

Etude bibliographique. - Transfert de sève brute dans le tronc des arbres aspects méthodologiques et physiologiques

A. Granier

▶ To cite this version:

A. Granier. Etude bibliographique. - Transfert de sève brute dans le tronc des arbres aspects méthodologiques et physiologiques. Annales des sciences forestières, 1977, 34 (1), pp.17-45. 10.1051/forest/19770102 . hal-00882144

HAL Id: hal-00882144

https://hal.science/hal-00882144

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Transfert de sève brute dans le tronc des arbres aspects méthodologiques et physiologiques

A. GRANIER

Station de Sylviculture et de Production, Centre National de Recherches Forestières, I.N.R.A.
Champenoux, 54280 Seichamps

Résumé

Dans cette étude essentiellement bibliographique, les transferts de sève brute sont envisagés de façon quantitative comme un des moyens de mesurer la transpiration des peuplements forestiers.

Après avoir rappelé la structure des éléments conducteurs et en avoir dégagé les conséquences du point de vue des transferts d'eau, l'auteur fait un examen critique des différentes méthodes permettant la mesure des flux et vitesses de sève.

 Les méthodes de mesure directe des flux de sève sont d'un emploi limité en forêt, soit à cause de la délicatesse de leur mise en place, soit par leur coût trop élevé.

 Malgré les problèmes théoriques que pose la méthode thermoélectrique (qui mesure une grandeur proportionnelle au flux de sève, il apparaît que seule cette méthode permet actuellement des études de transpiration des peuplements forestiers.

Sont ensuite analysés les résultats de la littérature donnant des renseignements sur les variations de la vitesse de l'impulsion de chaleur (appelée abusivement vitesse de sève) et celle du flux de transpiration :

- en fonction de la profondeur dans le tronc : il existe une zone de transit optimale dans l'aubier;
- en fonction des différences de potentiel hydrique dans l'arbre : la conductivité semble augmenter avec ce terme, favorisant ainsi le passage de la sève ;
- enfin, les études simultanées de la transpiration et de la vitesse de sève brute font apparaître l'importance des phénomènes de stockage et de restitution dans le tronc des arbres : variations de l'humidité des tissus et retard de la vitesse de sève par rapport à la transpiration en particulier.

Les études en peuplement sont rares mais font apparaître les différences du comportement transpiratoire entre les arbres dominants et les arbres dominés.

1. Introduction

L'eau est l'un des facteurs climatiques les plus importants pour la croissance des arbres, qui détermine en partie la potentialité forestière d'une région donnée. Aussi, la connaissance de l'évapotranspiration réelle est nécessaire lorsque l'on veut chiffrer la consommation d'eau d'un peuplement, et savoir par exemple quel type de sylviculture correspond au meilleur compromis entre les deux objectifs : production de bois d'une part et économie de l'eau d'autre part.

La mesure de l'évapotranspiration réelle des arbres forestiers et par extension celle des peuplements pose de nombreux problèmes. Si la bioclimatologie classique utilise un certain nombre de méthodes avec plus ou moins de succès en ce qui concerne les plantes herbacées, leur transposition au domaine forestier s'avère difficile. Ces difficultés tiennent surtout à deux caractéristiques essentielles du milieu forestier : d'une part ses dimensions, qui imposent des dispositifs de taille importante, et d'autre part (et surtout) son hétérogénéité, qui nécessite la multiplication des points de mesure sur le terrain.

On peut classer les méthodes de mesure de l'évapotranspiration réelle en trois principaux groupes :

— Mesure de la perte en eau au niveau du sol, c'est-à-dire de la diminution de son humidité. Cela suppose la connaissance de tous les termes du bilan hydrique, à moins de se placer en régime de dessèchement, où l'on peut supposer que les flux d'eau se font uniquement vers la surface du sol (les pertes par drainage étant négligeables); les conditions dans lesquelles on doit se placer pour utiliser ces méthodes restreignent les périodes d'étude à des intervalles de temps plus ou moins courts. A ce groupe de méthodes se rattachent aussi les bilans hydriques obtenus par le moyen de pesées. Fritschen et al. (1973) ont installé un Douglas de 28 mètres de haut dans une cuve pesable. Un tel dispositif de près de 30 tonnes permet des mesures précises des gains et pertes de poids, mais reste bien sûr limité à un individu du peuplement.

— Mesure de la perte en eau au niveau des couronnes vers l'atmosphère, par les méthodes de mesure des flux (méthode aérodynamique et méthode dite du rapport de Bowen). Thom et al. (1975) ont émis beaucoup de réserves quant à l'emploi de la méthode aérodynamique en forêt, car la précision limitée dans l'obtention des paramètres aérodynamiques de la forêt oblige à monter très haut au-dessus du couvert. En fait, seule la méthode du bilan d'énergie s'est développée pour des mesures en forêt, et de nombreux auteurs ont installé des pylônes dans des peuplements forestiers, permettant de telles études : Storr et al. (1970), MacNaughton et Black (1973), Thomson (1974), etc. Le dispositif de Droppo et al. (1973) semble le plus séduisant, puisque trois tours placées en triangle permettent de déplacer les capteurs micrométéorologiques horizontalement d'un pylône à l'autre, et de connaître ainsi la variation spatiale des termes du bilan d'énergie.

— Mesure du flux d'eau passant dans le xylème des troncs, sous forme de sève brute. Les difficultés dont nous avons parlé lorsqu'il s'agit de mesurer l'évapotranspiration réelle (E.T.R) in situ pour un arbre ou un peuplement doivent nous faire chercher des méthodes typiquement forestières, s'appuyant sur des mesures à une échelle différente. L'hydrologie forestière, qui cherche une approche globale du phénomène de l'évapotranspiration en est un exemple. Une autre approche, plus analytique, est celle qui consiste à évaluer le flux de sève brute dans les troncs : c'est celle-ci que nous avons choisi de mettre en œuvre pour deux raisons. Tout d'abord pour essayer de chiffrer la transpiration par un moyen peu coûteux, donc extensible à un grand nombre d'individus. Ensuite, pour tenter d'apporter un certain nombre de renseignements d'ordre physiologique sur les processus et les variations des transferts d'eau dans le xylème.

2. Schéma général de la circulation de l'eau dans le xylème

Il est maintenant admis que le flux de transpiration résulte du gradient de potentiel * qui existe dans les conditions naturelles entre les surfaces transpiratoires d'un végétal et le sol dans lequel plongent ses racines. On sait que le plus souvent le potentiel de la vapeur d'eau dans l'air est très supérieur à celui de l'eau dans les tissus végétaux ligneux ou non ; de même il existe une décroissance continue du potentiel de l'eau depuis les feuilles jusqu'aux racines d'un arbre. L'eau circule ainsi de façon purement physique depuis le sol jusqu'à l'atmosphère, le long d'une « chute de potentiel ».

Seule la théorie de la tension-cohésion, qui suppose des colonnes d'eau sous tension dans le xylème (théorie qui pose encore quelques problèmes), permet d'expliquer la montée de la sève selon les gradients de potentiel dont nous avons parlé.

Si tel est le schéma général pour toutes les plantes supérieures, les transferts d'eau dans le xylème n'ont pas dans le détail la même dynamique chez les plantes herbacées (c'est le cas le plus simple) et chez les arbres.

La particularité majeure des arbres est de comporter des organes dont la croissance est cumulée sur plusieurs années ou dizaines, voire centaines d'années. Ainsi, les tiges augmentent d'une année sur l'autre leur diamètre en produisant une nouvelle couche de phloème, et surtout de xylème (cernes). Tous les ans, les arbres fabriquent donc un nouveau potentiel de tissus conducteurs dans leurs tiges, leurs branches et leurs racines principales.

2.1 Anatomie des éléments conducteurs

La sève brute transite dans des cellules spécialisées : les trachéides et les vaisseaux. Les trachéides forment 90 p. 100 des éléments axiaux des conifères, tandis que les angiospermes dicotylédones ont peu de trachéides mais surtout des vaisseaux (Morey, 1973).

Si les trachéides et les vaisseaux ont le même rôle dans la conduction de l'eau, leur arrangement dans l'espace et leur conformation sont essentiellement différents (Esaü, 1965).

— Les vaisseaux chez les angiospermes dicotylédones sont constitués d'éléments cylindriques dont le diamètre peut être très important (300 microns chez le chêne, 400 microns chez le robinier faux-acacia), disposés bout à bout, les parois transversales ayant le plus souvent entièrement disparu; des anastomoses peuvent provoquer des communications latérales entre vaisseaux (voir en fig. 1 la disposition spatiale des vaisseaux dans un parallélépipède de bois d'été de frêne d'après Burggraaf, 1972).

Selon la structure du bois, on distingue chez les angiospermes dicotylédones :

- les bois à zone poreuse, dont les plus gros éléments conducteurs sont localisés dans le bois de printemps;
- les bois à pores diffus, dont les gros vaisseaux sont disséminés dans tout le xylème.

^{*} Nous parlerons toujours de la valeur absolue du potentiel.

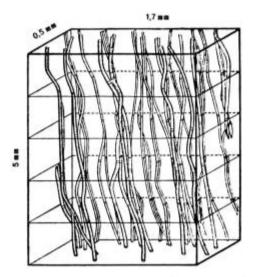


FIG. 1. — Bloc diagramme montrant la distribution spatiale des vaisseaux d'une portion de bois d'été de Fraxinus excelsior. D'après Burggraaf (1972).

Diagram block showing the spatial distribution of the vessels in a piece of wood of Fraxinus excelsior.

From Burggraaf (1972).

