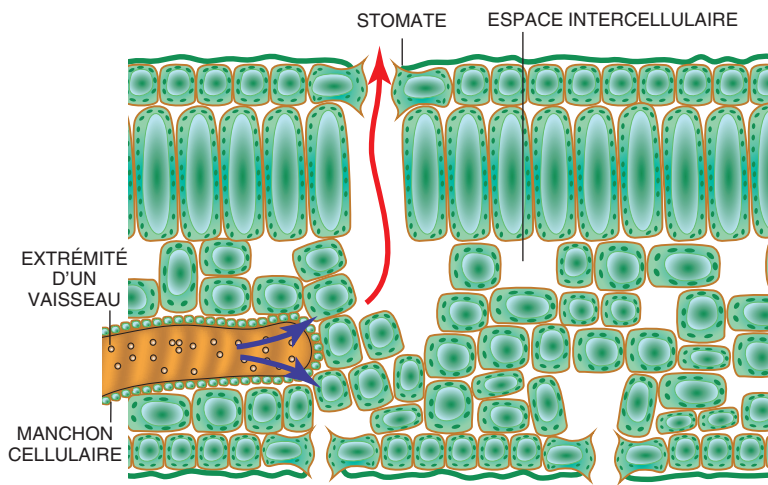
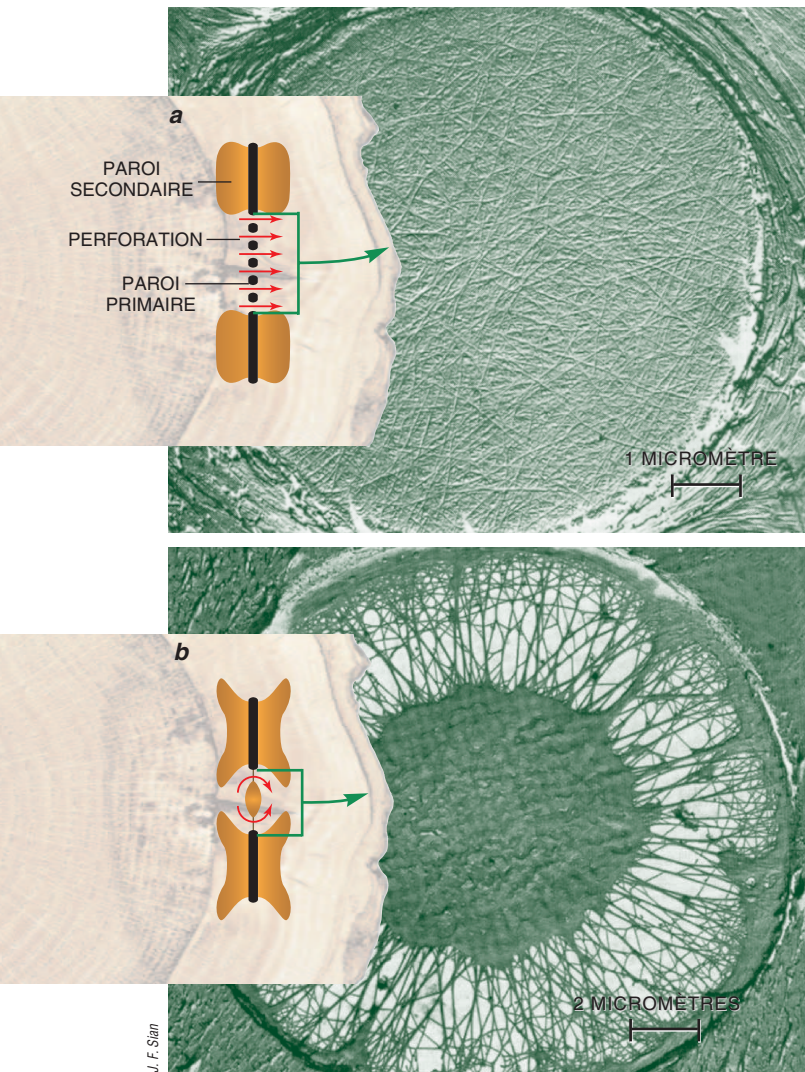




