

Études relatives à l'ascension de la sève. Part I, la transpiration, source d'énergie

Autor(en): **Maillefer, Arthur**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **50 (1914-1915)**

Heft 182

PDF erstellt am: **30.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-269622>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

UNIVERSITÉ DE LAUSANNE. LABORATOIRE DE BOTANIQUE

ÉTUDES RELATIVES A L'ASCENSION DE LA SÈVE¹

PAR

Arthur MAILLEFER

I. LA TRANSPIRATION, SOURCE D'ÉNERGIE

On peut classer les essais d'explication de l'ascension de la sève en théories physiques et en théories physiologiques. Les auteurs des premières (*Askenasy, Dixon et Joly, Jantzen*) admettent que l'ascension de la sève se fait par des actions purement physiques. L'énergie nécessaire serait fournie par la transpiration. On peut résumer comme suit la théorie d'*Askenasy* qui est à la base de toutes les théories physiques : La paroi extérieure des cellules du mésophylle, surtout des palissades des feuilles, perdent de l'eau par évaporation au contact de l'air des intercellulaires, air qui est incessamment renouvelé par la ventilation à travers les stomates ; il se produit dans l'intérieur de la paroi cellulosique des différences dans le degré d'imbibition, différences qui s'égalisent très rapidement ; la surface interne perdant de l'eau en puise dans le suc cellulaire qui se concentre ; la pression osmotique augmente dans la cellule, qui prend alors par osmose de l'eau

¹ Ce travail est le premier d'une série où je me propose d'étudier différentes questions d'anatomie, de physiologie et de physique relatives à l'ascension de la sève.

dans les cellules voisines et, le phénomène se continuant de proche en proche, c'est en définitive l'eau qui est dans les vaisseaux qui est absorbée. Il se produit ainsi une diminution de pression dans la partie terminale des vaisseaux ; la sève serait ainsi aspirée depuis en haut.

En réponse à l'objection que l'eau ne pourrait ainsi monter qu'à une hauteur de 10 mètres, *Dixon et Joly* ont complété la théorie en invoquant la cohésion de l'eau qui permettrait à des filets d'eau beaucoup plus longs que 10 mètres de rester suspendus au haut des vaisseaux.

Godlewsky, Westermeier et Janse estiment que l'aspiration provoquée par la transpiration ne peut suffire pour expliquer l'ascension de la sève, même en tenant compte de la cohésion ; chacun de ces auteurs a émis une théorie faisant intervenir les cellules vivantes du bois pour fournir l'énergie nécessaire.

Avant de discuter chaque théorie en particulier, il serait avantageux de pouvoir déterminer si les théories physiques sont suffisantes pour expliquer l'ascension de la sève en assez grande abondance pour couvrir la perte due à la transpiration, et cela dans les plus grands arbres. Si oui, les théories physiologiques deviendraient inutiles ; si non, il faudrait absolument avoir recours à ces dernières. La première question à résoudre est celle-ci : Quelle est la quantité d'énergie mise en liberté par l'évaporation d'une quantité donnée de suc cellulaire ? On pourra alors essayer de résoudre une seconde question : Cette énergie est-elle suffisante pour faire monter la même quantité de sève jusqu'aux feuilles ?

Plusieurs auteurs se sont posé ces questions, mais, ou bien ils ont considéré le problème comme un problème d'équilibre statique, alors que l'on a affaire à un phénomène de mouvement, ou bien ils ne connaissaient pas suffisamment les principes de la thermodynamique.

La thermodynamique est seule à même de nous fournir

la réponse à la première question ; on ne peut se contenter d'observer que la pression osmotique peut atteindre 30 atmosphères dans les palissades des feuilles pour prétendre que la sève peut monter à 300 mètres de hauteur.

Une solution bout à une température plus élevée que le solvant pur ; il faut par conséquent une quantité de chaleur plus grande pour vaporiser une certaine quantité d'un liquide contenant des corps à l'état dissout que pour vaporiser la même quantité de liquide pur. Cette quantité d'énergie qu'il faut fournir en plus est celle qui est nécessaire pour concentrer la solution, pour augmenter, par conséquent, la pression osmotique. En agissant, à travers une membrane semi-perméable, sur une solution à la concentration primitive, cette énergie pourra se transformer en travail mécanique, dans notre cas pourra élever la sève. La quantité de chaleur se transforme ainsi en énergie osmotique et celle-ci se transforme à son tour en énergie mécanique.

La thermodynamique enseigne que la fraction utilisable w de l'énergie absorbée par l'évaporation d'une solution est donnée par

$$w = \frac{T' - T}{T}$$

où T' est la température absolue d'ébullition de la solution et T la température absolue d'ébullition du solvant pur. Pour l'eau, l'élévation moléculaire du point d'ébullition, c'est-à-dire l'élévation due à un molécule-gramme dissoute par litre, est de $0,52^{\circ}$ C sous la pression atmosphérique.

