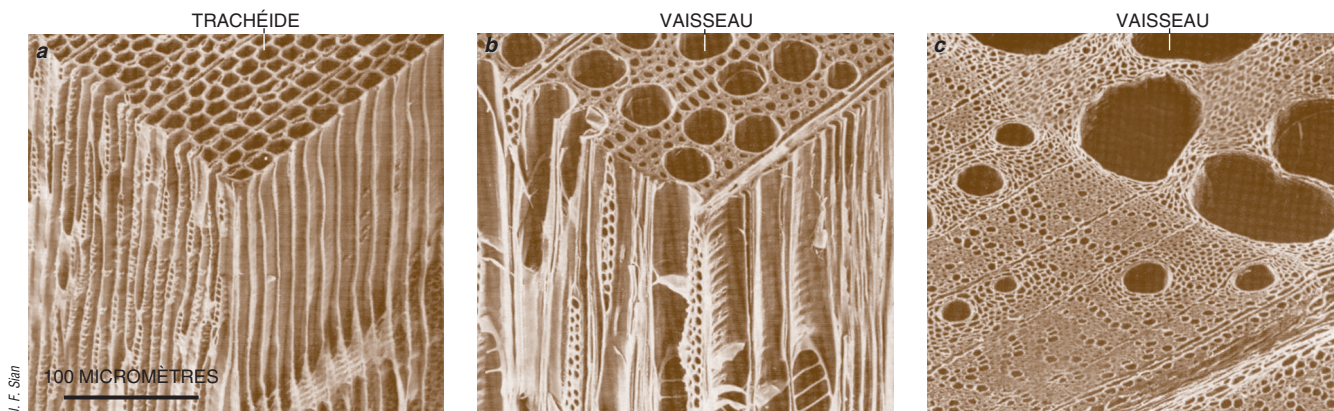




4. LES ÉLÉMENTS CONDUCTEURS diffèrent selon le type d'arbre. Ceux des conifères sont de fines trachéides (a, un mélèze). Ceux des arbres feuillus sont des vaisseaux. Selon qu'ils sont fins (b, un tulipier) ou larges (c, un chêne rouge), on parle de bois diffus ou de bois poreux.

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, déterré 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.

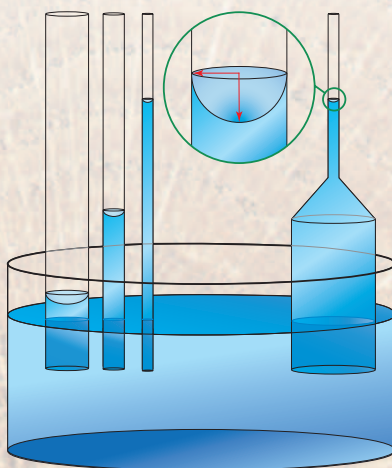
À partir des valeurs de résistance hydraulique et de celle des flux qui traversent les différentes parties de l'arbre, on trace le profil des tensions, c'est-à-dire la variation de ce paramètre en fonction de la distance à la base de l'arbre. On observe que maintes espèces ont une hydraulique « en balai » : 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,

L'ascension de la sève expliquée par la capillarité

Lorsque l'on plonge l'extrémité inférieure de trois capillaires en verre de diamètres différents dans un récipient d'eau, on observe quatre propriétés. Premièrement, le niveau de l'eau dans chaque capillaire est supérieur à celui de l'eau dans le récipient. Deuxièmement, plus le capillaire est fin, plus le niveau de l'eau, à l'intérieur, est élevé. Troisièmement, le rayon de courbure du ménisque est d'autant plus petit que la hauteur d'eau dans le capillaire est élevée. Seul le rayon du capillaire au niveau du ménisque importe.

En 1718, à partir de telles observations, le médecin et physicien britannique James Jurin (1684-1750) a établi la loi qui porte son nom et qui donne la relation entre la hauteur maximale d'eau dans un capillaire et le rayon de ce dernier. Sous forme simplifiée et pour un matériau mouillant, elle stipule que le produit du diamètre du ménisque (en micromètres) par la hauteur d'eau maximale (en mètres) est égal à 30.

Par exemple, la hauteur d'eau maximale dans un capillaire de 0,1 millimètre de diamètre est égale à 30/100, soit 0,3 mètre ou 30 centimètres. Lorsque l'on tente de faire monter encore le ménisque, le capillaire se vide d'un seul coup.



