



**HAL**  
open science

## Flux de l'eau dans la plante

Jean Louis Durand

► **To cite this version:**

Jean Louis Durand. Flux de l'eau dans la plante. Master. Master 2 Biologie végétale intégrative : gène, plante, agrosystème (BioVIGPA), 2014, 57 diapos. hal-02799224

**HAL Id: hal-02799224**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02799224>**

Submitted on 5 Jun 2020

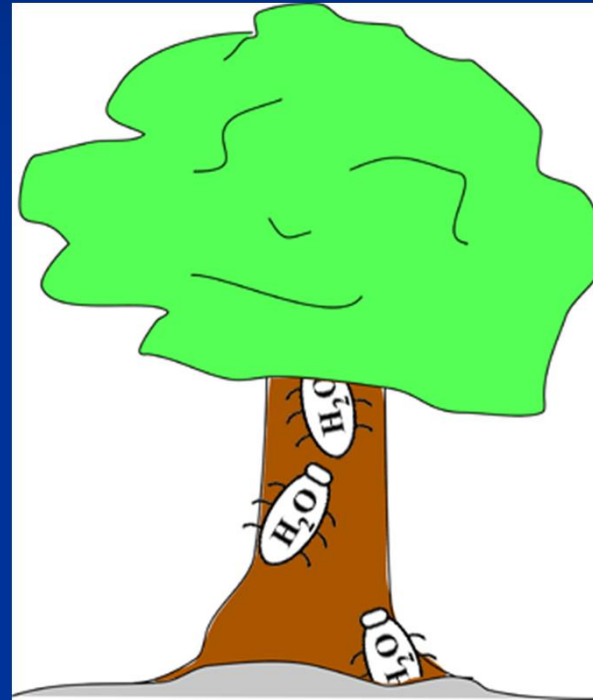
**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Flux de l'eau dans la plante

Jean-Louis Durand. INRA Lusignan

D'après Kalman Schulgasser, 2008  
<http://rejectedpaper.wordpress.com/>



L'adaptation des plantes à la sécheresse résulte de la sélection naturelle de certaines structures, certaines fonctions par le déficit hydrique lui-même. Parmi ces fonctions par exemple, ne figure pas un « projet » de recherche de l'eau en réponse à la sécheresse....

- [...on arrivera à dire qu'une plante, au bord du désert, lutte pour l'existence contre la sécheresse, alors qu'il serait plus exact de dire que son existence dépend de l'humidité".]

*C Darwin, 1859. L'origine des Espèces.*



JL Durand. Saxifrages sur les rives du lac d'Emosson



# Plan

## 1. Les mouvements à courte distance

1. La force motrice: le gradient de potentiel hydrique.
2. Les composants du potentiel hydrique d'une plante, d'un tissu, d'une cellule.
3. Perméabilités de la membrane plasmique, du tonoplasme, des plasmodesmes, des aquaporines.

## 2. Les flux transpiratoire

1. Végétaux sans tissus conducteurs.
2. La théorie de la tension cohésion.
3. Organisation et propriétés des vaisseaux
4. Mise en place des tissus conducteurs
5. Conductance hydraulique et propriété des tissus conducteurs
  1. Relation entre morphologie des vaisseaux et conductance
  2. Cavitation et réparation de la cavitation

## 3. Circulation phloémienne

1. La théorie de Münch
2. Calcul de conductance
3. Développer relations xylème . croissance; intégration dans la plante.

## 4. Le flux de croissance

1. L'échelle cellulaire . équation de Lokhart
2. Les organes végétatifs
  1. Limbes
  2. Racines
3. Organes reproducteurs

# Sites web intéressants

- <http://plantstress.com/default.asp>
- [http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-custom\\_home.php](http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-custom_home.php)

# Force motrice de l'eau en général

- Travail = force motrice \* déplacement = variation d'énergie potentielle par unité de volume (potentiel hydrique)

$$W = d\psi = f dx \Rightarrow \vec{f} = \frac{d\psi}{dx}$$

De l'énergie par unité de volume à la pression...

$$\text{Joules/m}^3 \text{ --- } > \text{N m / m}^3 = \text{Pa}$$

L'unité « standard » de potentiel hydrique et ses composantes est le Pascal & ses multiples (MPa, kPa...)

La pression atmosphérique est proche de 0.1 MPa



# Bibliographie

## **Livres**

André 2002. Organisation vasculaire des angiospermes : une vision nouvelle. INRA 2<sup>d</sup>itions. 145 p.

Holbrook NM, Zwieniecki MA, 2005. Vascular Transport in Plants. Elsevier. 563 p.

Lafarge M et Durand JL, 2011. Comment l'Herbe Pousse. Développement végétatif , structures clonales et spatiales des graminées. Quae.

Nobel P. S. Nobel. 2005. Physicochemical and Environmental Plant Physiology, 3<sup>rd</sup> ed Academic Press/Elsevier Burlington, 567 p

Oparka , 2005. Plasmodesmata. Blackwell Publishing. 328 pages

## **Articles**

Blum, 2011. Drought resistance : is it a complex trait ? Functional Plant Biology. 38 753-751.

Cochard et al. 2007. Putative role of aquaporins in variable hydraulic conductance of leaves in response to light. Plant Physiology, 143. 122-133.

Cruziat P, Cochard H, Améglio T, 2002. Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. Ann. Forest. Sci. 59, 723-752.

Dinant 2008. Phloème, transport interorgane et signalisation à longue distance. [Comptes Rendus Biologies. Volume 331, Issue 5](#), May 2008, Pages 334-346.

Hacke UG and Sperry JS, 1991. Functional and ecological xylem anatomy. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 4, 97-115.

Martre P, Durand JL, Cochard H, 2000. Changes in axial hydraulic conductivity along elongating leaf blades in relation to xylem maturation in tall fescue. New Phytol., 146, 235-247.

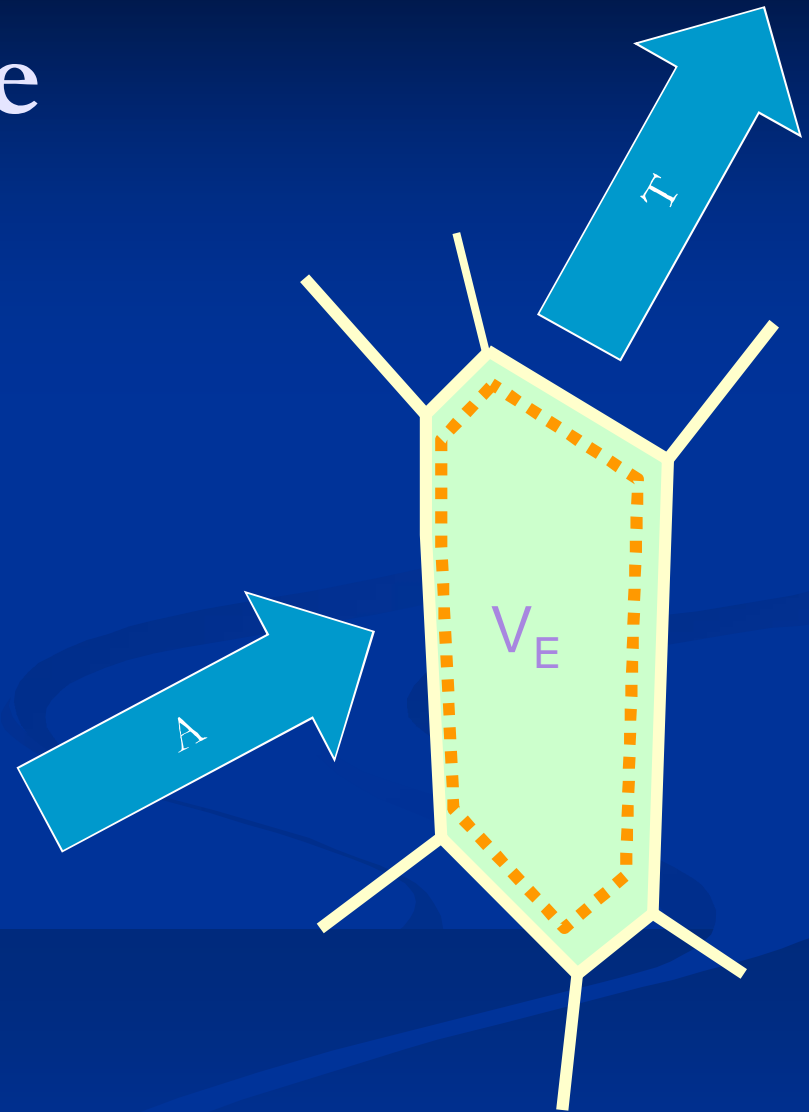
Martre P, Cochard H, Durand JL, 2000. Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.). Plant, Cell and Environment, 24, 65-76.

Windt CW, Vergeldt FJ, Adrie de Jager P, Van As H, 2006. MRI of long-distance transport: a comparison of the phloem and xylem flow characteristics and dynamics in poplar, castor bean, tomato and tobacco. Plant Cell and Environment 29, 1715-1729.

# Du bilan hydrique à l'état hydrique

$$A - T = \frac{dV_E}{dt}$$

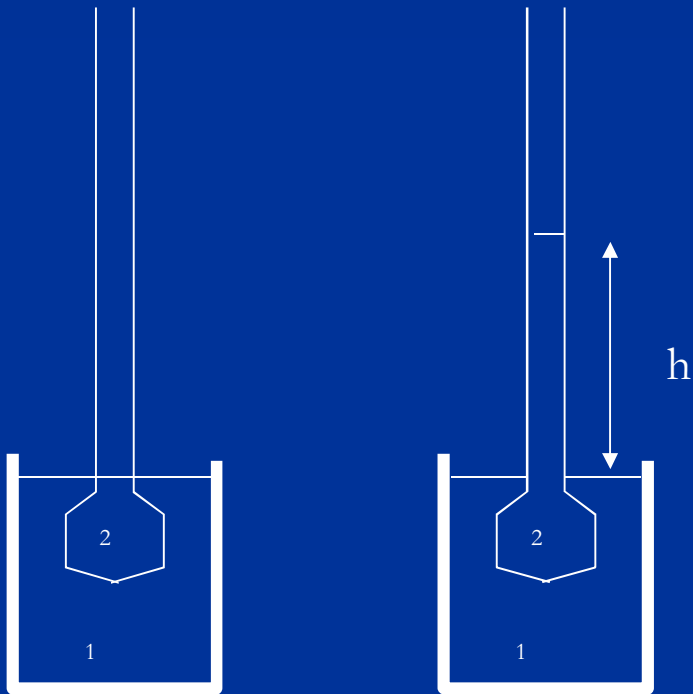
$$\psi_{\text{plante}} = P(V_E) - \pi(V_E)$$



JL Durand. Palétuviers sur la lagune du Grand Cul de Sac Marin. Guadeloupe



# Composantes du potentiel hydrique: la pression osmotique

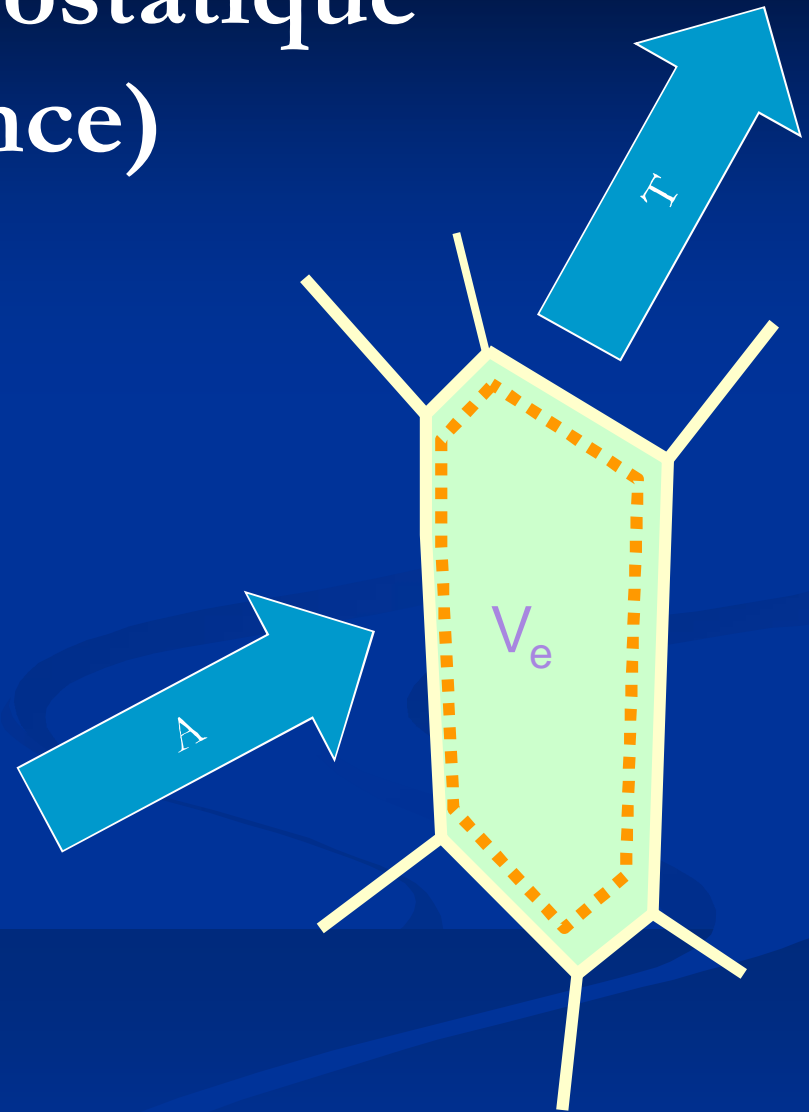


$$\pi = \rho g h \cong RT \frac{n_s}{V_e}$$

# Composantes du potentiel hydrique: la pression hydrostatique (turgescence)

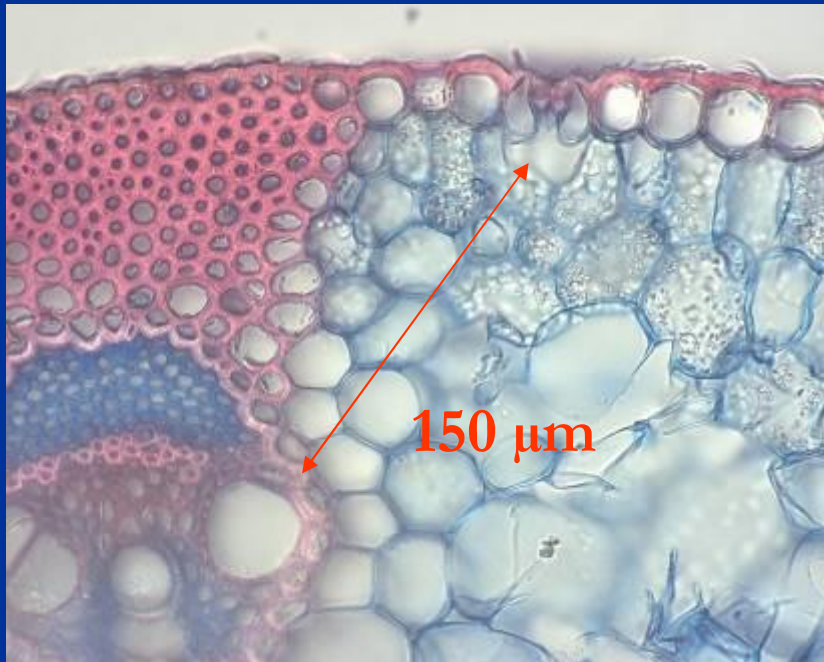
$$\left\{ \varepsilon = \frac{dP}{\frac{dV_e}{V_e}} \right.$$