En appliquant la formule, on a, en supposant que la solution contienne une molécule-gramme :

$$w = \frac{T' - T}{T} = \frac{0,52}{373} = 0,001382$$

La chaleur massique de vaporisation de l'eau étant à

100° C de 536,5 calories par kilogramme, l'énergie utilisable du fait de l'évaporation de 1 kilogramme de solution, est :

$$0,001382 \times 536,5 = 0,741 \text{ calorie} = 315 \text{ kilogrammètres.}$$

L'évaporation d'un kilogramme d'une solution contenant une molécule-gramme rend disponible, à 100° C, 315 kilogrammètres.

La transpiration s'effectuant chez les plantes à une température notablement inférieure à 100° C, cette valeur n'est qu'approchée ; on peut calculer d'une manière plus exacte la quantité d'énergie mise en liberté à la température ordinaire de la manière suivante :

Soit à calculer l'élévation de la température d'ébullition à 17,5° C d'une solution contenant une molécule-gramme de saccharose en solution.

Je choisis le saccharose parce que c'est un corps qui ne dissocie pas en solution et parce que l'*Annuaire du Bureau des Longitudes* contient une table des densités des solutions de saccharose en fonction de la concentration ; cette table est faite pour la température de 17,5° C ; c'est pourquoi j'ai choisi cette température.

Le calcul s'établit comme suit (*Schützenberger*) : Le poids moléculaire du saccharose est 342 ; une solution uni-moléculaire en contiendra par conséquent 342 p. l. L'*Annuaire* permet de trouver, par interpolation, la densité de cette solution, et par conséquent on peut calculer la quantité d'eau contenue dans un litre de la solution ; on trouve ainsi 808 grammes, qui représentent 44,88 molécules-grammes d'eau par litre.

Soit $f = 14,89$, la tension de la vapeur d'eau pure à 17,5° ; f' la tension de vapeur de la solution à la même température ; $n = 1$, le nombre de molécules-grammes de sucre par litre ; $n' = 44,88$, le nombre de molécules-grammes d'eau par litre, on a :

$$\frac{f - f'}{f} = \frac{n}{n + n'}, \text{ soit } \frac{14,89 - f'}{14,89} = \frac{1}{1 + 44,88}$$

on en tire :

$$f' = 14,56 \text{ mm. de mercure.}$$

On trouve dans les tables de *Regnault*, dans l'*Annuaire*, qu'entre 17° C et 18° C la tension de la vapeur d'eau augmente de 0,84 mm. de mercure ; nous trouvons un abaissement de tension due à la mole de sucre de 14,89 — 14,56 = 0,33 mm. de mercure. Une règle de trois donne immédiatement l'élévation ε de la température d'ébullition (en supposant une pression de 14,89 mm. de mercure) :

$$\varepsilon = 0,39^\circ\text{C.}$$

On a donc

$$w = \frac{T' - T}{T} = \frac{0,39}{290,5} = 0,001342$$

La chaleur massique de vaporisation de l'eau étant à 17,5° C de 594,3 Calories par kilogramme, l'énergie utilisable est de :

$$0,001342 \times 594,3 = 0,7975 \text{ Calories} = 338,9 \text{ kilogrammètres}$$

En comparant cette valeur avec celle de 315 Calories disponibles à 100° C, on voit que l'élévation de la température amène une faible diminution de l'énergie disponible.

On peut donc dire que la transpiration peut mettre à la disposition de la plante, pour l'ascension de la sève, 338,9 kgm. par mol.-gr. dissoute dans le suc cellulaire, autrement dit pour une pression osmotique de 22,4 atmosphères (mesurée à 0° C). Un suc cellulaire ayant une pression osmotique de 1 atmosphère pourrait donc fournir $338,9 : 22,4 = 15,1$ kilogrammètres à 17° C. ¹

Voici quelques pressions osmotiques mesurées par *Dixon* et *Atkins* (1913) dans les feuilles de quelques plantes ligneuses :

¹ On peut négliger l'influence de la dilatation de la solution entre 0° et 17,5° ; si on en tient compte, on trouve en effet 15,06 kilogrammètres au lieu de 15,1.

<i>Eucalyptus globulus</i>	11,68 atm.
<i>Hedera Helix</i>	14,09 à 17,29 »
<i>Ilex aquifolium</i>	12,89 à 15,70 »
<i>Pinus Laricio</i>	15,50 »

Ces chiffres varient entre 11 et 18 atmosphères, en nombre rond. Le nombre de kilogrammètres disponibles par kilogramme de sève varie donc entre $11 \times 15,1 = 166,1$ kgm. et $18 \times 15,1 = 271,8$ kgm. En supposant qu'il n'y ait pas de frottement de la sève dans les vaisseaux, cette énergie suffirait pour élever le kilogramme de sève considéré à une hauteur variant entre 166 et 272 mètres. Mais, le frottement ne peut être nul que si la sève monte sans vitesse, ce qui n'est évidemment pas le cas.

