

L'eau & la plante

Comment faire circuler du « sang » sans cœur ?

L'application aux végétaux d'une technique d'étude des vaisseaux sanguins éclaire d'un jour nouveau les mécanismes de la circulation des fluides à l'intérieur des plantes.

La circulation des fluides : une nécessité vitale	2
Deux sèves, deux sangs	2
Des cellules mortes pour l'alimentation des tissus vivants	4
Quand l'évolution s'en mêle	5
Qu'est-ce qui fait monter la sève ?	6
Références	10

La circulation des fluides : une nécessité vitale

Dès qu'un être vivant dépasse la taille d'un amas de cellules de quelques mm se pose le problème de l'alimentation de ses cellules qui ne sont plus au contact direct du milieu extérieur : les nutriments doivent être apportés et l'élimination des déchets du métabolisme cellulaire assurée. On pourrait penser que le simple mécanisme de la diffusion suffit à réaliser ces échanges entre les cellules situées à l'intérieur de l'organisme et le milieu extérieur. Malheureusement, il n'en est rien : la diffusion est un phénomène excessivement lent qui ne permet pas la mise à disposition rapide des constituants nécessaires à la cellule et l'élimination des produits potentiellement toxiques de son métabolisme.

Pour s'en convaincre, il suffit d'introduire doucement une goutte d'encre au fond d'un verre d'eau : la goutte conserve longtemps sa coloration, et la diffusion de l'encre dans le verre réclame plusieurs heures... Pour parer à cette inefficacité de la diffusion, les êtres vivants pluricellulaires ont donc dû développer des moyens permettant de relier chaque cellule au milieu extérieur. Si les animaux ont pour cela développé un milieu liquide circulant, le sang, mu par des contractions musculaires ; les végétaux ont été confrontés à un problème plus ardu dès qu'ils quittèrent le milieu marin : comment créer un système de circulation sans organes en mouvement, sans contractions, sans muscles ? Nous allons voir que l'évolution a sélectionné une solution particulièrement efficace, élégante et économe en énergie : une circulation à « cœur » solaire...

Deux sèves, deux sangs

Contrairement aux animaux, les végétaux chlorophylliens sont autotrophes : ils produisent eux même leurs éléments nutritifs à partir du CO₂, de l'eau et de l'énergie des photons solaires. Les atomes que les végétaux doivent impérativement trouver dans leur environnement en grande quantité sont :

- le carbone, fourni par l'atmosphère sous forme de CO₂
- l'oxygène, fourni encore une fois par le CO₂, mais aussi par l'eau

- L'hydrogène, l'azote, le soufre, le phosphore, le calcium, le magnésium et le potassium sont prélevés dans le sol, sous forme d'ions dissous dans l'eau, qui sert aussi de source d'hydrogène. Ces ions sont transportés par la sève « brute », distincte autant par sa composition que par son système circulatoire de la sève élaborée fabriquée dans les feuilles. Les végétaux possèdent donc une « double circulation » correspondant à leur double « système sanguin ».

- Un premier réseau de distribution assure, de l'extrémité des racines vers les feuilles où ce qui en tient lieu, la circulation d'un milieu bien proche de l'eau minérale, la sève brute. Ce liquide incolore est une solution plus ou moins diluée des sels minéraux puisés dans le sol. L'apport ionique est permanent, car les ions se renouvellent continuellement par diffusion et par convection au voisinage des racines. L'absorption des ions par les poils absorbants racinaires crée un mouvement d'eau, un courant pénétrant les tissus végétaux, l'eau « essayant » de dissoudre les ions concentrés dans les cellules : il se crée une pression osmotique assurant un approvisionnement régulier de la plante en sève brute. Les tuyaux où circule cette sève constituent le tissu que l'on appelle du nom barbare de xylème. Ces tuyaux s'étendent des racines à l'extrémité des feuilles, où ils sont visibles sous forme de nervures.

- Un deuxième réseau assure à toutes les cellules un apport en nutriments, apport principalement constitué des glucides synthétisés au niveau foliaire. Le plus souvent, ce sucre est du saccharose. Parfois, il peut être accompagné d'autres glucides (raffinose du *Buddleia*, l'arbre aux papillons, mais aussi de la betterave...), voire de polyols comme chez des arbres fruitiers (pommiers, poirier). Cette sève sucrée, dite « élaborée » circule donc en sens inverse de la précédente, des feuilles vers le reste de l'organisme, et possède son propre réseau de distribution, le phloème. C'est cette sève qui a fait la fortune des planteurs d'hévéas et qui est à l'origine, entre autres, du sucre de la canne et de la saveur du sirop d'érable de nos cousins du St Laurent.

