

L'ARBRE ET L'EAU

L'EAU EST DÉTERMINANTE POUR LA VIE ET LA CROISSANCE DE L'ARBRE. CELUI-CI PUISE CETTE EAU DANS LE SOL ET EN REJETTE LA PLUS GRANDE PARTIE DANS L'ATMOSPHÈRE. POURTANT LES MOUVEMENTS D'EAU À TRAVERS L'ARBRE SONT COMPLEXES. CETTE FICHE PERMET DE MIEUX COMPRENDRE CE QUI LES RÉGIT DEPUIS LA TRANSPIRATION JUSQU' AUX MÉCANISMES DE CIRCULATION DE LA SÈVE.

Comment l'arbre respire

■ Sous l'influence des facteurs climatiques

Du point de vue physique, la transpiration est une évaporation. Elle requiert de l'énergie et dépend donc avant tout des conditions climatiques : plus il y a de soleil (c'est lui la source majeure d'énergie), ou plus l'air est sec, ou plus il y a de vent, ou plus la température est élevée, plus la transpiration "potentielle", celle qui dépend des facteurs climatiques seulement, sera élevée.

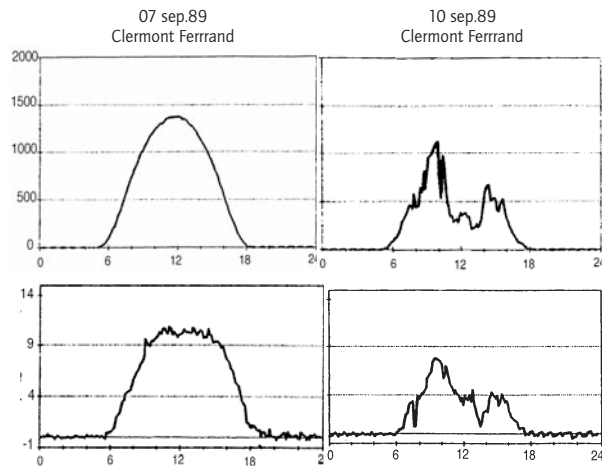


Figure 1 montrant pour deux journées, l'une sans nuage (à gauche), l'autre avec passage nuageux, à quel point la transpiration d'un jeune arbre (exprimée en grammes d'eau évaporée par minute) est dépendante du rayonnement solaire (exprimé en watts par m²). D'après Daudet 1995).

La figure 1 montre bien, pour deux journées différentes, la relation entre la courbe d'énergie lumineuse du soleil qui arrive sur les feuilles et la transpiration foliaire.

Selon les conditions climatiques, les réserves en eau du sol et l'étendue de son feuillage, un arbre puise de quelques litres à quelques centaines de litres d'eau par jour.

■ Sous l'influence des facteurs biologiques

La transpiration dépend aussi du degré d'ouverture des stomates. Ces minuscules pores (quelques centièmes de mm) à la surface des feuilles, sont les ouvertures par lesquelles la vapeur d'eau quitte les feuilles. En dehors d'eux, la feuille est complètement isolée de l'air extérieur par une couche particulière, la cuticule, quasiment imperméable. S'il n'en était pas ainsi, l'intérieur de la feuille qui est très humide (de l'ordre de 98% d'humidité), se dessècherait en quelques minutes.

L'ouverture des stomates varie d'une part en fonction des conditions climatiques, d'autre part en fonction de nombreux facteurs biologiques. Ils s'ouvrent à la lumière, restent ouverts si l'humidité de l'air ou du sol est satisfaisante, si la concentration de gaz carbonique de l'air est élevée.

Ils ont tendance à se fermer quand l'humidité de l'air ou du sol décroît, quand la température est élevée, quand il fait nuit ou encore lorsque l'état hydrique des feuilles se détériore. Ils se ferment également en cas de nutrition minérale très déficiente, ou en présence de pollution atmosphérique.

Par ailleurs les stomates servent de porte d'entrée au gaz carbonique de l'air nécessaire à la photosynthèse. Ainsi la photosynthèse foliaire qui conduit à fabriquer les sucres dont ont besoin les cellules, ne peut se faire que si les stomates sont ouverts.





L'état hydrique permettant la croissance : un équilibre entre l'absorption et la transpiration

L'arbre n'a presque pas d'autonomie hydrique : il doit tirer du sol des quantités d'eau voisines de celles qu'il perd au même moment par la transpiration. Si l'absorption n'est pas voisine de la transpiration, l'arbre ne pourra pas longtemps combler la différence en puisant dans ses cellules.