Ewart a montré expérimentalement que, pour faire circuler dans un fragment de tige un courant d'eau avec une vitesse égale à celle de la sève pendant les périodes de transpiration, il faut une pression mesurée par une colonne d'eau de 6 à 33 fois plus élevée que la longueur du fragment de tige considéré. La hauteur à laquelle la sève pourra monter avec une vitesse suffisante ne sera plus, pour 166,1 kgm., que de 5 à 27,7 mètres, et pour 271,8 kgm, de 8,2 à 45,3 mètres. Ces hauteurs sont bien en dessous de celles qu'atteignent les grands arbres. Si nous prenons un *Sequoia* comme exemple, dont on a vu des exemplaires atteignant 154 mètres de hauteur, il devrait exister dans les feuilles une pression osmotique beaucoup plus grande que celles qu'on trouve chez les plantes étudiées par *Dixon* et *Atkins*. Chez les conifères isolés, qui peuvent atteindre et dépasser 60 mètres, le tronc est généralement garni de branches jusqu'en bas ; la succion exercée par les feuilles des branches inférieures s'exerce de haut en bas dans la partie du tronc située au-dessus de la branche considérée, ce qui doit provoquer une perte de charge à porter en accroissement des frottements. La détermination de la pression osmotique du

suc des cellules des feuilles du sommet d'un *Sequoia* permettra de faire pencher la balance en faveur des théories physiques ou des physiologiques.

On peut aussi calculer directement le frottement dans les vaisseaux du bois. Prenons comme exemple un *Pinus* où le bois est formé de trachéides d'un diamètre moyen de 0,003 cm. La loi de *Poiseuille* peut s'écrire :

$$h = \frac{q \cdot \mu \cdot 8l}{\pi r^4}$$

en exprimant la pression par unité de surface h en dynes, le volume q écoulé par seconde en cm^3 , le rayon r du tube en cm. et la longueur l du tube en cm. ; μ est le coefficient de viscosité ou de frottement interne. A la température de $17,5^\circ \text{C}$, $\mu = 0,01083$, d'après l'*Annuaire du Bureau des Longitudes*.

Supposons que la sève monte avec une vitesse de 1 mètre par heure, ce qui fait $1/36$ cm. par seconde ; on peut calculer le volume qui s'écoule par seconde en multipliant la section de la trachéide par $1/36$; q sera exprimé en cm^3 . En effectuant les calculs, on trouve :

$$h = 1\,070\,195 \text{ dynes} = 1,091 \text{ kilogramme}$$

par centimètre carré de section et pour une longueur de tige de 1 mètre. On voit que dans le bois de pin, il faut, pour faire passer de l'eau à la vitesse de 1 mètre par heure, une pression équivalente à une colonne d'eau ayant plus de 10 fois la longueur de la tige. Si l'on tient compte que le bois n'est pas formé de vaisseaux continus, mais de trachéides, que par conséquent l'eau doit filtrer à travers les lamelles moyennes des ponctuations aréolées, qu'il y a changement brusque de la direction du courant et changement brusque de la section à l'entrée et à la sortie de chaque ponctuation, on voit que la perte de charge h calculée plus haut est certainement beaucoup trop faible.

Dixon et *Atkins* ont trouvé la pression osmotique des

feuilles de *Pinus Laricio* égale à 15,50 atmosphères, ce qui correspond à une quantité d'énergie disponible de 234 kilogrammètres. Même en ne tenant compte ni du frottement de filtration, ni des changements de section et de direction ni du fait que le trajet réel de la sève est toujours plus grand que la différence de hauteur entre le sol et la feuille, on voit que la sève ne pourrait pas monter dans un *Pinus Laricio* à plus de 23,4 mètres ; or, on en connaît de plus hauts. Il semble donc logique d'admettre, jusqu'à expérience décisive de sens contraire, que les cellules vivantes du bois doivent jouer un certain rôle.

Conclusions.

1° L'énergie disponible du fait de la transpiration est égale à 15,1 kilogrammètres par kilogramme d'eau évaporée, à 17,5° C et pour une pression osmotique des cellules transpirant de 1 atmosphère (la pression étant mesurée à 0° C) ;

2° Sous réserve de la découverte de pressions osmotiques excessivement élevées dans les feuilles des grands arbres, on peut dire que l'énergie fournie par la transpiration seule, ne suffit pas pour expliquer l'ascension de la sève ; les cellules vivantes du bois doivent jouer un rôle.

BIBLIOGRAPHIE

DIXON and ATKINS. Osmotic pressure in plants. (*Scientific Proceed. of the royal Dublin Society*, vol. XIII, n° 29, p. 436. 1913.)