Contrairement à ce qui est observé dans la circulation sanguine des mammifères, où sang veineux et artériel ne se mélangent pas, les deux systèmes circulatoires végétaux ne sont pas indépendants. Des échanges d'eau et de molécules se produisent tout le long

du circuit conducteur, car les deux types de vaisseaux sont voisins, et l'eau de la sève brute est indispensable à la conduction intracytoplasmique de la sève élaborée.

Des cellules mortes pour l'alimentation des tissus vivants

Une première particularité de ces vaisseaux concerne leur structure. Ici, pas de gros tuyaux se subdivisant ensuite de plus en plus finement, mais un ensemble de tubes microscopiques groupés en faisceaux. La sève brute est conduite dans des tuyaux on ne peut plus classiques, mais aux origines et aux formes surprenantes. Ces tubes sont en fait le squelette de cellules mortes, aux parois épaissies par une accumulation irrégulière de lignine, un polymère aussi hydrophobe que résistant. Le diamètre de ces tubulures est extrêmement fin (10 μm environ), et leur extrémité est très effilée. C'est là, nous le verrons, une condition indispensable à leur efficacité. Les plantes vasculaires les plus récentes (arbres à fleurs) présentent d'authentiques vaisseaux, larges tubulures de quelques dixièmes de mm de diamètre, mais pouvant atteindre plusieurs m de long.

Comment étudier ces vaisseaux ? La technique classique consiste à réaliser des coupes transversales, ou longitudinales, à les colorer et à les observer en microscopie optique. On peut certes observer aussi ces vaisseaux en microscopie électronique, afin de mieux connaître leur structure fine, mais il est difficile de reconstituer leur forme dans l'espace. Récemment, un chercheur (J.P. André, spécialiste des systèmes vasculaires à l'INRA) a eu l'idée d'appliquer et d'adapter aux plantes une technique d'anatomie relativement ancienne, la « plastination », plus connue sous le nom de moulage plastique anatomique vasculaire, et rebaptisée par lui micromoulage : originellement, il s'agit d'une méthode d'étude des vaisseaux sanguins. Une substance plastique (ici, un élastomère de silicone) est injectée sous pression dans les vaisseaux sanguins de la pièce à étudier, elle remplit les vaisseaux puis durcit. Secondairement, des traitements chimiques éliminent toutes les matières organiques, et seul subsiste le tracé tridimensionnel des vaisseaux. Appliquée aux végétaux à une échelle microscopique, cette technique permet de découvrir l'incroyable variété des formes prises par les vaisseaux du xylème. On y retrouve des spirales, des anneaux semblables à ceux des trachées, des ponctuations de toutes natures, des réseaux de communication hydriques d'une complexité insoupçonnée. Ainsi,

des structures anatomiques inconnues à ce jour ont été mises en évidence, par exemple des ramifications vasculaires intervenant dans des tissus secondaires, structure que l'on avait cru jusqu'ici réservée aux réseaux vasculaires animaux.

Et la sève enrichie en sucres et molécules azotées ? Elle circule quant à elle à l'intérieur d'un tissu spécialisé constitué de cellules vivantes, mais qui ont perdu leur noyau. Ce tissu se charge, dans les feuilles, des produits de la photosynthèse. Des colonnes de cytoplasme végétal assurent ainsi la distribution des nutriments et des différentes hormones végétales dans tout l'organisme de la plante. La paroi de ces cellules conductrices est perforée, constituant ce que l'on appelle des tubes criblés au travers desquels la sève est distribuée. Autour de ces vaisseaux, d'autres cellules, à l'activité énigmatique, régulent sans doute l'apport des différents éléments nutritifs d'origine foliaire.

On doit cependant se rappeler que même pour un arbre de belle taille, cet ensemble de cellules vivantes ne représente qu'un mince cylindre situé sous l'écorce : un arbre est un fin manchon de tissus vivants reposants sur une base de tissus morts. En cela, il s'apparente aux constructions coralliennes mises en places par les animaux et qui constituent les plus grandes structures d'origines biologiques existant sur Terre.