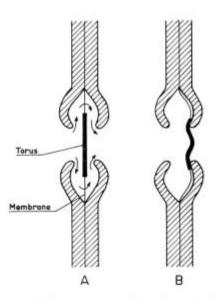


FIG. 2. — Coupe transversale d'une ponctuation (A), et phénomène d'aspiration (B) (schéma).
D'après Bailey (1915) in Boureau (1956).

Transversal section of a pit (A), and aspiration phenomenon (B): schematical From Bailey (1915) in Boureau (1956).

— Les trachéides chez les gymnospermes ont aussi un corps cylindrique, mais leurs deux extrémités s'amincissent, et se ferment aux deux bouts. Les parois sont percées de ponctuations qui sont de petites ouvertures (1 à 10 microns de diamètre) plus ou moins limitées par une membrane fibrillaire et chez de nombreuses espèces par un épaississement appelé torus (voir fig. 2 A). Les trachéides ont une disposition spatiale plus complexe que celle des vaisseaux : elles sont plus individualisées et la continuité de leurs lumières ne se fait que par l'intermédiaire des ponctuations; les éléments conducteurs forment ainsi une mosaïque tridimensionnelle complexe, les points de contact entre trachéides étant essentiellement latéraux.

2.2 Le transfert dans les éléments conducteurs du xylème

Ces caractéristiques anatomiques ont plusieurs conséquences du point de vue des transferts d'eau :

- Les vaisseaux des angiospermes dicotylédones forment de véritables tuyauteries, souvent de gros diamètre ; la résistance au passage de l'eau est donc faible, car les transferts se font dans des éléments de section importante, sans beaucoup de changements de direction.
- Au contraire, chez les gymnospermes, la sève brute chemine dans des itinéraires plus ou moins compliqués, avec beaucoup de passages dans les ponctuations, sinueux et étroits. L'abondance des coudes et la petitesse des voies de passage a pour conséquence une plus grande résistance au transfert des fluides.

TABLEAU 1

Valeur de la conductivité relative pour quelques essences D'après Farmer (1918) in Heine (1971) Relative conductivity of some woody species From Farmer (1918) in Heine (1971)

Essence	×	Essence	×	
* Abies alba (1)	4,4	Betula verrucosa	21,5	
* Aucuba japonica	4.6	Sorbus aucuparia	26,5	
* Taxus baccata	5	Salix caprea	27,5	
* Evonymus japonicus	5	Acer pseudoplatanus	27,5	
* Pinus sylvestris	5,5	Fagus sylvatica	27,5	
Larix europea	5,9	Quercus pedunculata	31,5	
* Quercus ilex	13,4	Populus tremula	34	
Carpinus betulus	18	Tilia vulgaris	35,5	
Acer campestre	19	Salix viminalis	40	

X = conductivité relative en 10¹³ m².

(¹) = valeur obtenue par Heine (1971).

² = essences à feuilles persistantes.

Des travaux de Farmer (1918) repris par Heine (1971) ont conduit aux résultats du tableau 1 qui donne pour différentes essences la conductivité relative k, définie comme suit :

$$k = -\frac{\Phi.I.\eta}{A.\Delta p} \qquad \text{(en m²)} \label{eq:k}$$

avec Φ : flux de sève dans le xylème en m³.s-1,

I : lonqueur de l'échantillon en m,

η : viscosité du fluide en N.s. m⁻² (10⁻³ pour l'eau),

A : surface transversale du xylème en m2,

Δp : différence de pression entre les deux extrémités de l'échantillon en Pa.

Cette définition, donnée par Heine (1971), diffère de celle de Cowan et Milthorpe (1968) qui ne tiennent pas compte de la viscosité du liquide qui traverse le xylème, et pour lesquels A désigne la surface totale transversale des lumières.

On observe sur le tableau 1 que les conductivités les plus faibles concernent les arbres à feuilles persistantes, les gymnospermes en particulier, et le rapport des coefficients de conductivité relative des espèces extrêmes est de l'ordre de 10. La facilité avec laquelle s'effectuent les transferts de sève pour une longueur donnée 1 du tronc semble une caractéristique des espèces; toutefois, seule la conductivité relative d'individus de même âge, ayant un appareil conducteur en état de bon fonctionnement peut être comparée. C'est ainsi que chez de nombreuses espèces, la formation du bois de cœur, nous le verrons, correspond dans cette zone à une augmentation de la résistance aux transferts d'eau : c'est une des différences avec les plantes annuelles, dont les vaisseaux ont tous sensiblement le même âge. Ainsi, le vieillissement, au niveau du xylème, aura des conséquences importantes sur les échanges hydriques et les voies de passage de l'eau dans le tronc.

2.3 Les zones privilégiées de passage de la sève brute dans le tronc

De nombreuses espèces possèdent plus ou moins tôt une zone centrale appelée bois de cœur. A l'échelle macroscopique, le bois de cœur se distingue souvent de l'aubier (anneau conducteur de la sève) par une coloration différente, en général plus foncée (Esaü, 1960), et par une plus faible teneur en eau (Polge, 1964). Toutefois ces deux caractéristiques ne sont pas toujours présentes, et le bois de cœur, s'il existe, ne peut être mis en évidence que par d'autres types d'observations. Son processus de formation n'est pas clairement élucidé; il apparaît comme la conséquence du vieillissement de l'arbre. Les cellules du xylème meurent et on constate un dépôt de divers produits tels que des huiles, gommes, résines, tanins et des substances aromatiques (Esaü, 1965). Diverses théories de la formation du bois de cœur ont été proposées :

- Selon Münch (1910) (in Rudman, 1966), la formation du bois de cœur serait induite par une infection d'origine fongique.
- Selon Priestley (1932), l'accumulation d'air dans les vaisseaux liée à la rupture des colonnes d'eau entraînerait la formation du bois de cœur.
- Pour Stewart (1966) la formation du cœur serait le fait d'un processus d'excrétion, des translocations centripètes (par les rayons ligneux) amenant les substances toxiques vers la partie centrale. Deux phénomènes en résultent : la formation des dépôts sur les parois des éléments conducteurs (et de leurs ponctuations), et la genèse des tyloses.
- Pour Rudman (1966), les deux phénomènes d'assèchement relatifdu bois (lors de fortes demandes en eau au niveau des couronnes), et de non-utilisation des réserves glucidiques conduisent à un accroissement de leur concentration, en particulier dans

a partle centrale du bois. Des réactions de transformation peuvent s'y produire, entraînant la précipitation des produits néoformés.

— Très récemment, Bamber (1976) a émis l'hypothèse d'une substance migrant de façon centripète dans les rayons ligneux. Cette substance induirait la formation du bois de cœur là où son accumulation serait maximale : à la limite entre le bois d'aubier et le bois de cœur.

Quoi qu'il en soit, le bois de cœur peut être distingué à l'échelle microscopique par un certain nombre de caractères pouvant ne pas être tous présents :

- Dépôt de substances sur les parois, surtout au niveau des membranes des ponctuations.
- Eventuellement, « aspiration » des torus s'il y en a (chez Pseudotsuga menziesii par exemple), produisant ainsi la fermeture étanche des ponctuations, comme on peut le voir sur le schéma de la figure 2 B.
- Il peut aussi y avoir apparition de thylles, qui se présentent comme des amas parfois importants de substances insolubles toxiques. Celles-ci s'étendent dans la lumière d'un vaisseau conducteur, tout en faisant partie d'un rayon ligneux : limitées par sa membrane cytoplasmique, les thylles apparaissent comme les excroissances d'un rayon dans la lumière d'une cellule conductrice (Krahmer et Côté, 1963). Tous ces phénomènes conduisent à une diminution de la capacité de conduction du xylème.

Les expériences de coloration in situ par des injections ou des perfusions, de Greenidge (1958 a et b), Vité et Rudinski (1959), Kozlowski et al. (1966) ont montré que la sève circulait préférentiellement dans un anneau qui correspond au bois d'aubier. Ces travaux ont aussi fait apparaître que le bois de cœur diminuait en importance vers les parties les plus hautes, donc les plus jeunes de l'arbre, jusqu'à disparaître tout à fait dans les petits rameaux. Krahmer et Côté (1963) ont étudié la variation radiale de la conductivité longitudinale (sens du « fil » du bois) du xylème au passage de l'air, et nous reproduisons (fig. 3) les courbes obtenues pour trois essences résineuses. Le passage du bois d'aubier au bois de cœur se fait de façon brutale, la conductivité relative étant beaucoup plus élevée dans l'aubier que dans le cœur. Ces résultats montrent clairement que le bois de cœur a un rôle passif en ce qui concerne le transfert longitudinal de l'eau, mais il ne faut pas pour autant exclure la possibilité de mouvements latéraux.

Le schéma général de la zone de passage de la sève est celui d'un anneau conducteur autour d'un cylindre central à faible capacité de transfert longitudinal. Mais dans le détail ce modèle présente des imperfections : on trouve dans le bois d'aubier des zones privilégiées où l'eau semble circuler avec plus de facilité (zones ayant la forme d'arcs de cercle qui soulignent les cernes), ainsi que l'ont montré Zimmermann (1971) et Waisel et al. (1972) par des expériences de coloration.

Ainsi la complexité du système conducteur apparaît beaucoup plus grande pour les arbres que les plantes herbacées, et nous avons vu que le schéma classique était sujet à de nombreuses variations. Il apparaît nécessaire d'effectuer des mesures quantitatives des vitesses et des flux de sève en conditions naturelles pour préciser :

- la contribution des différentes zones du xylème au flux de sève total ;
- la variation du flux de sève en fonction de l'évapotranspiration.

