

L'embolie des arbres

PIERRE CRUIZIAT • HERVÉ COCHARD • THIERRY AMÉGLIO

Les mécanismes de transport de l'eau dans les arbres en font des systèmes hydrauliques particulièrement bien adaptés à la sécheresse et au froid. Cependant, quand de l'air réussit à se glisser dans leurs « veines », la sève ne circule plus, et la survie de l'arbre est menacée.

En 1880, le botaniste allemand Edward Strasburger démontre en public que la montée de la sève est un processus essentiellement physique qui ne doit rien aux propriétés des cellules vivantes : pour les besoins de la démonstration, il coupe un chêne centenaire et l'immerge dans une solution de picrate qui tue les cellules. Pourtant, pendant des semaines, les feuilles restent vertes et le niveau de la solution diminue. Si elle orientait les recherches dans la bonne direction, cette expérience spectaculaire n'expliquait pas comment la sève parvient au faite des arbres parfois à plus de 100 mètres dans le cas des séquoias californiens, semblant « défier » les lois de la physique. Cette sève, dite « brute » ou xylémienne, est une solution très diluée, sauf pour certaines espèces vivant en milieu salé ou désertique. Une autre sève, dont il ne sera pas question ici, la sève élaborée, ou phloémienne, transporte, sous pression, dans des cellules vivantes, les sucres issus de la photosynthèse.

L'étude de l'« architecture hydraulique » des arbres – une expression due à Martin Zimmermann, alors directeur du Laboratoire d'études forestières de l'Université de Harvard – a tout récemment livré le secret du transport de la sève brute. La comparaison d'un arbre et de ses composants qui véhiculent l'eau des racines jusqu'aux feuilles avec un système hydraulique doté d'un générateur d'énergie, d'un système de contrôle, de réservoirs et de tuyaux a été féconde. Elle a permis d'élucider de nombreuses propriétés des végétaux vasculaires, notamment leurs capacités de résistance à la sécheresse et au froid. Cette étude a aussi précisé les connaissances que l'on a de la physiologie des arbres et d'un phénomène important pour leur croissance, voire pour leur survie : les embolies, dues aux bulles d'air qui se forment dans les éléments conducteurs de la sève et en perturbent la circulation. Aujourd'hui, on sait quantifier les caractéristiques hydrauliques de différentes essences et on peut les comparer. Enfin, ces études éclairent d'une façon nouvelle les relations entre le climat et la croissance des arbres.

Nous examinerons l'anatomie du système vasculaire d'un arbre et détaillerons les contraintes auxquelles il obéit pour assurer le transport de la sève. Puis, nous décrirons les mécanismes de l'embolie végétale, comment l'arbre y résiste et les conséquences de l'état hydrique sur sa croissance.

Pour les plantes vasculaires, et notamment pour les arbres, l'énergie nécessaire au transport de la sève brute

est fournie par le Soleil dont la chaleur vaporise l'eau liquide qui arrive dans les feuilles. La vapeur d'eau s'échappe par de petites ouvertures, nommées stomates, présentes à la surface des feuilles (voir la figure 2). Cette transpiration crée un gradient d'état de l'eau, on parle de potentiel hydrique entre les feuilles et le sol (ce potentiel est voisin du potentiel chimique créé par deux concentrations différentes d'un composé présent dans deux compartiments séparés par une membrane imperméable à ce composé). Durant la transpiration, le transport de l'eau à travers l'arbre est un processus passif constitué d'un flux en phase liquide – du sol vers les feuilles – et d'un flux en phase gazeuse – des feuilles vers l'atmosphère.

Dans les vaisseaux coule la sève

La transpiration foliaire dépend des conditions climatiques et de l'ouverture des stomates, qui jouent ainsi le rôle de régulateurs du système : par exemple, un fort ensoleillement, une faible humidité de l'air et un vent soutenu entraînent des transpirations notables quand les stomates sont ouverts. Un arbre isolé transpire quelques dizaines à quelques centaines de litres par jour. Les réservoirs du « système hydraulique » de l'arbre ont un rôle mineur vis-à-vis de la transpiration. Ils sont constitués par les cellules vivantes du végétal, qui se déshydratent ou se réhydratent en fonction des besoins.