$$\left\{ \varepsilon = \varepsilon_0 P \right.$$



# Echanges de proximité

Photo S Carré. Lusignan



# membranes

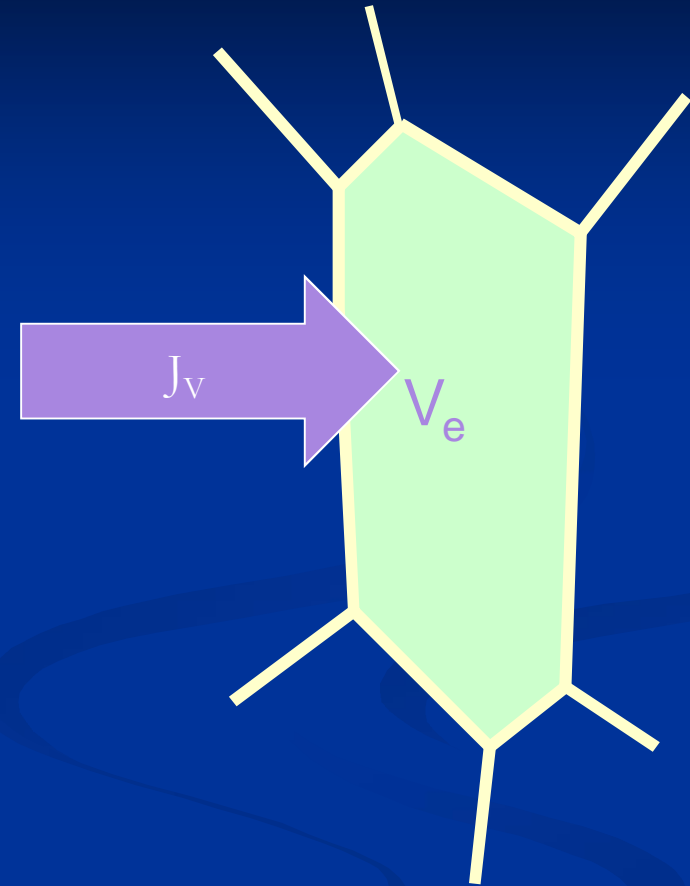
Perméabilité membranaire  $P_w$   $10^{-2}$  cm s<sup>-1</sup>

- Les solutés y diffusent  $10^6$  moins vite que dans l'eau
- Et  $10^5$  moins vite que l'eau dans les membranes.

$$J_V = P_w (C_{wO} - C_{wI})$$

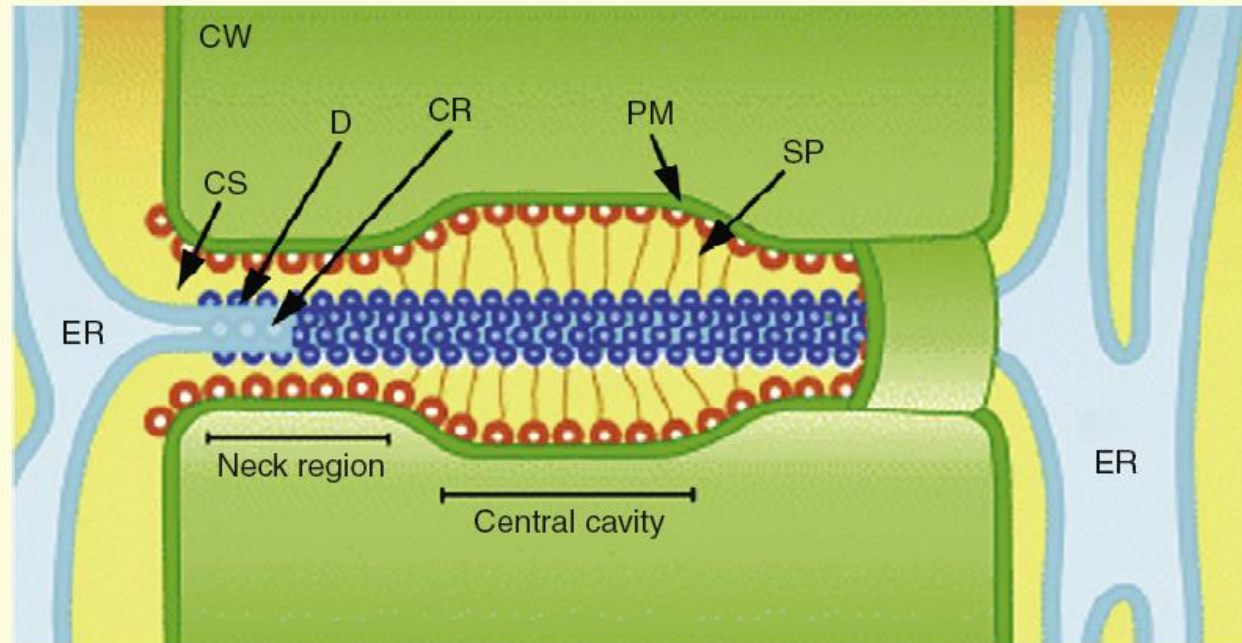
$$J_V = P_w \frac{\bar{V}_w}{RT} (\pi_I - \pi_O)$$

$$J_V = L_p (\psi_I - \psi_O)$$



$L_p$  proche de  $0.7 \cdot 10^{-5}$  cm bar<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>

# Plasmodesmes



Current Biology

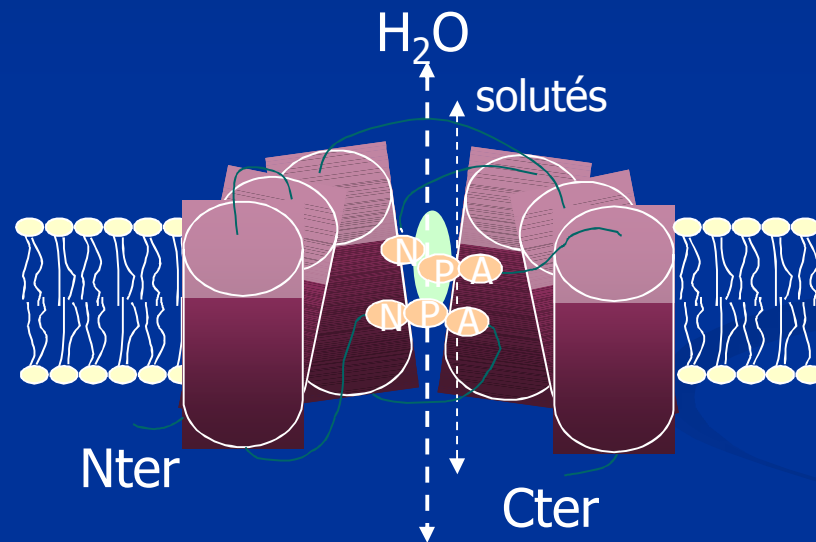
Figure 1. Longitudinal section of plasmodesmata spanning the cell wall between adjacent cells.

ER, endoplasmic reticulum; CS, cytoplasmic sleeve; D, desmotubule; CR, central rod; PM, plasma membrane; SP, spoke-like connections between the D and PM that may control aperture. Blue and orange circles represent plasmodesmata-specific proteins. (Adapted from Roberts and Oparka, 2003.)

D'après Oparka 2005 in Zambryski, 2008



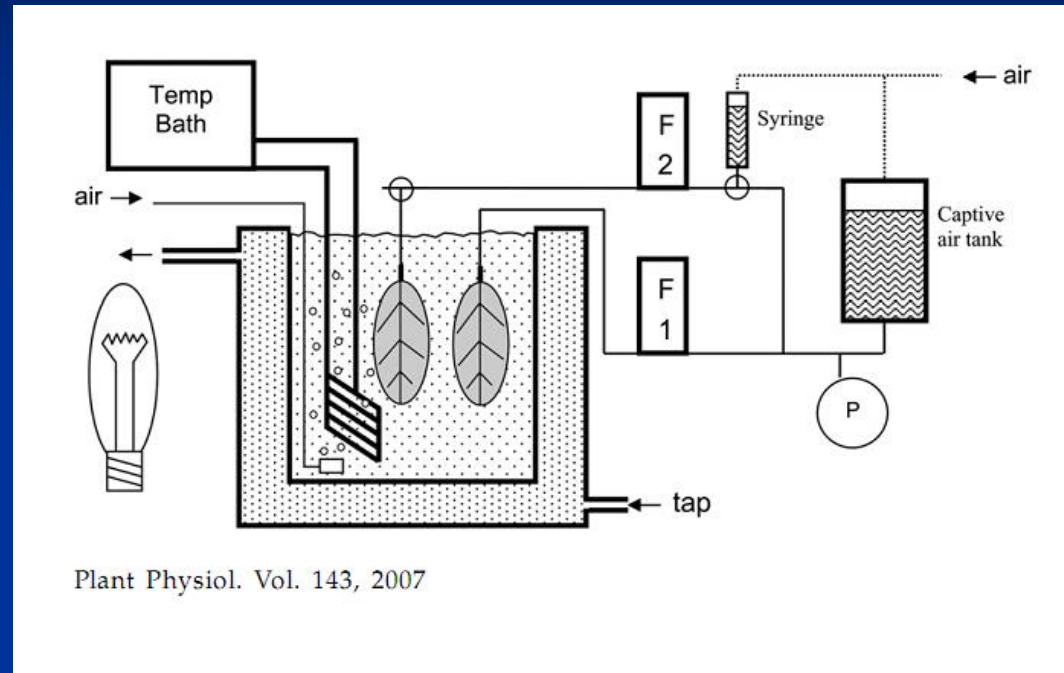
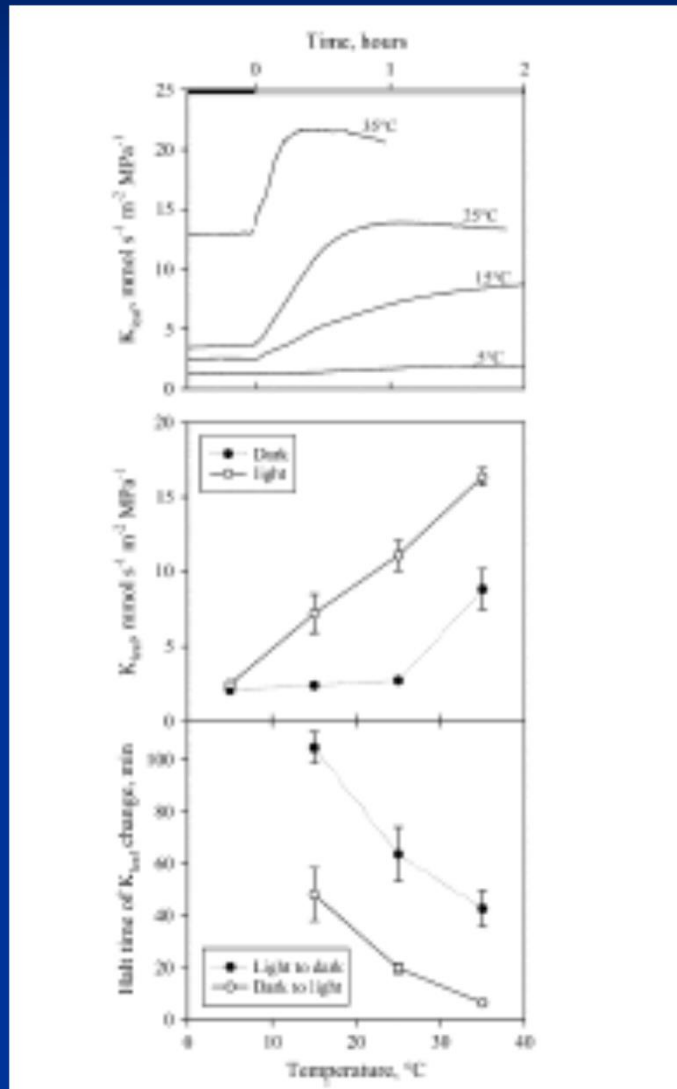
# aquaporines



