

N° d'ordre : 3339

THÈSE

Présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX I

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES PHYSIQUES ET DE L'INGÉNIEUR

par **Nadia BARIJ**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : **SCIENCES DU BOIS**

Caractéristiques anatomiques, hydrauliques et mécaniques
de *Quercus suber* L. et *Quercus pubescens* Willd.
en climat méditerranéen

Soutenue le : 15 décembre 2006

Après avis de :

MM.	J. ČERMAK, Professeur	Rapporteurs
	B. CHARRIER, Maître de conférence, HDR	

Devant la commission d'examen formée de :

MM.	P. MORLIER, Professeur	Président
	B. CHARRIER, Maître de conférence, HDR	Rapporteur
	C. PLOMION, Directeur de recherche	Examineurs
	S. DELZON, Maître de conférence	
	A. STOKES, Directeur de recherche	

*A ma mère,
elle qui a tant fait pour que moi et mes sœurs, Bouchera, Fatima Zahra, Latifa et Kawtar,
puissions réaliser nos rêves*

Remerciements

Une thèse, c'est une personne et toutes celles qui l'accompagnent au cours de cette aventure. J'ai toujours rencontré des gens qui ont pris le temps de m'aider et je leur en suis très reconnaissante.

Je tiens tout d'abord à remercier Alexia Stokes, qui a encadré cette thèse. Je la remercie profondément pour sa disponibilité et ses conseils qui m'ont beaucoup aidé dans ma vie professionnelle et privée.

Un gros merci également à Jan Čermak, Thom Bogaard, Isabelle Ferreira, Andrea Pitacco,... pour leur aide. Je ne peux citer tout le monde, que les oubliés ne m'en veuille pas.

Merci à Jan Čermak et Bertrand Charrier pour avoir accepté d'être rapporteurs de mon travail.

Merci à Pierre Morlier et Christophe Plomion pour avoir accepté, à la dernière minute, de faire partie du jury.

Merci à tous ceux qui font la vie du laboratoire LRBB, qui ont maintenu ma motivation et m'ont soutenue dans les moments le plus difficiles : Françoise Rodriguez, Françoise Hugo, Pierrette Wyss, Thierry Fourcaud et Patrick Castera. Merci également à tous les techniciens du laboratoire.

Un grand merci à Carole Puche pour nous avoir préparé le thé de 10h00 pendant toutes ces années et pour la chaleur de son amitié.

Merci bien sûr à tous mes collègues dont certains sont devenus des amis : Joseph (Jo) et Vincent qui m'ont bien embêté tout au long de cette thèse, Marie qui a toujours été là quand j'avais besoin d'elle, Redjayisse (Regis), Haïfa, Maodo (mal au dos), Rafik Bouadjel, Christophe Lespine (Ismail) et tous ceux qui m'ont accompagné durant toutes ces années. Une mention particulière à Philippe Woessner, qui m'a beaucoup aidé et dont le soutien ne m'a jamais fait défaut.

Merci enfin à toute ma famille pour leur inestimable et indéfectible soutien, en particulier à mon père, ma mère et mes sœurs. Merci à mon oncle Bilal et à sa famille qui m'ont accueillis chez eux et soutenu pendant toutes mes études. Merci à Yasmine qui fût ma source d'énergie et de joie.

Merci enfin à toi, Guillaume (Khaled), qui a toujours été là.

Table des matières

Chapitre I Introduction	17
Chapitre II Matériels et méthodes	29
II.1 - Sites expérimentaux.....	31
<i>II.1.1 - Site de Rio Frio, Portugal.....</i>	<i>31</i>
a) Disposition.....	31
b) Description du sol.....	32
<i>II.1.2 - Site de Trivento, Italie.....</i>	<i>35</i>
a) Disposition.....	35
b) Description du sol.....	36
c) Climat.....	36
<i>II.1.3 - Quercus suber L.....</i>	<i>39</i>
a) Distribution géographique et écologie du <i>Q. suber</i>	39
b) Connaissance de l'importance du rôle du <i>Q. suber</i> dans la région méditerranéenne.....	41
c) Anatomie du <i>Q. suber</i>	41
<i>II.1.4 - Quercus pubescens willd.....</i>	<i>45</i>
a) Distribution géographique et écologie du <i>Q. pubescens</i>	45
b) Anatomie du <i>Q. pubescens</i>	45
II.2 - Mesure de la teneur en eau du sol du site Trivento.....	46
<i>II.2.1 - Modèle hydraulique du sol par Hydrus 2D.....</i>	<i>46</i>
<i>II.2.2 - Définition de la teneur en eau volumétrique du sol.....</i>	<i>47</i>
<i>II.2.3 - Principe des sondes ThetaProbe.....</i>	<i>47</i>
<i>II.2.4 - Principe des sondes TDR.....</i>	<i>47</i>
II.3 - Procédures d'échantillonnage.....	49
<i>II.3.1 - Détermination des caractéristiques biométriques.....</i>	<i>49</i>
<i>II.3.2 - Mesure du flux de sève.....</i>	<i>50</i>
a) Méthode Trunk Heat balance (THB).....	50
b) Mise en place des capteurs.....	51
<i>II.3.3 - Prélèvement des échantillons.....</i>	<i>55</i>
II.4 - Mesure des propriétés macroscopiques.....	56
<i>II.4.1 - Propriétés du bois.....</i>	<i>56</i>
a) Mesure de la teneur en eau du bois.....	56
b) Mesure de la résistance à la compression.....	57
c) Calcul de la masse volumique du bois.....	59
<i>II.4.2 - Calcul de la distribution verticale des feuilles chez le <i>Q. suber</i>.....</i>	<i>59</i>
<i>II.4.3 - Calcul de l'indice de la surface foliaire (LAI).....</i>	<i>61</i>
II.5 - Mesures anatomiques.....	62
<i>II.5.1 - Préparation des coupes anatomiques.....</i>	<i>62</i>
a) Microtome.....	62
b) Coupes transversales.....	63
c) Coloration des coupes.....	63
d) Observation au microscope et prise des photos.....	63
<i>II.5.2 - Analyse des coupes anatomiques.....</i>	<i>65</i>

II.6 - Calcul de la conductivité hydraulique théorique	66
II.7 - Analyse statistique.....	67
a) Site de Rio Frio (Portugal)	67
b) Site de Trivento (Italie)	67
II.8 - Schéma général récapitulant la procédure globale d'échantillonnage	68
Chapitre III Résultats	71
III.1 - Etude macroscopique de <i>Q. suber</i> et <i>Q. pubescens</i>	73
III.1.1 - Teneur en eau du sol (site Trivento).....	73
III.1.2 - Caractéristiques biométriques (Sites Trivento et Rio Frio).....	75
a) Relation entre le diamètre du tronc à 1,30 m et la hauteur de l'arbre	78
b) Relation entre le diamètre du tronc DBH et le rayon du houppier	79
III.1.3 - Surface foliaire (site Rio Frio)	82
a) Distribution verticale des feuilles chez <i>Q. suber</i>	82
b) Relations allométriques (site Rio Frio)	82
c) Détermination de l'indice de surface foliaire	87
III.1.4 - Flux de sève (site Trivento)	88
a) Relation entre le diamètre du tronc et la densité de flux de sève	88
b) Mesure de la densité de flux de sève de deux cotés opposés du tronc	88
c) Influence des facteurs climatiques sur la distribution du flux de sève.....	91
d) Relation entre indice de surface foliaire et densité de flux de sève.....	92
III.1.5 - Teneur en eau du bois (<i>Wc</i>)	93
a) Variation de la teneur en eau du bois du <i>Q. suber</i> et <i>Q. pubescens</i> en fonction du rayon du xylème.....	93
b) Variation de la teneur en eau du bois (<i>Wc</i>) du <i>Q. pubescens</i> en fonction de la teneur en eau du sol.....	95
c) Variation de la teneur en eau du bois (<i>Wc</i>) du <i>Q. pubescens</i> en fonction de l'altitude	95
III.1.6 - Densité du bois (<i>Dw</i>)	97
a) Variation de la densité du bois (<i>Dw</i>) du <i>Q. pubescens</i> en fonction du rayon du xylème	97
b) Variation de la densité du bois (<i>Dw</i>) du <i>Q. pubescens</i> en fonction de la teneur en eau du sol.....	97
c) Variation de la densité du bois (<i>Dw</i>) du <i>Q. pubescens</i> en fonction de l'altitude ...	97
III.1.7 - Résistance à la compression (δ) du bois du <i>Q. pubescens</i>	99
a) Relation entre la résistance en compression (δ) du bois et le rayon du xylème	99
b) Relation entre la résistance en compression du bois et la teneur en eau du sol ..	100
c) Relation entre la résistance en compression du bois du <i>Q. pubescens</i> et l'altitude	100
d) Relation entre la densité du bois et la résistance en compression du bois	100
III.2 - Etude microscopique.....	102
III.2.1 - Comparaison anatomique entre le <i>Q. suber</i> et le <i>Q. pubescens</i>.....	102
III.2.2 - Variation intra et inter arbre	103
III.2.3 - Etude anatomique des deux <i>Quercus</i>	104
a) Variation du diamètre des vaisseaux en fonction du rayon du xylème.....	104
b) Variation du diamètre des vaisseaux en fonction de la teneur en eau du sol	104

