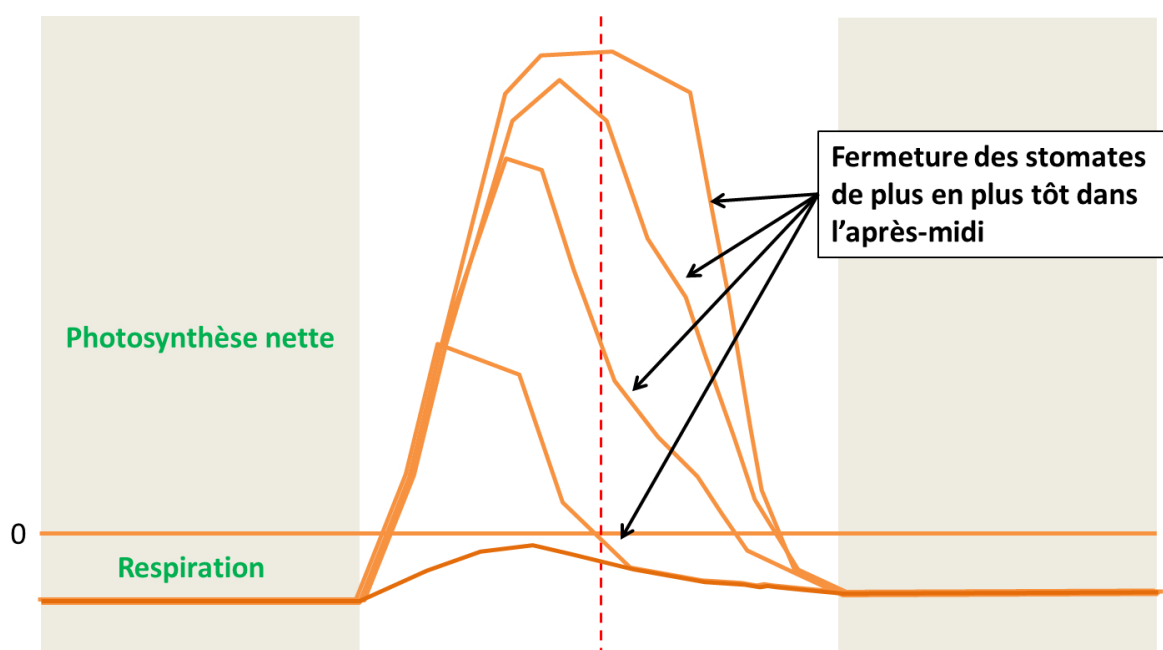


Les variations rapides que vous voyez en milieu de journée sont dues à des passages nuageux qui modifient le rayonnement et le microclimat, et donc le fonctionnement de la canopée à un pas de temps très court. Nous sommes en zone tropicale humide, et en zone tropicale humide, les conditions, rayonnement, température, sont souvent optimales pour la photosynthèse. De telles conditions optimales de température, de rayonnement et d'humidité de l'air ne sont pas la règle générale. Comme pour tous les processus physiologiques, la photosynthèse dépend de la température. Son optimum thermique est aux alentours de 25-28 °C, et en dessous et au-dessus de ces températures, elle baisse fortement. Par ailleurs, la photosynthèse et la transpiration ne présentent pas les mêmes réponses au rayonnement intercepté. La photosynthèse peut être saturée, alors que la

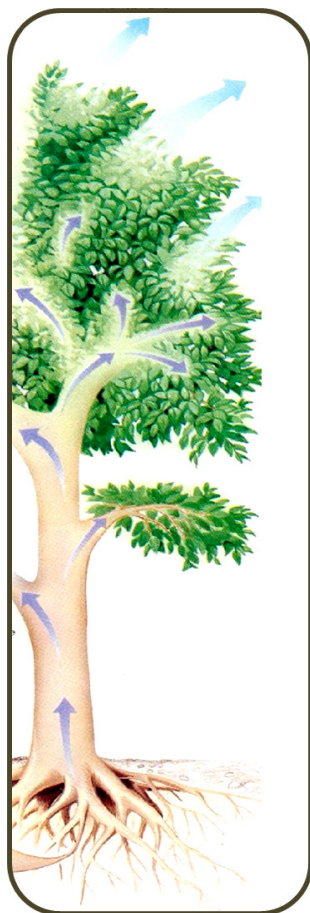
transpiration continue à augmenter quand le rayonnement augmente. Dans ces conditions, garder les stomates pleinement ouverts tout au long de la journée, alors même que la photosynthèse est réduite et limitée sous forte température et sous très fort rayonnement, ce qui entraîne en même temps de fortes transpirations, serait contre-productif. Cela conduirait à un gaspillage d'eau sans gain réel en carbone pour la plante, alors même que l'eau puisée dans le sol est une ressource rare. Effectivement, on constate souvent des baisses de conductance stomatique en deuxième partie de journée, et on observe ainsi de fortes réductions de photosynthèse en journée, souvent accompagnées de baisses de transpiration. Une asymétrie apparaît alors entre la photosynthèse du matin et celle de l'après-midi.