Lp décuplé ou davantage  
en quelques minutes

D'après Maurel 2002

# Réponse de la conductivité hydraulique à la lumière



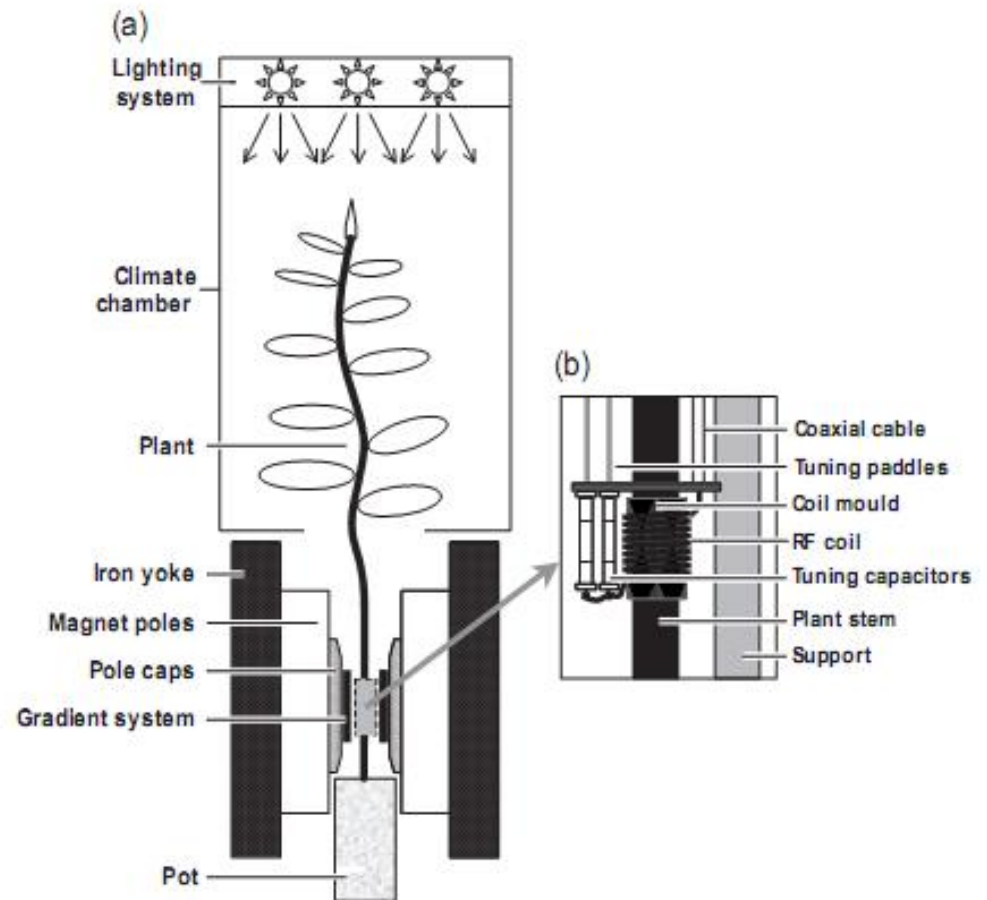
Plant Physiol. Vol. 143, 2007

# Circulation xylémienne

J.L. Durand. Guttation sur plantules de fétuque élevée au matin. Lusignan

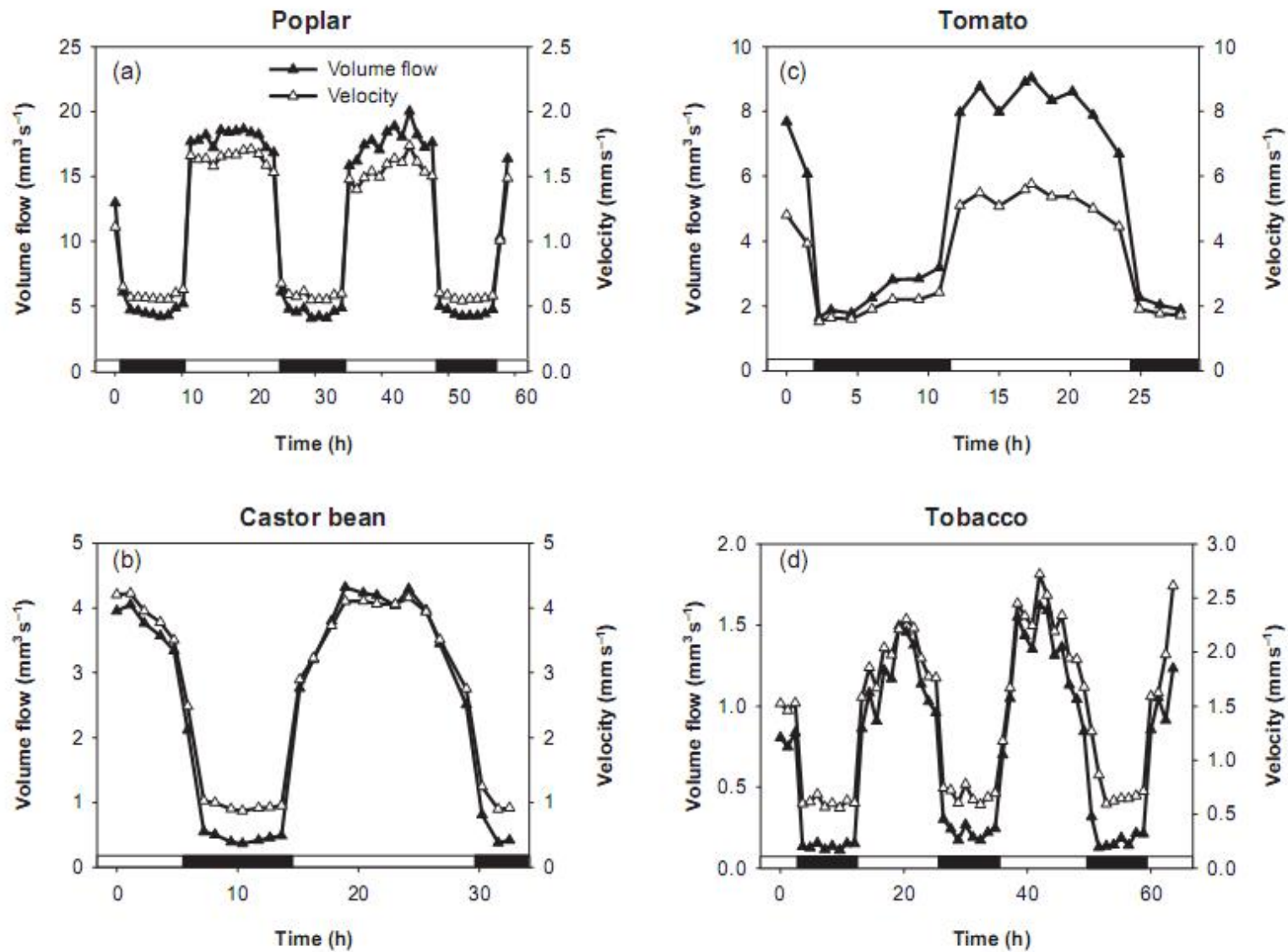


# Voir les flux:



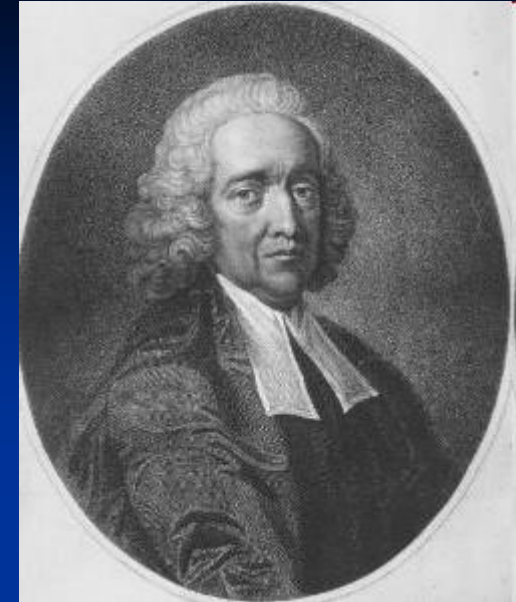
**Figure 1.** (a) Schematic overview of the nuclear magnetic resonance imaging set-up. (b) Enlarged view of the radio frequency (RF) coil assembly, which was mounted around the stem and fixed to a support before the plant was placed in the imager. The open build of the electromagnet and gradient set provides easy access for potted plants up to a size of 2 m.

C. W. Windt et al.



**Figure 9.** The volume flow and average linear velocity of xylem water in poplar (a), castor bean (b), tomato (c) and tobacco (d), measured over the course of 2 to 4 d. Black and white bars indicate day and night. Closed symbols: volume flow; open symbols: average linear velocity.

# Historique succinct



- Stephen Hales (*Vegetable statics*) est le premier à publier en 1727 l'idée de la théorie de la tension cohésion.
- Elle n'est formalisée plus rigoureusement que par Dixon en 1914
- Van den Honnert (1948) établit l'équivalence entre la transpiration et la circulation d'un courant électrique et introduit la notion de S-P-A-C.
- Contestée dans les années 80 (Zimmerman U, Canny..), elle est prouvée définitivement à la fin des années 90 (Tyree, Cochard, Cruiziat, Sperry, Milburn, Holbrook ...).
- Elle implique que beaucoup de détails anatomiques fins et de relations entre les tissus vivants et le xylème restent à découvrir.

# Comment fonction l'ascension de la sève

1. La transpiration commence sous l'effet de l'augmentation du rayonnement
2. La tension dans les parois des chambres sous-stomatique se relève et « tire » sur l'eau des vaisseaux
3. L'eau monte dans les vaisseaux depuis les racines dont le potentiel hydrique diminue
4. L'eau du sol entre dans les racines pour alimenter le courant transpiratoire
5. Un flux d'eau du sol vers les racine se établit, entraînant les ions mobiles (anions)

## ■ Propriétés du Xylème:

- Cellules vides (et mortes) pour accroître la conductivité hydraulique
- Association étroite à des tissus vivants (notamment dans les zones de croissance)
- Cellules couvertes de pores très fins +/- complexes
- Série de cellules aboutées (d'éléments de vaisseaux) formant des vaisseaux dont les parois transversales sont amincies à l'extrême ou annulée.
- Consolidation des parois pour résister à la contrainte liée aux différences de pression entre xylème et tissus vivants.
- Maintien de la segmentation qui limite la propagation de l'embolie.
- Redondance du système
  - Limite l'impact de l'embolie
  - Assure le transport transversal (d'un vaisseau à l'autre et du xylème aux autres tissus (phloème, mésophyle...))



## Flux d'eau dans un vaisseau:

$$J_v = - \frac{\pi r^4}{8\eta} \frac{\partial P}{\partial x}$$

$J_v$  = flux d'eau ( $\text{m}^3\text{h}^{-1}$ )

$r$  = rayon du vaisseau (m)

$\eta$  = viscosité (Pa.s)



Dans un faisceau de vaisseaux, ce sont les plus gros qui conduisent l'eau à longue distance. Les autres servent au transport transversal.

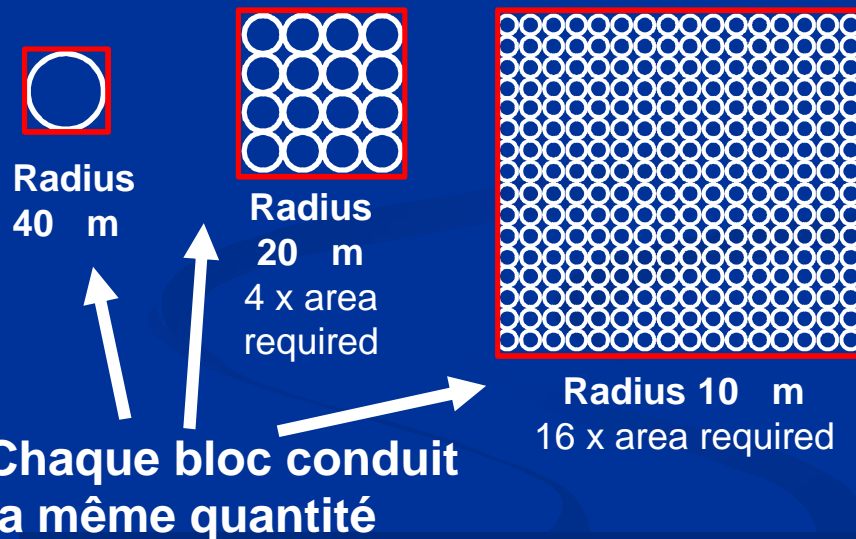
# Flux d'eau et section des tissus

## Poiseuille's Law

### Where:

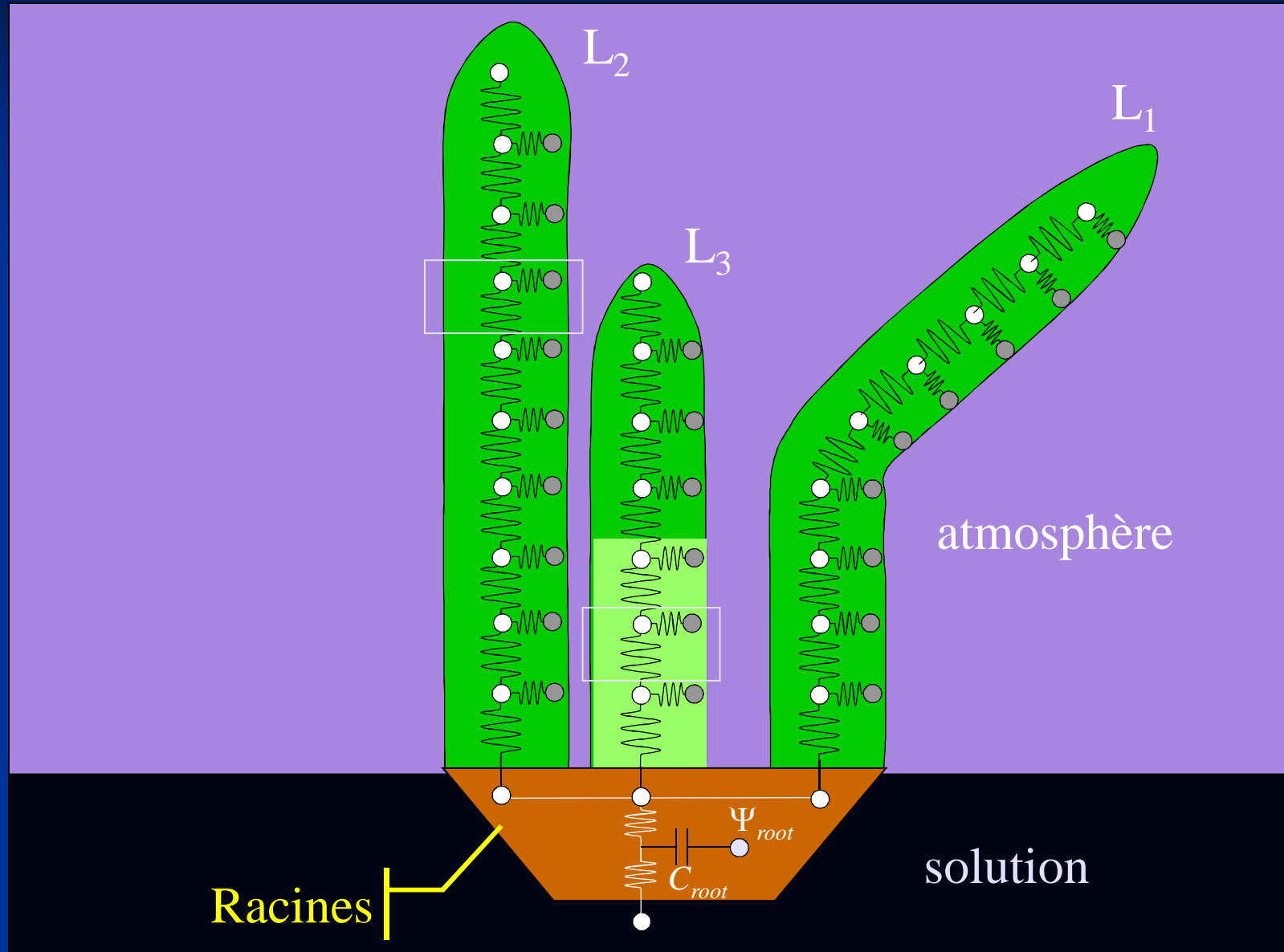
$P$  = hydraulic pressure gradient  
 $\eta$  = viscosity of water  
 $l$  = length of capillaries  
 $N$  = number of capillaries  
 $r$  = radius of capillary