c) Variation de la surface de lumen (<i>Alum</i>) en fonction du rayon du xylème (site Rio Frio).....	106
d) Variation de la surface de lumen en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento).....	106
III.2.4 - Conductivité hydraulique théorique (<i>Lth</i>).....	108
a) Variation de la conductivité hydraulique théorique en fonction du rayon du xylème (site Rio Frio).....	108
b) Variation de la conductivité hydraulique théorique en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento).....	108
c) Relation entre la conductivité hydraulique théorique et l'altitude	109
III.3 - Influence de l'anatomie sur les propriétés macroscopiques	111
a) Relation entre la densité du bois et la surface du lumen (Site Trivento)	111
b) Relation entre la résistance en compression du bois et la surface de lumen.....	111
Chapitre IV Discussion, conclusions et perspectives	115
IV.1 - Discussion.....	117
IV.2 - Conclusions et perspectives.....	125
Références Bibliographiques	129
Annexes.....	149
Annexe A Loi de Hagen-Poiseuille.....	151
Annexe B Différentes méthodes thermiques de mesure du flux de sève.....	153
<i>B.1 - Méthode de déformation du champ de température (Nadezhdina and Čermák 1998).....</i>	<i>154</i>
<i>B.2 - Méthode de dissipation thermique (Granier, 1985).....</i>	<i>155</i>
Annexe C Facteurs influençant la monté de sève	157
C.1 - Facteurs physiologiques.....	157
C.1.1 - A l'échelle de la feuille : Les stomates	157
C.1.2 - A l'échelle de l'arbre	157
C.2 - Facteurs Climatiques	158
C.2.1 - La lumière	158
C.2.2 - La température	158
C.2.3 - Influence du vent.....	159
C.3 - Influence de la disponibilité en eau	159
C.3.1 - L'eau atmosphérique.....	159
C.3.2 - L'eau édaphique.....	160
C.3.3 - Cycle diurne de la transpiration	160
Annexe D Facteurs influençant la mesure du flux de sève dans le tronc.....	161
<i>D.1 - Non parallélisme des capteurs dans le bois.....</i>	<i>161</i>
<i>D.2 - Influence de la profondeur du bois d'aubier.....</i>	<i>161</i>
<i>D.3 - Influence de la teneur en eau</i>	<i>162</i>

<i>D.4 - Influence du gradient de température.....</i>	<i>162</i>
<i>D.5 - Influence de l'alimentation des capteurs</i>	<i>163</i>
Annexe E Différentes méthodes de mesure de la distribution	
verticale des feuilles.....	165
<i>E.1 - Méthode "Cloud "(Čermák, 1990).....</i>	<i>165</i>
<i>E.2 - Modèle géométrique.....</i>	<i>166</i>
Publications	169
Barij <i>et al.</i> 2006 Trees-Structure and Function	
Barij <i>et al.</i> 2007 Tree Physiology 27: 765-774	

Chapitre I
Introduction

Si les prévisions concernant le changement climatique sont correctes, le risque d'événement météorologique extrême, tels que la sécheresse, la tempête ou le froid, devrait augmenter dans l'avenir (Maracchi *et al.*, 2005). Pour cette raison, il est nécessaire de mieux comprendre l'écophysiologie de l'arbre soumis à des conditions parfois extrêmes et qui peuvent également être accentués par le milieu local dans lequel pousse l'arbre. En particulier, des zones plus fragiles comme le pourtour méditerranéen (Le Coz, 1990) risquent d'être les plus affectées par les changements climatiques. Le climat méditerranéen peut être caractérisé par les trois paramètres suivants : températures clémentes, présence d'une saison estivale sèche plus ou moins longue mais bien marquée et un volume annuel de précipitations faible et extrêmement variable (Cherubini *et al.*, 2003). Ces dernières années, la zone méditerranéenne a connu des sécheresses chroniques, particulièrement durant les étés 2003 et 2004. Les périodes de sécheresse deviennent de plus en plus fréquentes et persistantes (Maracchi *et al.*, 2005). Étés secs et variabilité interannuelle de précipitations sont deux facteurs défavorables pour la croissance des arbres (Mitrakos, 1980 ; Font Tullot, 1988) qui sont fréquemment soumis à des stress hydriques (Di Castri, 1981; Damesin et Rambel, 1995). Des espèces tel que le *Quercus suber* L qui est économiquement important, et le *Quercus pubescens* Willd qui est utilisé pour fixer le sol contre les problèmes d'érosion et de mouvement du sol en pente, ont besoin d'être plus étudiées afin de mieux comprendre leur réponse physiologique aux changements climatiques dans leur milieu immédiat.

L'influence de la topographie et de l'environnement local sur la croissance, la structure et la morphologie de l'arbre est peu étudiée. Dans les modèles d'écophysiologie et de croissance des peuplements forestiers, l'arbre est souvent considéré comme un objet homogène (Badel and Perré, 2002). Toutefois, l'hétérogénéités du sol, de la lumière, la température et l'humidité de l'air autour de l'arbre peut influencer fortement le flux de sève, la structure interne du tronc, l'asymétrie du houppier, l'architecture racinaire... Plus d'information sur ce sujet est donc indispensable afin d'inclure des variations de structure et de physiologie de l'arbre dans les modèles d'écophysiologie et de foresterie.

Les interactions entre l'arbre et son environnement local peuvent être observée à trois niveaux dans l'arbre : au niveau du houppier, du tronc et des racines. La forme du houppier ainsi que la structure et la distribution des feuilles sont influencées par la disposition sociale de l'arbre par rapport à ses voisins (Hallé *et al.*, 1978) et par la compétition entre les arbres :