24 A. GRANIER

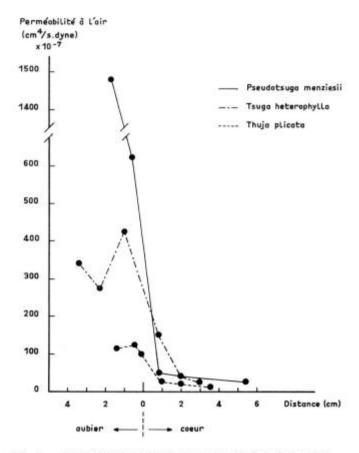


FIG. 3. — Perméabilité longitudinale au passage de l'air dans le bois en fonction de la distance à la limite bois d'aubier-bois de cœur pour trois gymnospermes. D'après Krahmer et Côté (1963).

Longitudinal air permeability variation at different distances from the sapwood-heartwood limit in three gymnosperm species.

From Krahmer and Côté (1963).

3. La mesure des flux de sève brute

Elle peut se faire de deux façons différentes :

- par la mesure directe du débit d'eau traversant une surface de bois donnée;
 c'est le premier type de méthodes;
- par la mesure de la vitesse de la sève dans le matériau bois, sachant que le flux s'écrit :

$$\Phi = a.u$$
 (2)

u désignant la vitesse de sève dans les éléments conducteurs, dont la section est a. Mais si la vitesse n'est pas constante dans toutes les zones du bois (comme on peut s'y attendre sachant que les variations de conductivité peuvent être très importantes dans le même échantillon), ou si elle varie à profondeur fixe (les éléments conducteurs étant plus ou moins fins), on écrira :

$$\Phi = \sum a_i v_i. \qquad (3)$$

Le calcul du flux au moyen de cette formule théorique nécessite donc de connaître la répartition des vitesses de sève dans le tronc.

3.1 Mesure des flux de sève

3.1.1 Méthodes thermiques.

Elles s'appuient sur le phénomène de dissipation de la chaleur. Daum (1967) mesure le bilan d'énergie de la sève à un certain niveau dans le tronc. La sève a une température différente de celle du milieu ambiant, supérieure la nuit et inférieure le jour. La méthode de Daum consiste à mesurer l'intensité des échanges de chaleur entre la sève et le milieu environnant, échanges qui sont surtout radiaux. Ainsi, l'auteur dispose quatre thermocouples et un fluxmètre dans le xylème, comme le montre la figure 4. Le bilan d'énergie au niveau du volume de bois étudié s'écrit alors:

$$Qh = Qw + Cx \cdot g \cdot \frac{dT}{dt} + Cw \cdot \rho \cdot E(T_2 - T_1)$$
 (4)

avec

Qh = flux de chaleur qui entre dans l'aubier,

Qw = flux de chaleur qui entre dans le bois de cœur,

Cx = chaleur spécifique du bois d'aubier,

g = masse du xylème dans l'élément de volume étudié,

 $\frac{dT}{dt}$ = variation de température,

 $Cw = chaleur spécifique de la sève <math>\simeq 1$,

T₂ — T₁ = gradient vertical de température,

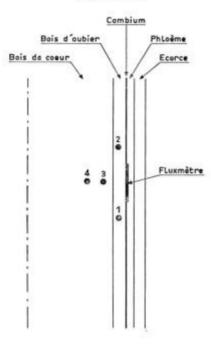
E = flux de sève brute,

 $\rho = \text{masse spécifique de la sève } \simeq 1.$

L'auteur a installé trois de ces dispositifs sur Fraxinus pennsylvanica, un dans le tronc, et les deux autres chacun sur l'une des deux branches maîtresses. La très bonne concordance entre le flux mesuré dans le tronc et la somme des flux dans les branches démontre bien la validité de cette méthode. Malgré tout, ce dispositif reste lourd à manier, de par la délicatesse de sa mise en place (nécessité de connaître avec précision la disposition dans l'espace du fluxmètre et du réseau de thermocouples).

La méthode de Penka et al. (1973) ou Cermak et al. (1973), elle aussi basée sur le bilan d'énergie, nécessite un chauffage de la sève (chauffage à quantité de chaleur constante).

Le principe est le suivant : plus le flux d'eau est important, moins la température au niveau du chauffage est élevée, la sève servant de courant refroidissant. La figure 5 A montre quatre plaques parallèles insérées radialement dans l'aubier, les deux plaques centrales étant portées à des potentiels électriques différents. Le milieu bois + sève étant partiellement conducteur, il y a passage de courant électrique, donc dégagement de chaleur. Les deux plaques extrêmes, elles aussi utilisées comme électrodes, sont là pour maintenir une isolation thermique suffisante.



• 1 à 4 : Thermocouples

FIG. 4. — Schéma du dispositif expérimental de Daum pour la mesure du flux de sève brute.

D'après Daum (1967).

Diagram of Daum's experimental set for measuring the sap flow. From Daum (1967).

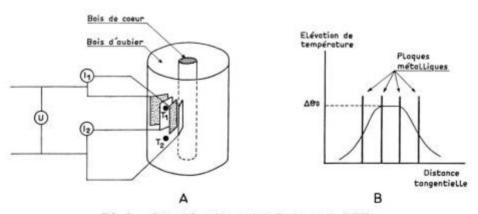


FIG. 5. — Dispositif expérimental de Penka et al. (1973).

- A. Schéma général du dispositif expérimental.
- B. Elévation de température dans le xylème en fonction de la distance aux plaques métalliques (tangentiellement).

Penka and al's experimental set (1973).

- A: Diagram of the experimental set.
- B: Temperature variation in the xylem between the electrodes (plane tangent).

La figure 5 B indique la forme du profil de température entre les quatre électrodes. Deux thermocouples servent à la mesure de l'élévation de température $\Delta\theta$. Connaissant $\Delta\theta$, l'apport de chaleur et la section chauffée entre les plaques centrales, le flux de sève m pendant la durée τ s'écrit :

$$m = \frac{\tau.P.S}{\Delta\theta.Cw}$$
 (5)

avec + : durée de la mesure,

P : apport de chaleur (énergie électrique),

S : section chauffée entre les plaques internes,

Cw : chaleur spécifique de la sève ~ 1.

Pour connaître le flux total, on rapporte le débit dans l'élément de xylème de section S à la surface totale du bois d'aubier, ce qui soulève deux points délicats :

- celui de la connaissance exacte de la position des plaques métalliques, don[†]
 l'insertion détermine les dimensions de l'élément de xylème que l'on chauffe;
- celui de la représentativité de l'élément de flux m par rapport au flux totals sachant qu'il peut y avoir des variations tangentielle et surtout radiale du flux de sève dans le bois d'aubier.

3.1.2 Méthode magnétohydrodynamique.

Cette méthode repose sur le principe suivant : la sève, fluide partiellement conducteur, se déplace dans un champ magnétique créé par une bobine à induction placée perpendiculairement à la tige. Une différence de potentiel apparaît alors entre deux électrodes piquées dans le tronc sur une même génératrice. Cette d.d.p. est proportionnelle au rayon des vaisseaux, à l'importance du champ magnétique et à la vitesse de déplacement de la sève.

Shériff (1972) a employé avec succès cette méthode sur des jeunes pousses dont le diamètre oscillait entre 1 et 5 millimètres. La sensibilité de cette méthode est inversement proportionnelle au carré du rayon de l'échantillon; donc pour étudier des tiges de plus gros diamètre, il est nécessaire d'appliquer un champ magnétique très important: Roa et Pickard (1975) ont fait des mesures sur des troncs de 20 centimètres de diamètre, et la bobine produisait un champ magnétique de 0,25 Tesla, la consommation atteignant 75 kilowatts, ce qui est considérable et réduit le champ d'application de cette méthode.

Pour conclure, nous pouvons dire que les méthodes de mesure du flux de sève représentent en théorie la meilleure façon de connaître le flux de transpiration dans l'arbre. Toutefois, les difficultés pratiques dont nous avons parlé lorsqu'il s'agissait d'étudier simultanément plusieurs arbres d'un peuplement doivent nous faire chercher parmi d'autres méthodes, la mesure de la vitesse de sève par exemple.

3.2 Mesure de la vitesse de sève

3.2.1 Mesure des vitesses réelles : méthodes directes.

Le principe de toutes ces méthodes est d'introduire dans la sève un marqueur et de suivre sa vitesse de déplacement, en supposant que le produit utilisé transite dans le xylème avec la même dynamique que la sève. Greenidge (1958a et b) injectait 28 A. GRANIER

un colorant puis coupait le tronc en rondelles, déterminant ainsi la distance parcourue pendant le temps de l'injection.

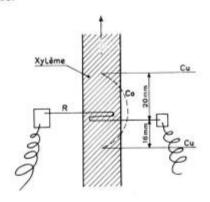
D'autres auteurs, comme Heine (1970a et b) ou Akromejko et Zuralov (1957) se sont servi de traceurs radioactifs (phosphore, deutérium, indium, etc.) dont ils ont suivi le transit soit par un compteur Geiger-Müller, soit par des prélèvements à intervalles réguliers.

Ces méthodes représentent le seul moyen de connaître la vitesse réelle de la sève dans les vaisseaux conducteurs ; c'est donc leur grand intérêt. Nous les considérons comme des méthodes de référence.

3.2.2 La méthode thermoélectrique.

C'est la méthode de mesure de la vitesse d'une impulsion de chaleur, mise au point par Hüber et Schmidt (1937). La figure 6 montre le schéma du dispositif expérimental, dit « à compensation » employé par les auteurs. Une résistance chauffante envoie à un instant donné une courte impulsion de chaleur, qui se propage vers le haut et le bas (donc en aval et en amont du courant de sève). Marshall (1958) et Closs (1958) ont donné un développement théorique à cette méthode, avec les hypothèses suivantes :

- la zone de mesure est homogène (ce qui signifie que l'on suppose une répartition régulière dans l'espace des cellules conductrices);
- la sève circule dans les vaisseaux à une certaine vitesse u, sensiblement constante dans la zone étudiée.