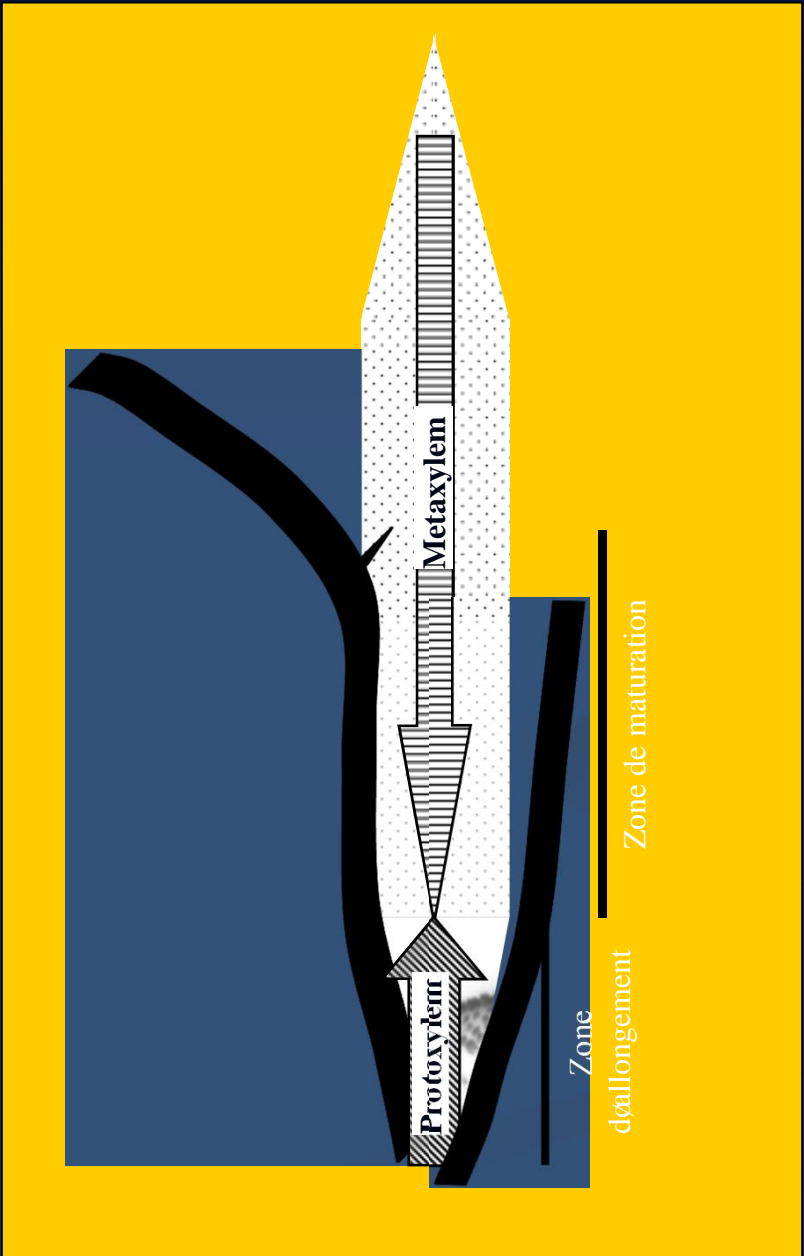
*Quand le diamètre des vaisseaux diminue, la surface de tissus et le nombre de vaisseaux doit augmenter*



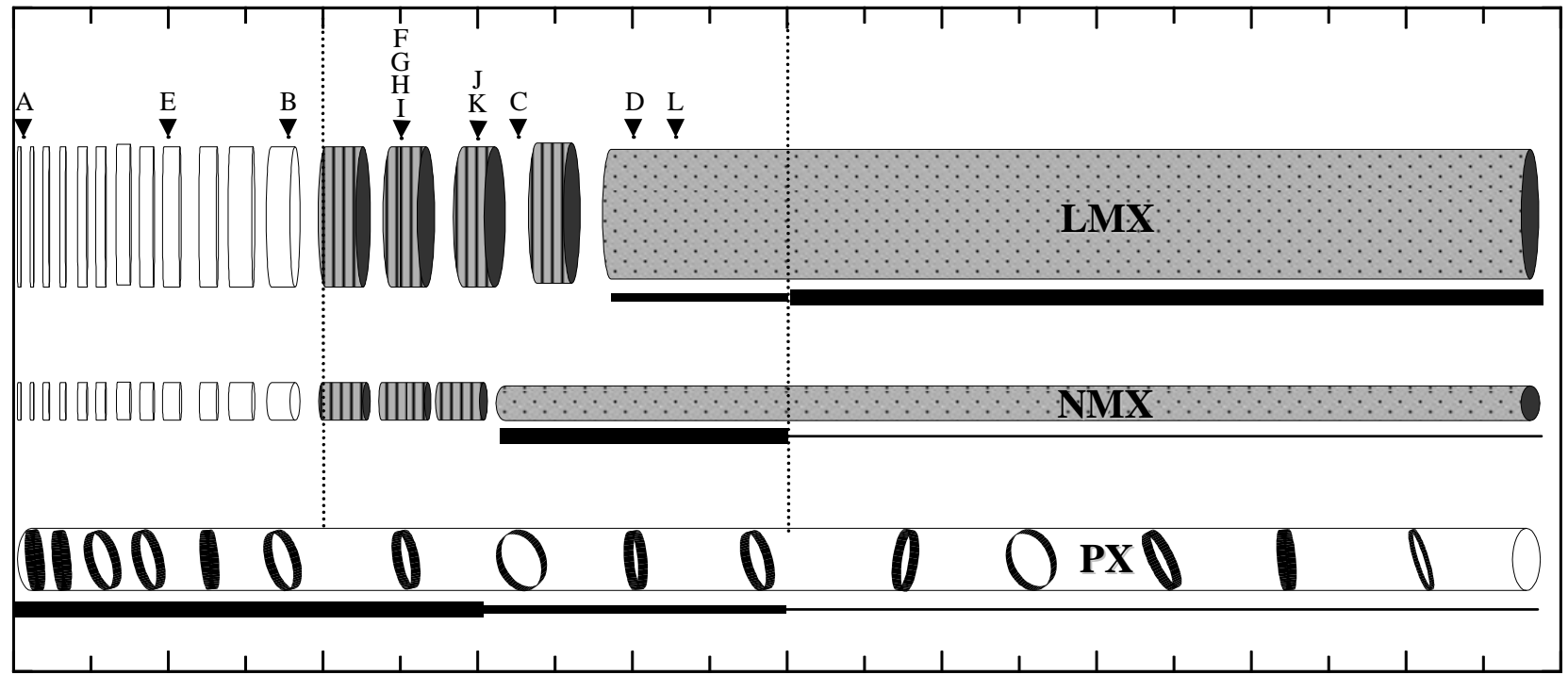
Adapted from Tyree, M.T., Davis, S.D., and Cochard, H. (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. IAWA 15: [335-360](#).

# Architecture hydraulique d'une graminée



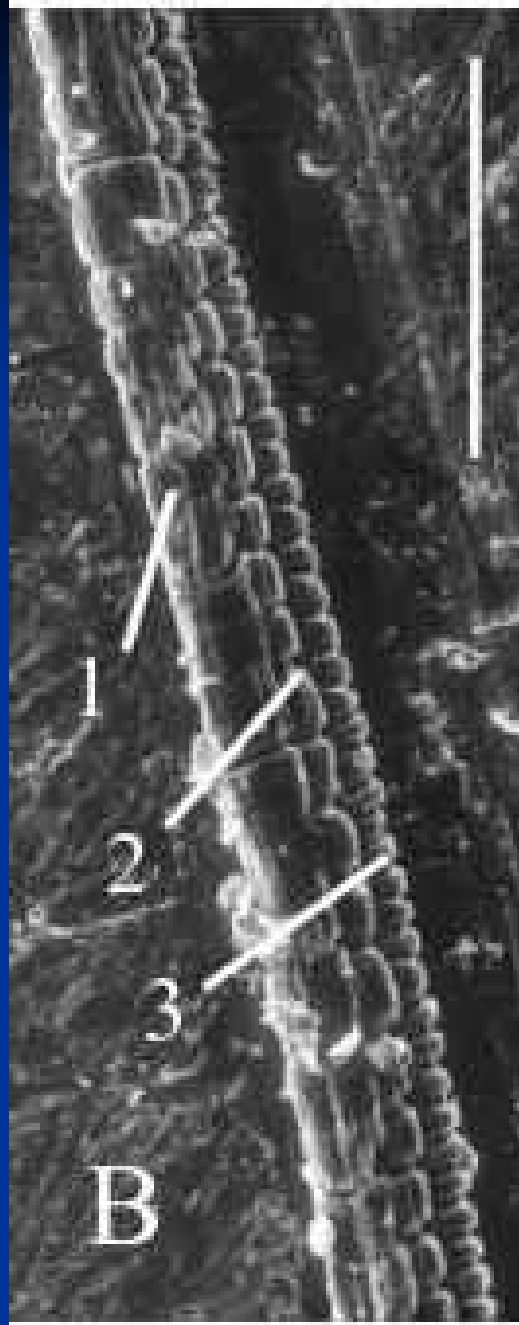


← Elongation zone →      ← Maturation zone →      ← Zone exposed to light →

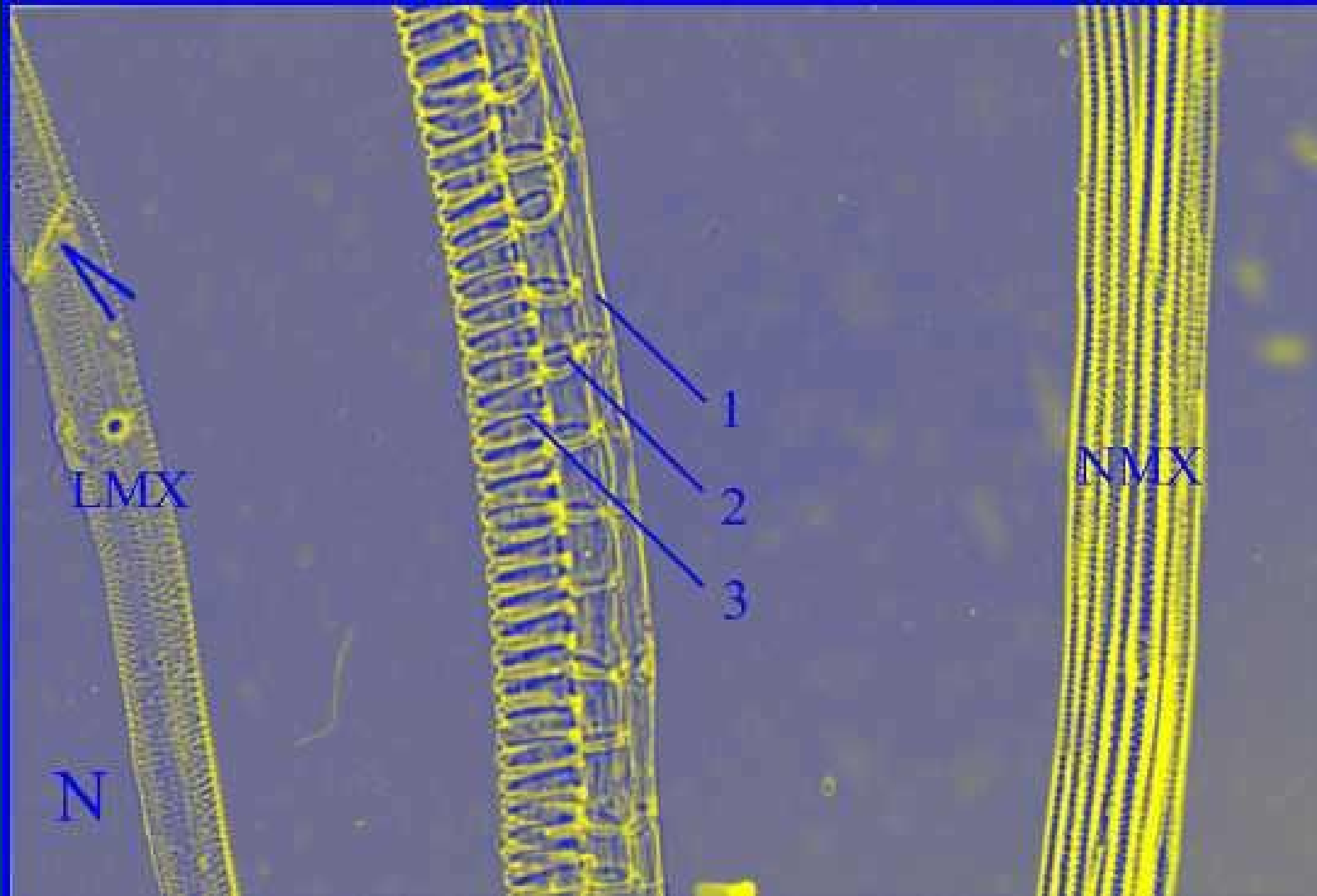


0      20      40      60      80      100      120      140      160      180      200

Distance from leaf base (mm)

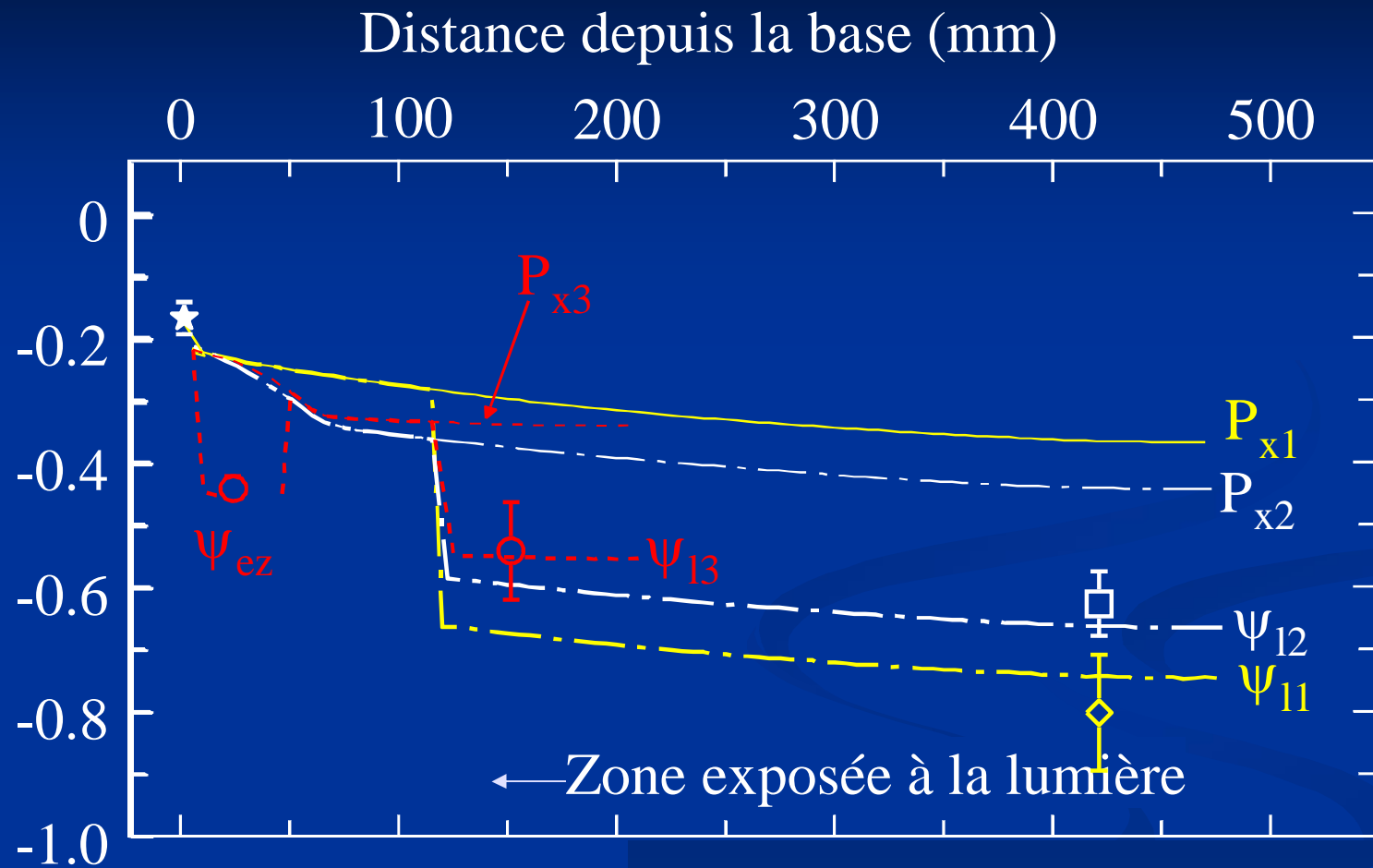


Micro moulage. D'après  
Martre et al.