on distingue des arbres dominants, gros et grands, et des arbres dominés, petits en diamètre et en hauteur (Floret *et al.*, 1990; Nepveu, 1994). L'exposition aux radiations solaires a également un impact fort sur l'architecture du houppier (Kellomäki *et al.*, 1985). Dans les forêts, les houppiers sont soumis à un gradient vertical de lumière interceptée. La partie supérieure de la canopée reçoit une lumière directe tandis que la partie inférieure ne reçoit qu'une lumière diffuse. Ce gradient vertical induit des différences structurelles et fonctionnelles entre les feuilles hautes ensoleillées et les feuilles basses à l'ombre (Hinckley *et al.*, 1978 ; Barnes *et al.*, 1998). Parmi ces différences, on note la surface et le nombre des feuilles qui varient dans la direction radiale et verticale du houppier (Čermák, 1998). Le taux de transpiration des feuilles figure également au nombre de ces différences (Hollinger, 1992 ; Green, 1993 ; Yang and Tyree, 1993 ; Alvino *et al.*, 1994 ; Sala and Tenhunen, 1996). Outre ce gradient vertical, le houppier est soumis à un gradient d'ensoleillement horizontal. Dans l'hémisphère nord, le côté sud de l'arbre reçoit un ensoleillement plus important que le côté nord. Cette différence d'exposition peut influencer la forme du houppier ainsi que la structure et la distribution des feuilles. Stokes *et al.* (1995) montrent chez *Picea sitchensis* Bong que l'irrégularité de l'ensoleillement entraîne une croissance asymétrique des branches et des racines. Muth et Bazzaz (2002a) ont trouvé, chez *Betula papyrifera* Marsh, un nombre plus élevé de feuilles du côté du houppier ayant été le plus fortement exposé aux radiations photosynthétiques actives (PAR). L'indice de surface foliaire permet de caractériser l'interception du rayonnement solaire mais également la respiration, la photosynthèse ou encore l'interception des précipitations. Ainsi, plus l'indice de surface foliaire est élevé, plus la consommation en eau de l'arbre est élevée, ce qui, d'après Granier *et al.* (1999) et Breda (1999), influence directement le flux de sève dans le tronc dans des conditions normales. Il en résulte que ces gradients d'ensoleillement du houppier, induisant des différences de conductance hydraulique des feuilles (Hollinger, 1992; Sala et Tenhunen, 1996; Hinckley *et al.*, 1978), sont à l'origine de différences de flux de sève dans le tronc en fonction de la direction cardinale (Infante *et al.*, 2001). A l'instar de la surface des feuilles et de leurs positionnements, la durée de vie des feuilles intervient dans ces interactions entre l'arbre et le milieu local. Chez les espèces méditerranéennes, la durée de vie des feuilles joue un rôle important dans la réaction à différents stress tels que le gel et la sécheresse. Les espèces à feuilles caduques sont plus sensibles au froid et au gel que les espèces à feuilles persistantes (Sakai *et al.*, 1981; Adams *et al.*, 1995; Cavender-Bares *et al.*, 1999). Cavender-Bares *et al.* (2005) ont mis en évidence une relation entre la durée de vie des feuilles, les propriétés anatomiques du xylème et les caractéristiques hydrauliques. Leur travail porte sur des chênes

à feuilles caduques (*Quercus faginea* Lam, *Q. afares* Pomel) et d'autres à feuilles persistantes (*Q. ilex* L, *Q. suber* L). Une meilleure adaptation aux changements de température a été observée chez les espèces à feuilles persistantes comme le *Q. suber*.

Les relations entre l'arbre et son microenvironnement local peuvent être mises en évidence non seulement au travers de la morphologie externe, comme la structure du houppier, mais également interne de la plante, dans le tronc. Les conditions climatiques telles que la disponibilité de l'eau, la température et la luminosité interviennent à la fois sur la durée du fonctionnement cambial et sur les dimensions des cellules phloémiennes ou xylémiennes. Tout d'abord, l'eau a un rôle moteur dans l'activité cambiale et la morphogénèse (Kramer, 1964; Aussenac, 1993). Des changements dans le diamètre moyen des vaisseaux en fonction de la disponibilité en eau ont été observés, en particulier chez les espèces à pores diffus (Baas *et al.*, 1983; Baas and Schweingruber, 1993; Zhang *et al.*, 1992; Woodcock and Ignas, 1994). La taille des cernes est également influencée par la disponibilité en eau : les arbres qui ont un accès suffisant à l'eau produisent des cernes plus larges et une quantité plus importante de bois initial (Figure I-1). Chez *Picea abies* L, une sécheresse de 18 jours entraîne une diminution de la croissance des cellules du xylème. Il est même possible d'observer un arrêt de la croissance au delà de 30 jours de sécheresse (Dünisch and Bauch, 1994). Enfin, la densité maximale du bois final est également influencée par le régime hydrique de l'arbre (Bazerque-Huber, 1974). Ensuite, en zone tempérée, c'est la variation de la température qui explique la périodicité de la croissance en influençant le processus métabolique dans les cellules (Charles-Edwards, 1981). Elle améliore l'efficacité des enzymes jusqu'à une température limite au delà de laquelle les enzymes se dénaturent. Cette dénaturation est accompagnée par une diminution de la croissance et de la production de bois. Enfin, Larson (1964) explique que la durée d'ensoleillement joue sur le développement du houppier et donc sur la production d'hormones. De nombreuses publications traitent du lien entre la photopériode et le diamètre des cellules (Van Buijtenen, 1958 ; Cantiani *et al.*, 1994) ou l'épaisseur de leur paroi (Keller, 1978).

La disponibilité de l'eau, la température et la lumière interviennent également sur les dimensions et le nombre des cellules phloémiennes et xylémiennes (Liese and Dadswell, 1959 ; Baas *et al.*, 1983 ; Corcuera *et al.*, 2004). La densité du bois qui en découle (Bucci, 2001 ; Gartner and Meinzer, 2004 ; Meinzer *et al.*, 2003) va de paire avec une résistance mécanique élevée (Niklas, 1992) et les conséquences économiques en rendent l'étude

intéressante. Il apparaît qu'une densité élevée est caractéristique des espèces à croissance lente telles que celles poussant en sols secs (Hacke et Sperry, 2001; Ackerly, 2004) ou en sols pauvres (Muller-Landau, 2004). De plus, Bucci *et al.* (2004) montrent que plus la densité du bois est élevée, plus le potentiel hydrique des feuilles et la transpiration sont faibles.

Des caractéristiques du xylème, comme le diamètre des vaisseaux, la surface des lumens et la densité du bois, découle la capacité de stockage de l'eau, l'efficacité du transport de l'eau dans le tronc (Meinzer, 2003 ; Bucci *et al.*, 2004), la conductivité hydraulique ou encore la vulnérabilité à l'embolisme (Hacke *et al.*, 2001). Chez les feuillus comme le *Q. suber* et le *Q. pubescens*, la conductivité hydraulique est influencée par le diamètre des vaisseaux ainsi que par leur distribution radiale dans le tronc (Ellmore and Ewers, 1985). D'après la loi de Hagen-Poiseuille (Annexe 1), la conductivité hydraulique est proportionnelle au diamètre du vaisseau. Chez les espèces à zone initiale poreuse comme le *Q. pubescens*, on observe, au sein d'un cerne, deux zones aux caractéristiques de conductivité hydraulique très différentes : le bois initial compte essentiellement des gros vaisseaux alors que le bois final compte plutôt des petits vaisseaux. Tout changement dans la structure du bois de printemps du aux conditions climatiques transparait donc d'avantage dans le transport de l'eau par le bois de printemps que par le bois d'été (Fonti and García-González, 2004). De plus, plusieurs recherches ont mis en évidence une relation entre le diamètre des vaisseaux et la vulnérabilité aux embolismes provoqués par le gel (Ewers, 1985; Sperry and Sullivan, 1992; Davis *et al.*, 1999; Tanedo et Tatenno, 2005). Domec et Gartner (2002) ont montré, chez *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, que le bois final est plus vulnérable aux embolismes que le bois initial lorsque le potentiel hydrique du tronc est élevé. Toutefois, cette différence entre bois final et initial disparaît presque totalement lorsque le potentiel hydrique du tronc diminue.

La structure interne des cellules phloémiennes est xylémiennes n'est pas seulement influencée par le climat mais elle l'est également par la topographie. Plusieurs auteurs ont montré qu'en altitude, on assiste à une diminution de la largeur des cernes de croissance, de l'épaisseur des parois et du bois d'été ainsi que de la densité (Panshin and Zeeuw 1964; Lassen and Okkonen 1969; Gindl *et al.*, 2001). Chiatante *et al.*, (2003) ont mis en évidence par des essais mécaniques des déformations dans les racines plus importante sur des individus poussant sur un sol pentu que sur d'autres poussant sur un sol plat. L'arbre adopte différentes formes de système racinaire selon la nature du sol et l'environnement auquel il est confronté.

