

La cavitation : un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux

Pierre Cruiziat, Thierry Améglio, Hervé Cochard

UMR PIAF (INRA-Université Blaise Pascal), Centre INRA de Clermont-Fd-Theix, Site de Crouelle, 234 Av. du Brezet,
63039 Clermont-Ferrand cedex 02, France

(Reçu le 25 avril 2001 ; accepté le 4 mai 2001)

Résumé— Les plantes sont traversées par un flux d'eau liquide venant du sol et qui s'échappe des feuilles sous forme vapeur. Les colonnes liquides de sève qui circulent dans l'appareil conducteur sont soumises à la cavitation. Dans cet article sont décrits les phénomènes physiologiques et physiques qui rendent compte de la montée de la sève jusqu'à la hauteur des plus grands arbres (environ 100 m). On présente l'explication physique qui en est donnée (la théorie de la tension-cohésion) ainsi que des preuves expérimentales à l'appui de celle-ci. En conclusion quelques unes des questions qui restent ouvertes sont énoncées, questions pour lesquelles une coopération entre physiciens de la cavitation et physiologistes serait très utile. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

plantes / cavitation / eau liquide / sève / tension / potentiel hydrique

Abstract— **Cavitation: a mechanism which perturbs water transfer in plants.** In plants, liquid water coming from the soil is conducted within a network of very fine capillaries (conducting elements) where cavitation occurs. In this article we describe the main physiological and physical phenomena involved in the ascent of sap in trees. We present the current physical explanation (the tension-cohesion theory) of this ascent and some of the experimental evidences supporting it. We end with some opened questions which probably need the cooperation between physicists and physiologists to be solved. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

plants / cavitation / liquid water / sap / tension / water potential

1. INTRODUCTION

Chez les plantes vasculaires, la quasi totalité (c'est-à-dire plus de 90–95 % en moyenne) de l'eau puisée dans le sol sous forme liquide, par les racines, ne fait que traverser le végétal avant de s'évaporer dans l'atmosphère. Le moteur de ce transfert est l'énergie solaire qui fournit la quantité d'énergie nécessaire à l'eau, une fois arrivée aux feuilles, pour passer de l'état liquide à l'état vapeur : c'est le phénomène de la transpiration. L'eau qui traverse le végétal, en fait une solution très diluée qu'on appelle sève brute, est donc la plupart du temps, tirée par le haut et non pas poussée par le bas. Ce mode de transport a chez le végétal, deux particularités : d'une part il est capable de faire monter l'eau à des hauteurs bien supérieures à celles des meilleures pompes aspirantes, jusqu'au sommet des arbres les plus hauts (100–110 mètres environ). D'autre

part, il implique que la sève soit sous des pressions non seulement inférieures à la pression atmosphérique, mais même négatives. On parle alors de tension. Cet état de tension est physiquement instable en ce sens qu'il génère de la cavitation définie ici comme l'envahissement brutal dans les éléments conducteurs d'une phase gazeuse, sous forme de bulles de vapeur d'eau et d'air, qui chasse la phase liquide. Cette cavitation se produit particulièrement en cas de sécheresse du sol. Elle peut entraîner de graves conséquences physiologiques allant jusqu'à la mort de certaines parties ou même de tout l'arbre.

Pickard [1] présente un rappel historique et un exposé théorique de différents problèmes posés par l'ascension de la sève et la cavitation. Bien que dépassé sur plusieurs points (en particulier ceux concernant l'explication de la cavitation dans le système conducteur) cet exposé reste une référence.

Dans cet article, on montre les mécanismes physiques par lesquels on explique cette montée de la sève, méca-

E-mail address: cruiziat@clermont.inra.fr (P. Cruiziat).

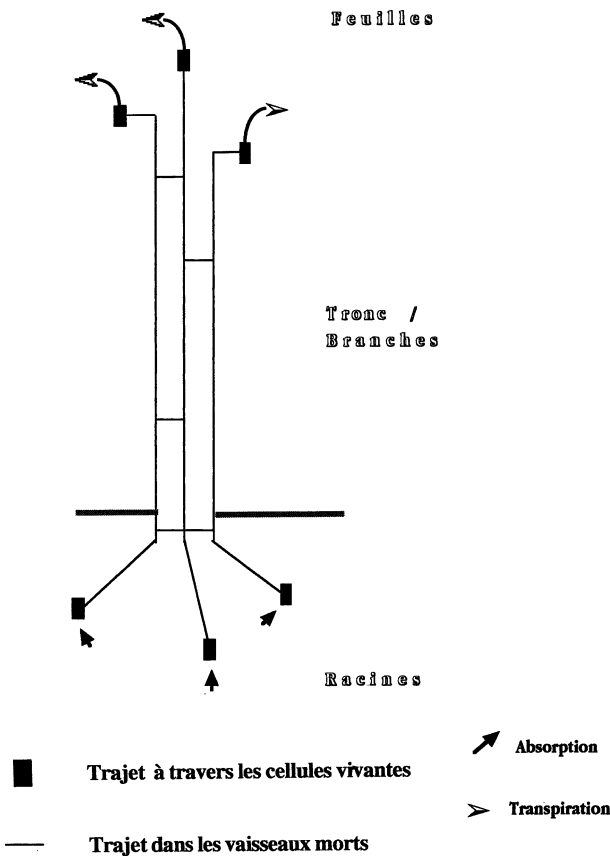


Figure 1. Schéma des deux trajets vasculaire et extra-vasculaire suivi par la sève brute des racines aux feuilles.

nismes dont l'ensemble forme la théorie de la tension cohésion (TTC). Nous présentons rapidement quelques unes des bases expérimentales qui sous-tendent cette théorie et en valident plus ou moins directement les hypothèses. Nous finissons en indiquant quelques unes des questions qui restent sans réponse.