Il n'a presque pas d'autonomie hydrique. Il sera donc obligé de fermer ses stomates pour éviter de se dessécher de façon irréversible. Les stomates constituent de loin le mécanisme le plus efficace et le plus rapide dont dispose l'arbre pour lutter contre la sécheresse.

Dans des sols bien alimentés en eau et en conditions climatiques "normales" pour la région considérée, l'état hydrique des différentes parties d'un arbre (tissus vivants des différents organes, des branches et du tronc) varie régulièrement au cours d'une journée : du lever du soleil à une ou deux heures après le midi solaire (quand le soleil est au zénith) ces parties se déshydratent ; l'après-midi et durant la nuit, elles se réhydratent.

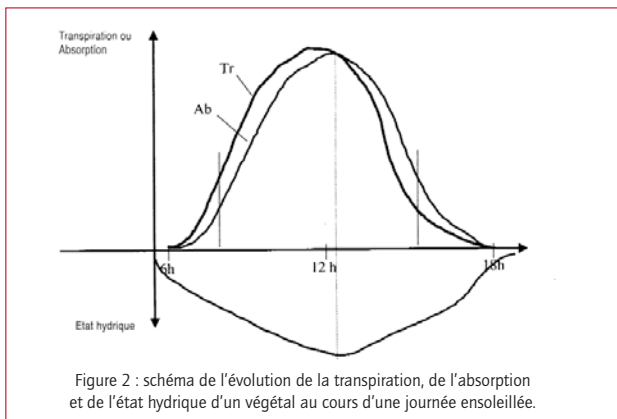


Figure 2 : schéma de l'évolution de la transpiration, de l'absorption et de l'état hydrique d'un végétal au cours d'une journée ensoleillée.

La figure 2 schématise cette variation journalière de l'entrée de l'eau (absorption) et de sa sortie (transpiration).

La transpiration dépend principalement, on l'a dit, de la quantité d'énergie qui arrive sur les feuilles en provenance du soleil. Comme cette quantité augmente régulièrement avec l'ascension du soleil dans le ciel, les variations de la transpiration "potentielle" suivent celles de la hauteur du soleil. L'absorption, quant à elle, suit la transpiration mais avec un certain décalage (dû aux effets des réserves d'eau de l'arbre). On a donc, durant ce type de journée ensoleillée, une première partie, le matin, durant laquelle l'absorption reste inférieure à la transpiration, (d'où une

perte d'eau des tissus de l'arbre se traduisant notamment par une réduction de diamètre).

L'après-midi, au contraire, l'absorption dépasse à chaque instant la transpiration : l'arbre se réhydrate, jusqu'en fin de nuit.

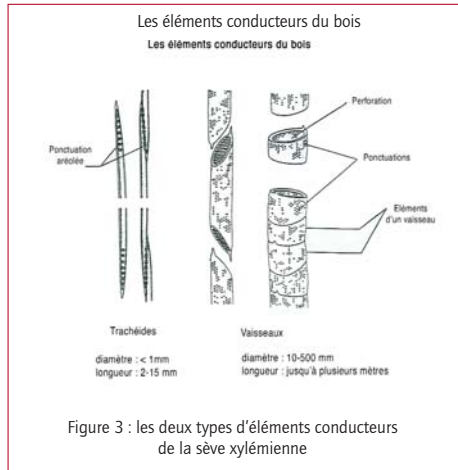
La montée de la sève des racines aux feuilles : un processus physique à risque

■ 1) Le processus

L'eau du sol qui pénètre dans une racine commence par traverser horizontalement un certain nombre de cellules vivantes avant d'atteindre, au centre, l'appareil vasculaire (ou conducteur), réseau d'irrigation de tous les organes vivants de l'arbre. Une fois dans ce réseau, la sève va se déplacer globalement verticalement, jusque dans les feuilles. Elle parcourt celles-ci le long des nervures, qui abritent l'appareil vasculaire. Elle finit par sortir de l'appareil vasculaire, traverse le manchon de cellules vivantes qui l'entourent, avant de s'évaporer au bord de petits espaces vides, dans l'épaisseur de la feuille. Il faut en effet se souvenir qu'une feuille est, comme une éponge, un corps poreux qui contient des vides. C'est au niveau des parois qui bordent ces espaces vides que l'eau quitte l'état liquide et passe en vapeur, avant de rejoindre l'atmosphère par les stomates.

Ainsi, mis à part deux très courts tronçons à travers des cellules vivantes, dans les racines et dans les feuilles, la sève brute circule, sur 99% de son parcours total dans l'arbre, dans l'appareil conducteur. Curieux paradoxe : cet appareil qui distribue l'eau indispensable à la vie de l'arbre est formé d'un réseau de cellules mortes !