2. LA FEUILLE est le siège de l'évaporation de la sève brute. Cette dernière est transportée dans des vaisseaux (en marron). Dans les feuilles, elle s'échappe des vaisseaux en traversant un manchon de cellules (flèches bleues). Puis, à la surface de ces cellules, elle se transforme en vapeur d'eau et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

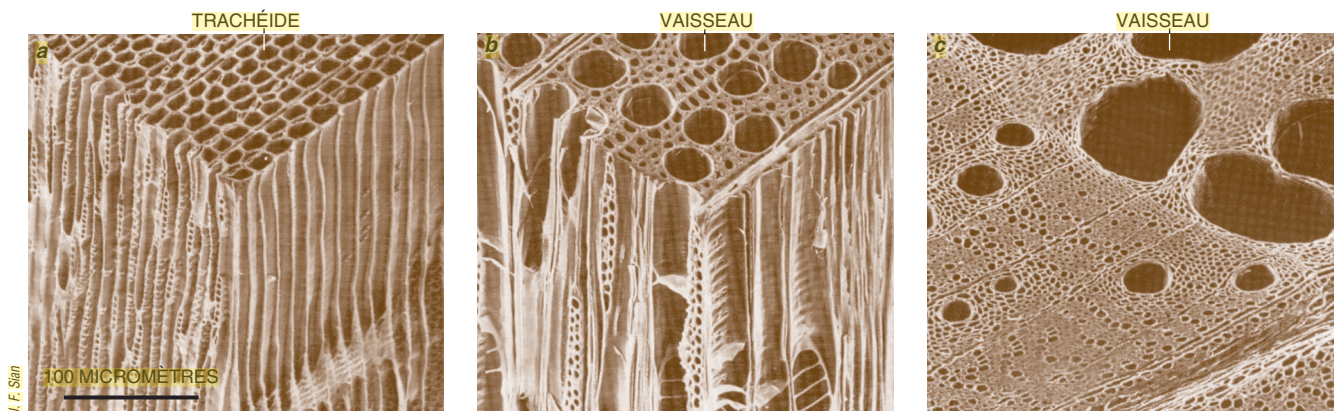
Des racines aux stomates, la sève emprunte deux types de voies : une voie cellulaire, ou extra-vasculaire, et une voie vasculaire. À l'entrée, dans les racines, et à la sortie, dans les feuilles, la sève traverse des cellules vivantes, c'est la voie extra-vasculaire. Entre les deux, sur la quasi-totalité 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.



4. LES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS diffèrent selon le type d'arbre. Ceux des conifères sont de fines trachéides (a, un mélèze). Ceux des arbres feuillus sont des vaisseaux. Selon qu'ils sont fins (b, un tulipier) ou larges (c, un chêne rouge), on parle de bois diffus ou de bois poreux.

Pour mener à bien sa fonction, le système hydraulique d'un arbre est doté de trois grandes propriétés : l'intégration, la compartimentation et la redondance. L'intégration signifie que le système vasculaire d'un arbre forme un réseau unique, dans lequel chaque racine est connectée à toutes les branches et non à une seule. Une expérience convaincante consiste à placer une partie des racines d'un jeune arbre, déterrée avec précaution, dans un récipient contenant de l'eau, les autres étant laissées à l'air : dans de telles conditions, l'ensemble du feuillage est alimenté.

La deuxième propriété est l'inverse de la précédente, mais à une autre échelle : il s'agit de la compartimentation. En effet, le système conducteur d'un arbre est constitué de centaines de milliers, voire de millions d'éléments, les trachéides ou les vaisseaux. Chacun est une unité de conduction, en communication avec les autres par les ponctuations. Grâce à cette compartimentation, en cas d'embolie, l'air reste confiné à un ou quelques éléments. Une telle propriété est le nécessaire complément de la précédente, car ainsi, le système vasculaire fonctionne sous les deux contraintes auxquelles il est confronté : laisser passer l'eau, mais pas l'air.