2. RAPPELS D'ANATOMIE

Le transfert de la sève brute (c'est-à-dire celle qui est formée à partir de l'eau du sol) s'effectue à travers deux types de structures très différentes : les éléments conducteurs pour ce qui est du trajet vasculaire, les parois et les membranes cellulaires pour ce qui est du trajet extra-vasculaire (figure 1). A sa rentrée dans une racine, l'eau traverse un certain nombre de parois et de membranes cellulaires. C'est un trajet extra-vasculaire. Elle gagne ainsi le centre de la racine et parvient jusqu'aux éléments conducteurs, des cellules mortes aux pa-

rois très rigides, formant le trajet (ou l'appareil) vasculaire (ou conducteur). Elle parcourt tout le végétal jusqu'aux feuilles grâce à cet appareil vasculaire qui forme, dans toutes les parties vivantes de la plante, un réseau d'irrigation très dense. Arrivée aux feuilles, l'eau sort des éléments conducteurs, traverse quelques cellules, et parvient au bord des espaces intercellulaires. En effet l'intérieur d'une feuille est un peu analogue à une éponge : il est formé de cellules séparées par des espaces (dits intercellulaires). C'est à ce niveau, dans et non pas sur la feuille, le long des parois cellulaires qui bordent ces espaces, que se réalise le passage en phase vapeur. Cette vapeur va s'échapper dans l'atmosphère par de minuscules trous (5 à 30 μm de large, 10 à 300 au mm^{-2}) à la surface des feuilles, les stomates. C'est la transpiration. Les stomates, dont l'ouverture varie avec un grand nombre de facteurs externes et internes à la plante, constituent le mode de régulation le plus important et le plus efficace des pertes en eau d'un végétal à court terme.

Deux points principaux sont à retenir pour la suite :

(i) L'appareil conducteur qui traverse toute la plante est formé de cellules mortes rigides dont le diamètre varie entre 10 et 500 μm . Il ne débouche jamais à l'air libre : il est partout entouré par des cellules qui le protège de toute entrée d'air. De plus le passage d'un élément conducteur à un autre se fait par un dispositif anatomique très particulier : les punctuations. Celles-ci forment une espèce de passoire dont les pores sont de l'ordre de quelques centaines de nanomètres au plus (figure 2, [2]).

(ii) Les surfaces d'évaporation de l'eau dans les feuilles forment des ménisques air-eau extrêmement fins (quelques dizaines de nm).

3. LA THÉORIE DE LA TENSION — COHÉSION (TTC)

Le mécanisme de l'ascension de la sève dans les arbres fut certainement l'un des problèmes les plus discutés et disputés pendant la seconde moitié du 19^{ème} siècle et la première partie du 20^{ème}. De toutes les explications proposées, une seule, en définitive s'est imposée : la théorie de la tension-cohésion, proposée dès 1894 [3]. Cependant les recherches qui s'y rapportaient ont été presque complètement abandonnées aux alentours de 1950 au profit d'une approche purement analogique proposée par Van den Honert en 1948 [4] : le formalisme ohmique [5]. Ce n'est que depuis une quinzaine d'années que la théorie de la tension cohésion donne de nouveau lieu à un grand nombre de travaux expérimentaux.