3. Fonctionnement en cas de sécheresse

Que se passe-t-il quand la disponibilité en eau du sol baisse fortement, comme pendant l'été 2022 en Europe de l'Ouest ? Les stomates se ferment, réduisant très fortement la photosynthèse, alors même que la température et le rayonnement sont à l'optimum. Dans la réalité, souvent, sécheresse va de pair avec fortes températures, comme pendant cet été, avec des températures supérieures à 30 degrés qui sont déjà au-delà de l'optimum de photosynthèse. On observe alors, du fait de cette fermeture des stomates et pendant des journées successives de sécheresse croissante, une augmentation de l'asymétrie pendant les cycles diurnes due à cette fermeture des stomates qui est plus marquée dans l'après-midi.



Quand les teneurs en eau du sol deviennent très faibles, les stomates peuvent être totalement fermés. Cela se traduit alors par une photosynthèse nulle et une très faible transpiration qui, elle, n'est jamais totalement nulle puisque la cuticule est légèrement perméable à la vapeur d'eau. Il nous faut maintenant replacer ces observations sur les feuilles dans un contexte global de l'arbre, comme il est schématisé sur la figure que vous voyez.



Transpiration

**Circulation de la
sève sous tension et
non sous pression**

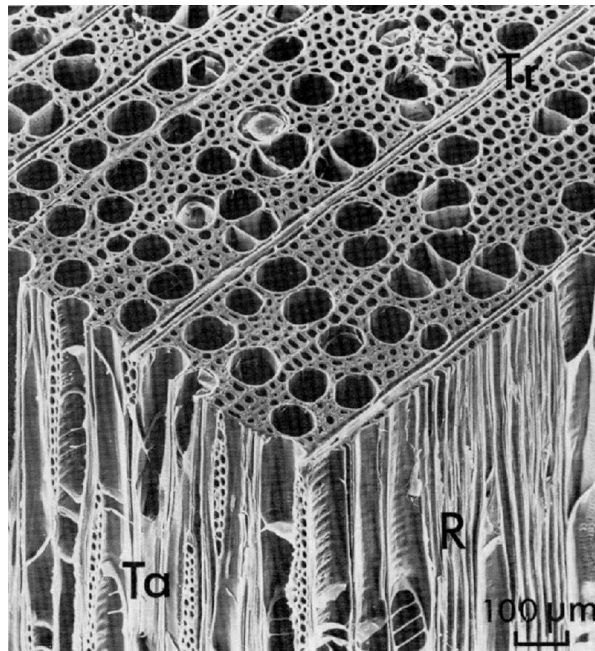
**Approvisionnement
depuis les racines**

En effet, l'eau s'évapore par les stomates des feuilles et est continuellement remplacée par de l'eau absorbée par les racines qui, elle, circule dans l'arbre à travers des structures conductrices spécialisées qui sont les vaisseaux du bois. C'est bien la transpiration des feuilles qui provoque physiquement la montée de l'eau, c'est-à-dire de la sève brute, des racines vers les feuilles. La circulation de l'eau, de la sève brute, se fait sous tension et non pas sous pression. Cette continuité des colonnes d'eau, depuis les feuilles jusqu'aux racines, est une propriété remarquable des arbres et des plantes supérieures en général. Cette propriété et cette continuité sont la condition nécessaire pour que la circulation de l'eau puisse se faire, depuis les racines jusqu'à des hauteurs qui sont parfois