EWART, A. J., The ascent of water in Trees. (*Phil. Trans. of the royal Soc., London. Serie B*, vol. 198, 1905, et vol. 199, 1908.)

HÖBER, R. *Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe*. 3° édit. Leipzig, 1911.

LIPPMANN, M.-G. Viscosité des fluides. (*Annuaire du Bureau des Longitudes*.)

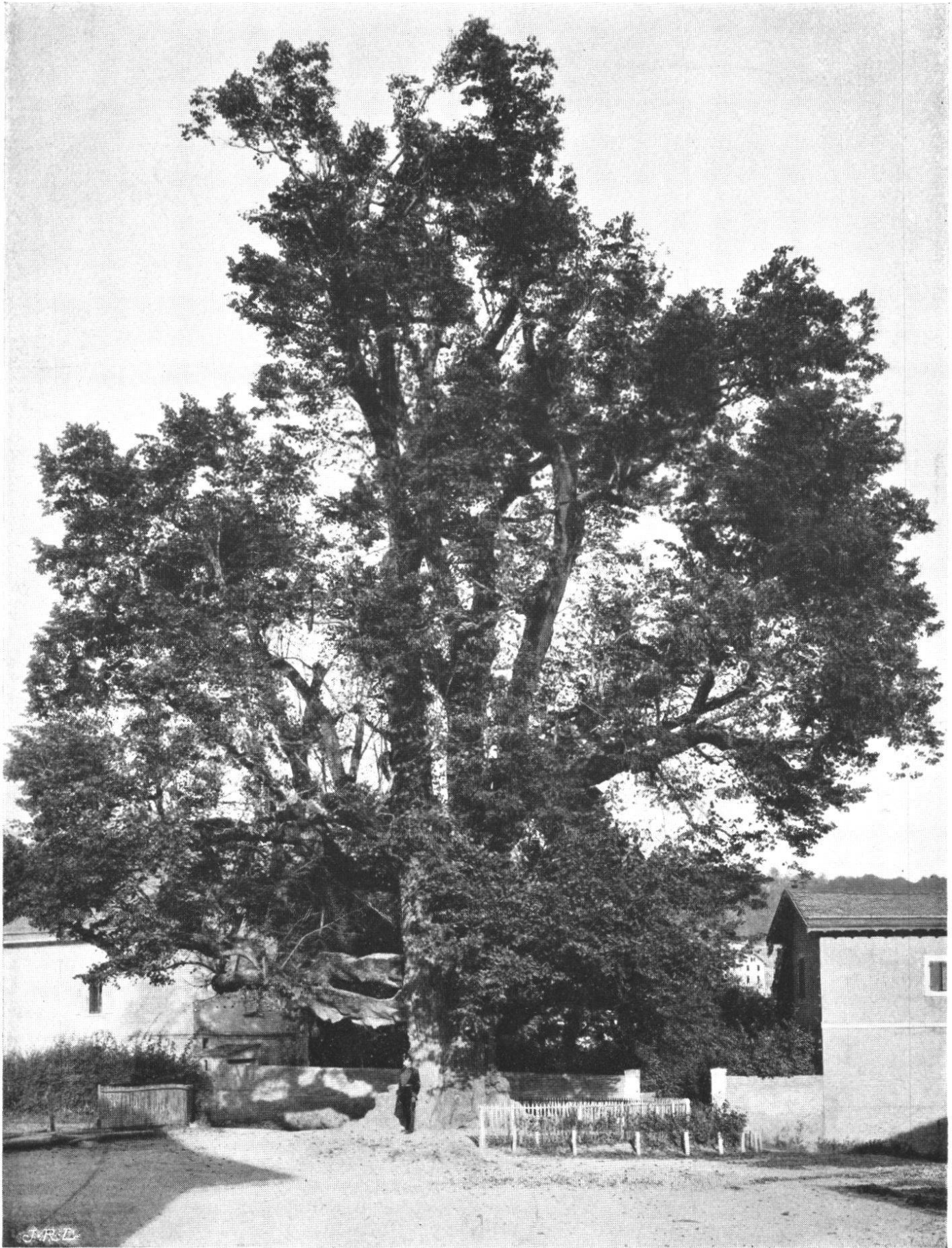
REGNAULT. Tension de la vapeur d'eau. (*Annuaire du Bureau des Longitudes*.)

SCHUTZENBERGER, P., *Leçons de chimie générale*, publiées par O. Boudouard. Paris, 1898.



Le Tilleul de Prilly en 1854
(côté nord)

d'après un dessin de Mme Gonin-Porchat, propriété de M. G.-A. Bridel-Gonin.



Le Tilleul de Prilly en 1896
(côté ouest)

(Réduction du cliché paru dans *Les arbres de la Suisse.*)