Un arbre est un système de canalisations en série que parcourent des colonnes d'eau continues, des racines jusqu'aux feuilles. Par analogie, on compare le flux d'eau à travers un arbre à un courant électrique le long d'un circuit de résistances en série : dans chaque partie du circuit (le tronc, une branche...), le flux transpiratoire est quasiment égal à la différence de potentiel hydrique

1. LES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS du bois acheminent la sève brute des racines aux feuilles. Ils sont de deux types, tous deux constitués de cellules mortes. Les conifères sont principalement dotés de trachéïdes (à gauche) : des cellules uniques, de quelques micromètres de diamètre et quelques millimètres de longueur, reliées par des perforations nommées ponctuations. Le bois des arbres feuillus (à droite) est composé de vaisseaux, c'est-à-dire d'empilements de plusieurs cellules vides dont les parois transversales ont disparu (sauf celles de l'extrémité des vaisseaux). Les vaisseaux mesurent entre 0,1 et 0,6 millimètre de diamètre et parfois plusieurs mètres de longueur.

CONIFÈRES

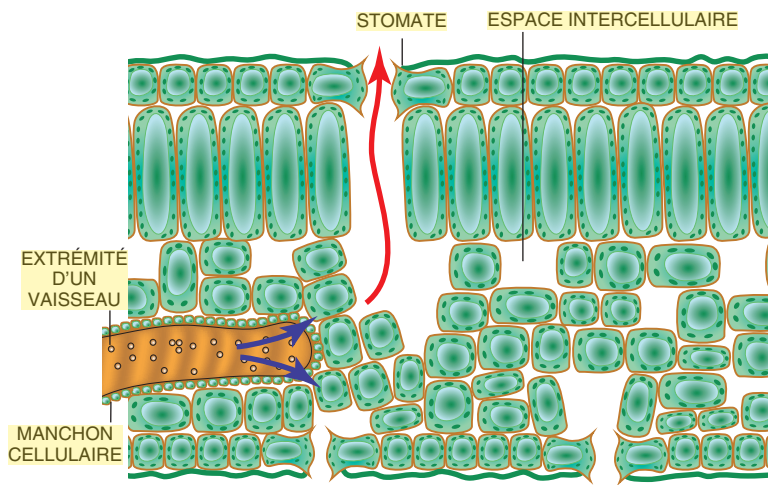
FEUILLUS

TRACHÉIDE

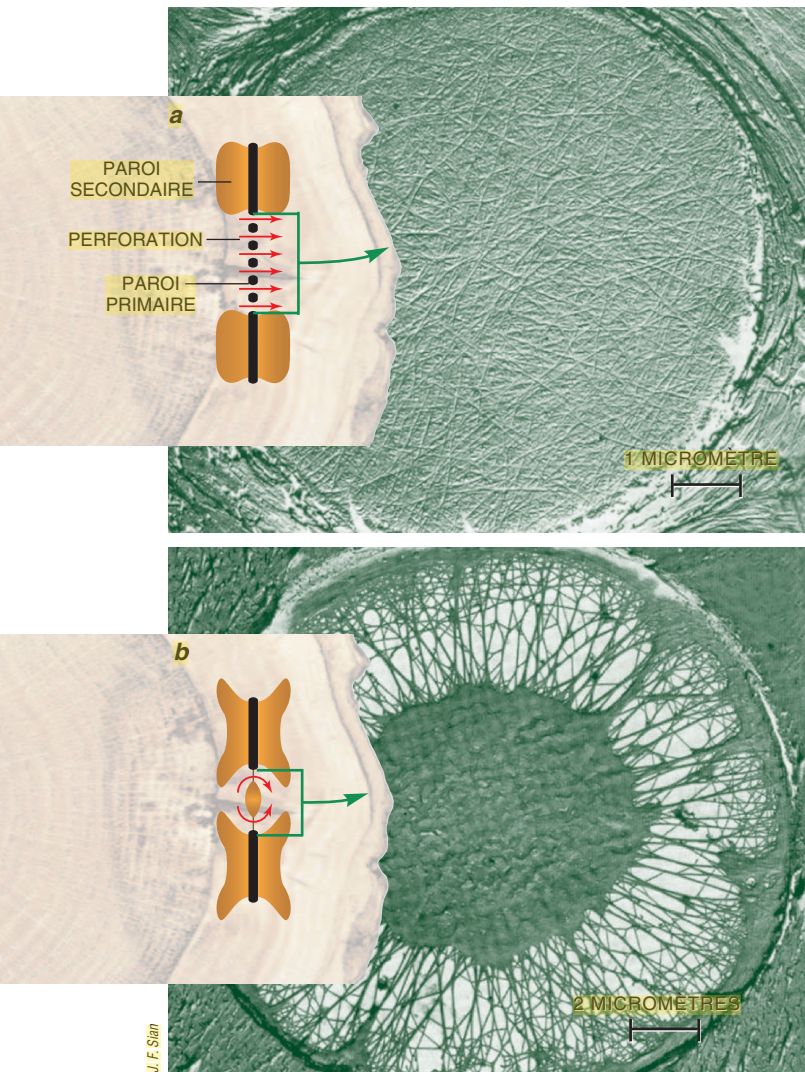
PONCTUATION

VAISSEAU

PONCTUATION



2. LA FEUILLE est le siège de l'évaporation de la sève brute. Cette dernière est transportée dans des vaisseaux (en marron). Dans les feuilles, elle s'échappe des vaisseaux en traversant un manchon de cellules (flèches bleues). Puis, à la surface de ces cellules, elle se transforme en vapeur d'eau et s'échappe vers l'extérieur (flèche rouge) par les stomates.