# Mesures et simulations de potentiels hydriques

Mesures et simulations de potentiels  
Du mésophylle et du xylème (MPa)

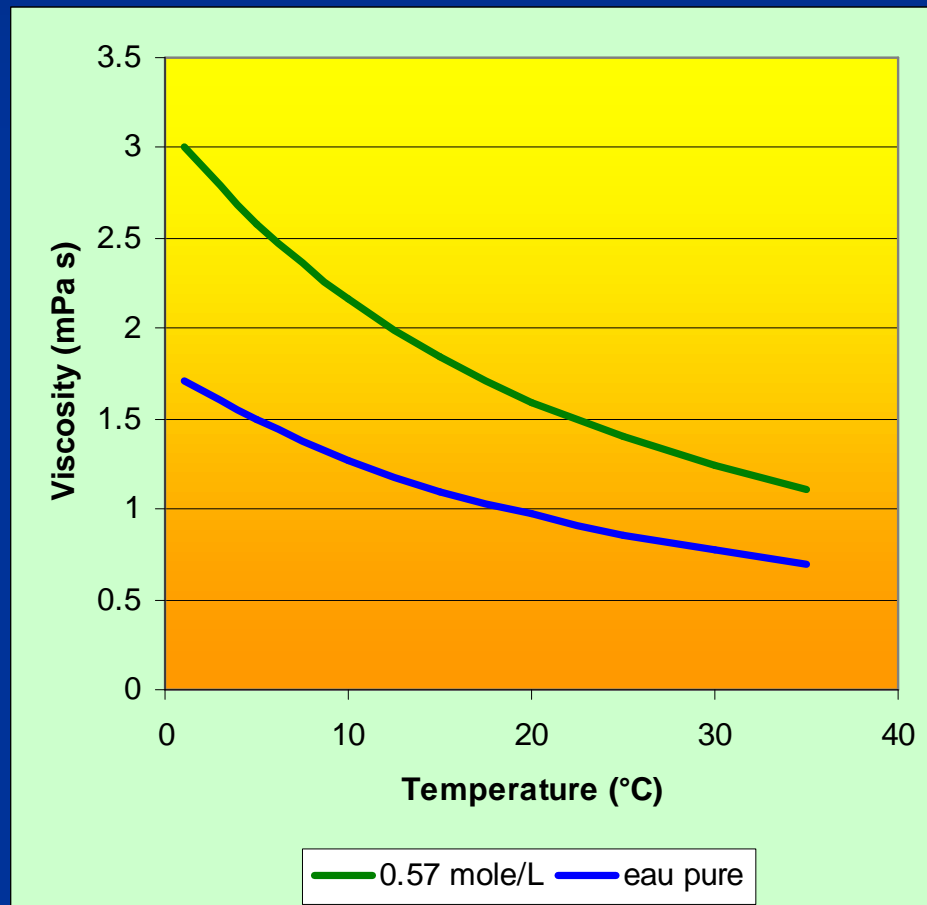


Martre et al. 2000. Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*festuca arundinacea*

Schreb. ) Plant Cell & Environment 24: 65-76.



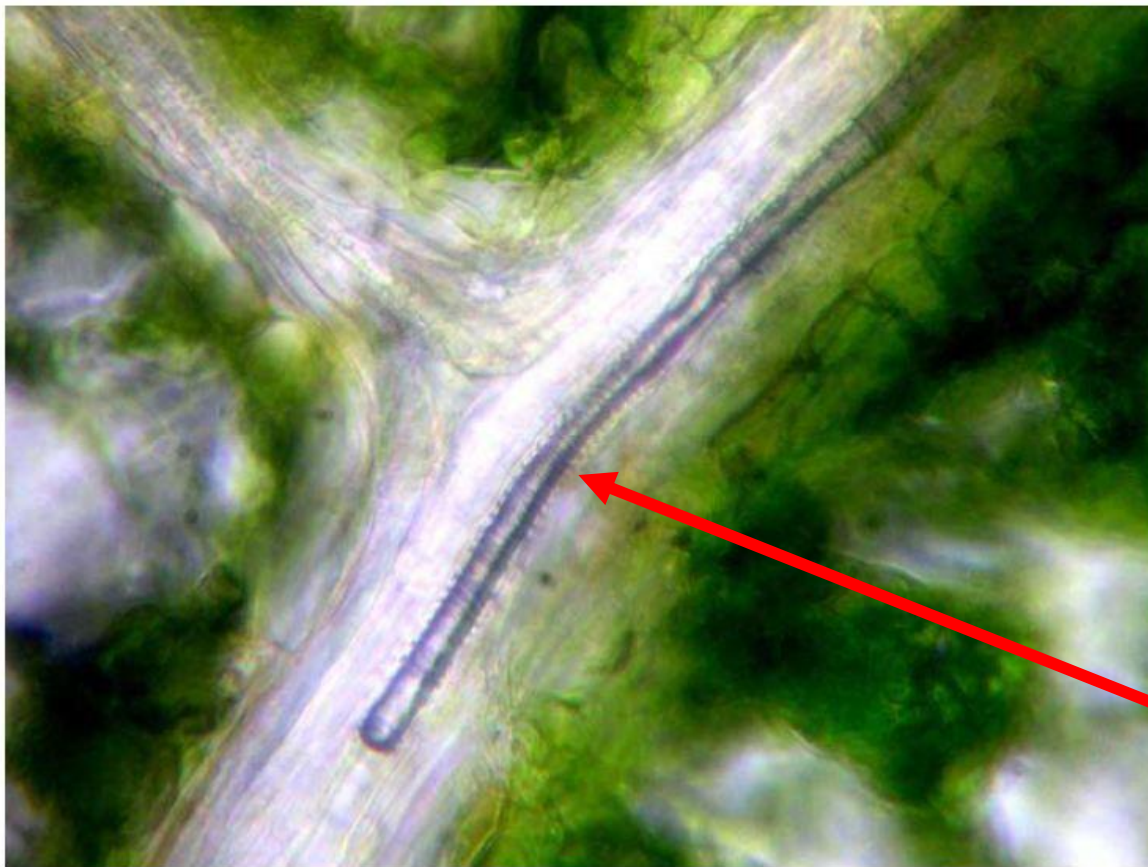
La sensibilité de la viscosité des sèves à la température modifie la conductance (e.g. Cochard *et al.* 2000. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. J Exp Bot 51: 1255-1259)



La sensibilité de la conductance à la température est plus élevée dans le phloème que dans le xylème.

Rheological properties of sucrose solutions and suspensions; M.Mathlouthi and J.Génotelle pp. 126-154 in SUCROSE Properties and Applications, M.Mathlouthi and P. Reiser eds., Blackie Academic & Professional 1995

Du fait de la tension dans l'eau, la cavitation  
peut provoquer l'embolie des vaisseaux

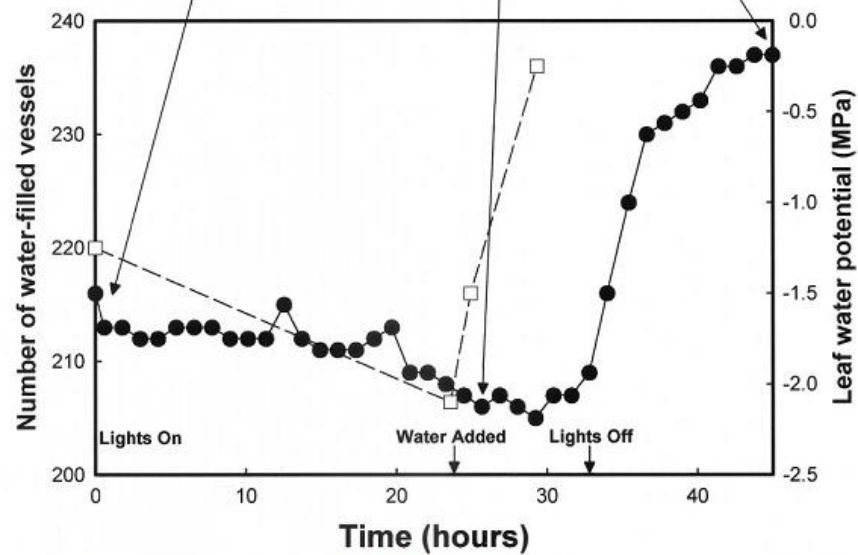
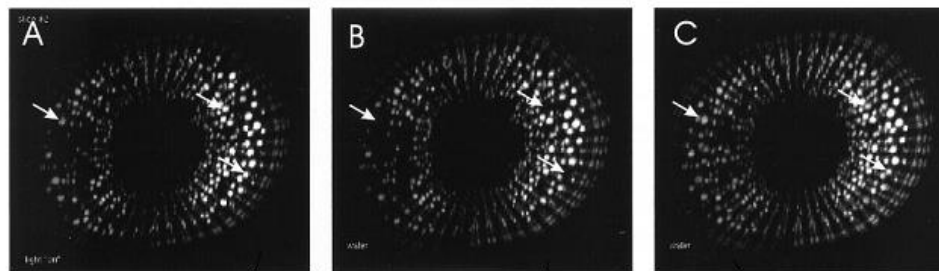


The ability to lift water depends on a continuous column of water

Air can enter a conduit and expand to form an air-vapor blockage that breaks the water column, a condition known as ***embolism***

C

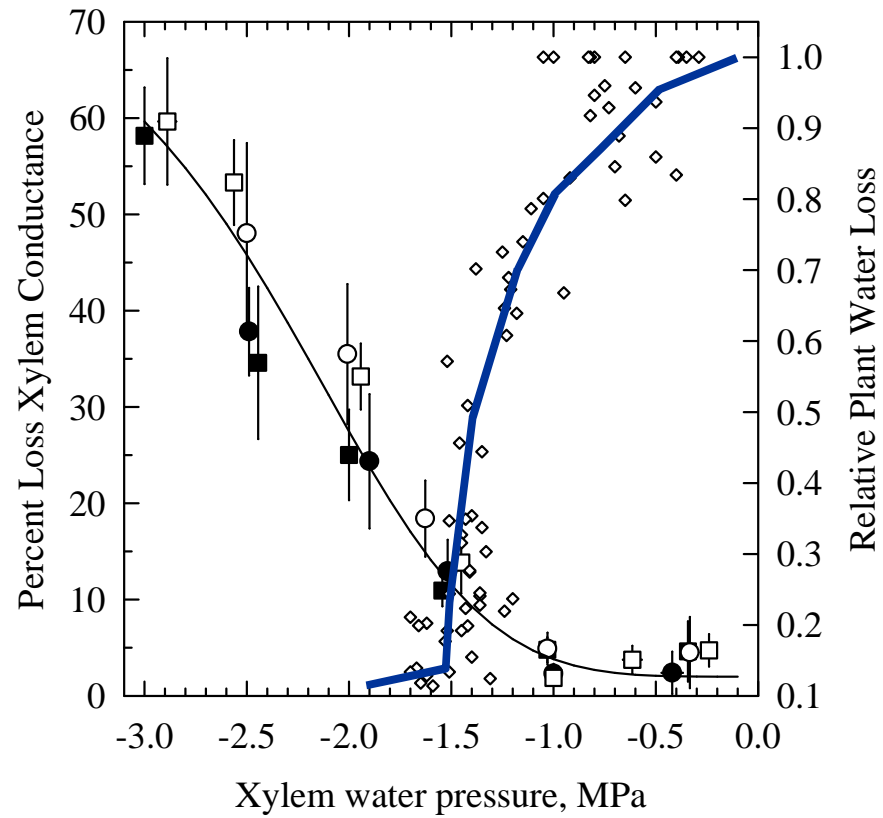
## In Vivo Imaging of Xylem Cavitation and Refilling



**Figure 2.** Time course of total number of vessels visible in the MRI images and leaf water potential as a function of time. A through C show representative MRI images, with white arrows marking vessels that were initially water filled (A), then gas-filled and hence not visible (B), and finally refilled with water (C). A QuickTime movie of all 39 images can be viewed at [www.plantphysiol.org](http://www.plantphysiol.org).

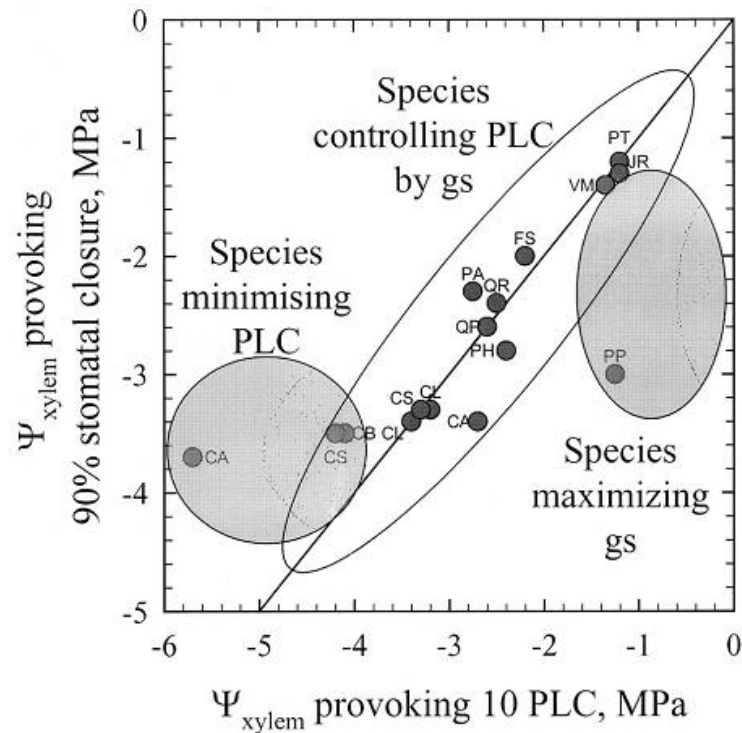
Observation  
de la  
cavitation  
chez la vigne  
grâce à la  
RMN

# cavitation



- contrôle stomatique de l'embolie ?
- résistance à la sécheresse ?