Ces cellules mortes sont de deux types (fig. 3) : chez les conifères il s'agit de petites cellules, appelées trachéides. Chez les feuillus, les éléments conducteurs sont au contraire de grande dimension (jusqu'à plusieurs mètres chez les chênes). Trachéides et vaisseaux sont des éléments aux parois rigides, imperméables à l'eau sauf au niveau de minuscules passoires, appelées ponctuations.

Ces ponctuations permettent à l'eau de passer d'un vaisseau à l'autre. Mais si un vaisseau plein de sève se trouve à côté d'un vaisseau vide, les ponctuations qui se trouvent entre les deux feront barrage à l'entrée d'air dans le vaisseau plein.

Remarque : Il ne faut pas confondre la sève xylémienne (dite aussi sève "brute") solution généralement peu concentrée en provenance du sol et globalement ascendante, avec la sève phloémienne (ou "élaborée"), solution sucrée très concentrée, en provenance des feuilles, et globalement descendante.

■ 2) Les risques d'embolie

La sève étant tirée par le haut par l'évaporation foliaire, et non poussée par le bas (ce qui ne peut arriver que pendant les périodes où l'arbre n'a pas de feuilles) elle est sous "tension" c'est-à-dire sous pression négative. Grâce aux forces capillaires qui s'exercent au niveau des minuscules surfaces d'évaporation, dans les feuilles, la sève peut monter sans problèmes jusqu'au sommet des plus grands arbres (110 m environ). Mais le risque majeur de cet état de tension, est l'entrée d'air dans les vaisseaux, qu'on appelle l'embolie. Cette entrée d'air est l'équivalent d'un bouchon qui empêche le passage de la sève dans le vaisseau embolisé. Plus le nombre de vaisseaux embolisés est grand, plus la circulation de la sève peut être affectée. Ce risque est d'autant plus grand que les conditions climatiques conduisent à une transpiration potentielle forte et que le sol est pauvre en eau. Cependant, la vulnérabilité à l'embolie varie selon les espèces : les peupliers, les saules, les noyers sont bien plus vulnérables à l'embolie estivale que les chênes méditerranéens ou les cèdres. Entre ces extrémités se trouvent le hêtre, le frêne et des conifères comme le pin sylvestre.

L'arbre et la sécheresse

La sécheresse produit dans l'arbre une série de modifications physiologiques dont les effets s'étalent à court, moyen et long termes. Les degrés de sécheresse forment un continuum le long duquel on peut très schématiquement distinguer quatre degrés. Parmi les différents moyens de caractériser ces degrés d'état hydrique, le plus démonstratif est sans doute le suivi des variations de diamètre de branches ou de tronc. C'est la raison pour laquelle ce critère est mentionné pour les différents degrés de sécheresse distingués ci-dessous et illustré dans la figure 4.

■ 1) Absence de sécheresse : une croissance importante est possible

En conditions normales de bonne alimentation en eau, au niveau d'une journée, l'absorption dépasse un peu (2 ou 3 %) la transpiration. La croissance, qui demande de l'eau (les cellules vivantes contiennent de l'ordre de 70 à 90 % d'eau) est donc possible.

On peut le vérifier par la courbe des variations de diamètre du tronc (fig. 4b) qui présente une pente positive correspondant à un accroissement irréversible de diamètre (on retrouve d'autre part l'alternance dessèchement le matin, réhydratation l'après-midi).

■ 2) Sécheresse légère : une faible croissance est encore possible

Au fur et à mesure que l'état hydrique des tissus de l'arbre se dégrade, la croissance en diamètre est réduite : la pente générale des variations de diamètre est plus faible que précédemment.

A cette faible croissance correspondent des cernes étroits, ceux là même qui indiquent des années "sèches".



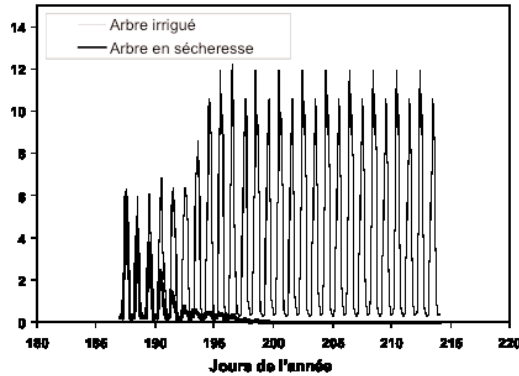


Figure 4a : transpiration journalière sur 10 jours de deux arbres semblables, placés côte à côte. L'un est irrigué (trait fin) l'autre non (gros trait). Au départ les transpirations sont les mêmes ; mais au fur et à mesure que le sol (celui d'un gros conteneur) de l'arbre non irrigué se dessèche, sa transpiration chute et finit par s'annuler. Les chiffres correspondent aux jours de l'année.