3. LES PONCTUATIONS permettent le passage de la sève d'un élément conducteur à un autre adjacent (a, celle d'un arbre feuillu ; b, celle d'un conifère). Les schémas sont des coupes transversales. Elles résultent de modifications de la paroi des cellules végétales. Cette paroi est d'ordinaire constituée d'une paroi primaire (en noir) et d'une paroi secondaire (en marron), riche en lignine. Dans les ponctuations, la paroi secondaire est éliminée et seule reste la paroi primaire perforée.

divisée par la résistance de cette partie à l'écoulement de la sève. La continuité des colonnes d'eau du sol jusqu'aux feuilles et le petit volume des réservoirs ont pour conséquence que, dans des conditions normales, la transpiration est égale à l'absorption racinaire.

Des racines aux stomates, la sève emprunte deux types de voies : une voie cellulaire, ou extra-vasculaire, et une voie vasculaire. À l'entrée, dans les racines, et à la sortie, dans les feuilles, la sève traverse des cellules vivantes, c'est la voie extra-vasculaire. Entre les deux, sur la quasi-totalité du trajet dans la plante, l'eau emprunte la voie vasculaire, formée d'un réseau de petits tuyaux qui parcourent tous les organes du végétal.

Ce réseau d'irrigation est constitué de deux types d'éléments (voir la figure 1) : les vaisseaux, formés de plusieurs cellules mortes aux parois rigides, et les trachéides, constitués d'une seule de ces cellules. Dans ces deux types d'éléments, les cellules ont subi d'importantes transformations : elles ont été vidées de leur contenu et ont perdu leurs parois transversales à l'exception de celles des extrémités des vaisseaux. Par ailleurs, les parois longitudinales sont recouvertes de lignine, un revêtement imperméable, sauf en certains points, nommés ponctuations, où passe l'eau. Les cellules végétales sont d'ordinaire enveloppées de deux parois : l'une, dite primaire, est mince, élastique, l'autre, dite secondaire, est épaisse, rigide et riche en cellulose. Les ponctuations (voir la figure 3) forment de minuscules plages de la paroi primaire, parsemées de pores d'une dimension inférieure à un dixième de micromètre.

Les trachéides n'ont que quelques micromètres de diamètre et quelques millimètres de longueur : elles sont caractéristiques du bois des conifères. En revanche, les vaisseaux mesurent entre 0,1 et 0,6 millimètre de diamètre, et de quelques centimètres à plusieurs mètres de longueur ! Ils sont visibles à l'œil nu dans le bois des feuillus (voir la figure 4). Dans les feuilles, l'extrémité des vaisseaux est enveloppée dans un manchon de cellules que l'eau traverse avant de s'évaporer dans les espaces intercellulaires et de rejoindre l'atmosphère par les stomates.

Des pressions négatives

Puisque la sève est tirée vers le haut par l'action de l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles, elle est sous tension, c'est-à-dire que sa pression est inférieure à la pression atmosphérique, voire négative. Comment est-ce possible ? Grâce à la capillarité (voir l'encadré page 54), la sève est maintenue jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de hauteur. Dans de telles colonnes, les forces qui s'exercent sur l'eau sont la pression atmosphérique et le poids. La tension qui maintient l'eau dans les éléments conducteurs est égale, approximativement, à la pression atmosphérique diminuée de la pression exercée par une colonne d'eau dont la hauteur serait celle de l'arbre. Or, la hauteur d'une colonne d'eau correspondant à la pression atmosphérique est égale à dix mètres. Aussi, dans la plupart des arbres, qui mesurent plus de dix mètres, cette différence de pression – la tension de la sève – est négative. Cet état de tension, nous le verrons, cause parfois des phénomènes de cavitation, c'est-à-dire que la colonne de sève se rompt et que des poches de gaz apparaissent par endroits ou sur toute la hauteur des vaisseaux, produisant une embolie : la circulation de la sève est interrompue ou, du moins, perturbée.