



Université
franco-allemande
Deutsch-Französische
Hochschule

Pauline Bouche

Pauline.bouche33@gmail.com

Résistance à la cavitation et rôle fonctionnel de la ponctuation dans le xylème des conifères: de la variabilité interspécifique à la variabilité au sein d'un arbre.

Résumé

L'objectif de ma thèse était de mieux comprendre la résistance à la cavitation (i.e. résistance à la formation et propagation de bulles d'air dans le système de transport hydrique des plantes suite à un stress hydrique) chez les conifères. Pour cela, nous avons réalisé une étude à l'échelle interspécifique et à l'échelle de l'individu. La première partie de ma thèse a contribué à approfondir les connaissances sur le mécanisme de cavitation au niveau des branches grâce à la construction d'une base de données anatomique de 115 espèces de conifères englobant les sept familles de conifères existantes et les quatre principaux biomes terrestres (Bouche et al. 2014). Les compromis fonctionnels associés à la résistance à la cavitation ont également été étudiés en détail (Bouche et al. 2014, Bouche et al. en préparation). Dans une seconde partie, le développement de méthodes de mesure adaptées aux différents organes des conifères (aiguilles, branches, troncs et racines) a permis d'explorer la variabilité de la résistance à la cavitation à la fois au sein d'un organe, et entre les organes pour un individu donné. Cela pour tester l'hypothèse de « segmentation de la vulnérabilité à la cavitation » du xylème qui suggère que les aiguilles seraient plus vulnérables que les branches, elles-mêmes plus vulnérables que le tronc et les racines (Tyree and Ewers 1991). Des observations de l'anatomie du xylème et des ponctuations ont également été effectuées pour cette étude, en parallèle des mesures de résistance à la cavitation.

Rôle fonctionnel et évolutif de la ponctuation aréolée chez les conifères

Cette thèse a permis de montrer que le phénomène de cavitation (germe d'air) chez les branches de conifères a lieu lorsque que le torus est aspiré contre l'ouverture des ponctuations (c.f Fig 2, p. 5). La cavitation est alors due à une imperfection du joint entre le torus et l'ouverture permettant le passage de l'air d'une trachéide embolisée vers une trachéide fonctionnelle, confirmant l'hypothèse du « *seal capillary seeding* » (c.f. Fig. 2c, p. 5). De ce fait, le « *torus overlap* » (i.e. recouvrement de l'ouverture par le torus) est considéré comme le meilleur estimateur de la résistance à la cavitation. La corrélation

évolutive mise en évidence entre ces deux traits suggère que chaque changement de résistance à la cavitation, au niveau des embranchements de l'arbre phylogénétique des conifères, correspond à une évolution du *torus overlap* (Bouche et al. 2014).

Conséquences d'un xylème résistant à la cavitation

Cette étude interspécifique a également permis de relever un compromis indirect entre la résistance à la cavitation et la résistance aux pressions mécaniques (ratio épaisseur des paroi/diamètre des trachéides) et une absence de compromis entre efficacité et sécurité du xylème. De plus, nos résultats ont montré que l'augmentation de la résistance à la cavitation n'affectait pas le diamètre des trachéides. Par conséquent, les conifères seraient capables de construire un xylème résistant à la cavitation sans pour autant sacrifier l'efficacité de leur transport hydrique grâce au maintien d'une conductance hydrique minimum qui permettrait d'assurer leur croissance et survie. Cependant, si la résistance à la cavitation n'est pas liée aux dimensions mêmes des trachéides, elle est clairement associée aux variations du *torus overlap*, ce qui laisse suggérer un potentiel compromis efficacité-sécurité du xylème au niveau des ponctuations. Or, l'efficacité du transport hydrique semble dépendre essentiellement de la taille des pores dans la margo (membrane de microfibrilles ; en condition hydratée, i.e. position neutre de la structure torus-margo, Fig. 2b, p. 5), alors que la résistance à la cavitation est due principalement à la capacité du torus à fermer l'ouverture des ponctuations (*torus overlap*, en position aspirée, Fig 2b, p. 5). De ce fait, l'efficacité et la sécurité du xylème peuvent varier indépendamment l'un de l'autre (Bouche et al. en préparation).

La résistance à la cavitation à l'échelle de l'arbre

Bien que les conclusions précédentes soient applicables pour les branches des conifères, les connaissances actuelles sur le comportement hydrique du xylème au sein des différents organes d'un arbre sont relativement limitées. Pour étudier la variabilité de la résistance à la cavitation à l'échelle de l'individu nous avons utilisé des méthodes de mesure adaptées à chaque organe.