Plusieurs chercheurs ont montré que la morphologie des racines est l'héritage de contraintes dues à la croissance, telles que la présence d'obstacles, la richesse du sol en minéraux ou l'hypoxie (Gersani and Sachs, 1992; Tardieu, 1994; Bennie, 2002; Bingham and Bengough, 2003). Par exemple, Nicoll et Ray (1996) montrent chez *Picea sitchensis* adulte que les racines face au vent sont moins développées que les racines dans la direction du vent. Chiatante *et al.*, (2003) montrent chez *Q. cerris* L et *Q. pubescens* sur un sol en pente la présence d'une asymétrie dans la morphologie racinaire. Ils montrent que les racines poussent vers le bas de la pente puis se réorientent vers le haut de la pente. Il apparaît, de plus, que les racines ne jouent pas seulement un rôle de premier plan dans la stabilité mécanique de l'arbre mais également dans sa réponse aux variations de l'environnement local, à l'instar du tronc et du houppier et ce en raison de l'étroite relation entre ces différents organes constitutifs de l'arbre. Il y a cependant peu d'études sur ce sujet.

L'influence de l'environnement ne se limite pas au comportement physiologique de l'arbre mais s'étend à la qualité mécanique du bois. Il a été montré par Stokes *et al.* (2004) que la croissance en milieu hétérogène, avec une orientation des pressions éoliennes par exemple, peut avoir des effets sur la morphologie des arbres et altérer leurs structures. Il y a alors formation de bois atypique ou bois de réaction, bois de tension chez les aniospermes et bois de compression chez les gymnospermes. Ces bois sont connus pour leurs caractéristiques mécaniques différentes de celles du bois normal, caractéristiques diminuant la qualité mécanique du bois résultant (Timell, 1986 ; Fourcaud and Lac, 1996) et, par conséquent, son potentiel économique. Le bois de tension présente un retrait plus important et une résistance en compression axiale inférieure. Le bois de compression présente une résistance supérieure en compression et en flexion à l'état vert mais le gain de résistance après séchage est faible par rapport au bois normal (Jodin, 1994).

Plusieurs études montrent l'influence du climat et de la topographie sur la morphologie et la physiologie de l'arbre (Floret *et al.*, 1990 ; Woodcock, 1989). Néanmoins, ces travaux portent sur des peuplements entiers, couvrant de grandes surfaces et peu d'informations sont disponibles sur l'influence des conditions microclimatiques et de la topographie locale sur des individus distants de quelques dizaines de mètres. Dans le but d'apporter une meilleure compréhension des stratégies mises en jeu par l'arbre en réaction à son microenvironnement local, deux importantes espèces méditerranéennes ont été étudiées : *Q. suber* sur un terrain plat au Portugal et *Q. pubescens* sur une pente en Italie.

Ce travail s'inscrit dans le cadre de deux projets : WATERUSE et ECOSLOPES : Le projet WATERUSE s'intitule : Evaluation of alternative techniques for determination of budget components in water-limited, heterogeneous land-use systems (http://www.isa.utl.pt/wateruse/PT_field_sites.html). L'objectif de ce projet est de développer et de fournir des outils pour l'évaluation des flux d'eau dans les régions les plus sèches d'Europe afin d'élaborer des directives pour un usage raisonnable des ressources en eau. Le projet ECOSLOPES s'intitule : Eco-engineering and conservation of slopes for long-term projection against erosion, landslides and storms (www.ecoslopes.com). Ce projet s'intéresse à la mise en œuvre de techniques d'éco-ingénierie pour le renforcement mécanique et la protection des sols en pente.

Ce travail a été réalisé dans le but d'améliorer la compréhension de la réponse de chacune des deux espèces à son environnement local aussi afin d'inclure des variations de structure et de physiologie de l'arbre dans des modèles d'écophysiologie et de foresterie. Cela permettra de mieux choisir les arbres en fonction de leur résistance aux caprices du climat et de leur aptitude à stabiliser un sol en pente. Dans le cas de *Q. suber*, nous avons essayé de comprendre la relation entre la structure du xylème et le flux d'eau. Dans notre étude, la densité de peuplement est faible et les différences d'ensoleillement dans un houppier sont d'avantage dues à la direction cardinale qu'à un gradient vertical. Des carottes dans les directions nord et sud de l'arbre ont été prélevées afin de déterminer la teneur en eau du bois, la distribution radiale du diamètre des vaisseaux et leur densité ainsi que la conductivité hydraulique théorique. De plus, des mesures de flux de sève sur les deux faces des arbres ont été effectuées. Existe-t-il des différences d'anatomie suivant la face du tronc (nord et sud) et, si tel est le cas, quels en sont les impacts sur les propriétés hydrauliques du tronc ?

Dans le cas de *Q. pubescens* nous avons cherché à savoir si des différences existent dans la structure du xylème et les propriétés hydrauliques de l'arbre en différents points du terrain d'étude en pente. Si tel est le cas, quelles variables jouent sur ces différences ? Ce travail a été effectué dans les quatre directions correspondant aux quatre points cardinaux, pour différents points de la pente et à deux niveaux de l'arbre : à la base et à 1, 30m de hauteur (BH). Les mesures effectuées sont de quatre types :

- ◆ Mesure de la teneur en eau du sol en différents points de la pente.

- ◆ Mesure de la teneur en eau du bois.
- ◆ Mesure des caractéristiques mécaniques par des essais de compression.
- ◆ Mesure de la distribution radiale des vaisseaux (diamètre, densité, conductivité hydraulique théorique) le long de la pente.

Ce travail de thèse a fait l'objet de deux publications. L'une est sous presse dans le journal *Tree Physiology* (Barij *et al.*, 2006b) et concerne le *Q. pubescens*. L'autre est soumise au journal *Trees - Structure and Function* (Barij *et al.*, 2006a) et concerne le *Q. suber*. Ce mémoire est structuré comme suit :

Le chapitre I est une introduction générale incluant une analyse bibliographique et un état de l'art.

Le chapitre II décrit les matériels employés et les méthodes utilisées. Il présente, dans un premier temps, les deux sites d'étude et les caractéristiques anatomiques et écologiques des deux espèces ainsi que leur répartition géographique. La seconde partie du chapitre est consacrée à l'exposé des deux études macroscopique et microscopique et des méthodes utilisées pour la réalisation des différentes expérimentations. La fin de ce chapitre présente un récapitulatif-comparatif des mesures effectuées sur les deux sites.

Le chapitre III expose les différents résultats obtenus lors des deux études macroscopique et microscopique.

Le chapitre IV présente une discussion et les conclusions. Les interrogations soulevées par ce travail y sont discutées et des propositions y sont faites au sujet de la poursuite de ce type de recherche.

