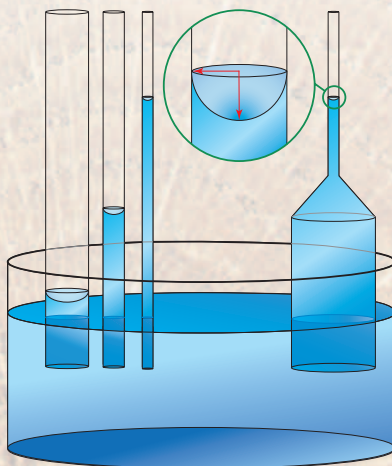


L'ascension de la sève expliquée par la capillarité

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 de 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.

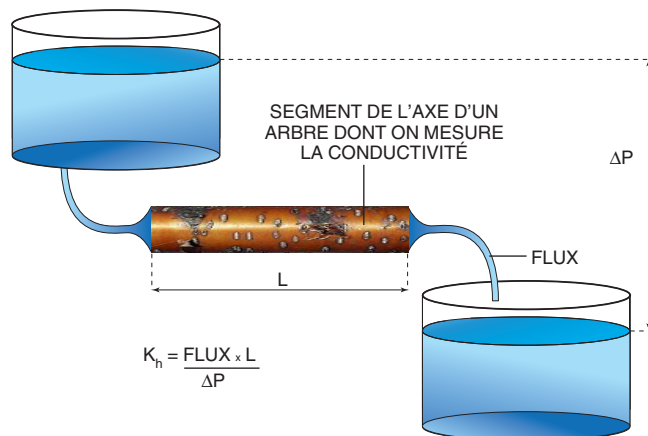
Le suivi de l'embolie, mesurée par la perte relative de conductivité dans les axes d'un arbre, montre qu'elle varie durant l'année, différemment selon les espèces. Ainsi, pour les chênes et pour les hêtres, pendant un été sans

canicule, le taux d'embolie dans les pousses de l'année est faible, alors qu'il est plus élevé dans les pousses des années antérieures. Lors d'une forte sécheresse durable, l'embolie vasculaire s'installe progressivement et reste importante. Enfin, dès les premiers gels d'automne, l'embolie hivernale se développe de façon spectaculaire, notamment dans les pétioles entraînant rapidement la mort des feuilles. Ainsi, les années à été sec et à hiver froid sont éprouvantes pour les vaisseaux. Dans ces conditions, comment l'appareil vasculaire continue-t-il d'assurer ses fonctions ?

La réparation de l'embolie

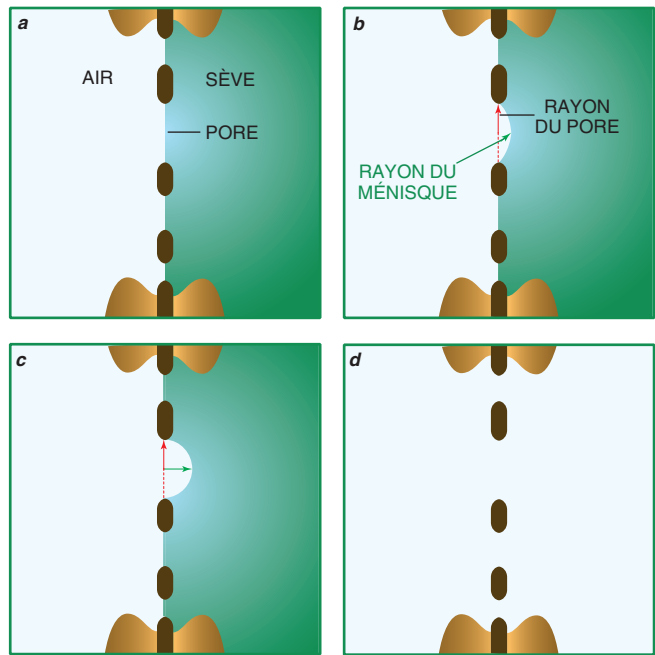
Des études ont montré qu'une augmentation de la pression de la sève est indispensable à la résorption de l'embolie, car l'augmentation de la pression favorise la dissolution des bulles. Une telle augmentation n'est possible qu'en l'absence des feuilles, quand la sève n'est pas tirée par le haut. L'origine de la mise sous pression de la sève dépend de la saison : au printemps et en automne, elle résulte de la pression racinaire, née de la différence de pression osmotique entre la solution du sol, peu concentrée, et celle de la sève brute qui ne l'est plus (l'eau est attirée vers le compartiment où la concentration en éléments non diffusibles est élevée). En l'absence de transpiration, un flux d'eau du sol vers les racines repousse l'eau dans l'appareil vasculaire, jusqu'aux branches (la pression est de l'ordre de quelques bars).