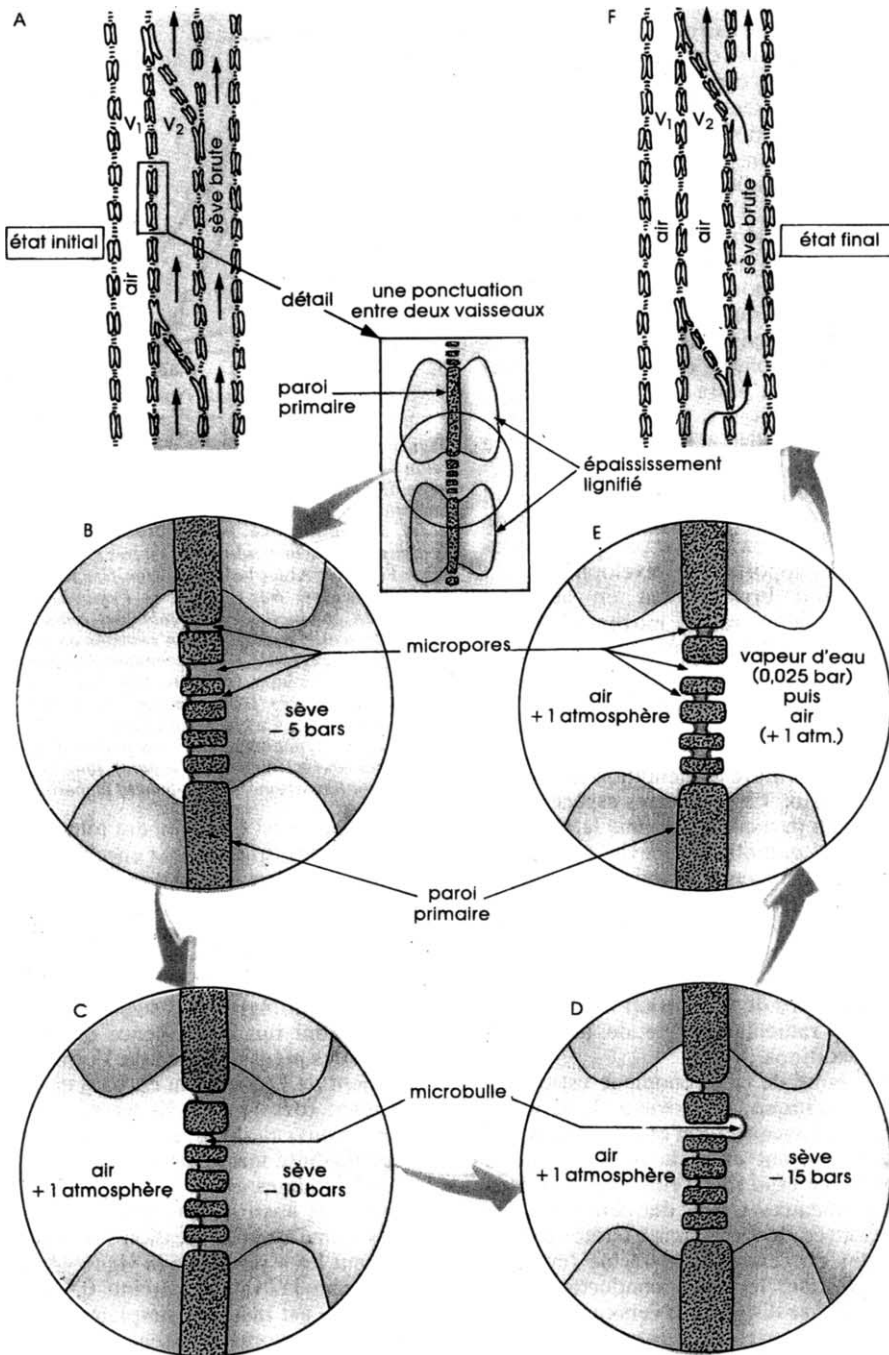


Figure 2. Explication de l'origine de la cavitation dans les éléments conducteurs par l'hypothèse du germe d'air (Cruziat et Tyree [2]).

Sous sa forme actuelle la TTC peut se définir par les principaux points suivants :

(1) Il existe une continuité hydraulique à travers toute la plante, depuis les parois des cellules foliaires où a lieu l'évaporation, jusqu'aux particules du sol entourant

les racines. Cette continuité hydraulique est assurée par des « colonnes » d'eau contenues dans les éléments conducteurs et par l'eau d'imbibition des parois de ces éléments, et des cellules vivantes pour ce qui est de la circulation extra-vasculaire.

(2) Le moteur essentiel de ce transfert de l'eau à travers la plante est la transpiration qui est une évaporation à partir d'une surface biologique. L'énergie nécessaire à cette évaporation peut être calculée à partir du bilan de l'énergie reçue par la surface foliaire : elle provient majoritairement du rayonnement solaire direct et diffus. L'eau du sol qui traverse la plante est donc la plupart du temps, tirée par le haut. La « force motrice » est générée par la courbure des ménisques air-eau qui se forment au niveau des surfaces d'évaporation dans la feuille. Elle se traduit par l'établissement de gradients de tension depuis la surface des ces ménisques, à travers toute la plante, jusqu'à l'eau du sol au voisinage des racines.

(3) La courbure des microsursfaces d'évaporation (ménisques air-eau s'appuyant sur les microfibrilles celluloseuses des parois des cellules foliaires) met les colonnes d'eau sous des pressions (P_x) inférieures à la pression atmosphérique, appelées tensions, tout comme cela se produit pour une colonne d'eau située dans un capillaire s'élevant verticalement au dessus d'un plan d'eau. Cependant non seulement ces pressions sont inférieures à la pression atmosphérique mais elles sont négatives et parfois, chez certaines espèces adaptées à la sécheresse, très négatives : -5 ou même -8 MPa sont des valeurs qu'on trouve assez communément. A titre indicatif, en supposant que la loi expérimentale de Jurin donnant la hauteur d'eau en équilibre dans un capillaire au dessus d'un plan d'eau :

$$h = 2\tau \frac{\cos \alpha}{r_c} \quad (1)$$

avec h hauteur au dessus du plan d'eau, τ tension superficielle de l'eau, α angle de mouillage, r_c rayon du capillaire, s'applique encore à peu près pour des ménisques aussi fins, on voit qu'il suffit d'un rayon de courbure de $r = 0,12 \mu\text{m}$ pour soutenir une colonne de 120 mètres de haut. Or cette valeur est très supérieure à celles des mailles du réseau de microfibrilles celluloseuses sur lesquelles les ménisques s'appuient. Il existe donc des ménisques air-eau dans les feuilles suffisamment fins pour soutenir des colonnes d'eau d'une hauteur supérieure à 100 m.

(4) Une conséquence essentielle de ce qui précède est le fait que l'eau contenue dans les éléments conducteurs est dans un état métastable puisque P_x est très inférieure à la pression de vapeur de l'eau des éléments conducteurs. Il peut s'y produire de la cavitation c'est-à-dire l'apparition d'une phase gazeuse, sous forme de bulles de vapeur d'eau et d'air, dans la phase liquide.

Cette production de cavitation reste en partie mal élucidée. L'explication qui paraît aujourd'hui la plus probable est celle dite du « germe d'air » [6, 7]. Pour la comprendre il faut revenir sur la structure fine d'un élément