Cu: FiLs de cuivre Co: FiL de constanton R : Résistance

FIG. 6. — Schéma du dispositif expérimental utilisé par Huber et Schmidt (1937). (méthode thermoélectrique à compensation).

Diagram of Huber and Schmidt's experimental set (1937).

On peut écrire, selon l'axe vertical (x) et le temps (i) : (équation de transfert de la chaleur par conduction et convection).

$$K \frac{\partial^2 \theta}{\partial x^2} = \frac{\partial \theta}{\partial t} + \alpha \cdot \upsilon \cdot \frac{\rho_s \cdot C_s}{\rho \cdot C} \cdot \frac{\partial \theta}{\partial x}$$
 (6)

avec K: coefficient de diffusion de la chaleur par conduction dans le bois frais,

0 : température,

a : fraction de la section occupée par les éléments conducteurs,

u : vitesse de la sève,

ρs. Cs: densité et capacité calorifique de la sève,

p, c : densité et capacité calorifique du bois frais.

La solution est de forme exponentielle :

$$\theta(x,t) = \frac{Q}{4\pi Kt} \exp\left\{-\frac{(x-Vt)^2}{4Kt}\right\}$$
 (7)

où Q désigne l'apport de chaleur et V le terme $a \cdot u \cdot \frac{\rho_8 C_8}{\rho C}$, qui a les dimensions d'une vitesse ; c'est celle qu'aurait un fluide (fictif) de caractéristiques thermiques semblables à celles du bois frais. Si deux capteurs de température sont placés à des distances x_1 et x_2 de part et d'autre de la résistance chauffante et que t désigne le temps au bout duquel l'écart de température entre x_1 et x_2 est nul, il vient :

$$V = \frac{x_1 - x_2}{2t} \tag{8}$$

Closs (1958).

Cette méthode a été développée par de nombreux auteurs, notamment Swanson (1962) qui insérait les capteurs de température (thermistors) et la résistance chacun dans une aiguille hypodermique, ces trois aiguilles étant ensuite disposées dans le tronc selon le schéma de la figure 7.

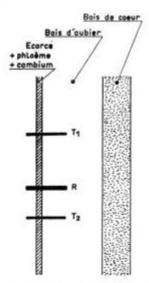


FIG. 7. — Schéma du dispositif expérimental utilisé par Swanson (1962).

T1, T2: aiguilles contenant les thermistors.

R : aiguille contenant la résistance chauffante.

Diagram of Swanson's experimental set (1962).

T₁, T₂: needles with internal thermistors.
R: needle with internal resistance.

Nous avons repris (Granier, 1975) cette méthode de mesure de la vitesse de l'onde de chaleur en modifiant le système de capteurs. Une résistance et deux thermocouples sont intégrés sur le même support en polyester, comme l'indique la figure 8. La mise en place d'un tel système est aisée, et permet de travailler à des profondeurs importantes dans le xylème, sans pour autant commettre une erreur dans l'écartement des capteurs, qui est fixé et connu avec précision.

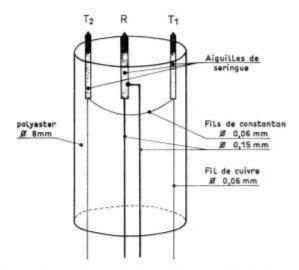


FIG. 8. — Dispositif intégré de mesure de la vitesse de l'onde de chaleur. (Granier : original).

A compact heat-pulse velocity meter. Granier (original).

3.2.3 Relations entre la vitesse réelle et la vitesse de l'impulsion de chaleur (méthode thermoélectrique).

Si V représente la vitesse de l'impulsion de chaleur et u la vitesse réelle de la sève dans les éléments conducteurs, nous avons vu que :

$$V = a \cdot u \cdot \frac{\rho_s \cdot C_s}{\rho \cdot C}. \tag{9}$$

La vitesse de l'onde de chaleur (V) est donc égale à la vitesse réelle de la sève (u), multipliée par un facteur de pondération qui dépend :

- des caractéristiques physiques de la sève (ρ_s , C_s) et du bois frais (ρ , C) ;
- et de la fraction de la surface transversale de l'échantillon réellement utilisée par la sève.

Seuls à notre connaissance Heine et Farr (1973) ont tiré toutes les conséquences de la comparaison de u et V. Travaillant sur de jeunes tiges de peuplier plongeant dans une solution saline, l'autre extrémité étant reliée à une pompe aspirante, les auteurs ont fait des mesures simultanées de la vitesse de la sève par la méthode thermoélectrique (de Hüber et Schmidt) et de la vitesse de transit d'un phosphate

marqué par P^{a2} . Pour des vitesses pas trop importantes, la courbe donnant u en fonction de V est une droite dont la pente est égale au terme $\frac{1}{a} \cdot \frac{\rho \cdot C}{\sigma_u \cdot C_u}$. On suppose que :

$$\begin{array}{l} \rho_s = C_s = 1 \\ \rho = \rho b (1+h) \end{array} \tag{10} \label{eq:potential}$$

$$C = \frac{0.33 + h}{1 + h} \tag{11}$$

où ρ_b représente la densité du bois sec $\left(\frac{\text{Poids du bois sec}}{\text{Volume vert}}\right)$ et h l'humidité spécifique rapportée à la matière sèche.

Connaissant la valeur de u/V (pente), il vient : a = 0,026. Donc 2,6 p. 100 de la section du xylème a, dans ce cas, un rôle actif quant au transfert de l'eau. Or, pour le peuplier, Heine (1970a) a montré que les lumières représentent 20 p. 100 de la section du xylème. Ce qui veut dire que 0,026/0,20 = 13 p. 100 des éléments conducteurs du xylème sont aptes à assurer la conduction de l'eau.

La comparaison des deux méthodes de mesure de la vitesse de sève (mesure directe et mesure de la vitesse de l'onde de chaleur) permet de connaître le terme a ; on pourra se demander si ce facteur varie avec les conditions extérieures à la plante (demande en eau importante par exemple), ou internes : l'âge, les caractéristiques génétiques.

4. Variations de la vitesse de sève et du flux de transpiration

4.1 Variations avec la profondeur dans le tronc : contribution des différents anneaux

Le calcul du flux de transpiration au moyen de la vitesse de l'impulsion de chaleur suppose que l'on connaisse les profils simultanés dans le tronc du flux et de la vitesse de sève, ainsi que les variations de ces profils avec le flux total ; tel est l'objet des daux premiers paragraphes.

Nous examinerons dans un troisième volet les apports de la méthode thermoélectrique, dans la connaissance de la cinétique du phénomène de transpiration.

Comme il a été montré précédemment, le vieillissement induit des modifications anatomiques conduisant à une diminution de la conductibilité du bois au passage de la sève. Swanson (1967a et b) a donné la répartition radiale de la vitesse de l'onde de chaleur pour un pin et pour un épicéa, que nous reproduisons figure 9. Il est intéressant de constater que la vitesse maximale n'est pas localisée dans le xylème le plus jeune (donc le plus proche du cambium), mais dans une zone plus âgée, à 15-20 millimètres de profondeur pour les échantillons étudiés. Mark et Crews (1973) ont repris cette manipulation sur les mêmes essences, mais en effectuant à chaque profondeur étudiée un prélèvement de bois. L'étude a porté sur l'observation de l'état d'ouverture des ponctuations des trachéides et a montré que le xylème périphérique avait des trachéides à ponctuations non encore perforées (immatures), dans une zone où la vitesse de l'impulsion de chaleur est faible. La vitesse maximale coıncide avec la zone où les ponctuations présentent le plus grand degré d'ouverture; puis plus près du centre des phénomènes de vieillissement apparaissent (incrustations et aspirations), et la vitesse diminue progressivement.

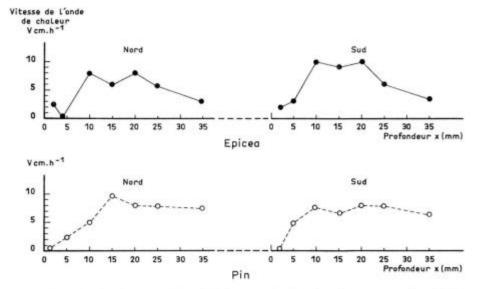


FIG. 9. — Vitesse de l'impulsion de chaleur à différentes profondeurs dans le tronc pour un épicéa (Picea engelmanni) et pour un pin (Pinus contorta) en position nord et sud dans le tronc. D'après Swanson (1967b).

Heat-pulse velocity at different depths in spruce (picea engelmanni) and pine (Pinus contorta) trunks, on the northern and southern side. From Swanson (1967b).

Rappelons que la vitesse de l'onde de chaleur représente en fait une grandeur proportionnelle au flux (équation (9)) et qu'une diminution de celle-ci peut être due :

- à une diminution de la vitesse réelle de la sève dans les éléments conducteurs ;
- où bien à la diminution de la surface conductrice à un niveau donné, par exemple par réduction du pourcentage d'éléments conducteurs fonctionnels, ou de leur surface.

4.2 Variations avec l'offre et la demande en eau

On peut se demander si une variation des gradients de potentiel d'eau dans le tronc a une influence sur sa conductivité, en d'autres termes si la porosité du bois d'aubier peut varier avec la tension de la sève.

Les résultats obtenus par différents auteurs sont encore fragmentaires.

Peel (1965) a soumis de jeunes tiges de divers feuillus à des aspirations croissantes ; il a noté une augmentation du flux, mais une légère diminution de la conductivité relative, qui se stabilise pour des pressions importantes.

Cet auteur pense que la diminution de conductivité est le fait du passage d'un type de transfert laminaire à un type turbulent. Or Nobel (1970) donne pour des vitesses de l'ordre de 0,1 cm.s⁻¹ un nombre de Reynolds inférieur à 2 000 ; on est donc toujours en régime laminaire, même pour une vitesse de sève importante.