Quand l'évolution s'en mêle

Il ne faut cependant pas croire que tous les végétaux possèdent un système circulatoire aussi développé : les divers types cellulaires qui le constituent ont été sélectionnés progressivement au fil de l'évolution. Les végétaux marins, les plus anciens, supportés par la force d'Archimède, ont pu se nourrir par simple diffusion, mais cela leur a imposé une morphologie rubanée caractéristique du grand groupe des algues. Les végétaux terrestres les plus anciens sont les mousses, apparues voici 600 millions d'années. Elles ne possèdent pas d'appareil circulatoire, ce qui explique à la fois leur petite taille (limitée par l'alimentation des organes) et leur confinement dans des milieux humides capables de leur apporter, par toute leur surface, l'eau indispensable à leur survie. Il faudra 200 millions d'années d'évolution pour qu'apparaissent les premiers

végétaux de taille respectable, les fougères, dont certaines, formant de véritables arbres, ne sont plus connues aujourd'hui qu'à l'état de traces dans des îles dont l'isolement a permis un « arrêt sur image » évolutif, comme la Nouvelle-Zélande par exemple. Les fougères et leurs cousines les prêles ont inventé l'appareil circulatoire végétal, elles contiennent les premiers vaisseaux véritables.

Ces vaisseaux microscopiques que l'on trouve chez les fougères, puis chez tous les autres végétaux à l'exception des arbres feuillus, sont appelés trachéides. Ce sont des cellules de quelques mm de long, communiquant entre elles par des liaisons transversales, des « trous », les ponctuations. La paroi des trachéides des fougères est rigidifiée par des épaissements disposés comme les barreaux d'une échelle (trachéides scalariformes). Un des plus anciens arbres fossiles connus, *Archaeopteris*, a pu ainsi atteindre une hauteur de 30 m et dominer de sa haute stature, il y a 306 millions d'années, les forêts du Dévonien dans lesquelles les premiers vertébrés tétrapodes commençaient à s'aventurer hors de l'eau.

Chez les plantes plus récentes, les épaissements de la paroi des trachéides prennent des formes plus générales (gymnospermes) ou plus complexes: anneaux, spirales, réseaux complexes sont caractéristiques des plantes à fleurs. La plastination permet bien, pour la première fois, de présenter toute la complexité cachée des formes de ces réseaux vasculaires. Ainsi, on peut faire apparaître les différences existant entre les conifères, possédant surtout des trachéides, chez lesquels la sève parcourt d'incessantes bifurcations horizontales, et les arbres plus récemment apparus qui possèdent de longs vaisseaux tubulaires continus, entrecoupés de « grilles », vestiges de parois cellulaires au travers desquelles la sève s'écoule vers les feuilles à l'appel du soleil.

Reste une question lancinante : nous avons les tuyaux, certes, mais où est la pompe ?

Qu'est-ce qui fait monter la sève ?

Que ce soit le plant de maïs ou le séquoia d'une hauteur voisine de 100 m, la sève brute doit irriguer tout le végétal. Le moteur de son ascension n'est autre que la source d'énergie qui alimente, directement, ou non, la plupart des formes de vie sur Terre : le soleil. En fait, et contrairement à ce qui se produit dans la circulation sanguine des

mammifères par exemple, le système circulatoire végétal n'est pas fermé, mais ouvert : la plante ne fait que générer un flux d'eau, dont elle se sert pour s'alimenter en éléments indispensables puisés dans le sol. Les faisceaux conducteurs forment un ensemble ouvert aux deux extrémités :

- au niveau racinaire où, après avoir traversé quelques couches de cellules vivantes, l'eau pénètre dans les tissus conducteurs
- au niveau foliaire, grâce à des communications avec l'atmosphère, les stomates, dont l'ouverture est réglable en fonction de l'hydratation de la plante.

Deux phénomènes se conjuguent pour assurer l'ascension de la sève :

- en permanence, de l'eau sort de la plante. Cette transpiration foliaire, qui se produit au niveau des stomates, est activée par le rayonnement solaire favorisant le passage de l'état liquide à l'état gazeux, ce qui crée une différence de « potentiel hydrique » entre le sol et les feuilles. Même un élève de sixième peut mettre en évidence cette perte d'eau : en emballant les parties aériennes d'une plante dans un sac plastique, de la buée apparaît rapidement à l'intérieur du sac, montrant bien l'existence d'une émission d'eau par la plante. En effet, lorsque la sève brute arrive dans les feuilles, elle sort des vaisseaux, traverse les cellules vivantes et se répartit dans l'épaisseur de ces organes, ce qui permet l'alimentation des cellules foliaires (constituant ce que l'on appelle le mésophylle) en éléments minéraux. Une fois que l'eau a livré ses ions, elle devient inutile et est éliminée (vaporisée, en fait) au niveau des stomates. Ainsi, une forêt d'un hectare évapore ainsi 3000 tonnes d'eau par an vers l'atmosphère. Ce courant hydrique a aussi un autre effet salutaire, qui évolutivement a été à l'origine du développement des feuilles : il refroidit la plante, lui permettant de supporter sans surchauffe l'intensité du rayonnement solaire auxquels, de par son immobilité, elle ne saurait se soustraire.