conducteur (*figure 2*) [2]. Ces éléments se présentent comme de très fins capillaires (10 à $500 \mu\text{m}$) aux parois rigidifiées par des dépôts de lignine imperméable. Ces derniers sont cependant interrompus de place en place par des espèces de plaques de micropores qu'on appelle les ponctuations. C'est à leur niveau que se trouve l'explication de l'occurrence de la cavitation dans l'appareil conducteur. La *figure 2* schématise les étapes du processus. Lors de la situation initiale le vaisseau V_1 est plein d'air et le vaisseau V_2 est fonctionnel (A, en haut). Supposons que la tension de la sève soit de -0.5 MPa. Au niveau des ponctuations, voies de passage de la sève d'un élément conducteur à un autre, des ménisques air-sève se forment. Au fur et à mesure que la tension de la sève devient plus négative, passant par exemple de -0.5 MPa à -1.0 MPa, quand la transpiration augmente et que le rameau tend à se dessécher, les ménisques se creusent de plus en plus (C). Lorsque la limite de résistance de ces ménisques, déterminée par le rayon du pore le plus large, est atteinte, une microbulle apparaît en quelques microsecondes (?), enfle et envahit tout l'élément conducteur (D et E). Celui-ci est alors rempli de vapeur d'eau ; la pression y est alors celle de la vapeur saturante de l'eau à la température de l'élément (≈ 0.0025 MPa). Comme la pression dans V_1 est celle de l'air, de l'air pénètre dans V_2 dont la pression va s'établir elle aussi à la pression atmosphérique. Le vaisseau V_2 est dit embolisé. Il est alors non plus rempli de vapeur d'eau comme juste après la cavitation, mais rempli d'air, très peu soluble dans la sève. Ce « bouchon d'air » rend donc le vaisseau impropre à la conduction de la sève. D'une manière générale, des dispositifs anatomiques et physiologiques évitent que l'embolie s'étende à l'ensemble de l'appareil conducteur, ce qui conduirait à la mort du végétal. Chez certaines espèces, les vaisseaux embolisés peuvent redevenir fonctionnels, sous l'influence de la poussée racinaire ou de la pression de tige, comme chez le noyer [8]. Chez d'autres espèces (par exemple les chênes), les vaisseaux restent embolisés et c'est la formation de nouveaux éléments conducteurs, au printemps suivant, qui permettra de conduire le flux de transpiration.

Deux types d'expériences, parmi d'autres, confirment l'hypothèse du germe d'air. La première est une conséquence directe de la présence de ménisques air-sève dans les ponctuations : leur limite de résistance, fonction de leur taille peut-être atteinte soit en tension, comme on vient de le voir, soit en pression. Dans ce dernier cas il suffit simplement d'exercer une pression d'air un peu supérieure à la différence de pression de part et d'autre du ménisque pour qu'il cède (Cochard et al. [9]). La seconde

consiste à vérifier par une voie ou part une autre si la dimension des ménisques des ponctuations correspond bien aux tensions d'apparition de la cavitation. Ceci a été fait notamment par Jarbeau et al. [10], en injectant des billes de polystyrène de diamètres s'étendant de 20 à 149 nm pour estimer la taille de ces pores. Là encore les résultats confirment l'hypothèse du germe d'air.

Si la cavitation existe couramment, son action est néanmoins la plupart du temps, limitée. L'action conjointe des forces de cohésion des molécules d'eau entre elles et l'adhésion de ces molécules aux parois des éléments conducteurs permet dans un grand nombre de situations, le maintien d'une continuité hydraulique globale à travers l'appareil conducteur, en dépit de tensions importantes (-1.5 à -5.0 MPa pour la plupart des espèces arbustives tempérées).

On voit donc que le problème est moins de comprendre l'existence de telles colonnes d'eau dans les plantes, que de déterminer comment elles se maintiennent en dépit de cet état métastable de l'eau sous tension.

D'après la présentation ci-dessus, on voit que la TTC n'est pas une théorie au sens que les physiciens donnent le plus souvent à ce terme. En particulier elle ne donne pas d'éléments de prédiction et ne permet pas de calculer des grandeurs intéressantes telles les tensions de la sève dans les éléments conducteurs, l'importance de la cavitation ou son effet sur les flux hydriques. Elle ne fait que décrire en termes généraux et qualitatifs les phénomènes physiques qui ont lieu dans l'appareil vasculaire. En fait, il a fallu attendre plus de 75 ans pour qu'on puisse aborder et dans une certaine mesure quantifier à un niveau macroscopique du moins, ces phénomènes dont elle parle tout en la complétant par une approche « analogique » mais quantifiable et testable des relations entre flux, potentiels hydriques et résistances dans les différentes parties de la plante.

4. LES PREUVES EXPÉRIMENTALES

Quelques exemples de preuves plus ou moins directes qui ont été mises en œuvre pour vérifier les assertions de la TTC sont présentées ci-dessus. Nous prendrons trois exemples : la mesure des tensions, la détection de la cavitation, et l'effet de celle-ci sur le transport de l'eau.

4.1. La mesure des tensions de l'eau dans l'appareil conducteur de la sève brute

Les flux d'eau entre le sol, les différentes parties de la plante et l'atmosphère se calculent très bien si l'on considère qu'ils obéissent à une loi empirique classique du type loi d'Ohm :

$$\text{Flux} = \frac{\Delta\Psi}{R} \quad (2)$$

avec $\Delta\Psi$ différence de tension entre deux points et R résistance des éléments conducteurs au transfert de l'eau entre ces deux points du continuum sol-plante-atmosphère.

On a pu montrer que la variable qui rend compte du flux d'eau entre deux points est une variable proche du potentiel chimique de l'eau μ , qu'on appelle le potentiel hydrique Ψ :

$$\Psi = \frac{(\mu - \mu_0)}{V_{\text{eau}}} \quad (3)$$

avec μ potentiel chimique de l'eau, μ_0 potentiel chimique de l'eau dans l'état de référence et V_{eau} volume molaire partiel de l'eau.

L'équation (3) montre que l'équation aux dimensions de Ψ est celle d'une pression (énergie par volume $\equiv \text{MLT}^{-2}$), l'unité utilisée est le MPa. Par ailleurs, pour les différentes parties d'un végétal le Ψ se décompose en deux composantes :

$$\Psi = P - \Pi \quad (4)$$

avec $P = P_x$ tension dans les éléments du xylème (P_x est alors < 0) ou pression de turgescence P_t des cellules vivantes (P_t est ≥ 0), Π pression osmotique des cellules vivantes (≥ 0).

Les conventions concernant Ψ qui, étant un potentiel thermodynamique, est défini d'une façon relative, sont les suivantes :

$\Psi = 0$ pour l'eau pure (on parle aussi d'eau libre) à la pression atmosphérique et à la température « ambiante ». C'est l'état de référence. On pose que pour tout autre état énergétique de l'eau dans le sol, la plante ou l'atmosphère, le Ψ est soit positif si l'eau cède de l'énergie en revenant à l'état initial, soit négatif s'il faut lui en fournir pour la ramener à l'état de référence.