Petty (1970), Petty et Puritch (1970) ont abordé ce problème en terme de perméabilité, grandeur qui est proportionnelle à la conductivité, mais qui ne tient compte que des caractéristiques du milieu poreux et pas du fluide. Il apparaît dans ces études que la perméabilité augmente avec la pression appliquée à l'échantillon, et que cette perméabilité est la résultante de deux phénomènes :

- perméabilité due aux lumières des trachéides ;
- perméabilité due aux ponctuations.

Partant d'un modèle où les résistances au passage de la sève (lumière et ponctuations) sont disposées en parallèle, Petty a calculé pour des essences résineuses le nombre et la dimension de ces deux types d'ouvertures. Le modèle de Petty, confirmé par les observations semble contraire aux résultats de Peel dont nous avons parlé. Rappelons toutefois que les deux auteurs ont travaillé sur des essences dont les caractéristiques anatomiques sont très différentes : d'un côté les feuillus qui présentent une structure de xylème en canalisations (avec possibilité de transferts latéraux) et de l'autre les résineux chez lesquels la sève passe obligatoirement dans des ponctuations latérales de très petite dimension (de l'ordre de 0,1 micron).

La recherche d'un modèle du profil de vitesse et de flux de sève brute dans le xylème selon les conditions de transpiration passe obligatoirement par de telles études et il serait souhaitable de faire le lien entre les trois types de travaux suivants :

- · conductivité et gradients de pression ;
- variation radiale de la conductivité du cambium au bois de cœur ;
- valeur des gradients de potentiel d'eau dans le tronc en fonction des conditions bioclimatiques (en particulier potentiel de l'eau dans le sol et déficit de saturation de l'air).

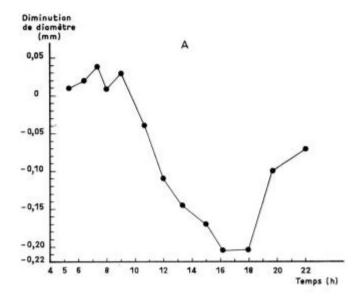
Ce n'est qu'en connaissant dans le détail ces trois caractéristiques du fonctionnement de l'arbre que l'on pourra déduire des mesures ponctuelles (vitesse de l'impulsion de chaleur par exemple) la valeur du flux de sève total dans le tronc.

4.3 Flux de sève et transpiration

Lassoie (1973) donne le schéma suivant : la transpiration provoque un gradient de potentiel qui entraîne une ascension de sève ; lorsque l'arbre transpire rapidement, la perte en eau dépasse l'absorption par des racines (flux non conservatif), et certains tissus se dessèchent. Cruiziat (1974) en a chiffré l'importance dans un cas limite (plantes transpirant, mais n'étant plus alimentées en eau par les racines) et pour deux espèces annuelles (tournesol et haricot) âgées d'un mois :50 p. 100 à 60 p. 100 de l'eau perdue lors du dessèchement provient des racines, 30 p. 100 à 40 p. 100 des feuilles et 5 p. 100 à 15 p. 100 des tiges. Il est logique de penser que dans le cas des arbres, tous les organes peuvent fournir de l'eau, mais sans doute dans des proportions différentes. Les troncs en particulier peuvent céder une partie de leur eau dans la transpiration, ce qui conduit à une diminution du diamètre.

Zaerr (1971) a mis en rapport la diminution de diamètre d'un tronc de Douglas et l'état hydrique des rameaux mesuré au moyen de la chambre à pression. C'est un appareil qui permet de mesurer la pression que l'on doit fournir pour faire sortir la sève brute d'une feuille ou d'un rameau (voir Scholander et al., 1965).

La figure 10 montre en A la variation du diamètre dans la journée : vers 9 heures le diamètre diminue brusquement, jusqu'à 17 heures, où il y a dilatation. La figure 10 B représente la variation du potentiel de sève en fonction du temps, et on constate que l'augmentation (en valeur absolue) du potentiel précède la contraction du tronc



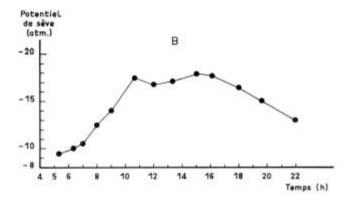


FIG. 10. — A. Variation de diamètre d'un rameau de douglas (Pseudotsuga menziesii) dans la journée. B. Variation de la pression de sève du même individu. D'après Zaerr (1971).

A: Daily diameter fluctuation of a dauglas-fir twig (Pseudotsuga menziesii). B: Daily sap pressure fluctuations in the same tree. From Zaerr (1971).

d'environ 2 heures. Ensuite, la décroissance du potentiel de sève est suivie par la dilatation du tronc. Ces variations de diamètre (observées notamment par Lassoie (1973), Parlange et al. (1975), Yoda et Sato (1975), etc.) sont le reflet de phénomènes de stockage et de restitution d'eau dans les tissus de la tige, mais en fait ne donnent pas l'importance quantitative des volumes d'eau échangés. Parlant en heures moyennes de transpiration, Jarvis (1974) s'appuie sur les travaux de différents auteurs pour conclure que les réserves théoriquement échangeables dans le feuillage, les racines, et le bois d'aubier sont respectivement de 1,14 et 180 heures (cas d'un résineux en peuplement).

Notons que pour Jarvis, l'heure moyenne de transpiration représente 0,3 millimètre d'eau/ m^{-2} . Toutefois, on ne peut pas actuellement affirmer que toute cette eau participe au flux transpiratoire, ni savoir avec quelle cinétique elle y participe.

Nous examinerons en premier lieu les limitations et les conséquences de l'étude des flux de sève par la mesure de la vitesse de l'impulsion de chaleur, puis ses variations dans le temps en relation avec la transpiration.

4.3.1 Relations entre la transpiration et la vitesse de l'onde thermique.

Ces deux variables sont liées de façon linéaire, tout au moins lorsque les conditions hydriques du sol sont comparables. Voir en particulier Decker et Skau (1964), Wendt et al. (1967), Swanson (1972), Granier (1975). Toutefois, la pente de la relation flux/vitesse de l'onde de chaleur varie, comme on peut le penser au vu de la rela-

TABLEAU 2

Vitesse de l'impulsion de chaleur (valeurs maximales, à midi) mesurées chez différentes espèces, et diamètre des vaisseaux D'après Hüber et Schmidt (1936) in Zimmermann et Brown (1971)

Heat-pulse velocities (midday peak) measured in different species and vessel diameter From Hüber and Schmidt (1936) in Zimmermann and Brown (1971)

		Diamètre	
	Vitesse	des vaisseaux	
	(m/h)	(μ)	
Espèces à zone poreuse			
Quercus pedunculata	43,6	200-300	
Robinia pseudacacia	28,8	160-100	
Quercus rubra	27,7	250	
Fraxinus excelsior	25,7	120-350	
Castanea vesca	24,0	300-350	
Ailanthus glandulosa	22,2	170-250	
Ulmus effusa	6,0	130-340	
Cytisus laburnum	3,9	60-250	
Espèces à pores diffus			
Populus balsamifera	6,25	80-120	
Juglans regia	4,12	120-160	
Juglans cinerea	3,79	_	
Tilia tomentosa	3,43	25-90	
Salix viridis	3,00	80-120	
Liriodendron tulipifera	2,62	50-120	
Acer pseudoplatanus	2,40	30-110	
Magnolia acuminata	2,06		
Alnus glutinosa	2,00	20-90	
Betula verrucosa	1,60	30-130	
Carpinus betulus	1,25	16-80	
Pirus communis	1,11	50-80	
Fagus silvatica	1,07	16-80	
Aesculus hippocastanum	0,96	30-60	
Conifères			
Larix decidua	2,1	up to 55	
Pinus strobus	1,7	up to 45	
Picea excelsa	1,2	up to 45	
Tsuga canadensis	1,0	up to 45	

tion (4) en fonction des espèces, sachant que le facteur de proportionnalité dépend des caractéristiques biophysiques du bois (§ 3.2.2 et 3.2.3). Toutefois, il est bon de rappeler que la théorie de Marshall ne s'applique qu'à un élément d'aire ; par conséquent il faut écrire :

$$\Phi_{TOT} = \Phi . A = V. \frac{\rho . C}{\rho_{S}.C_{S}} . A \tag{12} \label{eq:total_total_total}$$

où Φ_{TOT} représente le flux total dans le xylème, et A l'aire de la partie conductrice du xylème.

Il est clair qu'une des causes de variation de la pente de la droite liant la transpiration et la vitesse de l'onde de chaleur sera due à la valeur plus ou moins grande de la section conductrice.

Ces remarques expliquent l'énorme disparité dans les vitesses observées chez diverses essences par Hüber et Schmidt (1936) in Zimmermann et Brown (1971), reportées sur le tableau 2. Sur ce tableau, les espèces ont été classées en trois catégories selon la structure de leur bois, et l'on observe :

- les espèces à zone poreuse sont celles où les vitesses sont les plus importantes, tel Quercus pedunculata avec 43,6 mètres/heure;
- ullet les espèces à pore diffus : les vitesses y sont inférieures ; par exemple chez Acer pseudoplatanus où V=2,4 mètres/heure ;
- les résineux enfin ont les vitesses les plus faibles, par exemple pour Picea excelsa:

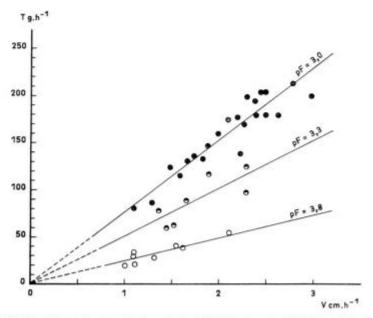


FIG. 11. — Variation de la relation entre la transpiration (T) et la vitesse de l'impulsion de chaleur (V) pour le Douglas (Pseudotsuga menziesii) en fonction de l'état hydrique (pF) du sol. D'après Granier (1975).