- le faible diamètre des vaisseaux génère des forces de capillarité qui ont pour effet de donner à la sève une pression inférieure à la pression atmosphérique : la sève brute communiquant indirectement avec l'atmosphère par les stomates des feuilles, elle est donc aspirée vers l'atmosphère et commence son ascension. On obtient donc, en fait, dans les tissus végétaux, un ensemble de microscopiques colonnes ascendantes d'eau

continues de la racine à la feuille. Il est d'ailleurs facile d'observer cette montée de la sève brute en coupant proprement la tige d'une plante et en la plongeant dans de l'eau colorée : on observe alors l'ascension du liquide dans la plante, à une vitesse voisine de 2 cm/ min.

Cependant, l'effet de pression différentielle ne peut s'appliquer que jusqu'à 10 m de haut environ. En effet, la pression atmosphérique équilibre une colonne d'eau de 10 m, au-delà se crée un vide. Comment donc un séquoia de 100 m peut-il alimenter ses feuilles ? Pour le savoir, tournons-nous vers la physique des tuyaux de faible diamètre, et vers les forces de capillarité. Dès les années 1720, le physicien anglais James Jurin a montré que l'on peut considérer que la hauteur atteinte par un fluide dans un tube capillaire est donnée par la relation :

$$\text{diamètre } (\mu\text{m}) \times \text{hauteur (m)} = 30$$

Ce qui veut dire que la hauteur atteinte ne dépend que du diamètre du vaisseau à cette hauteur, et en particulier il ne dépend pas de la forme de celui-ci. Quel diamètre devons-nous considérer ? Si l'on se limite à un vaisseau de quelques μm de diamètre, la hauteur maxi n'est que de quelques mètres... mais nous ne devons pas oublier que ce qui compte, c'est le diamètre minimum de la colonne d'eau, et celui-ci, à l'extrémité des cellules est de l'ordre de la dizaine de nm... voici de quoi obtenir une hauteur de colonne d'eau comprise entre 150 et 200 m, supérieure à la taille des arbres les plus grands, et fixant par la même une taille maximum aux végétaux terrestres...

Cette importance de la capillarité trouve une application triviale lorsqu'il s'agit de conserver des fleurs coupées : la durée de vie de ces fragments de végétaux dépend de leur alimentation en eau, aussi, pour perturber le moins possible cette dernière, est-il recommandé de couper au rasoir, le plus nettement possible, les tiges, afin de maintenir les vaisseaux ouverts (contrairement à un ciseau qui écrase certains vaisseaux avant de trancher). Si l'on voulait être rigoureux et respecter l'anatomie végétale, cette coupure franche des tiges devrait même se faire sous l'eau, de façon à éviter l'introduction de bulles d'air dans le xylème.

Une autre conséquence de ces forces de capillarité est de permettre d'expliciter la continuité de l'apport circulatoire chez les arbres à feuilles caduques, chez lesquels la transpiration foliaire est discontinue dans le temps.

Une caractéristique supplémentaire de ce mécanisme circulatoire basé sur les propriétés des canaux très fins est son extrême modicité énergétique. En effet, on considère qu'en une journée, un arbre de 100 m de haut va transporter 100 Kg d'eau. Un calcul de physique élémentaire nous montre alors que l'énergie nécessaire pour cette opération ne représente que 2 W ! La plupart des arbres n'atteignant pas cette hauteur et ne transportant pas autant d'eau, la puissance moyenne utilisée à la circulation de la sève n'est que de 0,1 W environ...

Tableau 1 : comparaison des milieux circulants chez l'homme, les animaux les plus courants et les végétaux vasculaires

En comparaison, votre cœur qui pompe 5 l de sang chaque minute développe une puissance de 10 W, qui augmente au moindre effort... Les végétaux tirent donc parti au maximum du peu d'énergie dont ils peuvent disposer, et dont leur vie lente et immobile s'accommode. Cette utilisation parcimonieuse de l'énergie ainsi que leur système circulatoire ne dépendent que de lois physiques, et non d'organes contractiles, contribue à

la fois à leur taille, bien supérieure à celle des animaux les plus grands, et à leur surprenante longévité, dépassant parfois le millénaire !

Pr. R. Raynal

Références

André J.P. **Organisation vasculaire des angiospermes : une vision nouvelle**. INRA ed. ; 2002

Cruiziat P., Cochard H, Améglio T. **L'embolie des arbres**. Pour la science 305, 03/2002, 50-56

Rouat S. **Comment l'arbre à changé le monde**. Sciences & avenir, 10/2001, 49-53