La majeure partie du temps, en conditions naturelles, le potentiel hydrique des différentes parties d'un végétal est négatif (compris entre -0.1 et -3 MPa environ). Dans un élément conducteur la seule composante

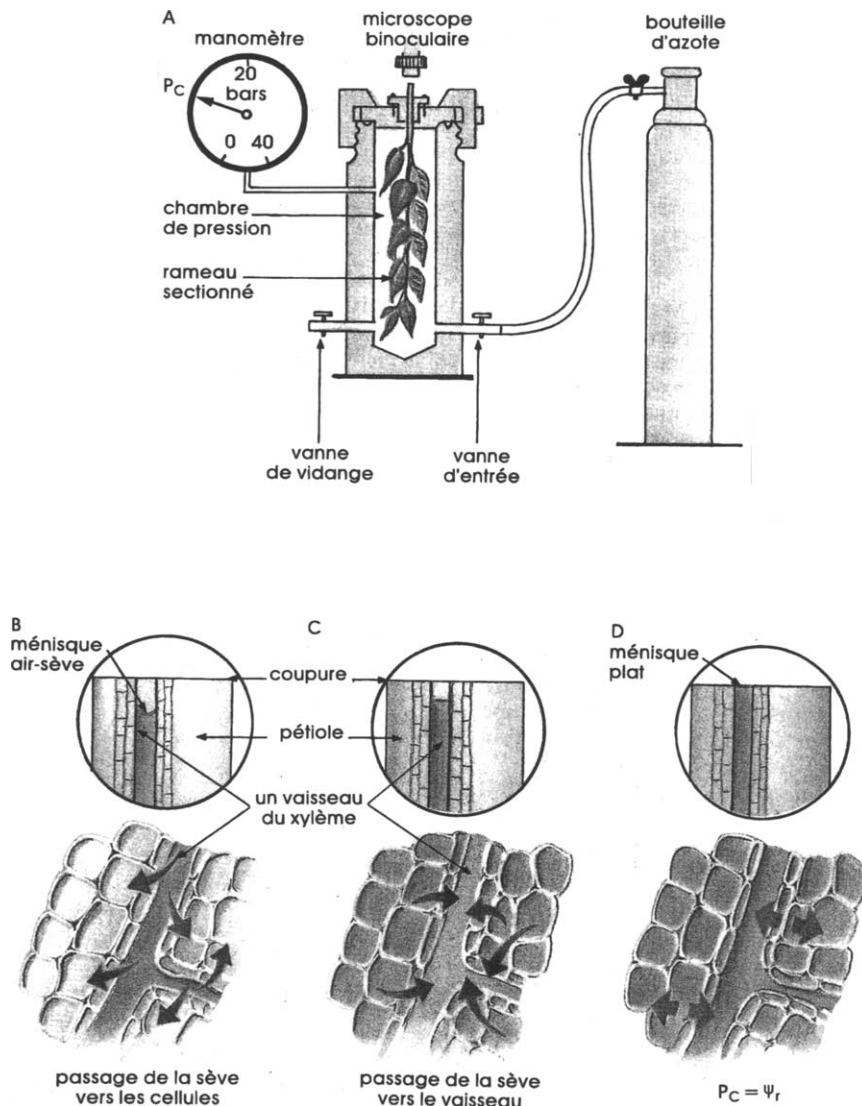


Figure 3. Illustration du principe de la mesure de la tension de la sève par la méthode de la chambre de pression (Cruiziat et Tyree [2]).

qui compte pour le mouvement de l'eau est la composante de tension P_x . La méthode de mesure de Ψ qui a longtemps prévalu est une la méthode dite micropsychrométrique. Elle consiste à mesurer l'humidité relative en équilibre avec le potentiel hydrique d'un échantillon d'un végétal [11, 12]. Depuis les années 70 il existe une autre méthode beaucoup plus pratique et maintenant universellement utilisée, la méthode de la chambre de pression ou chambre de Scholander. Le principe de cette mesure est illustré figure 3 [2]. Dans une feuille (ou un rameau) qui transpire, la valeur de Ψ varie d'une cellule à l'autre. Cependant si la transpiration est constante et si

le contenu de la feuille ne varie pas (elle reçoit autant d'eau qu'elle en perd), on peut définir un potentiel hydrique moyen de cette feuille, Ψ_f . Ce potentiel, égal en première approximation au potentiel hydrique des vaisseaux de la feuille, est aussi la tension de la sève, mesurée par la chambre de pression (cf. [13] pour une explication détaillée du principe de cette méthode). Comment procède-t-on pratiquement? L'échantillon végétal (feuille, rameau) est prélevé sur une plante et introduit dans la chambre. La section de la tige opérée lors du prélèvement à mis au jour les vaisseaux du bois et créé par la même un ménisque air-sève à ce niveau. Du fait

de la largeur des vaisseaux (quelques dizaines ou centaines de μm) le potentiel hydrique correspondant généré par cet interface air-sève devient brusquement beaucoup plus haut (moins négatif) que celui qui existait dans les vaisseaux avant la coupure. Il n'y a alors plus équilibre avec les cellules voisines et de la sève passe donc des vaisseaux, dans ces cellules. Le niveau de la sève s'enfonce donc dans la tige (B). La mesure consiste, à partir d'une bouteille d'azote ou d'air comprimé (en A), à augmenter la pression P_c dans la chambre, jusqu'à ce que le ménisque air-sève réapparaisse au niveau de la coupure, y reste stable et quasiment plat (C et D). On vérifie qu'il en est bien ainsi à l'aide d'une loupe ou d'un microscope binoculaire (A). Le potentiel du rameau ou de la feuille peut alors être considéré comme étant le même en tout point. La pression d'équilibre P_c correspondant à cette situation est égale et de signe contraire au potentiel hydrique moyen Ψ_f du rameau en place sur la plante et donc aussi à la tension moyenne de la sève de ce rameau ($P_c = -\Psi_f$).