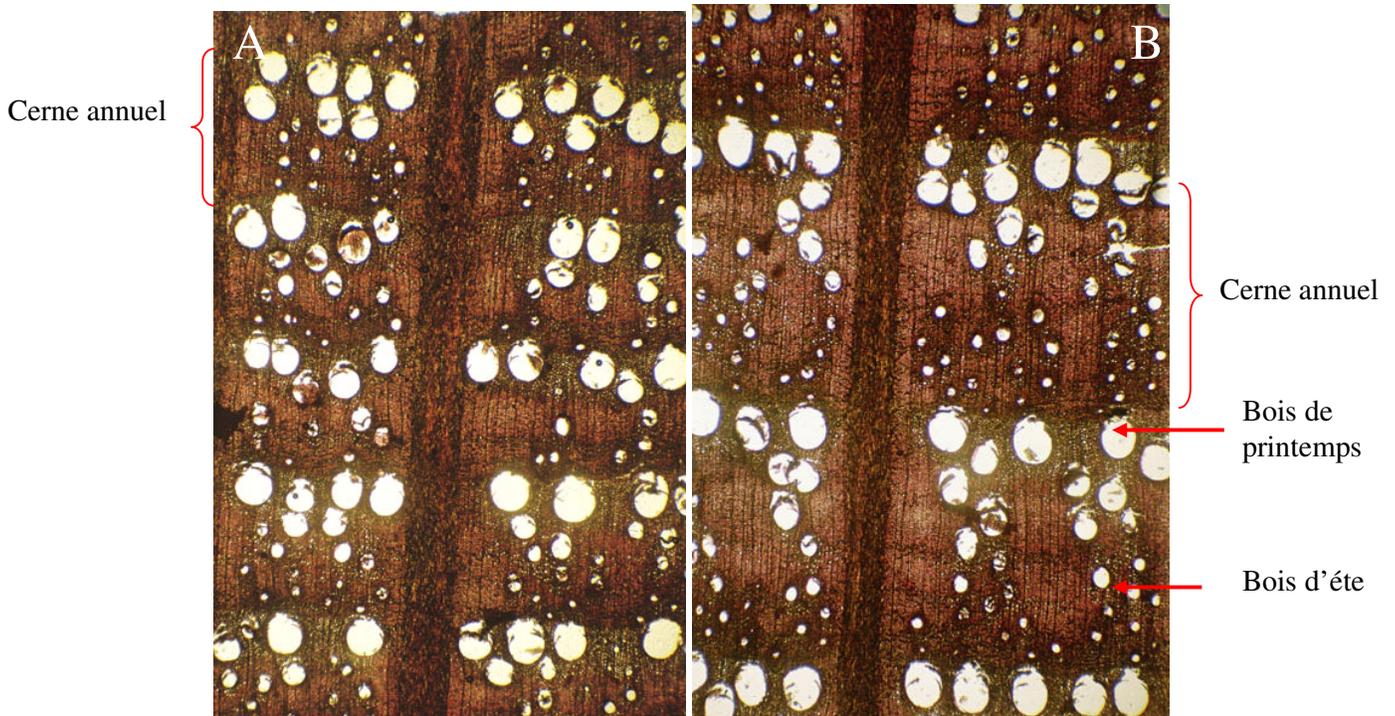


Figure I-1 : Deux modes contrastés de production de bois chez le chêne (*Quercus pubescens*) selon la disponibilité en eau. A) Coupe transversale d'un arbre à cernes annuels étroits (5 cernes visibles), disponibilité en eau limitée. B) Coupe transversale d'un arbre à cernes annuels larges (2 cernes visibles), grande disponibilité en eau.

Chapitre II
Matériels et méthodes

II.1 - Sites expérimentaux

II.1.1 - Site de Rio Frio, Portugal

a) Disposition

Le site est localisé à proximité du village de Rio Frio, entre Palmela et Montijo. L'ensemble se situe dans la zone basse de la vallée du Tage, approximativement à 12 km de l'estuaire et à environ 50 km à l'est de Lisbonne. La latitude du site est 38°38' N, sa longitude 8°51'W et son altitude 30 m (Ferreira, 2004).

Il appartient à la ferme Francisco Ribeiro Prata Garcia, SA (Figure II-1). C'est une propriété de 6054 ha faisant partie des 41000 ha de la région de Montado destinés à la production du liège et au pâturage. Des vignes, des champs de maïs irrigués, ainsi que du riz sont les principales autres productions sur 400 ha de vignoble et 60 ha de cultures irriguées. Trois barrages sont situés sur la propriété dont le plus important a une capacité de 4 millions de m³.

Rio Frio est le nom de la localité située au nord ouest du lieu d'étude où sont regroupées l'administration, les résidences pour les fermiers ainsi que les infrastructures de la ferme (http://www.isa.utl.pt/wateruse/PT_field_sites.html).



Figure II-1 : Situation du site d'étude (www.isa.utl.pt/wateruse/)

b) Description du sol

Le sol est composé de sable avec quelques graviers très compacts. Il est pauvre en matières carbonées avec peu d'eau disponible (Figure II-2). La présence de discontinuités dans le type de roche et la composition assez molle de la pierre permet la pénétration des racines sur une profondeur de 1,5 à 2 m. Ce sol peut être classifié comme Arnesols (FAO, 1998).

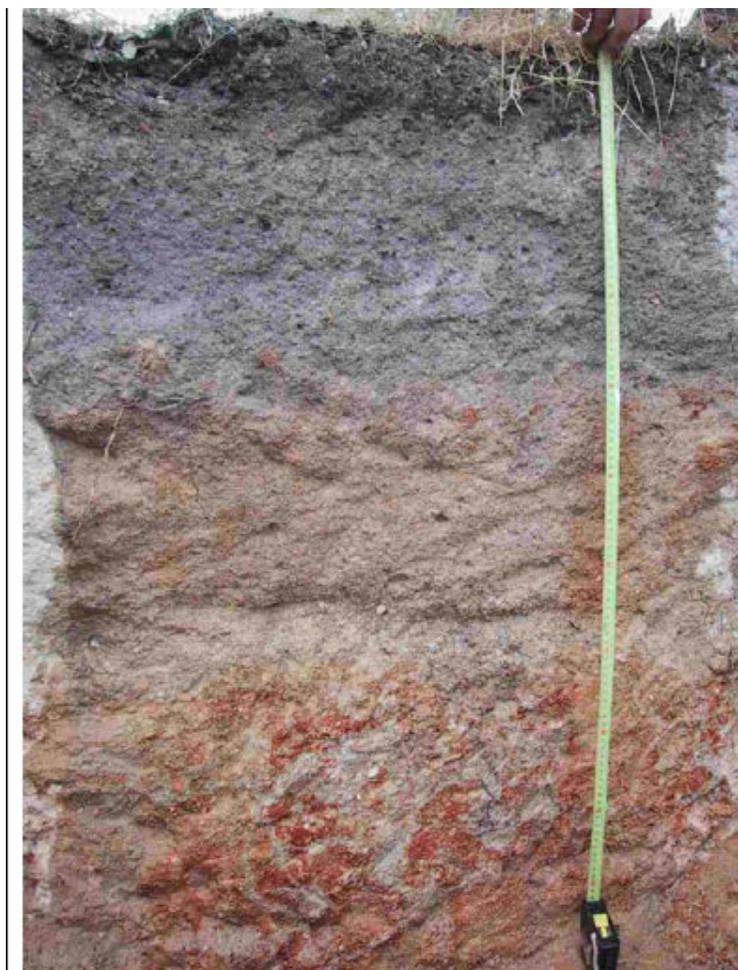


Figure II-2 : Photo montrant la distribution du gravier dans le sol (Site de Rio Frio).

La perméabilité du sol est très variable d'un point à l'autre (3,75 à 24,20 mm/h), ce qui peut être considéré comme très lent. La capacité de drainage est forte en surface, est considérablement moins forte à 60 cm en dessous et est encore plus basse lorsque on descend plus profondément (www.isa.utl.pt/wateruse/). Au printemps, le sol est très humide et la présence du bétail provoque un compactage en surface entraînant la diminution de la conductivité hydraulique sur les 10 à 20 premiers cm du sol. La topographie du site mise en

relation avec le profil du sol fait que, durant les saisons pluvieuses, le terrain est quasiment saturé et des nappes d'eau stagnante se forment en surface (Figure II-3).



Figure II-3 : Eau stagnante en hiver sur le site de Rio Frio (www.isa.utl.pt/wateruse/).