Cochard et al 2000



**Figure 18.** Hydraulic architecture of tree and drought. Three main groups can be distinguished. In the first, most important, trees control extension of embolism by stomatal closure. In the second, trees favour a large stomatal conductance  $g_s$ ; in the last they seem to close their stomata before a significant degree of embolism can occur. (from Cochard, unpublished collected results); PT = *Populus trichocarpa*, [21]; JR = *Juglans regia*, (Cochard and Améglio, unpublished); VM = *Vaccinium corymbosum*, [6]; FS = *Fagus sylvatica*, [24]; PP = *Prunus persica*, [4]; PH = *Pinus halepensis*, (Froux and Huc, unpublished); QR = *Quercus robur*; QP = *Quercus petraea*, [20]; PA = *Picea abies*, [69]; CL = *Cedrus libani*, (Ladjal and Huc, unpublished); CA = *Cedrus atlantica*, (Froux and Huc, unpublished); CS = *Cupressus sempervirens*, (Froux and Huc, unpublished); CB = *Cedrus brevifolia*, (Ladjal and Huc, unpublished); CA = *Cupressus arizonica*, (Froux and Huc, unpublished).

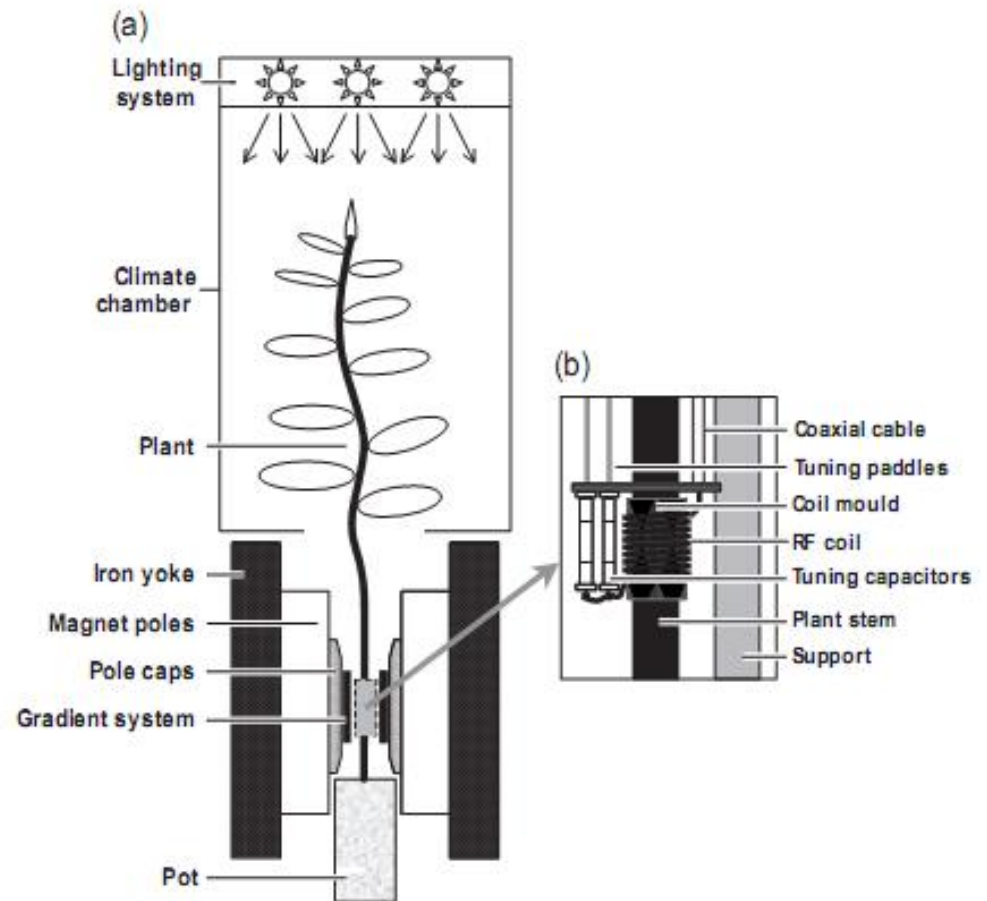
Cruiziat, Cochard, Améglio, 2002

# Circulation phloémienne



Photo S Carré

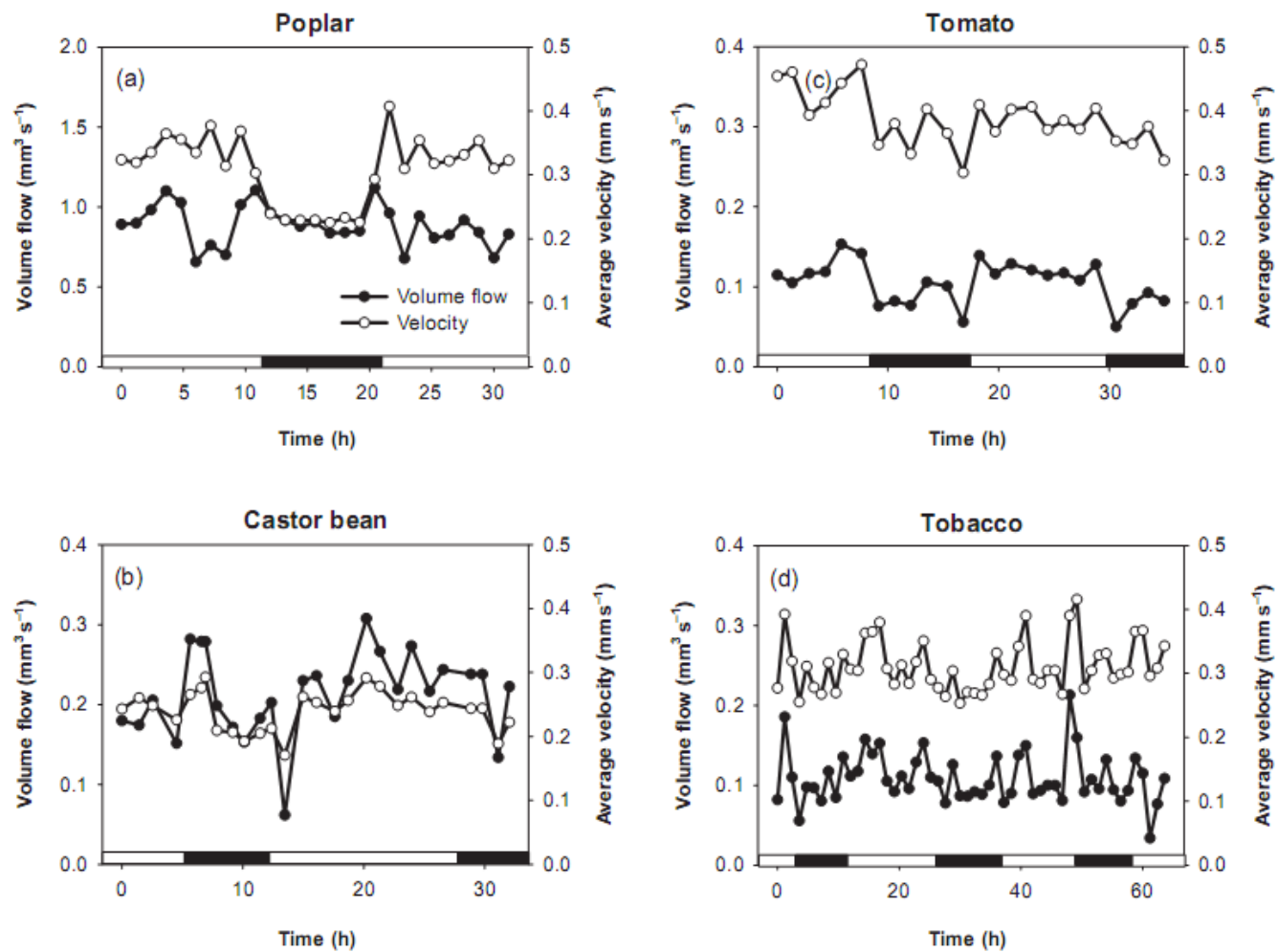
# Voir les flux:



**Figure 1.** (a) Schematic overview of the nuclear magnetic resonance imaging set-up. (b) Enlarged view of the radio frequency (RF) coil assembly, which was mounted around the stem and fixed to a support before the plant was placed in the imager. The open build of the electromagnet and gradient set provides easy access for potted plants up to a size of 2 m.

C. W. Windt et al.

Plant, Cell and Environment, 29, 1715-1729



**Figure 6.** The volume flow and average linear velocity of phloem water in poplar (a), castor bean (b), tomato (c) and tobacco (d), measured over the course of 2 to 4 d. Black and white bars indicate day and night. Closed symbols: volume flow; open symbols: average linear velocity.



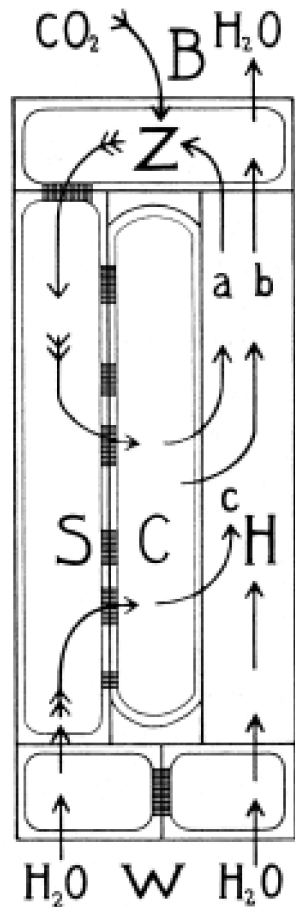


Fig. 12. Saftströmungen im Kormophyten. B Blattparenchym, S Siebröhren, C Kambium, H Holzbahn (Hydrom), W Wurzelrinde (Endodermis), Z Zucker, a Lösungswasser, b Transpirationswasser, c Blutungswasser. Die ungefederten Pfeile geben die Strömungen des Wassers an, die einfach gefiederten die der CO<sub>2</sub>, die doppelt gefiederten die der Zuckerlösung. Die inneren Konturen der Zellen B, S, C und W bedeuten den Plasmaschlauch, die Plasmaverbindungen zwischen den Zellen sind durch Strichelung angedeutet.

## Münch 1930: les flux dans cormophyte

H: hydrome (xylème)

C: Cambium

S: tube criblé

W: endoderme

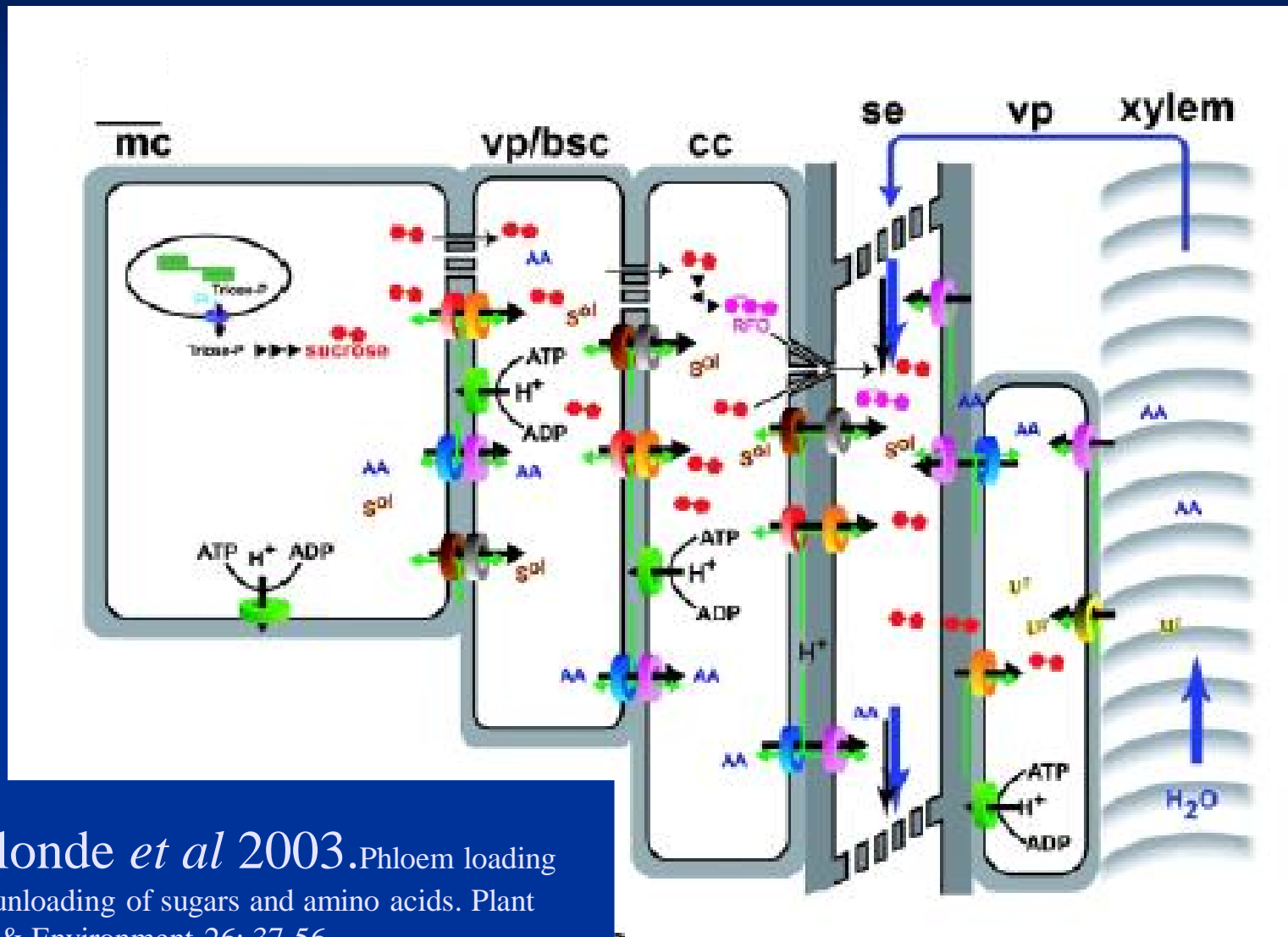
Z: sucres solubles

B: Parenchyme foliaire

*b: Transpiration*

*a: transport phloémien*

*c: Guttation*



Lalonde *et al* 2003. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant Cell & Environment* 26: 37-56

Xylem/Mesophylle  
Resistance élevée

potentiel hydrique: -1.0  
pression osmotique = 1.20  
turgescence= 0.2

Feuilles

potentiel hydrique: -0.95  
pression osmotique = 1.35  
turgescence= 0.4

Assimilation  
CO<sub>2</sub>

potentiel hydrique: -0.4  
pression osmotique = 0.1  
turgescence= -0.3

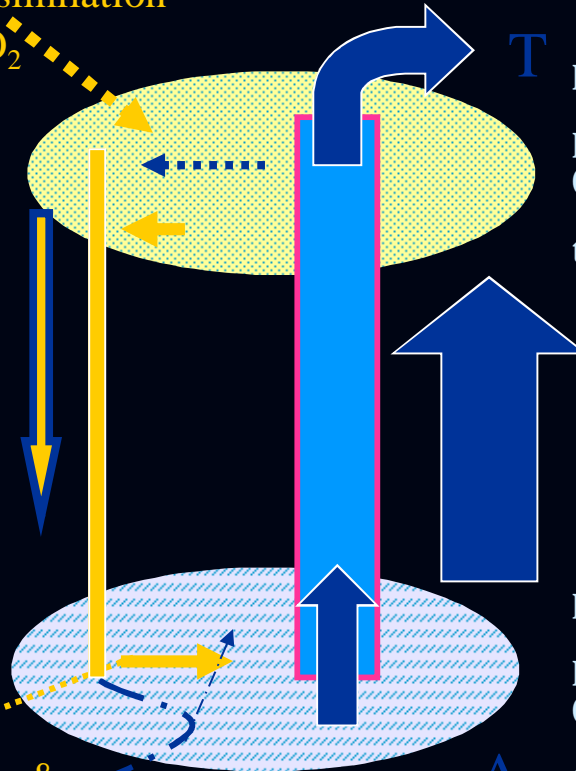
potentiel hydrique: -0.2  
pression osmotique = 0.3  
turgescence= 0.1