En hiver, le phénomène, étudié depuis une dizaine d'années sur le noyer, est tout autre. Dans cette essence, la sève des branches est en alternance sous pression ou sous tension, selon la température de l'air : lorsqu'elle est supérieure à 5 °C, la sève est sous tension ; quand elle est inférieure, la sève est sous pression. Cette pression hivernale résulte de l'hydrolyse des réserves d'amidon des branches en sucres solubles. Ces derniers passent dans la sève brute et créent un appel d'eau des tissus voisins vers les vaisseaux où la sève est alors mise sous pression, entraînant une dissolution au moins partielle de l'air des vaisseaux embolisés (voir la figure 7). Ainsi, chez le noyer, en l'absence de feuilles, la sève est le plus souvent sous une pression due soit à la poussée racinaire, soit à l'hydrolyse de l'amidon des branches.

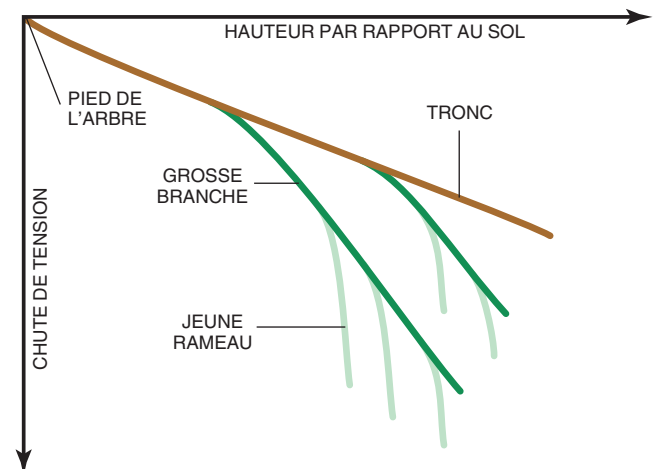


6. LA CONDUCTIVITÉ HYDRAULIQUE K_h (à gauche) est une caractéristique des différents axes d'un arbre (tronc, branche...). Elle se mesure à l'aide d'un dispositif où l'on détermine le flux d'eau (en masse par unité de temps) passant par une partie d'un axe de longueur L selon

À l'inverse de l'embolie hivernale, l'embolie estivale n'est généralement pas résorbée. Quand la transpiration augmente, la tension dans les vaisseaux diminue. Lorsque cette augmentation est trop intense, la tension atteint le seuil de la cavitation. La perte de conduction, c'est-à-dire l'augmentation de résistance à la propagation de la sève, qui en résulte impose à la tension de diminuer encore pour maintenir la même transpiration : la cavitation s'emballe jusqu'à une embolie générale et donc, la mort de l'arbre ! Cependant, les arbres sont dotés de mécanismes qui empêchent ce scénario catastrophique : ils maintiennent la tension à des valeurs inférieures à celle du seuil de la cavitation. On a montré récemment que le seuil de tension pour lequel les stomates se ferment (la transpiration diminue) est relié au seuil de tension où commence la



5. L'EMBOLIE ESTIVALE résulte de la différence de pression entre l'air d'un vaisseau vide et la sève d'un vaisseau adjacent (a). Plus cet écart augmente, plus le rayon de courbure du ménisque au niveau des pores croît (b). Quand il est supérieur à celui du plus grand pore de la ponctuation (c), le ménisque se rompt et l'air envahit le vaisseau (d).



une pression ΔP (le poids de la colonne d'eau). Grâce à cette méthode, on trace le profil des tensions d'un arbre (à droite) qui révèle que plus ses axes sont jeunes, plus leur résistance au passage de la sève est grande (la chute de tension par unité de hauteur s'accroît).