Durant notre campagne expérimentale, en 2003, des mesures climatiques ont été prises par une station météo automatique installée à 15 m de hauteur sur une tour métallique (www.isa.utl.pt/wateruse/). Cette station météo comprend des sondes de mesure (1) de radiation solaire (CM6B, Kipp and Zonen, Delft, the Netherlands), (2) de température sèche et de température de bulbe humide (aspirated psychrometer H301, Vector Instruments, Rhyl, UK remplacé plus tard par un modèle de l'université d'Innsbruck, Autriche), (3) de vitesse du vent (anémomètre A100R, Vector Instruments, Rhyl, UK), (4) de direction du vent (wind vane W200P, Vector Instruments, Rhyl, UK), (5) de précipitation brute (tipping-bucket raingauge recorder ARG100, Environmental Measurements, Gateshead, UK). Les mesures sont effectuées à intervalles de 10 mn et stockées sur un datalogger (Campbell Scientific, Shephed, UK). Ces données climatiques ont été collectées par l'Instituto Superior de Agronomia (Technical University of Lisbon) et Estação Florestal Nacional dans le cadre des projets CARBOEUROFLUX (EVK2-CT-1999-00032), INIA-PIDDAC (216/01) et WATERUSE (EVK1-2000-00079). Les données recueillies sur le site de Rio Frio (Figure II-4 et Figure II-5) trahissent un climat typiquement méditerranéen, à savoir une température modérée comprise entre 10 et 20°C (Reis and Zorro, 1981). On constate également que

l'année 2003 fut très sèche. Le déficit de pression de vapeur de l'air a été calculé à partir de ces données. C'est, pour une température donnée, la différence entre la pression de vapeur d'eau dans l'air à la saturation et la pression de vapeur réelle de l'air.

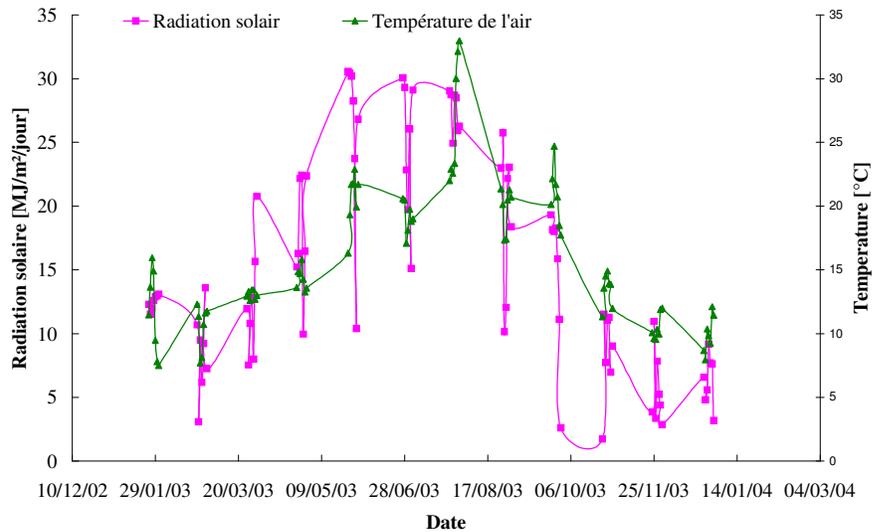


Figure II-4 : Variation de la température et de la radiation durant l'année 2003. Site de Rio Frio, Portugal.

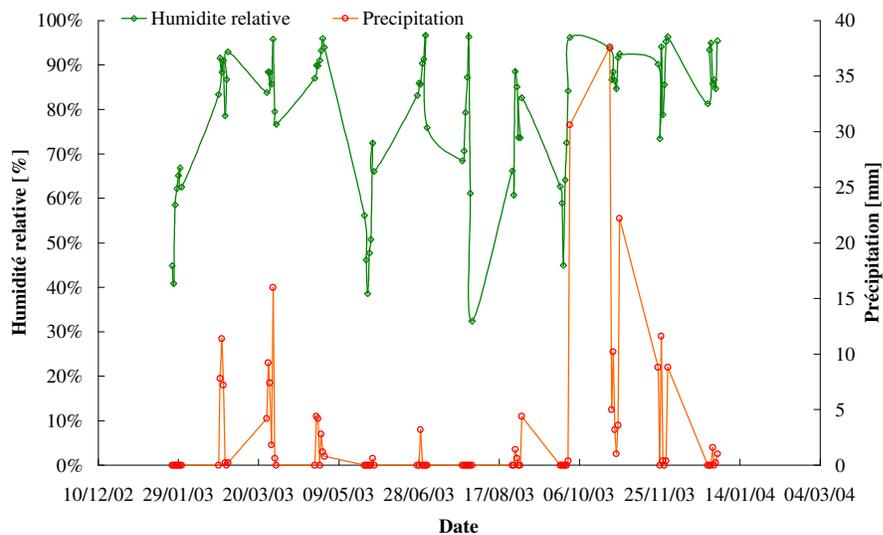


Figure II-5 : Variation de l'humidité relative et de la précipitation durant l'année 2003 (Rio Frio, Portugal).

II.1.2 - Site de Trivento, Italie

a) Disposition

La zone d'étude se situe au sud-est de l'Italie, dans le département de Molise, près de Trivento, dans le bassin versant du Trigno. Le site d'étude est repéré III sur la figure ci-après (Figure II-6). Le site de référence (2700 m²) est situé à 600 m d'altitude environ (latitude 41°71'N, longitude 14°55'E). Ce site fait partie d'un important projet (projet Eco-slopes, www.ecoslopes.com) pour lequel plusieurs études ont été menées e.g. Dio Iorio *et al.* (2005). Le site lui-même se situe sur une pente orientée au nord au pied de laquelle coule une rivière. L'altitude de la pente est comprise entre 580 et 622 m (latitude 41° 43'N, longitude 14°33'E). Par la suite l'altitude d'origine sera prise au pied de la pente ces altitudes seront comprises entre 0 et 42 m. L'angle moyen de la pente est de 25° et sa longueur totale est de 95 m. Le site a été cartographié et la position des arbres a été déterminée avec un géodimètre par l'Université de Molise (Figure II-7). Le site fait partie d'un ensemble de glissements de terrain d'activités variées (Aucelli *et al.*, 2000, Dio Iorio *et al.*, 2005).