Variation of the relationship between transpiration (T) and heat-pulse velocity (V) of a Douglas-fir (pseudotsuga menziesii) at different soil water potentials (pF). From Granier (1975).

Les espèces dont le bois est à zone poreuse se détachent nettement des deux autres catégories (essences à bois homogènes).

A ces variations interspécifiques s'ajoute pour une même essence l'influence de l'alimentation en eau du sol. Gale et Poljakoff-Mayber (1964) ont étudié pour Pinus halepensis et Citrus aurantus (oranger amer) l'influence du potentiel de l'eau du sol sur la relation linéaire entre le flux de sève et la vitesse thermoélectrique. La pente de la relation diminue pour P. halepensis lorsque la teneur en eau du sol décroît.

Nous avons obtenu le même type de résultats sur des douglas (*Pseudotsuga menziesii*) de 8 ans cultivés en pots étanches, et nous reproduisons figure 11 les droites obtenues. Nous savons que leur pente est égale à $\frac{\rho C}{\rho_s C_s}$. A, et si l'on suppose que ρ_s et C_s (caractéristiques de la sève) varient peu, le dessèchement semble produire une diminution de ρ . C. A.

Les formules (10) et (11) montrent que les termes p et C ne peuvent varier pour le même individu qu'avec l'humidité du bois. Or les résultats de Gibbs (1935) in Kramer et Kozlowski (1960), que nous reportons sur le tableau 3, montrent que le contenu en eau du tronc peut fluctuer de façon notable, en particulier diminuer de 10 p. 100 entre le lever du soleil et le maximum de midi, période pendant laquelle le sol se dessèche. Enfin, il est probable que lors d'une phase de dessèchement, l'eau ne puisse monter dans le tronc que par les itinéraires de moindre résistance, diminuant ainsi la surface conductrice de l'aubier (A), et par conséquent la pente de la relation flux/vitesse de l'onde de chaleur.

Mais Gale et Poljakoff-Mayber travaillant sur Citrus aurantus ont trouvé une variation contraire en régime de sécheresse. Il nous paraît peu probable que cette espèce se réhumecte (en particulier le tronc) lorsque le potentiel du sol diminue. On est donc amené à penser que pour cette essence, la sécheresse a pour conséquence un accroissement de la surface de transfert, comme si l'augmentation des gradients de potentiel provoquait l'activation des tissus conducteurs : il est possible qu'aux faibles pressions certains vaisseaux soient obstrués par des bulles et débloqués aux plus forts potentiels. Toutefois, signalons que les auteurs ont travaillé à des faibles potentiels et qu'il serait bon d'étudier des sécheresses plus accusées pour conclure.

Les variations de la relation flux/vitesse thermoélectrique avec l'espèce et l'état

TABLEAU 3

Variations diurnes du contenu en eau de troncs de hêtre (Fagus silvatica)
D'après Gibbs (1935) in Kramer et Koslowski (1960)

Diurnal fluctuations of water content in beech trunks (Fagus silvatica)
From Gibbs (1935) in Kramer and Kozlowski (1960)

Heure et temps	24 août			25 août		
	5 h clair	13 h clair et chaud	19 h clair	5 h clair	13 h légèrement couvert	19 h clair
Contenu en eau (p. 100) du poids sec	65	54	58	59	50	53

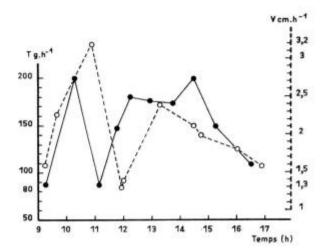


FIG. 12. — Variation journalière de la transpiration (trait plein) et de la vitesse de l'onde thermique (en pointillé) en fonction du temps chez Pseudotsuga menziesii (Granier, 1975).

Daily fluctuations of transpiration (dark line) and heat-pulse velocity (dotted line) in Pseudotsuga menziesii.

From Granier (1975).

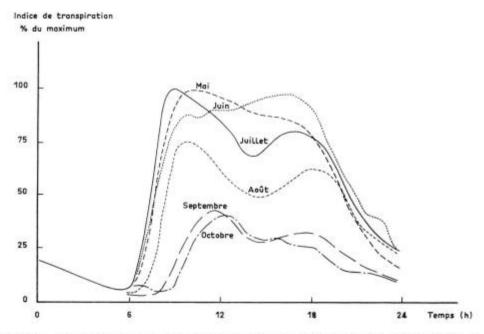


FIG. 13. — Variation de la vitesse de l'impulsion de chaleur en p. 100 de la valeur maximale (indice de transpiration) chez Picea abies de mai à octobre (moyennes mensuelles). D'après littner (1968).

Daily fluctuation of heat-pulse velocity (transpiration index) in picea abies from may to october (monthly means in p. 100 of the maximum). From litner (1968).

hydrique du sol imposent de connaître pour chaque essence étudiée la variation de cette pente avec le potentiel de l'eau dans le sol. Mais le potentiel de l'eau dans le sol est un terme difficile à définir en forêt, les racines prospectant une région très vaste où des zones sont plus ou moins humides ; les racines ont d'ailleurs une absorption préférentielle dans certains horizons, même si ceux-ci sont plus desséchés que d'autres (voir Maertens et al., 1974). Il nous semble alors nécessaire de caractériser l'état hydrique de l'arbre différemment, par exemple au moyen de mesures de la pression de sève, dont les valeurs sont en étroite corrélation avec l'état hydrique du sol, comme l'ont montré Pierpoint (1967), Aussenac et Chassagne (1974), Granier (1975), etc.

Un autre point remarquable dans l'étude des relations entre le flux transpiratoire et la vitesse de sève (vitesse réelle ou de l'onde de chaleur) est le décalage dans le temps des deux courbes.

Nous avons dit que le transit d'eau entre le sol et l'atmosphère se faisait rarement en régime de flux conservatif : il y a un déphasage entre l'absorption d'eau au niveau des racines, et la transpiration. Ce phénomène existe aussi lorsqu'on compare le flux de sève dans le tronc (ou la branche) et le flux de vapeur d'eau des feuilles. Saddler et Pitman (1970) ont noté 6 minutes de retard sur de petits rameaux de Hardenbergia monophylla ; c'est le temps qui est nécessaire lorsqu'il y a une variation de flux pour que les tissus prennent une dimension d'équilibre et que le flux redevienne conservatif. La figure 12 montre les courbes de transpiration et de la vitesse thermo-électrique pour une journée claire que nous avons obtenues sur des douglas de 8 ans. Le décalage des deux courbes est plus important que celui trouvé par Saddler et Pitman, il est d'environ 35 minutes le matin, et augmente pour atteindre 1 heure vers 16 heures.

Le pouvoir tampon vis-à-vis des échanges d'eau apparaît donc freiner l'intensité de ces échanges par des phénomènes de stockage et de restitution.

Dans le paragraphe suivant, nous examinerons quelques résultats obtenus par différents auteurs, sur des arbres isolés ou en peuplement, en conditions naturelles.

4.3.2 Flux de sève ou vitesse apparente chez des arbres en conditions naturelles.

Le principal intérêt des méthodes de mesure des flux et vitesses de sève est de suivre la transpiration d'un arbre déterminé ou d'un échantillonnage d'arbres. Ittner (1968) a fourni un travail remarquable en étudiant le flux de sève par la méthode thermoélectrique sur un épicéa de 75 ans qu'il a suivi pendant toute une saison de végétation. Les courbes qu'il a obtenues et que nous reproduisons (fig. 13) représentent la vitesse de l'onde thermique exprimée en pour cent du maximum observé, et sont des moyennes mensuelles.

Toutes ces courbes ont sensiblement la même allure. On observe 2 maximums: l'un le matin entre 9 heures et 11 heures (selon l'époque de l'année) et l'autre moins important entre 16 heures et 18 heures. Le pic de transpiration du matin (également mis en évidence par Klemm et Klemm (1964), Swanson (1967a), Sheriff (1972), et que l'on peut aussi observer (fig. 12)), est suivi par une décroissance vers midi, puis une reprise de la transpiration dans l'après-midi. Notons toutefois que l'étude des moyennes mensuelles, comme l'a fait lttner, explique la régularité des courbes de transpiration, en supprimant l'influence des accidents climatiques. En effet, au niveau de la moyenne mensuelle, les courbes de température et de rayonnement global par exemple présentent la même allure, sensiblement sinusoïdale.

40 A. GRANIER

Les phénomènes observés par littner n'ont pas été notés par tous les auteurs qui ont étudié le transit de la sève. C'est à notre avis parce qu'à l'échelle de la journée des « accidents climatiques » se produisent et masquent le profil moyen de transpiration de l'arbre. Ces accidents, par exemple un ombrage (naturel ou artificiel), une pluie, se répercutent brutalement sur la transpiration, et donc le flux de sève, comme cela ressort des travaux de Bloodworth et al. (1956), Skau et Swanson (1963), Cermak et al. (1973), etc.

Il est intéressant de comparer les courbes de la figure 13 avec celles de Polster (1950) in Asmann (1974) et qui montrent que l'intensité de la photosynthèse présente elle aussi, lorsqu'on étudie des moyennes, les deux maximums, et la dépression de milieu de journée.