Les principales hypothèses qui doivent être vérifiées pour que la « pression d'équilibre » soit une mesure correcte du Ψ des éléments de l'appareil conducteur sont

- il s'agit d'une mesure à l'équilibre (toutes les parties de l'échantillon doivent être au même Ψ),
- la pression osmotique de la sève des éléments conducteurs doit être proche de 0,
- les membranes cellulaires sont considérées comme héli-perméables (en fait, beaucoup plus perméables à l'eau qu'à n'importe quel autre élément dissous).

Il ne faut pas oublier que ces hypothèses se rapportent aux conditions bio-physiques d'un matériau biologique hétérogène ! On ne peut donc pas prétendre à une précision extrême !

Il existe de multiples façons de montrer que les tensions mesurées par cette méthode correspondent à des valeurs « vraies ». En voici deux : la première est une comparaison entre mesure psychométrique et mesure avec la chambre de pression [14]. La seconde [15] consiste à utiliser une centrifugeuse pour produire une tension mesurable dans une feuille et à comparer cette tension avec celle mesurée par une chambre de pression. Ces résultats sont rapportés *figure 4* [15]. On voit qu'il existe un assez bon accord entre les deux types de mesures, malgré les nombreux sources d'erreur qui interviennent dans cette détermination.

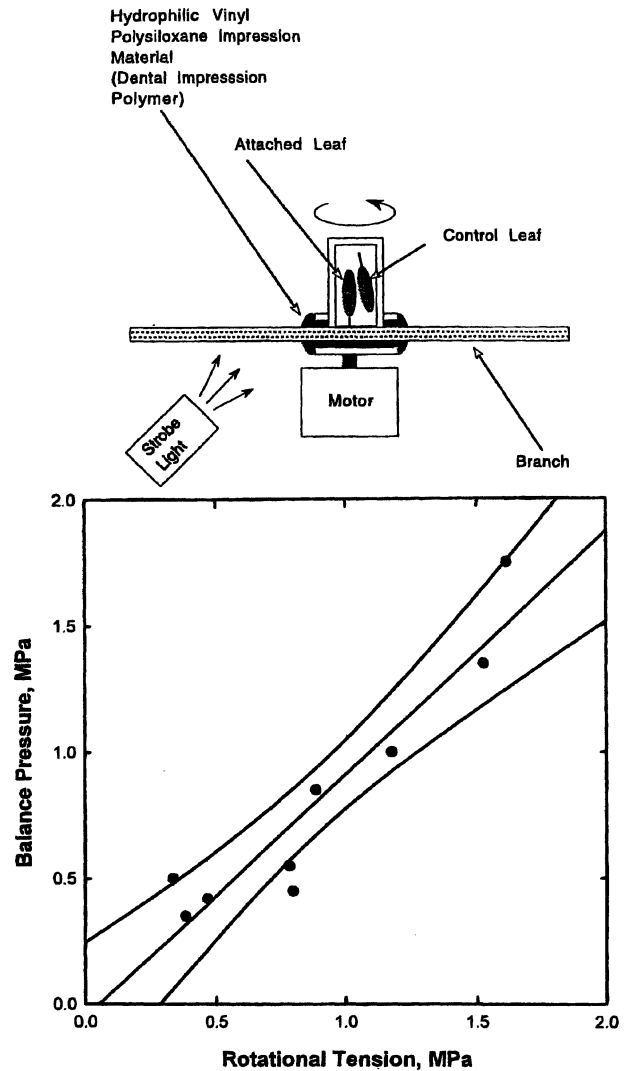


Figure 4. Comparaison entre la mesure de la tension dans les éléments conducteurs obtenue par la chambre de pression et celle obtenue par centrifugation (Holbrook et al. [15]).

4.2. Détection et mécanismes de la cavitation dans les éléments conducteurs

La première méthode utilisée [16] était une détection acoustique qui repose sur le fait que lorsqu'un élément conducteur cavite, il se produit des émissions sonores sous forme de « clicks » acoustiques ; ces émissions se produisent, par exemple, dans le pétiole (la « queue ») d'une feuille, lorsqu'on la soumet à une forte transpiration. Cette méthode a été rapidement abandonnée du fait des parasites acoustiques autres que ceux produits par la

cavitation qui se produisent au cours d'une expérience de ce genre faite sans précautions spéciales. On est passé aux émissions ultrasoniques (EUs) dans la bande 100–300 kHz [17].

Les deux principaux résultats de cette approche sont les suivants :

- D'une part les EUs ne se produisent que lorsque les valeurs de tension (ou de Ψ) atteignent un certain seuil, lequel varie beaucoup d'une espèce à l'autre [18]. En conditions naturelles des résultats très nets sur la corrélation entre l'importance de la cavitation et la tension de la sève sur du maïs irrigué et non irrigué, ont été déterminée dès 1983 (Tyree et al. [19]). La différence est extrêmement nette : quasi aucune EUs sur le champ irrigué, une cavitation très développée sur l'autre.
- D'autre part la somme des EUs ayant été enregistrées sur un segment de rameau au cours de sa déshydratation est égale (aux erreurs expérimentales près !) au nombre d'éléments conducteurs contenus dans cet échantillon.