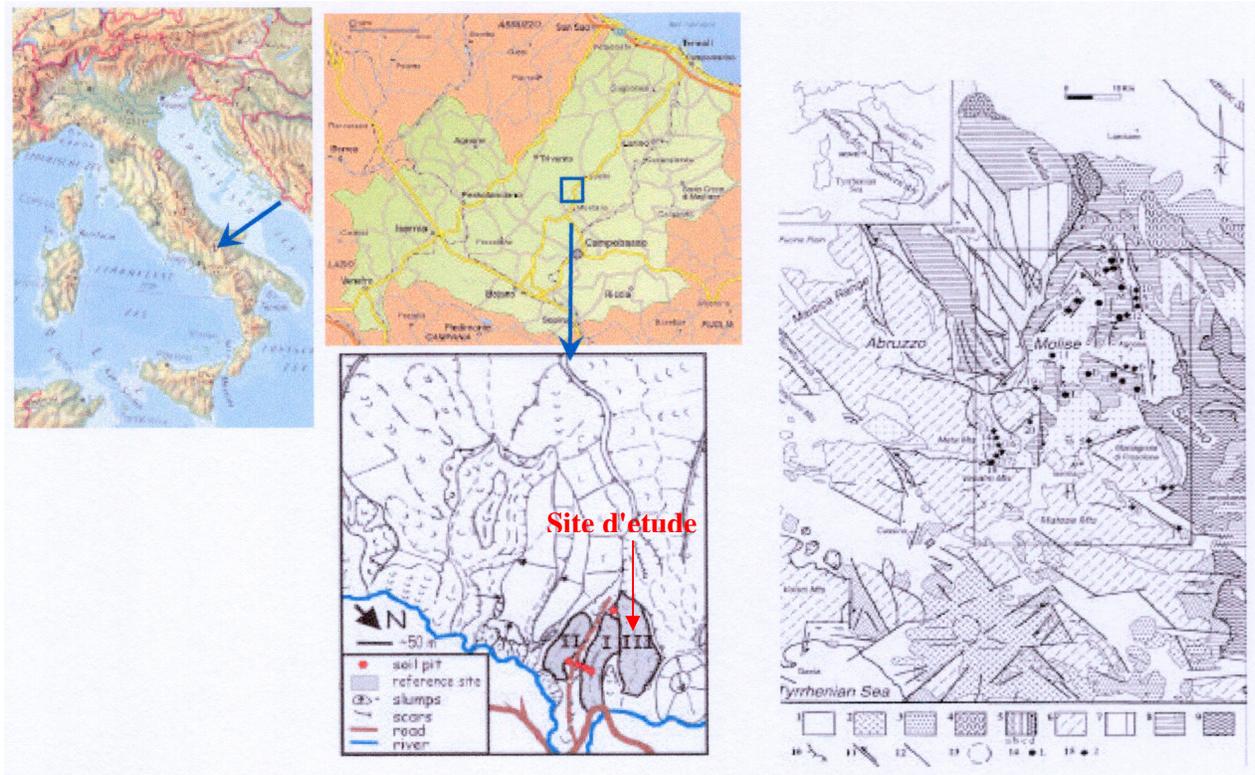


Figure II-6 : Localisation du site d'étude et carte géologique du site (Corrado *et al.*, 1998).

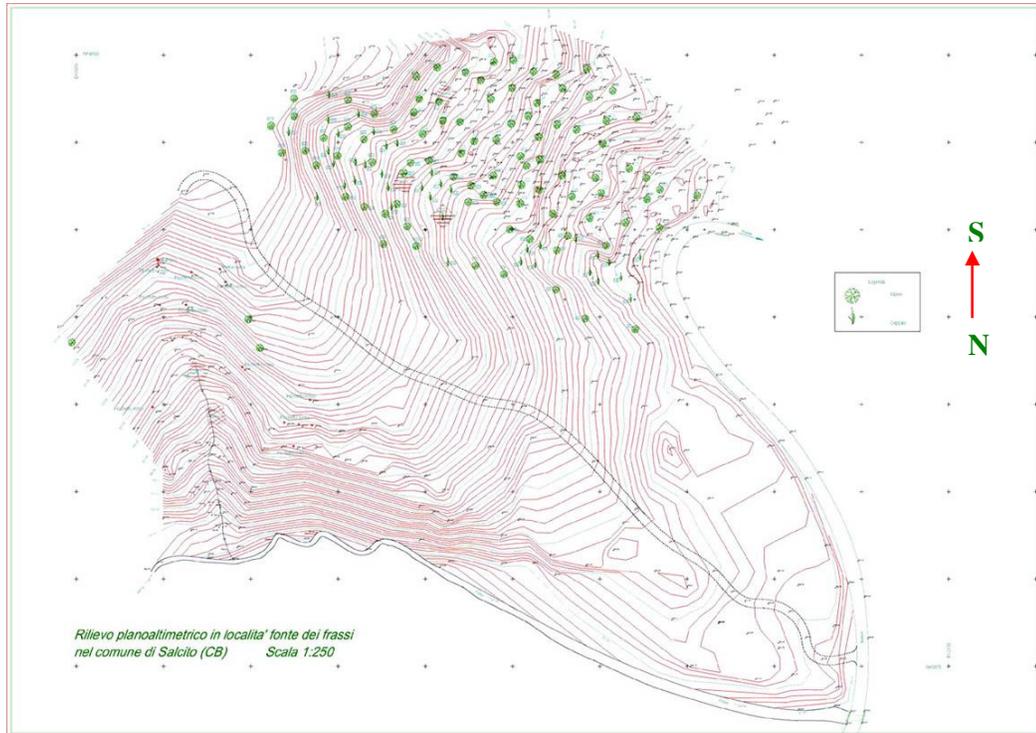


Figure II-7 : Carte topographique du site Trivento montrant la disposition des arbres sur la pente (échelle 1/250).

b) Description du sol

La nature géologique du sol est variée. Dans la partie supérieure, on trouve essentiellement des grès et des argiles, des marles et des calcaires marleux, et des argiles multicolores (Figure II-9). Sur le site, on trouve également des veines de calcites et de quartz ainsi que des oxydes et des sylphides. Cette variété de composition du sol entraîne une grande variabilité dans les propriétés hydrauliques du sol (Van Beek *et al.*, 2001).

c) Climat

Le climat de la région est méditerranéen avec la majeure partie des précipitations entre la fin de l'automne et le début du printemps (Figure II-8). La rivière au pied du site s'écoule pratiquement toute l'année, elle s'assèche uniquement pendant l'été. La différence de débit entre le début de l'automne et la fin de l'hiver est clairement visible (Figure II-10). Selon les classes de climat de Gaussen (Bagnouls and Gaussen, 1957), la région est classifiée T_{si} . Cela signifie une forte évaporation durant l'été induisant un important déficit d'humidité. La durée de la saison sèche est de 1 à 2 mois. La température moyenne annuelle est 13-14 °C, avec

jusqu'à trois mois de température moyenne inférieure à 7 °C. Les précipitations annuelles à proximité du site (Station de Trivento) varient entre 418 et 1069 mm pour la période 1970-2000 avec une moyenne de 655 mm. La contribution aux précipitations de chaque saison est de 35% pour l'automne, 27% pour l'hiver, 21% pour le printemps et 17% pour l'été.

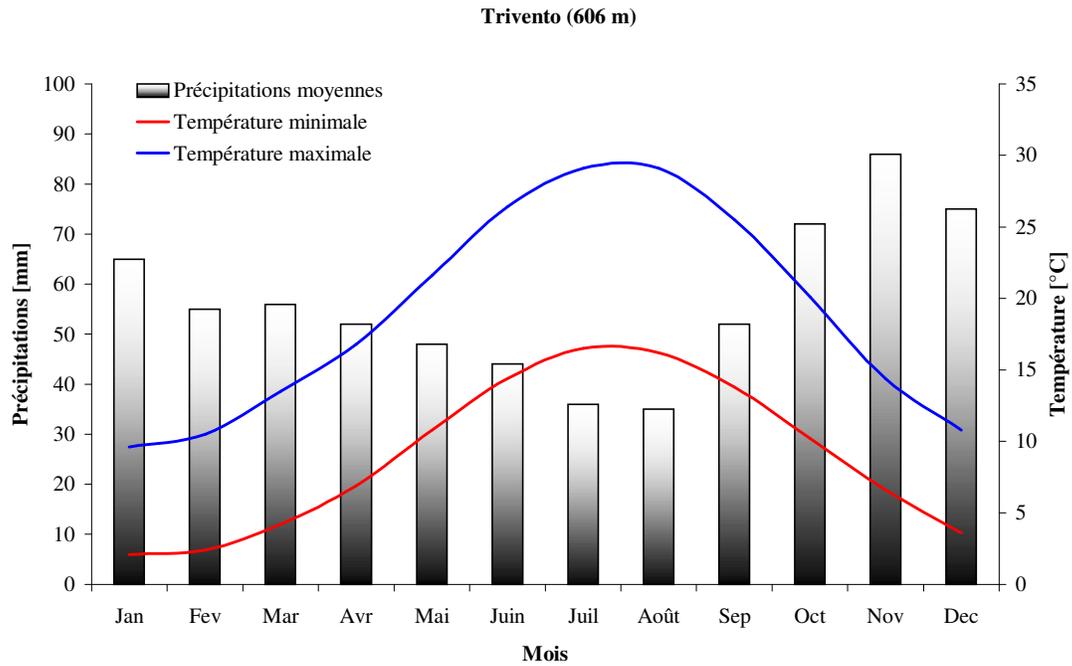


Figure II-8 : Précipitations et températures annuelles enregistrées par le station météorologiques de Trivento. Source : service national de météorologie italien.