Un réseau de communication performant

La longueur des éléments conducteurs influe sur le transport de la sève de deux façons opposées. Des vaisseaux longs et larges favorisent la conduction en diminuant la résistance qu'opposent les ponctuations au passage de l'eau d'un vaisseau à l'autre. En revanche, en cas d'embolie, la conduction est affaiblie. À l'inverse, pour un même trajet, les petits vaisseaux offrent une résistance supérieure à l'écoulement de la sève, mais une embolie a peu de conséquences, car la sève continue à s'écouler dans les autres vaisseaux.

Enfin, la redondance signifie, d'une part, que dans chaque axe d'un arbre, plusieurs colonnes d'éléments conducteurs fonctionnent en parallèle et, d'autre part, que le passage latéral de la sève entre ces colonnes est autorisé par les ponctuations. Cet agencement est une sorte de protection passive, anatomique, contre les effets de l'embolie, car la sève passe même quand un vaisseau de chaque colonne contient une bulle d'air.

La conductivité hydraulique et la vulnérabilité à la cavitation des différents axes d'un arbre sont deux caractéristiques qui résultent de ces trois propriétés. La conductivité hydraulique rend compte de l'aptitude d'un axe à conduire la sève. Les botanistes savent la mesurer

depuis quelques années et ils construisent ainsi des cartes hydrauliques des arbres (voir la figure 6) qui mettent en évidence plusieurs propriétés. D'abord, on constate que le diamètre des éléments conducteurs a une influence notable. Selon la loi de Poiseuille, le flux varie avec la puissance quatrième du diamètre du conduit : en d'autres termes, sous une même différence de pression, le flux traversant un élément conducteur de diamètre d est identique à celui parcourant 16 éléments de diamètre égal à $d/2$ ou 256 éléments de diamètre égal à $d/4$. Selon le type de bois, la vitesse de la sève varie et, pour assurer une même transpiration, le nombre de vaisseaux requis varie. Un vaisseau de chêne de trois mètres de longueur et de 300 micromètres de diamètre est, théoriquement, équivalent à 7 680 vaisseaux d'érable de 10 centimètres de longueur et de 75 micromètres de diamètre ! Ainsi, l'embolie ou l'obstruction fongique d'un vaisseau chez le chêne a des conséquences plus graves que celles de plusieurs dizaines de vaisseaux chez l'érable.

Par ailleurs, les cartes hydrauliques révèlent la répartition de la résistance de l'ensemble du système vasculaire dans les différentes parties de l'arbre : par exemple, sur des branches jeunes, quelle que soit l'espèce, les feuilles représentent plus de 60 pour cent de cette résistance. En effet, c'est la partie extra-cellulaire du circuit de l'eau, entre les vaisseaux et la surface d'évaporation, qui est la principale résistance au passage de la sève.

À partir des valeurs de résistance hydraulique et de celle des flux qui traversent les différentes parties de l'arbre, on trace le profil des tensions, c'est-à-dire la variation de ce paramètre en fonction de la distance à la base de l'arbre. On observe que maintes espèces ont une hydraulique « en balai » : plus les éléments sont jeunes (par ordre d'ancienneté, le tronc, les branches charpentières, les petites branches, les rameaux, les tiges, nommées pétioles, des feuilles), plus la variation de la tension par unité de longueur croît. On en déduit que, pour un arbre donné, plus on se rapproche des feuilles, plus la résistance au passage de la sève augmente. Par ailleurs, le plus grand facteur de variation de tension n'est pas la hauteur ni la distance au sol, mais plutôt la résistance des rameaux feuillés, à l'extrémité du circuit de l'eau. Enfin, quand on procède, sur un frêne, à ces mesures durant plusieurs années consécutives, les profils de tension révèlent que non seulement la résistance absolue des branches augmente à mesure qu'elles vieillissent, mais surtout l'importance de cette résistance par rapport à celle des feuilles ne cesse de s'accroître. En d'autres termes,