Après la brusque augmentation de la transpiration et du flux de sève succédant au lever du soleil intervient quelques heures après un blocage de ces processus. Ces phénomènes sont à mettre en relation avec la fermeture des stomates, lorsque le houppier est soumis à une trop forte demande en eau. Le second pic de transpiration et de photosynthèse, moins important, intervient lorsque les conditions extérieures (en particulier déficit de saturation de l'air) sont moins accusées.

Quoi qu'il en soit le modèle de fonctionnement d'un arbre dans son ensemble est mal connu, et le passage à un niveau plus global (le peuplement), ne peut être actuellement que descriptif.

Quelques auteurs seulement ont effectué ce type d'étude, qui consiste à suivre la transpiration de chaque arbre d'une micro-placette en comparant pour les différentes essences, leur place dans le peuplement du point de vue de la concurrence (dominants et dominés par exemple).

Pour Ladefoged (1960, 1963), les variations individuelles de la transpiration dépendent essentiellement de la place de l'arbre dans le peuplement : dominants et codominants transpirent beaucoup plus que les dominés.

Ces résultats ont été obtenus dans des peuplements de feuillus (chênes, frênes, hêtres, bouleaux) et de résineux (épicéa).

Doley et Griève (1966) ont observé les mêmes phénomènes dans une petite parcelle d'Eucalyptus. De plus, parmi les dominants, ceux qui ont un houppier bien développé (couronne conique à base tournée vers le haut) sont les plus actifs (Ladefoged, 1963).

L'intérêt essentiel du travail de Ladefoged a été la comparaison de l'E.T.R. mesurée par cette méthode pour différents types de peuplements au Danemark.

Les E.T.R. varient de 1 à 4 millimètres par jour, et compte tenu des variations dues à la station, les valeurs observées sont comparables pour les feuillus (hêtres, chênes et frênes) et les résineux (épicéas), résultats obtenus par Aussenac (1972) avec d'autres méthodes.

5. Conclusion

En conclusion de ce travail de synthèse bibliographique, plusieurs points importants se dégagent :

- difficultés techniques pour la mesure directe des flux de sève ;
- intérêt de l'étude des transferts de sève brute pour la connaissance d'une part de l'écophysiologie des espèces, et de l'évapotranspiration des peuplements forestiers d'autre part.

Plusieurs techniques permettent de suivre ou de mesurer le déplacement de la sève dans le xylème. Deux d'entre elles ont eu un développement important :

- la mesure directe du flux par des méthodes basées sur le calcul du bilan d'énergie du xylème, qu'il soit chauffé ou non ;
 - la méthode thermoélectrique.

Si la première méthode est la seule qui puisse donner directement l'importance quantitative du flux de sève dans un secteur du xylème, elle reste limitée à cause de sa difficulté d'emploi à des études sur un ou quelques arbres, d'où l'intérêt de la méthode thermoélectrique.

Mais la méthode thermoélectrique fournit un indice qu'il est difficile de relier au flux. Nous pensons que l'amélioration à apporter consistera à connaître avec précision la liaison entre le flux réel et la vitesse de l'onde de chaleur. Ce problème de fond doit comporter des études sur différents types d'essences chez lesquelles on étudiera l'influence de l'alimentation en eau (dessèchement et réhumectation) et de l'âge sur la relation flux d'eau/vitesse de l'onde thermique.

Des différences anatomiques importantes existent entre les trois types d'espèces : essences dont le bois est à zone poreuse (chêne, robinier faux-acacia, frêne, châtaignier, orme, etc.), espèces ayant un bois à pores diffus (peuplier, hêtre, tilleul, saule, bouleau, érable, etc.) et les résineux.

Hüber (1935) dans un exposé sur la signification et les conséquences de la structure des bois à zone poreuse et de celle à pores diffus insiste sur le fait que des essences de la première catégorie, le chêne par exemple sont caractérisées par la présence de longs vaisseaux de fort diamètre pour lesquels la résistance au transit de l'eau est très faible. Pour ces essences (bois à zone poreuse), les vitesses de sève sont les plus importantes, Hüber ayant mesuré la vitesse de l'onde thermique mais aussi la vitesse réelle par des techniques de coloration. Donc à flux transpiratoire égal, et d'après les formules (2) et (3), les essences ayant un bois à pores diffus remédient à de faibles vitesses de transfert par une plus importante section conductrice.

Cela rejoint les observations de Bosshard (1975) qui écrit que pour les feuillus à zone poreuse, le premier cerne extérieur contribue pour 90 p. 100 au flux total de sève, alors qu'il faut l'ensemble des 20 premiers cernes d'un feuillu à pores diffus pour assurer les 90 p. 100 du flux. Les résineux pour lesquels la vitesse de sève est encore inférieure devraient donc avoir (toujours à transpiration égale) une surface conductrice encore plus importante.

Les feuillus et les résineux qui ont des systèmes conducteurs très différents se rencontrent dans les mêmes zones, et peuvent exploiter les mêmes réserves d'eau, sans doute plus ou moins rapidement. Quel type de système conducteur est le plus efficace?

Il faut à notre avis chercher les critères d'adaptation, ou d'efficience du tissu conducteur dans les régions où se pose le problème de l'eau, par exemple la région méditerranéenne. Venet (1974) note que le bois des chênes méditerranéens a une structure intermédiaire entre celle à zone poreuse et celle à pores diffus, par diminution du diamètre des vaisseaux. Ses observations rejoignent celles de Farmer (1918), reportées sur le tableau 1 : les essences à feuilles persistantes, que l'on rencontre en majorité dans les régions sèches, présentent une conductivité relative inférieure à celle des essences à feuilles caduques.

Une des adaptations aux zones sèches semble être l'augmentation de la résistance au transfert de sève dans le tronc limitant ainsi le débit d'eau dans le xylème.

Pour améliorer la connaissance de la physiologie des transferts d'eau, on ne doit pas négliger le rôle de réservoir que constitue l'arbre dans son ensemble, et le tronc en particulier. Les phénomènes de stockage et de restitution que l'on peut y observer sont encore mal connus. Il serait souhaitable de connaître leur importance, et leur variation à différentes époques de la vie du peuplement, pour différentes essences, et pour différents types de sylviculture.

Reçu pour publication en août 1976.

Summary

Sap transfer in tree trunks. Methodological and physiological aspects: a review

In this study, mainly a review, sap transfers are studied quantitatively as a means of measuring transpiration of forest stands.

After a brief recall of the structure of conductive elements and its consequences on the water transfer, the author makes a critical review of the various methods used to measure sap flux and velocity.

 The direct measures of sap flux are of limited interest in the field, due either to the difficulties of utilization or to their high cost.

 Although the thermoelectric method presents theoretical problems (it measures a quantity which is proportional to the sap flux), it appears for the time being as the only method allowing transpiration studies in forest stands.

The results found in the literature giving informations on the variations of the heat impulsion velocity (abusively named sap velocity) and of the transpiration flux velocity are then analysed:

- in relation to the depth inside the trunk: there is an optimal transit zone inside the sapwood,
- in relation to the differences in water potential in the tree: conductivity seems to increase with this factor, thus favouring sap flow.
- finally, the simultaneous measures of transpiration and sap velocity show the importance of the phenomenons of stocking and restitution in the tree trunks; tissue humidity variations and delay between sap flow and transpiration for instance.

The studies in forest stands are rare but show differences in transpiration between dominated and dominating trees.

Références bibliographiques

- AKROMEJKO A. I., ZURALOV M. V., 1957. Investigation of the velocity of the water current in woody plants. Soviet Plant. Phys., 4, 164-170.
- ASSMANN E., 1970. The principles of Farest yield study, p. 19. English Edition. Ed P. W. Davis, Pergamon Press, 506 p.
- AUSSENAC G., 1972. Etude de l'évapotranspiration réelle de quatre peuplements forestiers dans l'est de la France. Ann. Sci. Forest, 29 (3), 369-389.
- AUSSENAC G., CHASSAGNE L., 1974. Rapport préliminaire sur la mesure du potentiel de la sève dans les rameaux et les feuilles. Centre national de Recherches forestières. Station de Sylviculture et de Production. Note interne, 5 p.
- BAMBER R. K., 1976. Anatomical aspects and the role of heartwood formation. Communication I.U.F.R.O. groupe S 5.01-02. XVI^e Congrès d'Oslo.
- BLOODWORTH M. E., PAGE J. B., COWLEY W. R., 1956. Some applications of the thermoelectric method for measuring water flow rates in plants. Agron. J., 48, 222-228.
- BOSSHARD H. H., 1975. Communication du groupe Euro-africain de l'Académie internationale de la Science du Bois. Banska Bystrica.