Respiration &  
croissance

potentiel hydrique: -0.2  
pression osmotique = 0.1  
turgescence= -0.1

potentiel hydrique= 0.0  
pression osmotique = 0.5  
turgescence= 0.5

Racines



Xylem/Mesophylle  
Resistance faible

potentiel hydrique: -0.65  
pression osmotique = 0.55  
turgescence= 0.5

Feuilles

potentiel hydrique: -0.6  
pression osmotique = 1.10  
turgescence= 0.5

Assimilation  
CO<sub>2</sub>

T  
Pot. hydrique: -0.55  
Pres. osmotique = 0.1  
turgescence= -0.45

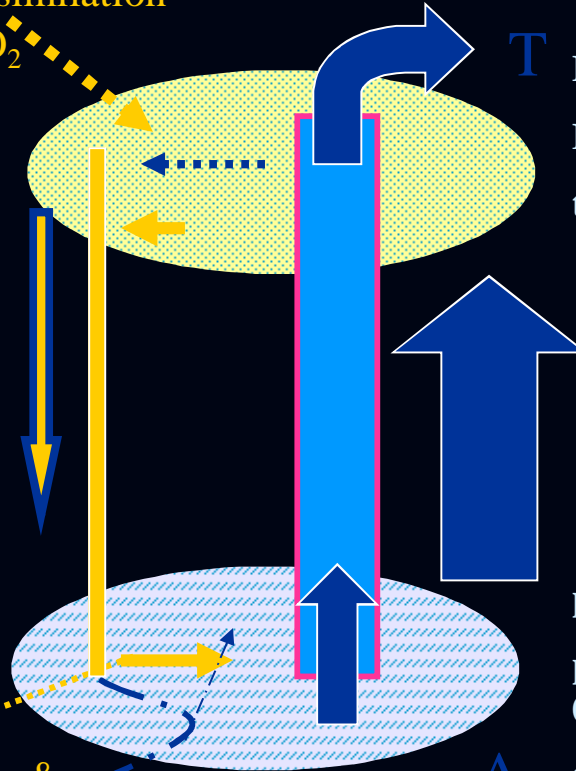
potentiel hydrique: -0.2  
pression osmotique = 0.3  
turgescence= 0.1

Respiration &  
croissance

A  
potentiel hydrique: -0.2  
pression osmotique = 0.1  
turgescence= -0.1

potentiel hydrique= -0.15  
pression osmotique = 0.65  
turgescence= 0.5

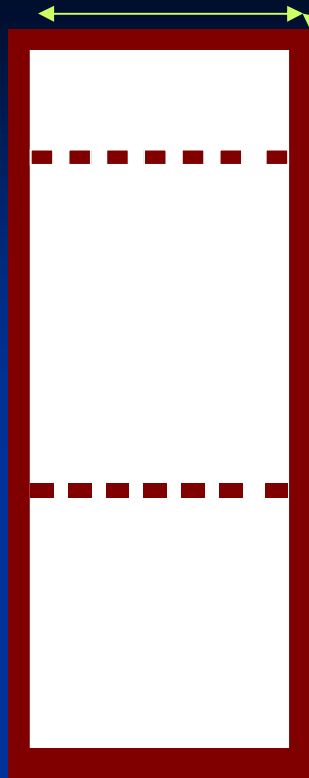
Racines



## Exemple d'intégration: calcul de coefficients d'échanges de carbone à partir de données anatomiques et de la loi de Poiseuille

- Dans un modèle de croissance, l'entrée de carbone par les feuilles est simulée par bilan photosynthèse respiration.
- Une concentration en carbone ( $\text{g g}^{-1}$  de matière sèche) est calculée.
- Concentration convertie en  $\text{g.L}^{-1}$
- La théorie de Münch est appliquée

# dimensions



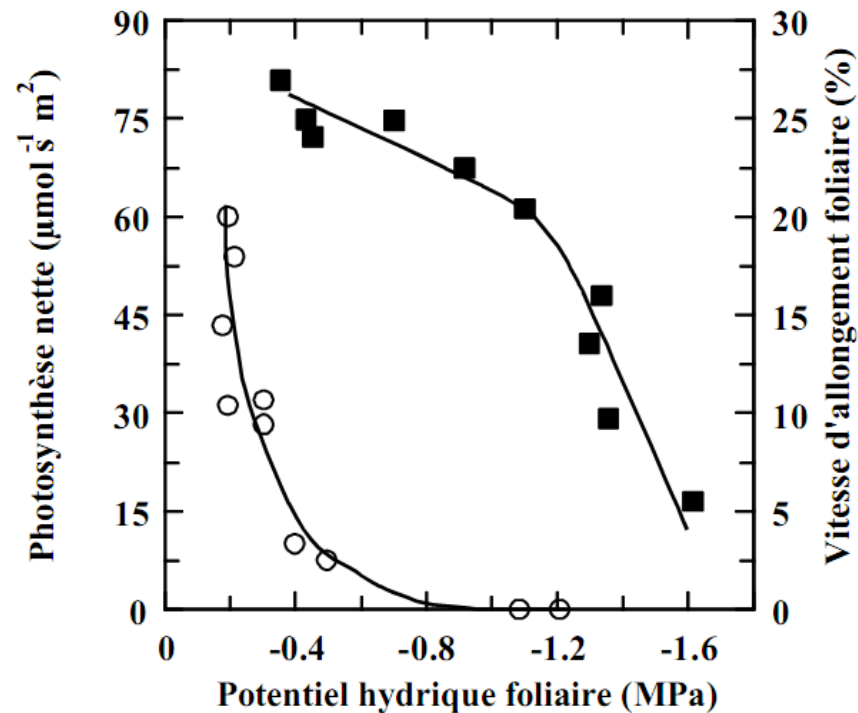
- $N_p$  nombre de tubes par  $m^2$  de culture
- $N_t$  nombre de tubes entre source et puits (feuilles et racines)
- $N_p$  nombre de pores par crible
- Si  $l_t$  et  $a_t$  sont les longueur et diamètres des tubes et des pores,
- Si  $f_1$  et  $f_2$  sont les ratio entre les longueur d'un élément et la longueur d'un pore, le rayon d'un pore au rayon d'un vaisseau,

$$J_V = \frac{N_p \pi a_t^4}{(8\eta N_t l_t) \left[ 1 + \frac{f_1}{n_p f_2^4} \right]}$$

SHEEHY J.E., MITCHELL P.L., DURAND J.L., GASTAL E., WOODWARD F.I., 1995. Calculation of translocation coefficients from phloem anatomy for uses in crop models. Ann. Bot., 76, 263-269

# Flux de croissance

# L'expansion des organes en volume est le processus le plus sensible au déficit hydrique

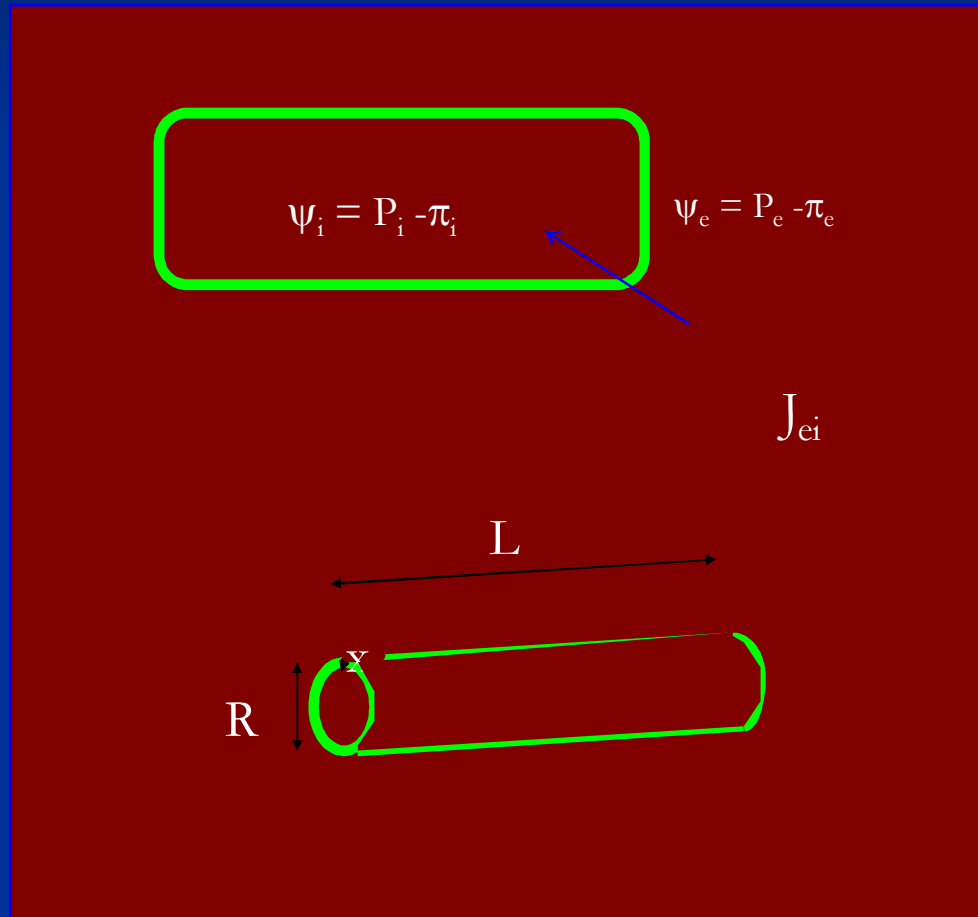


**Figure 1**

Relation entre la vitesse d'allongement foliaire ( $\circ$ ), la photosynthèse nette ( $\blacksquare$ ) et le potentiel hydrique foliaire chez le maïs (d'après Boyer, 1970).



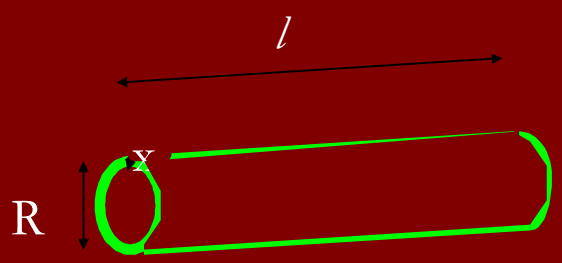
# A l'échelle de la cellule ou du tissu



$$J_{EI} = L_P S_l (\psi_E - \psi_I)$$
$$\frac{dV}{V dt} = m P_p$$

Lockhart JA, 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J Theor Biol.* 8(2):264-75.

$$\psi_i = P_i - \pi_i \quad \psi_e = P_e - \pi_e$$



$J_{ei}$

$$\begin{cases} J_{EI} = \frac{dV}{dt} = L_p S_l (\psi_E - \psi_I) \\ \frac{dV}{V dt} = m P_p \end{cases}$$

$$\psi_E - \psi_I = (P_E - P_I) - (\pi_E - \pi_I) = -P_I - \Delta\pi$$

$$P_p = P_I \frac{\pi R^2}{2\pi R x} = P_I \frac{R}{2x}$$

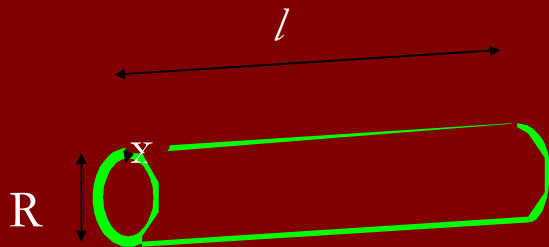
$$\begin{aligned} V &= \pi R^2 l \Rightarrow dV = \pi R^2 dl \\ \frac{dV}{V} &= \frac{dl}{l} \end{aligned}$$

$$\begin{cases} \pi R^2 \frac{dl}{dt} = L_p 2\pi R l (-P_I + \Delta\pi) \\ \frac{dl}{l dt} = m P_I \frac{R}{2x} \Leftrightarrow P_I = \frac{2x}{mR} \frac{dl}{l dt} \end{cases}$$

$$\psi_i = P_i - \pi_i$$

$$\psi_e = P_e - \pi_e$$

$J_{ei}$

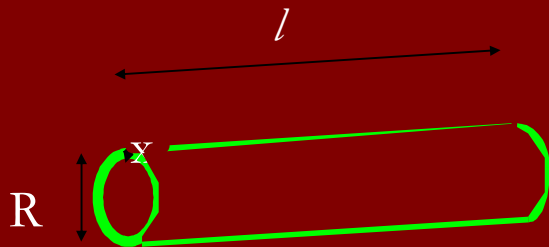


$$\begin{cases} \frac{dl}{ldt} = \frac{2L_P}{R} (-P_I + \Delta\pi) \\ \frac{dl}{ldt} = mP_I \frac{R}{2x} \Leftrightarrow P_I = \frac{2x}{mR} \frac{dl}{ldt} \end{cases}$$