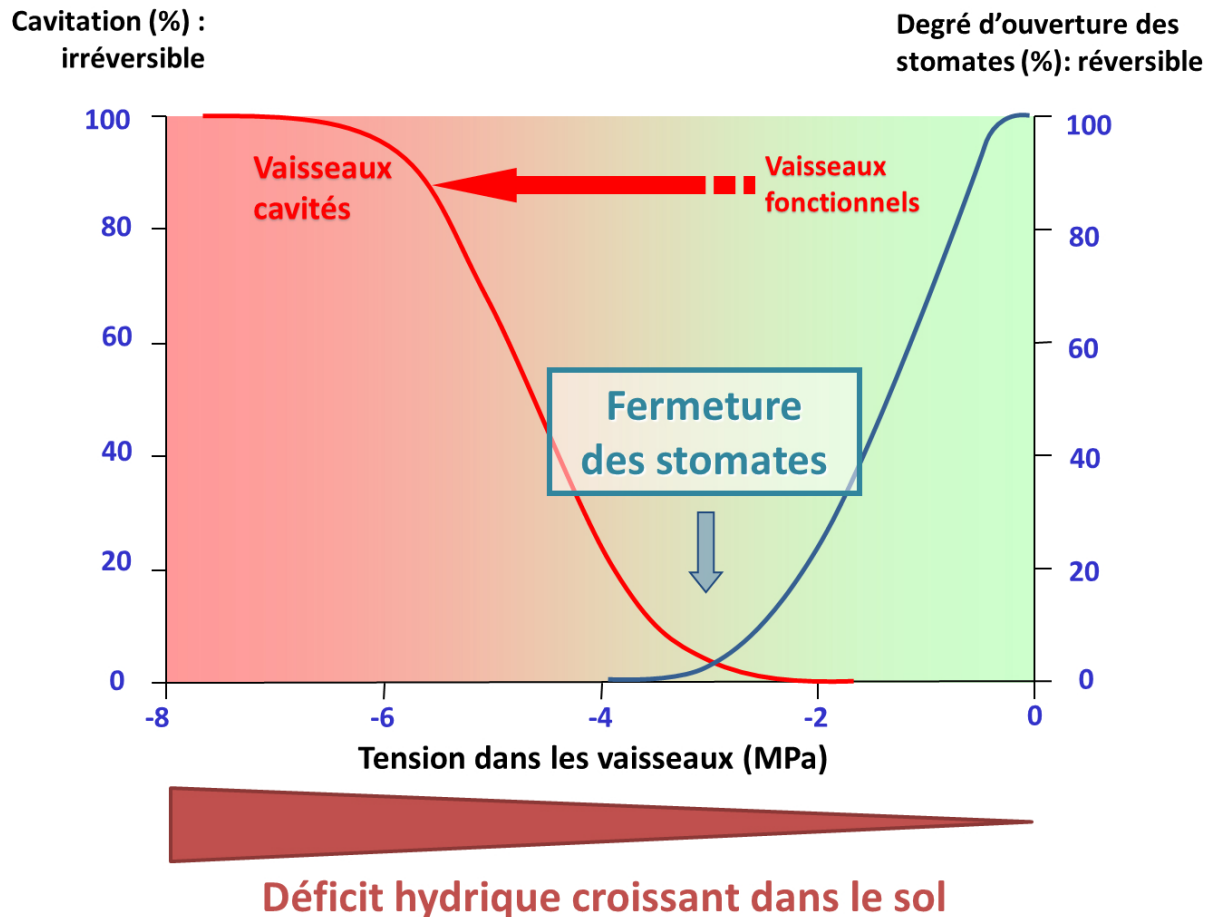
impressionnantes. Ça peut aller jusqu'à 100 mètres de hauteur dans le cas de séquoias ou de certains eucalyptus qui peuvent atteindre ces hauteurs.

4. Photosynthèse et risque de cavitation

Les vaisseaux du bois



Les vaisseaux de bois que vous voyez sur la coupe anatomique prise en microscope électronique sont les organes qui permettent la conduction de l'eau, et ce sont des tubes de grande longueur qui sont vides, morts. C'est du tissu mort, comme vous le voyez bien sur l'image prise en microphotographie électronique. La circulation de la sève dans le bois ne va pas sans risque, parce que les colonnes d'eau sont sous tension. Si les tensions deviennent trop fortes, ce qui peut arriver si l'arbre transpire trop ou n'a plus d'eau à sa disposition, il peut y avoir rupture de ces colonnes, et cette rupture est irréversible. C'est ce qu'on appelle le processus de cavitation, qui peut se produire dans les vaisseaux. Quand de nombreux vaisseaux cavitent, la capacité du bois à conduire la sève brute, donc l'eau, devient de plus en plus faible. Le risque d'apparition de cavitation dépend fortement de l'anatomie du bois et varie entre espèces. Il est très généralement nettement plus faible dans des espèces présentes dans des zones arides et devant survivre à de longues saisons sèches que dans des espèces européennes qui sont soumises à un climat plus tempéré.



Est-ce que le risque de cavitation et le fonctionnement des stomates sont, d'une certaine façon, corrélés ? Oui. On se rend compte que dans pratiquement tous les cas, lorsque les tensions dans les colonnes d'eau augmentent, pendant une sécheresse, par exemple, les stomates se ferment bien avant que la cavitation ne commence. On le voit sur la figure ci-dessus qui montre l'évolution de la conductance stomatique et de la cavitation en réponse à un déficit hydrique croissant. Les espèces très vulnérables à la cavitation ferment leurs stomates plus tôt pendant l'évolution de la sécheresse que des espèces qui sont peu vulnérables. On a donc l'impression que la régulation stomatique de la transpiration joue un rôle de protection contre le risque de cavitation.

5. Conclusion

Les variations diurnes de photosynthèse et de transpiration présentent une composante passive, qui est modulée directement par le climat, et donc par le rayonnement, par la température, par le déficit d'humidité de l'air. Mais elles présentent aussi une composante active, qui est due aux mouvements des

stomates, mouvements d'ouverture et de fermeture de ces stomates, qui permet d'optimiser, dans une certaine mesure, la photosynthèse par rapport à la transpiration. On peut considérer que la transpiration constitue des pertes d'eau pour la plante. Les processus qui pilotent l'ouverture et la fermeture des stomates sont de mieux en mieux connus. Ce qui reste encore mystérieux, c'est cette remarquable coordination entre la régulation de la transpiration par les stomates et la limitation du risque de cavitation dans le xylème. C'est un sujet de recherche passionnant.