- BOUREAU E., 1956. Anatomie végétale. Presses universitaires de France. Collection « Euclide », 2, p. 429-431.
- BURGGRAAF P. D., 1972. Some observations on the course of the vessels in the wood of Fraxinus excelsior L. Acta. Bot. Neerl., 21 (1), 32-47.
- ČERMÁK J., DEML M., PENKA M., 1973.A new method of sap flow rate determination in trees. Biol. Plant (Praha), 15 (3), 171-178.
- CLOSS R. L., 1958. The heat-pulse method for measuring rate of sap flow in a plant stem. New Zealand J. of Science, 1, 281-288.
- COWAN I. R., MILTHORPE F. L., 1968. Plant factors influencing the water status of plant tissues. In « Water deficits and plant growth v. Ed. T. T. Kozlowski, vol. 1, 137-193, Academic Press.
- CRUIZIAT P., 1974. Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. Ann. Agron., 25 (4), 539-554.
- DAUM C. R., 1967. A method for determining water transport in trees. Ecology, 48 (3), 425-431.
- DECKER J. P. SKAU C. M., 1964. Simultaneous studies of transpiration rate and sap velocity in trees. Plant physiology, 39, 213-215.
- DOLEY D., GRIEVE B. J., 1966. Measurement of sap flow in a Eucalypt by thermoelectric methods Australian Forest Research, 2 (1), 3-27.
- DROPPO J. G., HAMILTON H. L., 1973. Experimental variability in the determination of the energy balance in a deciduous forest. J. Appl. Meteor., 12 (5), 781-791.
- ESAU K., 1960. Anatomy of seed plants. Ed. John Wiley, 376 p.
- ESAU K., 1965. Plant Anatomy. 2nd Edition. Ed. John Wiley, 767 p.
- FRITSCHEN L. J., COX L., KINERSON R., 1973. A 28-meter Douglas-fir in a weighing lysimeter. For. Sci., 19 (4), 256-261.
- GALE J., POLJAKOFF-MAYBER A., 1964. Effect of soil moisture stress on the correlation between Heat pulse velocity and transpiration. Plant and Cell. Physiology, 5, 447-455.
- GRANIER A., 1975. Transpiration et vitesse de sève de jeunes douglas en relation avec leur état hydrique.
 Publ. Station Sylviculture, I.N.R.A.-C.N.R.F. nº 75-BF-03.
- GREENIDGE K. N. H., 1958a. Rates and patterns of moisture movement in trees. In: « The physiology of forest trees ». Ed. K. V. Thimann, p. 19-41, New York, Ronald press.
- GREENIDGE K. N. H., 1958b. A note on the rates of upward travel of moisture in trees under differing experimental conditions. Can. J. of Botany, 36, 357-361.
- HEINE R. W., 1970a. Estimation of conductivity and conducting area of poplar stems using a radioactive tracer. Ann. Bot., 34, 1019-24.
- HEINE R. W., 1970b. Absorption of Phosphate and Potassium Ions in Poplar stems. J. of Exp. Botany, 21, 497-503.
- HEINE R. W., 1971. Hydraulic conductivity in tress. J. of Exp. Botany, 22 (72), 503-11.
- HEINE R. W., FARR D. J., 1973. Comparison of Heat pulse and radioisotope Tracer Methods for determining sap-flow velocity in stem segments of Poplar. J. Exp. Bot., 24 (81), 649-54.
- HÜBER B., 1935.Die physiologische Bedeutung der Ring und Zerstreutporigkeit. Ber. dtsch. Bot. Ges., 53, 711-719.
- HÜBER B., SCHMIDT. E., 1937. Eine Kompensations methode zur thermoelektrischen Messung langsamer Staftströme. Ber. dtsch. Bot. Ges., 55, 514-529.
- ITTNER E., 1968. Der Tagesgand der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes in stamm einer 75 Jährigen fichte. Oecol. Plant., 3, 177-183.
- JARVIS P. G., 1974. Water Transfer in Plants. Contrib., no 126 of the Coniferous Forest Biome, 21 p.
- KLEMM M., KLEMM W., 1964. Die Verwendung von Radioisotopen zur Kontinuierlichen Bestimmung des Tagesverlaufes der Transpirationsstromgeschwindigkeit bei Baümen. Flora 154, S. 89-93.
- KOZLOWSKI T. T., HUGHES J. F., LEYTON L., 1966. Patterns of water movement in dormant gymnosperm seedlings. Biorheology, 3, 77-85.
- KRAHMER R. L., CÔTÉ W. A., 1963. Changes in coniferous wood cells associated with heartwood formation Tappi, 46 (1), 42-49.
- KRAMER P. J., KOZLOWSKI T. T., 1960. Physiology of trees. MacGraw-Hill Co, 642 p.
- LADEFOGED K., 1960. A method for measuring the water Consumption of Larger intact trees.

 Phys. plantarum, 13, 648-658.
- LADEFOGED K., 1963. Transpiration of forest trees in closed stands. Phys. plant., 16, 378-414.

- LASSOIE J. P., 1973. Diurnal dimensional fluctuations in a Douglas-fir stem in response to tree water status. For. Sci., 19 (4), 251-255.
- MAC NAUGHTON K. G., BLACK T. A., 1973. A study of evapotranspiration from a douglas fir forest using the energy balance approach, Water. Resour. Res., 9 (6), 1579-1590.
- MAERTENS C., CABELGUENNE M., 1974. Intensité et limite de dessèchement du sol en relation avec l'enracinement de quelques espèces végétales cultivées. C. R. Acad. Sc. Paris, série D. 279, 2039-42.
- MARK W. R., CREWS D. L., 1973. Heat-Pulse Velocity and Bordered Pit Condition in Living Engelmann Spruce and Lodgepole Pine Trees. Forest Science, 19 (4), 291-96.
- MARSHALL D. C., 1958. Measurement of Sap flow in conifers by heat transport. Plant physiol., 6 (33), 385-396.
- MOREY P. R., 1973. How Trees Grow. Studies in biology, 39, Ed. Edward Arnold, 59 p.
- NOBEL P. S., 1970. Introduction to biophysical plant Physiology. Feeman and Co, San Francisco.
- PARLANGE J.-Y., TURNER N. C., WAGGONER P. E., 1975. Water uptake, diameter change, and nonlinear diffusion in tree stems. Plant Physiol., 55, 247-250.
- PEEL A. J., 1965. On the conductivity of the xylem in trees. Annals of Botany, N. S., 29 (113), 119-130.
- PENKA M., CERMAK J., DELM M., 1973. Water transport estimates in adult trees based on measurement of heat transfer by mass flow. Acta Universitatis Agriculturae (Brno), Séries C, 42 (1), 3-23.
- PETTY J. A., 1970. Permeability and structure of the wood of Sitka spruce, Proc. Roy. Soc. Lond., B, 175, 149-166.
- PETTY J. A., PURITCH G. S., 1970. The effects of drying on the structure and permeability of the wood of Abies grandis. Wood. Sci. Technol., 4, 140-154.
- PIERPOINT G., 1967. Direct measurement on internal moisture deficits in trees. Forest Chron., 43, 145-148.
- POLGE H., 1964. Determination de l'aubier et du bois de cœur par analyse densitométrique de clichés radiographiques. Ann. Sci. for., 21 (4), 607-623.
- PRIESTLEY J. H., 1932. The growing tree. Forestry, 6, 105-112.
- ROA R. L., PICKARD W. F., 1975. The applicability of the magnetohydrodynamic technique to water flux measurements in forest trees. J. exp. Bot., 26 (92), 469-475.
- RUDMAN P., 1966. Heartwood formation in trees. Nature, 210 (5036) 608-610.
- SADDLER H. D. W., PITMAN M. G., 1970. An apparatus for the measurement of Sap flow in Unexcised Leafy shoots. J. of exp. Botany, 21 (69), 1048-1059.
- SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., BRADSTREET E. D., HEMMINGSEN E. A., 1965. Sap pressure in vascular plants. Science, 148, 339-346.
- SHERIFF D. W., 1972. A New Apparatus for the Measurement of Sap Flux in Small shoots with the Magnetohydrodynamic Technique. J. of Exp. Botany, 23 (77), 1086-1095.
- SKAU C. M., SWANSON R. H., 1963. An Improved heat pulse velocity meter as indicator of Sap Speed and Transpiration. J. of Geophysical Research, 68 (16), 4743-4749.
- STEWART C. M., 1966. Excretion and heartwood formation in living trees. Science, 153, 1068-1074.
- STEWART J. B., THOM A. S., 1973. Energy budgets in a pine forest. Quart. J. R. Med. Soc., 99 (419). 154-170.
- STORR D., TOMLAIN J., CORK H. F., MUNN R. E., 1970. An energy budget Study above the forest canopy at Marmot Creek, Alberta, 1967. Water Resour. Res. 6 (3), 705-716.
- SWANSON R. H., 1962. An instrument for detecting sap movement in woody plants. Rocky Mountain Forest and Range experiment Station, U.S.D.A. Station paper, no 68, 16 p.
- SWANSON R. H., 1967a. Seasonal course of transpiration of Lodgepole Pine and Engelmann spruce. International Symposium of Forest Hydrology, 419-433. And appendices, 13 p.
- SWANSON R. H., 1967b. Improving tree transpiration estimates based on heat pulse velocity measurements. I.U.F.R.O. Kongr., 14, Münich, Sect. 01-252-263.
- SWANSON R. H., 1972. Water transpired by trees is indicated by heat pulse velocity. Agric. Meteorol, 10, 277-281.
- THOM A. S., STEWART J. B., OLIVER H. R., GASH J. H. C., 1975. Comparison of aerodynamic and energy budget estimates of fluxes over a pine forest. Quart. J. R. Met. Soc., 101, 93-105.
- THOMSON J. R., 1974. Energy budget measurements over three cover types in eastern Arizona . Water Resour. Res., 10 (5), 1045-1048.

- VENET J., 1974. Identification et classement des bois français, p. 60. École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, Centre de Nancy, 312 p.
- VITÉ J. P., RUDINSKY J. A., 1959. The water-conducting systems in conifers and their importance to the distribution of trunk injected chemicals. Boyce Thomson Inst. Contrib., 20, 27-38.
- WAISEL Y., LIPHSCHITZ N., KULLER Z., 1972. Patterns of water movement in trees and shrubs, Ecology, 53 (3), 520-523.
- WENDT C. W., RUNKLES J. R., HAAS R. H., 1967. The Measurement of water loss by Mesquite using the thermoelectric method. Soil Sci. Amer. Proc., 31 (2), 161-164.
- YODA K., SATO H., 1975. Daily fluctuation of trunk diameter in tropical rain forest trees. Japanese J. Ecol., 25 (1), 47-48.
- ZAERR J. B., 1971. Moisture Stress and stem diameter in Young Douglas-fir. For. Sci., 17 (4), 466-471. ZIMMERMANN M. H., BROWN C. L., 1971. Trees structure and function. Springer Verlag, 336 p.