De nouvelles approches pour les aiguilles et les racines

Pour les aiguilles de *P. pinaster*, nous avons utilisé un appareil de micro-tomographie et une méthode basée sur la dynamique de réhydratation des aiguilles (Brodribb and Cochard 2009). Une importante différence a été mise en évidence entre les deux techniques. La micro-tomographie, qui permet de visualiser de façon directe la teneur en eau du xylème, a montré que la résistance à la cavitation du xylème des aiguilles était similaire à celle du xylème des branches. La méthode de réhydratation a montré, par contre, que le xylème des

aiguilles était plus vulnérable que celui des branches. Nos résultats suggèrent que cette dernière méthode, souvent utilisée chez les feuilles et aiguilles, estime le dysfonctionnement hydrique de l'aiguille entière (incluant les tissus extra-xylémiques), alors que la microtomographie nous permet de nous focaliser sur la résistance à la cavitation du xylème des aiguilles qui, lui, est aussi résistant à la cavitation que le xylème des branches chez *P. pinaster* (Bouche et al. en révision pour Plant, Cell & Environment).

Pour les racines de conifères, nous avons adapté les protocoles préexistants de la « flow-centrifuge method » (i.e. le cavitron, Cochard 2002, Cochard et al. 2005, Beikircher et al. 2010). Pour chacune des espèces étudiées (*P. pinaster* et *P. menziesii*), il est apparu que le protocole standard, validé et utilisé chez les branches de conifères, produisait un artefact d'aspiration du torus chez les racines. En effet, le fort gradient de pression de l'eau (ΔP) créé par le flux d'eau traversant l'échantillon pendant la diminution de la pression du xylème (augmentation de la vitesse de centrifugation) pourrait provoquer l'aspiration du torus contre l'aperture des ponctuations, induisant une diminution de la conductance hydrique du xylème non associée à de la cavitation. Avec cette méthode, le risque de sous-estimer la résistance à la cavitation des racines est relativement élevé. La méthode recommandée pour les racines est celle que nous avons nommé la méthode « risque zéro ». Elle consiste à diminuer le gradient de pression de l'eau jusqu'à le rendre négligeable et ainsi éviter tout risque d'aspiration des torus (Bouche et al. soumis à Journal of Plant Hydraulics). Grâce à cette méthode, nous avons pu comparer la résistance à la cavitation des branches, troncs et racines d'un individu donné, chez quatre espèces appartenant à la famille des Pinaceae (*P. pinaster*, *P. sylvestris*, *P. menziesii* et *C. atlantica*). Contrairement aux études précédentes sur le sujet, nos résultats ont montré que le xylème des racines et du tronc chez ces espèces est soit aussi résistant soit plus vulnérable que les branches (Bouche et al. soumis à Tree Physiology). Cependant, les racines et le tronc sont loin d'être hautement vulnérables à la cavitation comme le montraient notamment d'autres études sur *P. menziesii* (Sperry and Ikeda 1997, Martínez-Vilalta et al. 2002, Domec et al. 2006, McCulloh et al. 2014).

Finalement, nos résultats n'appuient pas l'hypothèse de segmentation de la vulnérabilité à la cavitation du xylème (Tyree and Ewers 1991). Il est important de noter que nos conclusions sur la résistance du xylème ont été renforcées par les observations de l'anatomie du xylème. Les organes présentant une P_{50} similaire avaient aussi des valeurs de *torus overlap* similaires, et les organes les plus vulnérables présentaient le plus faible *torus overlap*. Cela laisse penser qu'une corrélation entre résistance à la cavitation et anatomie des ponctuations, confirmée chez les branches, pourrait également exister à l'échelle de la plante.

Perspectives

De futurs travaux prenant en compte la variabilité inter- et intra-spécifique de la résistance à la cavitation, avec l'utilisation de méthodes adaptées et validées, pourraient être d'une grande utilité dans la compréhension du comportement hydrique des plantes. Cependant, ces investigations sont destructives et longues à réaliser. Par conséquent, se pencher sur la relation entre résistance à la cavitation et torus-overlap (Bouche et al. 2014) au niveau de la plante entière serait une bonne alternative pour estimer la résistance à la cavitation à une échelle beaucoup plus large. De plus, si toutes les conclusions sur la résistance à la cavitation des branches étaient vérifiées à l'échelle de l'arbre entier, le *torus overlap* pourrait être utilisé comme critère de sélection visant à améliorer la résistance à la sécheresse des conifères qui sont couramment utilisés dans le domaine forestier ainsi que dans l'industrie du papier.