4.3. Quantification de l'impact de la cavitation sur le transport d'eau dans l'appareil conducteur

L'approche acoustique n'est qu'un moyen d'établir si la cavitation se produit. C'est une méthode de diagnostique et, en tant que telle, elle n'est pas supposée mesurer l'impact de la cavitation sur le transport de la sève brute. Ce problème a été résolu [20]. La méthode consiste à mesurer, en régime permanent sous une faible charge hydraulique ($\Delta P = 2-6$ kPa), le flux d'eau perfusé à travers un segment de rameau de longueur L , qui a été soumis à différents degrés de dessèchement et dont les éléments conducteurs ont donc été cavités et embolisés à divers degrés. On mesure de la sorte une conductivité hydraulique K_h , définie comme suit :

$$K_h = \frac{\text{Flux}}{\Delta P/L} \quad (5)$$

On exprime cette conductivité en % de la conductivité maximale obtenue après avoir fait disparaître toute embolie par un passage d'eau sous une pression de 100 à 200 kPa. En répétant cette procédure avec différents échantillons embolisés à différents degrés on obtient une courbe de vulnérabilité à l'embolie. Cette courbe exprime le % de perte de conductivité en fonction du potentiel hydrique de l'échantillon (très proche de celui des éléments de l'appareil conducteur). Depuis les travaux de Sperry et al. [20], d'autres méthodes permettent de faire cette courbe sur le même échantillon [9].

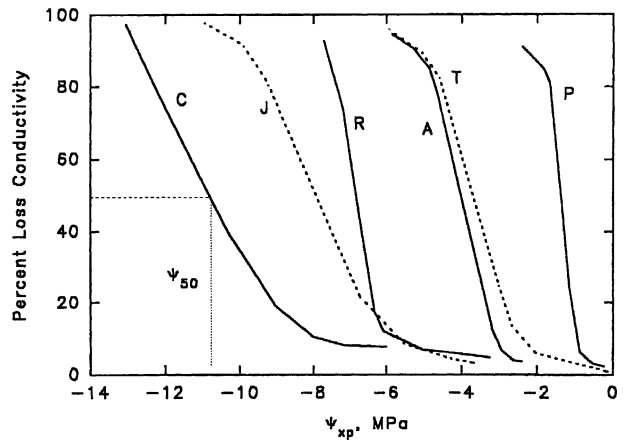


Figure 5. Exemples de courbes de vulnérabilité chez différentes espèces ligneuses. En Y : % de perte de conductivité induite par la tension de la sève; en X : C, *Ceanothus megacarpus*; J, *Juniperus virginiana*; R, *Rhizophora mangle*; A, *Acer saccharum*; T, *Thuja occidentalis*; *Populus deltoides* (Tyree et al. [21]).

On a donc maintenant des méthodes assez précises, mais destructives et assez lourdes à mettre en œuvre pour quantifier l'effet de différents degrés d'embolie sur les capacités de transport de la sève de pétioles, de rameaux, de branches, de racines. On a ainsi découvert que la vulnérabilité à l'embolie variait beaucoup entre les espèces d'arbres (figure 5) [21]. Ces déterminations ont entraîné le développement d'une nouvelle approche des problèmes de résistance à la sécheresse des arbres. On a aussi étudié la façon dont la cavitation s'installait en fonction des conditions climatiques. De plus, on a découvert qu'à côté de cette embolie estivale dépendante des conditions de sécheresse du sol et de l'air subi par l'arbre, il existe un autre type d'embolie, l'embolie hivernale. Ce second type d'embolie est souvent plus fréquent et ses effets plus prononcés. Mais son fonctionnement et sa résorption éventuelle font appel à des mécanismes assez différents liés au gel [22, 23].

5. QUESTIONS EN SUSPENS

La philosophie générale des travaux concernant la cavitation dans l'appareil conducteur des végétaux (principalement des arbres) est basée sur l'application de lois physiques empiriques pour mieux comprendre certains aspects des échanges de masse et d'énergie qu'un végétal entretient perpétuellement avec les deux milieux à la frontière desquels ils se trouvent : le sol et l'atmosphère. Mais les particularités des systèmes vivants végétaux, en particulier la variabilité dans le temps et dans l'espace

des matériaux et de leur taille, la difficulté d'accès en ce qui concerne les arbres, la complexité des mécanismes qui intègrent souvent plusieurs niveaux d'organisation et des chaînes causales non linéaires, impliquant des phénomènes sur des pas de temps très différents, rendent l'application de ce principe souvent difficile.

Des questions, dont la solution se trouve certainement dans une collaboration entre physiiciens et physiologistes, se posent. Parmi elles, on peut mentionner :

(a) Les mesures très fines de ce qui se passe dans les éléments vasculaires, et la cinétique des phénomènes, ne sont pas facilement accessibles. Par exemple, on peut s'interroger sur la vitesse réelle de croissance d'une cavité gazeuse dans un élément conducteur, quand la sève qu'il contient doit être chassée ; n'est-ce pas la diffusion de ce volume d'eau à l'extérieur de l'élément qui est le phénomène limitant ? Quand la cavitation se produit dans un espace aussi confiné qu'un élément conducteur, la croissance de l'inclusion gazeuse se fait en transformant une très faible quantité de sève en vapeur (étant donné les différences de masse volumique). Puisque la sève est pratiquement incompressible comparée à la vapeur et que les parois des éléments conducteurs sont rigides, la croissance de la bulle doit se traduire par l'augmentation de la pression dans l'élément conducteur. Cette pression sera au moins égale à la pression de vapeur saturante à la température de l'élément.

(b) Comment se propage la cavitation dans l'appareil conducteur ? Les caractéristiques de la distribution des tailles des pores des ponctuations ont-elles un rôle ? La taille de la bulle gazeuse est théoriquement limitée par la dimension de l'élément embolisé, sauf si les conditions et en particulier la taille des ménisques air-sève des ponctuations lui permet de se propager. On peut en tout cas modéliser la propagation de l'interface vapeur/sève en écrivant les équations de quantité de mouvement et les conditions aux frontières.