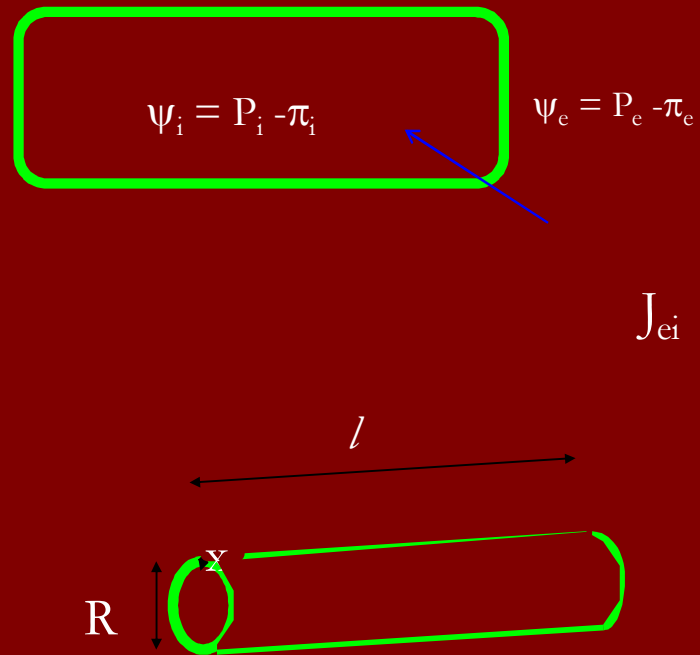
$$\psi_i = P_i - \pi_i$$

$$\psi_e = P_e - \pi_e$$

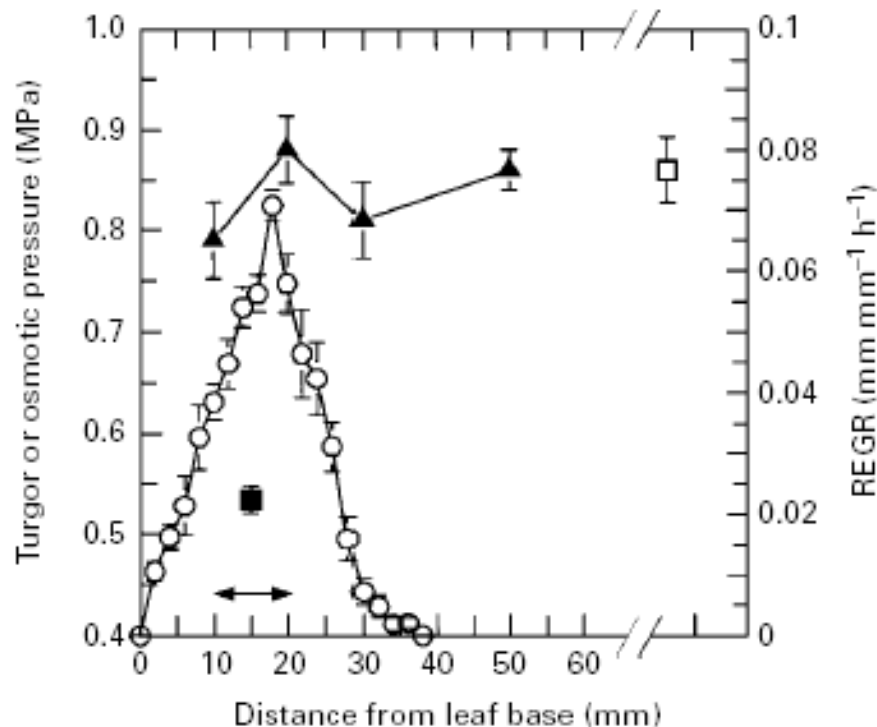
$J_{ei}$



$$\left\{ \frac{dl}{ldt} = \frac{2L_p}{R} \left( -\frac{2x}{mR} \frac{dl}{ldt} + \Delta\pi \right) \right.$$



$$\frac{dl}{l dt} = \frac{2mRL_p}{mR^2 + 4L_p x} \Delta \pi$$



**Fig. 1.** Cell turgor pressure (filled squares;  $n = 14$  cells from 7 tillers), cell osmotic pressure (filled triangles;  $n = 9$  cells from 3 tillers), relative elemental growth rate (REGR) in the growth zone of tall fescue leaves as a function of the distance from the leaf base (open circles;  $n = 11$  tillers) and cell turgor pressure of lamina of mature leaves (open squares;  $n = 17$  cells from 8 leaves). Cell turgor pressure was measured in the segment in the growth zone indicated (arrow). Data are means  $\pm$  SE (represented by vertical bars, except when smaller than the symbol). Each type of measurement was obtained from the same experiment but from different batches of plants.

Martre *et al.* 1999. Measurement of a growth-induced potential hydrique gradient in tall fescue leaves. *New Phytologist*. 142: 435-439.

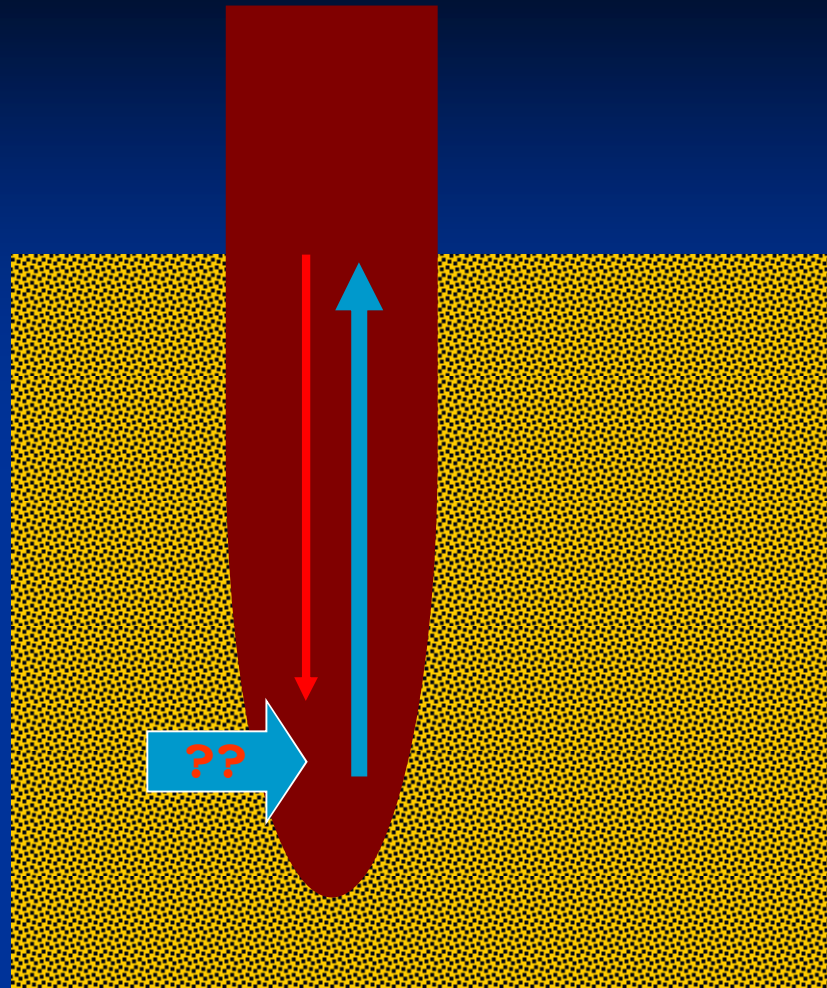
Il y a une différence de potentiel de 0.3 MPa entre le xylème et les autres cellules en croissance

Le protoxyleme est fonctionnel dans les zones de croissance

La pression ( $P_I$ ) des cellules en croissance est d'environ 0.5 +/- 0.1 MPa

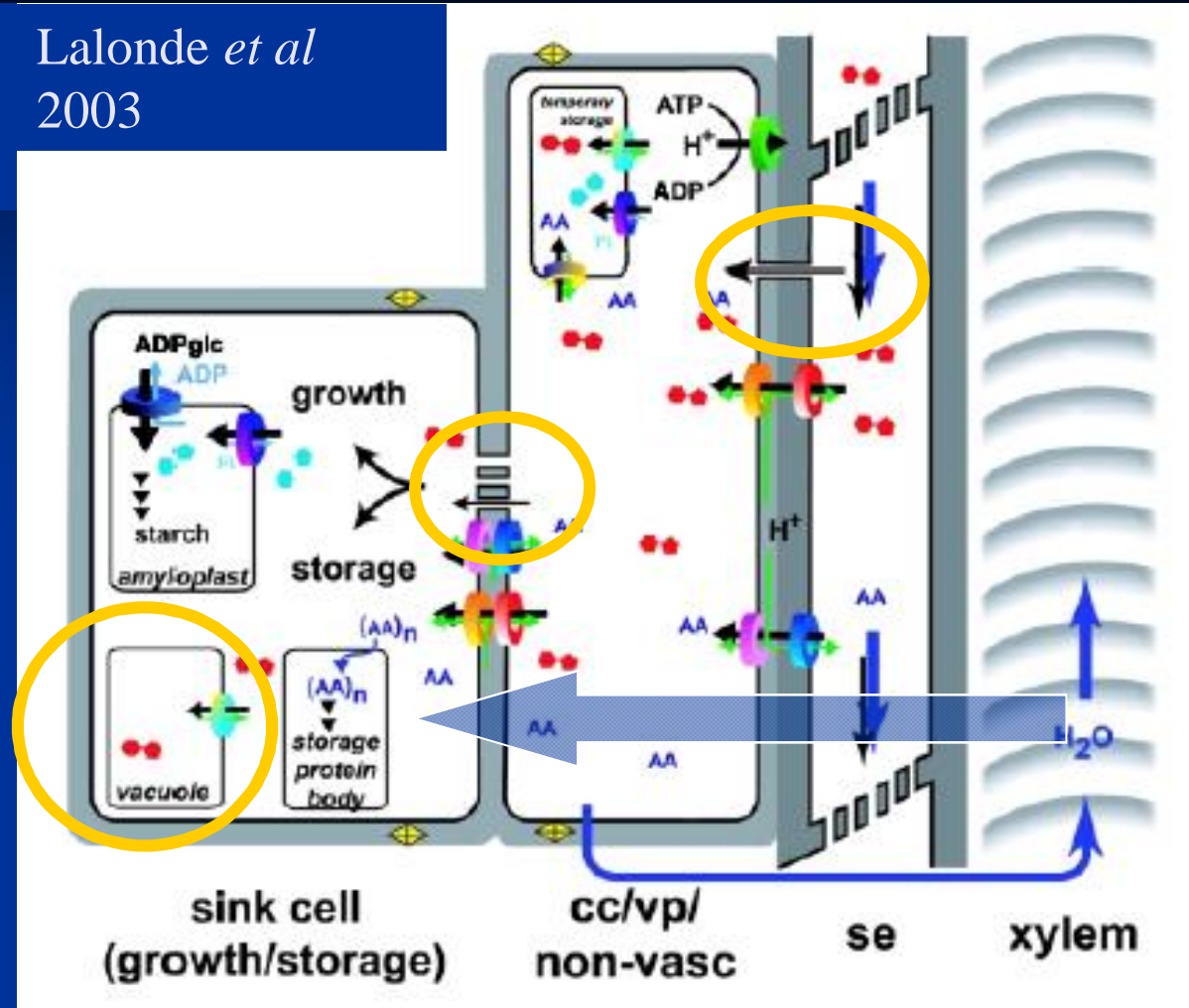


Mais le xylème est-il la source de l'eau ?



- L'eau de la croissance des racines vient probablement du phloème, ou en tout cas de la plante, en général...

Lalonde *et al*  
2003



ÉLe déchargement symplastique a été décrit dans les zc végétatives

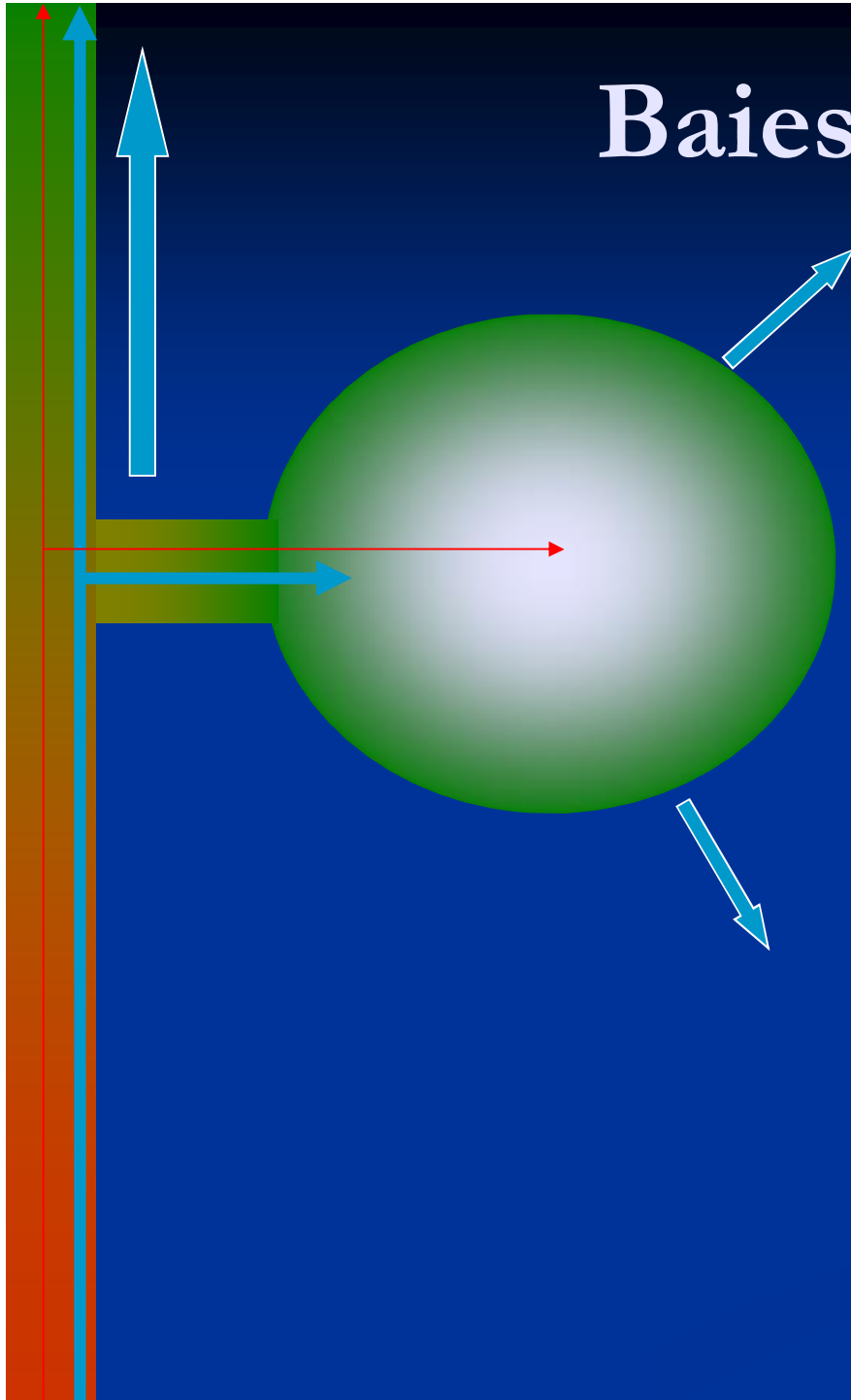
Él y a une similarité entre la teneur en saccharose de la sève phloémienne et le calcul de la concentration de la solution déposée dans les zc des feuilles en croissance



Le Phloème serait-il la source ?



# Baies et fruits



Phase 1: pression osmotique croit, 1 MPa, 35 % de la matière sèche, 50 % du volume, auxèse ET mère. 80 % par le xylème. Transpiration relativement élevée de la baie. Aucun rôle direct dans la croissance.: la transpiration n'attire pas l'eau ailleurs qu'aux sites d'évaporation !

Phase 2: pression osmotique de 3-4 MPa, faible transpiration, croissance très rapide. 100 % du phloème. Très faible transpiration des baies. (10 à 50 x moins que les feuilles)

*Cf Travaux de Nathalie Ollat. INRA. Bordeaux*

# Conclusion

- Moteur et solvant, l'eau est partout nécessaire dans les tissus vivants.
- Seule l'irrigation complète par un réseau de xylème permet leur alimentation en eau dans les plantes supérieures.
- L'eau est aussi le vecteur du système de transport d'énergie de la plante.
- La plante a peu de moyens de se prémunir durablement contre le manque d'eau sans réduire fortement ses capacités de croissance.