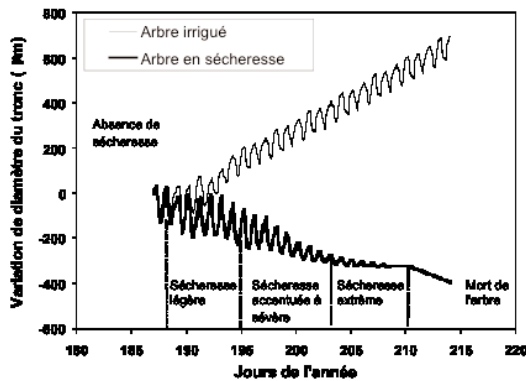


Figure 4b : variation journalière du diamètre du tronc des deux arbres précédents. Le tronc de l'arbre irrigué croît régulièrement. Les petites "vagues" journalières correspondent à l'alternance dessèchement le matin, réhydratation l'après midi et la nuit. Pour l'arbre "en sécheresse, très vite la croissance du tronc stagne (sécheresse légère) puis chute (sécheresse accentuée à sévère) jusqu'à la mort de l'arbre. Les alternances dessèchement-réhydratation journalières s'accroissent au départ (sécheresse légère) puis s'estompent de plus en plus au fur et à mesure que le tronc se dessèche, jusqu'à la mort de l'arbre. D'après Améglio 1991.

Par contre les oscillations journalières sont plus marquées indiquant une plus grande mobilisation de réserves d'eau des tissus du tronc et des branches. De l'air commence à pénétrer dans les éléments xylémiens mais sans vraiment avoir d'incidence sur le transport de la sève. Cependant si cette embolie se développe et dépasse un certain seuil, un mécanisme de défense apparaît : les stomates se ferment. Du coup la transpiration diminue (fig. 4a), la tension dans les vaisseaux cesse de grandir et le développement de l'embolie est stoppée. Ce seuil est très variable selon les espèces.

3) Sécheresse accentuée à sévère : un dessèchement irréversible du feuillage se voit.

A partir d'un certain seuil de déshydratation, variable avec les espèces, l'appareil conducteur commence à s'emboliser. La croissance est stoppée, les stomates ont tendance à rester fermés, sauf parfois quelque temps le matin. Photosynthèse et transpiration chutent.

La pente générale des variations de diamètre est négative : les tissus profonds du tronc sont alors mis à contribution pour essayer de pallier à l'écart grandissant entre transpiration et absorption. Ils se dessèchent de plus en plus.

Quand l'embolie de l'appareil conducteur devient importante entraînant le dessèchement irréversible de parties plus ou moins importantes du feuillage, et que, corrélativement, les stomates se ferment complètement, on peut parler de sécheresse sévère.

Comme la transpiration est quasi nulle, les oscillations de variations de diamètre du tronc et des branches s'estompent complètement et leur pente générale s'approche de l'horizontale.

4) Sécheresse extrême : l'arbre en survie

Si les conditions de sécheresse climatique continuent, on peut atteindre un degré irréversible de déshydratation. L'embolie de l'appareil conducteur est très importante.

Les stomates sont constamment fermés. Durant la journée, lorsque le soleil "tape" avec de très hautes températures de l'air (ex : été 2003), la température des feuilles augmente de plusieurs degrés par rapport à ce qu'elle serait si les stomates restaient ouverts. C'est ainsi que les feuilles peuvent griller et tomber. L'arbre ne pouvant plus photosynthétiser, il puise donc dans ses réserves pour vivre, au moment même où il devrait, au contraire, les accroître pour passer l'hiver. Des rameaux se dessèchent irréversiblement. Il n'y a plus de variations de diamètre du tronc, qui s'est rétréci au maximum.

La limite de survie pour l'arbre est atteinte. Mais tant que le dessèchement des bourgeons et des racines n'est pas totalement irréversible, l'arbre demeure susceptible de repartir.

Bibliographie :

- Cruiziat P, Tyree M. 1990. *La montée de la sève dans les arbres*. La Recherche n°220, p 406-414.
- Cruiziat P. 2001. *Comment la sève monte-elle jusqu'au faite des arbres ?* Arbres et Sciences, n°3, p 44-58
- Cruiziat P, Cochard H, Améglio T. 2003. *L'embolie des arbres*. Pour la Science, n°305, p 50-56
- Cruiziat P, Cochard H, Améglio T. 2002. *Hydraulic Architecture of trees : main concepts and results*. Ann. For. Sci. n°59, p 723-752
- Tyree M., Zimmermann M. 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer series in wood science, 2002