(c) Est-il possible de mesurer directement ou indirectement la courbure réelle (et ses variations) des ménisques air-sève dans les feuilles ? Si la loi de Jurin ne s'applique pas à cette échelle comment peut-on avoir une idée de la tension générée par ces ménisques ?

(d) Comment se fait-il que les gaz dissous dans la sève ne jouent apparemment pas de rôle dans la naissance de la cavitation, alors même que, bien souvent, dans les conditions naturelles la sève est soumise à des tensions importantes et pour de longues durées ? Les gaz devraient naturellement, quelque soit la cinétique, passer de l'état dissous à l'état libre. Est-ce dû au fait qu'il n'y a pas de noyaux de nucléation ?

(e) Est-il possible d'avoir des ordres de grandeurs des forces de cohésion des molécules entre elles (par

le jeu des liaisons hydrogène) et de celles d'adhésion entre ces molécules d'eau et les parois des éléments vasculaires ? On a mesuré sur des systèmes physiques des tensions de plusieurs dizaines de MPa, avant rupture de la veine liquide, pour de l'eau ne contenant pas de particules en suspension. L'adsorption probable de certains ions de la sève sur les parois de ces éléments, les variations de pH, la présence de molécules dissoutes de nature différentes constituent-ils des facteurs à prendre en compte ? Modifient-ils de façon importante la loi de Jurin ? D'une façon plus générale n'a-t-on pas jusque là négligé des phénomènes dans la physique de la sève sous tension ?

(f) Il y a-t-il d'autres méthodes d'étude de la cavitation dans les éléments conducteurs et qui puissent apporter des validations plus directes sur son existence et ses caractéristiques ?

RÉFÉRENCES

- [1] Pickard W.F., The ascent of sap in plants, *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 37 (1981) 181–229.
- [2] Cruiziat P., Tyree M.T., La montée de la sève dans les arbres, *La Recherche* 21 (1990) 406–414.
- [3] Dixon H.H., Joly J., On the ascent of sap, *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B* 186 (1894) 563–576.
- [4] Van den Honert T.H., Water transport in plants as a catenary process, *Discussion of the Faraday Society* 3 (1948) 146–153.
- [5] Cruiziat P., Quelques réflexions concernant l'étude du mécanisme de transfert de l'eau chez les végétaux, in: *Actes du IVème Séminaire de Biologie Théorique*, Solignac, France, 4–7 juin 1984, Editions du CNRS, 1985, pp. 241–251.
- [6] Zimmermann H.H., *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Springer Verlag, Berlin, 1983.
- [7] Sperry J.S., Tyree M.T., Mechanism of water stress-induced xylem embolism, *Plant Physiology* 88 (1988) 581–587.
- [8] Améglio T., Cruiziat P., Beraud S., Alternance tension/pression de la sève dans le xylème chez le noyer pendant l'hiver : conséquences sur la conduction hydraulique des rameaux, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 318 (1995) 351–357.
- [9] Cochard H., Cruiziat P., Tyree M.T., Use of positive pressures to establish vulnerability curves, *Plant Physiology* 100 (1992) 205–209.
- [10] Jarbeau J.A., Ewers F.W., Davis S.D., The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs, *Plant Cell and Environment* 18 (1995) 189–196.
- [11] Spanner D.C., Plants, water and some other topics, in: *Brown R.W., Van Haveren P.B. (Eds.), Psychrometry in Water Relations Research Proceedings. Symposium on the Thermocouple Psychrometer*, USDA/US IBP/Utah Stat University, Logan, USA, 1972, pp. 29–39.
- [12] Brown R.W., Oosterhuis M.D., Measuring plant and soil water potentials with thermocouple psychrometers : some concerns, *Agronomy Journal* 84 (1992) 78–86.
- [13] Cruiziat P., Measurement of plant water status for comparative studies on drought resistance in plants, in: *Proceedings of*

- the 21st Colloquium of the International Potash Institute : Methods of K-research in Plants, Louvain-la-Neuve, Belgium, 19–21 June 1989, pp. 235–247.
- [14] Tyree M.T., The cohesion–tension theory of sap ascent : Current controversies, *Journal of Experimental Botany* 315 (1997) 1753–1765.
- [15] Holbrook N.M., Burns M.J., Field C.B., Negative pressures in plants : A test of the balancing pressure technique, *Science* 270 (1995) 1193–1194.
- [16] Milburn J.A., Johnson R.P.C., The conduction of sap. 2. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem, *Planta* 69 (1966) 43–52.
- [17] Tyree M.T., Dixon M.A., Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants, *Physiologia Plantarum* 66 (1986) 397–405.
- [18] Cochard H., Vulnerability of several conifers to air embolism, *Tree Physiology* 11 (1992) 73–83.
- [19] Tyree M.T., Fiscus E.L., Wullschleger S.D., Dixon M.A., Detection of xylem cavitation in corn under field conditions, *Plant Physiology* 82 (2) (1986) 597–599.
- [20] Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T., A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in plants, *Plant Cell and Environment* 11 (1988) 35–40.
- [21] Tyree M.T., Davis S., Cochard H., Biophysical perspectives of xylem evolution : is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction ?, *IAWA Journal* 15 (4) (1994) 335–360.
- [22] Améglio T., Lacoïnte A., Julien J.L., Guillot A., Cochard H., Alves G., Ewers F.W., Bodet C., Vandame M., Valentin V., Saint-Joanis B., Ploquin S., Petel G., Cruiziat P., Water relations in walnut during winter, in: Germain E. (Ed.), Proc. 4th Intern. Walnut Symp., ISHS, Bordeaux, France, September 13–16, 1999, *Acta Horticulturae* 544 (2001) 239–246.
- [23] Cochard H., Lemoine D., Améglio T., Granier A., Mechanism of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica* L., *Tree Physiology* 21 (2001) 387–394.