Le diamètre du plus petit des vaisseaux d'un arbre mesure cinq micromètres : la loi indique que la hauteur maximale est de six mètres. On est loin des hauteurs que peuvent atteindre les arbres ! En réalité, dans les feuilles, le sommet des colonnes d'eau n'est pas dans les vaisseaux, mais au niveau des parois des cellules qui entourent l'extrémité des vaisseaux. Là, le diamètre à prendre en compte est de 15 nanomètres, aussi les colonnes d'eau peuvent atteindre, en théorie, 200 mètres de hauteur !

Enfin, quatrième, la pression dans ces capillaires est inférieure à la pression atmosphérique. Avec un capillaire d'un micromètre de rayon, la hauteur d'eau maximale est environ égale à 30 mètres. Puisque la hauteur d'eau qui correspond à la pression atmosphérique est d'environ dix mètres, au-dessus de cette limite, la tension de l'eau (la différence entre la pression atmosphérique et le poids de la colonne d'eau) est négative.

la résistance des branches, d'abord notablement inférieure à celle des feuilles, devient, au fil des ans, supérieure.

L'embolie végétale

L'état de tension de la sève brute est physiquement instable et entraîne parfois des phénomènes de cavitation, c'est-à-dire l'apparition de bulles de gaz dans la phase liquide. Cette cavitation emplit d'air une partie ou la totalité des vaisseaux, produisant ainsi une embolie qui perturbe, voire empêche le transport de la sève. On avait envisagé l'existence de tels processus dès la fin du XIX^e siècle, mais ce n'est que depuis une dizaine d'années que l'on comprend les mécanismes de l'embolie végétale qui diffèrent selon les saisons et selon les essences.

L'explication physique de l'embolie estivale, dite hypothèse du germe d'air, a été proposée en 1983 par M. Zimmermann, et a été depuis confirmée expérimentalement. Durant l'été, lorsque le sol se dessèche, la tension de la sève diminue notablement et atteint parfois -40×10^5 pascals. Parmi les nombreux vaisseaux d'une branche, certains, blessés, âgés ou victimes d'insectes, sont emplis d'air. Ainsi, quelques ponctuations de la paroi commune à deux vaisseaux adjacents font office de barrière contre l'entrée d'air d'un conduit vide vers un conduit plein de sève. Dans le conduit vide, la pression est la pression atmosphérique, dans l'autre, c'est la tension de la sève. Cette situation est analogue à ce qui se passe dans un capillaire. La courbure des ménisques dépend de la différence de pression de part et d'autre de ces ménisques : plus cet écart augmente, plus le rayon de courbure du ménisque diminue, jusqu'à un point critique où ce rayon est inférieur à celui du plus gros pore des ponctuations. Dès lors, le ménisque se rompt, une bulle d'air et de vapeur d'eau s'introduit dans l'élément conducteur et l'envahit (voir la figure 5). La colonne d'eau est rompue : c'est l'embolie.

Le paramètre déterminant est la différence de pression de part et d'autre du ménisque au niveau des pores de la ponctuation. Aussi, on évalue l'influence de cette embolie sur le transport de la sève en mesurant la conductivité hydraulique d'une partie de l'arbre placée dans une chambre de pression : la pression de l'atmosphère autour de l'axe étudié est augmentée par paliers, tandis que la tension de la sève est constante ; la différence de pression de part et d'autre augmente. On obtient de la sorte une courbe de vulnérabilité qui exprime la perte de conductivité en fonction de l'écart entre la pression atmosphérique et la tension de la sève. Cette courbe est une propriété du tissu conducteur qui ne varie pas à court terme.

L'embolie dite hivernale est un phénomène annuel, qui touche la plupart des espèces d'arbres feuillus des régions tempérées. L'embolie automnale, hivernale ou printanière est plus fréquente que l'embolie estivale et résulte de l'alternance de gel et de dégel quand l'arbre est dépourvu de feuilles. Quand la sève gèle (à des températures un peu inférieures à 0 °C), les gaz dissous qu'elle contient sont expulsés, car ils sont très peu solubles dans la glace. Au moment du dégel, ces bulles, soit se dissolvent à nouveau dans la sève, soit obstruent un vaisseau. Plus les bulles d'air sont volumineuses, moins elles se dissolvent. À la différence de l'embolie estivale qui dépend du diamètre des pores des ponctuations, l'embolie hivernale est influencée par le diamètre des éléments conducteurs : plus ils sont larges, plus les bulles qui s'y forment au hasard ont des chances d'être volumineuses et plus l'embolie est probable. Ainsi, les conifères, dotés surtout de fines trachéides, résistent mieux à cette embolie, et sont bien adaptés aux hautes latitudes et altitudes.

Le suivi de l'embolie, mesurée par la perte relative de conductivité dans les axes d'un arbre, montre qu'elle varie durant l'année, différemment selon les espèces. Ainsi, pour les chênes et pour les hêtres, pendant un été sans