Figure II-9 : Profil du sol montrant les différentes couches du sol (site de Trivento, Italie).



Figure II-10 : Différence de débit de la rivière entre la fin de l'hiver et le début de l'automne (site de Trivento, Italie).

II.1.3 - *Quercus suber* L

a) Distribution géographique et écologie du *Q. suber*

On rencontre le *Q. suber* dans sept pays de la Méditerranée Occidentale dont le Portugal (www.institutduliege.com/exigences_ecolo.php - 24k - 14 fév 2006) (Figure II-11). Dans cette zone géographique, l'Océan Atlantique atténue les importantes variations thermiques du climat méditerranéen et réduit l'ampleur des sécheresses estivales. Le tableau ci-après (Tableau II-1) montre la répartition par pays des 2 687 000 hectares de subéraie. Le Portugal et l'Espagne sont les principaux pays producteurs et représentent à eux deux plus de la moitié de la surface boisée.



Figure II-11 : Répartition du *Q. suber* en méditerranée occidentale (Source : www.institutduliege.com/exigences_ecolo.php - 24k - 14 fév 2006).

Le *Q. suber* est une espèce de climat tempéré. Pour prospérer, il a besoin d'une forte insolation, d'hivers doux, d'une humidité atmosphérique d'au moins 60% toute l'année et d'une pluviométrie comprise entre 500 et 1200 mm par an. De plus, le *Q. suber* préfère les sols siliceux et acides aux sols calcaires, il est calcifuge. Grâce à son système racinaire pivotant performant, le *Q. suber* peut pousser sur des sols peu fertiles, superficiels ou

fortement argileux mais il affectionne les sols légers et riches en matière organique. Le tableau ci-dessous (Tableau II-2) décrit les exigences du *Q. suber* en terme de sol.

Pays	Superficie (hectares)	%
Portugal	860.000	32
Espagne	725.000	27
Maroc	440.000	16,4
Algérie	175.000	14
Tunisie	144.000	5,7
Italie	99.000	3,7
France	44.000	1,6

Tableau II-1 : Répartition du *Q. suber* (Source : www.institutduliege.com/exigences_ecolo.php - 24k - 14 fév 2006).

très sec	XX	■					
sec	X	■					
mésophile	m	■					
frais	f	■					
assez humide	h						
humide	hh						
toujours inondé	H						
		AA	A	aa	a	n	b
		très acide	acide	assez acide	faiblement acide	neutre	calcaire

Tableau II-2 : Types de sol affectionnés par le *Q. suber* (Source : www.institutduliege.com/exigences_ecolo.php - 24k - 14 fév 2006).

b) Connaissance de l'importance du rôle du *Q. suber* dans la région méditerranéenne

Les qualités du *Q. suber* sont autant d'atouts économiques. D'abord, c'est un produit naturel et une ressource renouvelable dans un système écologiquement fiable qui ne nécessite pas la coupe des arbres. Le liège est un tissu végétal isolant qui renforce la résistance du *Q. suber* aux incendies fréquents dans ces régions. Il isole et protège également contre la sécheresse. L'extraction du liège se fait tous les neuf ans. Ensuite, l'importance de l'industrie du liège maintient une certaine stabilité de l'écosystème fragile et menacé de la méditerranée. Enfin, son importance dans l'industrie se traduit par de nombreux emplois et des revenus conséquents. Au Portugal, il représente le premier produit d'exportation. Il joue un rôle fondamental dans l'économie du bassin méditerranéen. Les avantages économiques directs tirés de l'exploitation du liège, les activités menées sous le couvert des chênes-lièges (cultures, pâturage, chasse), ainsi que ses fonctions écologiques et sociales lui donne une position importante et essentielle. Cela est d'autant plus vrai que l'aire de répartition de l'espèce coïncide souvent avec des zones où les autres sources de revenus et d'emplois sont limitées (les rives septentrionales et méridionales de la Méditerranée).

c) Anatomie du *Q. suber*

Les feuilles du *Q. suber* sont alternes, coriaces, ovales, dentées, vert-brillant et cotonneuses sur leurs faces inférieures (pubescentes). Leur longueur varie de 3 à 6 cm. Elles persistent 2 à 3 ans (www.institutduliege.com/exigences_ecolo.php - 24k - 14 fév 2006). C'est une espèce monoïque : les fleurs mâles, en forme de chatons, apparaissent à l'extrémité des rameaux de l'année précédente alors que les fleurs femelles apparaissent sur les rameaux de l'année, à l'aisselle des feuilles. Les glands sont ovoïdes et leur maturation a lieu au cours de l'année de floraison.

Des coupes dans les plans transversal, radial et tangentiel ont été effectuées chez le chêne-liège. Le *Q. suber* est un bois à zone semi-poreuse. On constate une diminution du diamètre des vaisseaux entre le bois initial et final (Figure II-12). Sur une coupe transversale de bois de printemps (Figure II-13), on distingue nettement les gros vaisseaux, les fibres, les rayons fins et les rayons multisériés. Sur cette même figure et la suivante (Figure II-14), on observe également la présence de thylles (excroissance d'une cellule de rayon ou de parenchyme axial à travers la cavité d'une ponctuation d'un vaisseau adjacent. La lumière du vaisseau s'en trouve partiellement ou complètement obstruée). Dans une section radiale

(Figure II-15), on observe les deux orientations des éléments du bois : les vaisseaux et les fibres longitudinales et les rayons horizontaux. On peut observer des champs de croisement entre ces deux structures disposées perpendiculairement. Sur une coupe tangentielle (Figure II-16 et Figure II-17), les vaisseaux et les fibres sont coupés longitudinalement et les rayons transversalement. On distingue les rayons monosériés et les rayons multisériés.

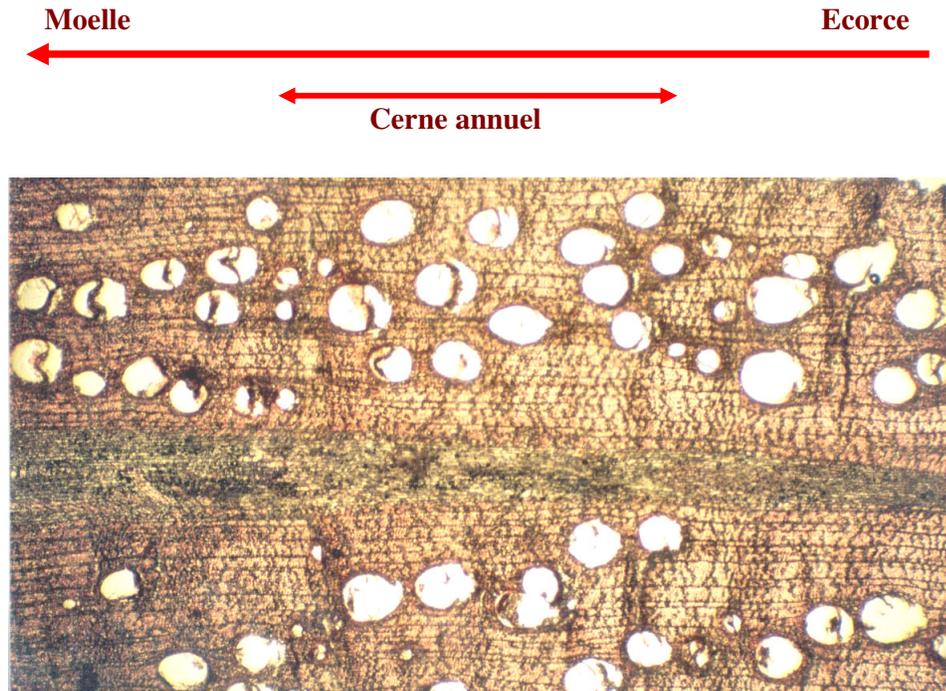


Figure II-12 : Coupe transversale (x200) de *Q. suber* du site Rio Frio au Portugal.

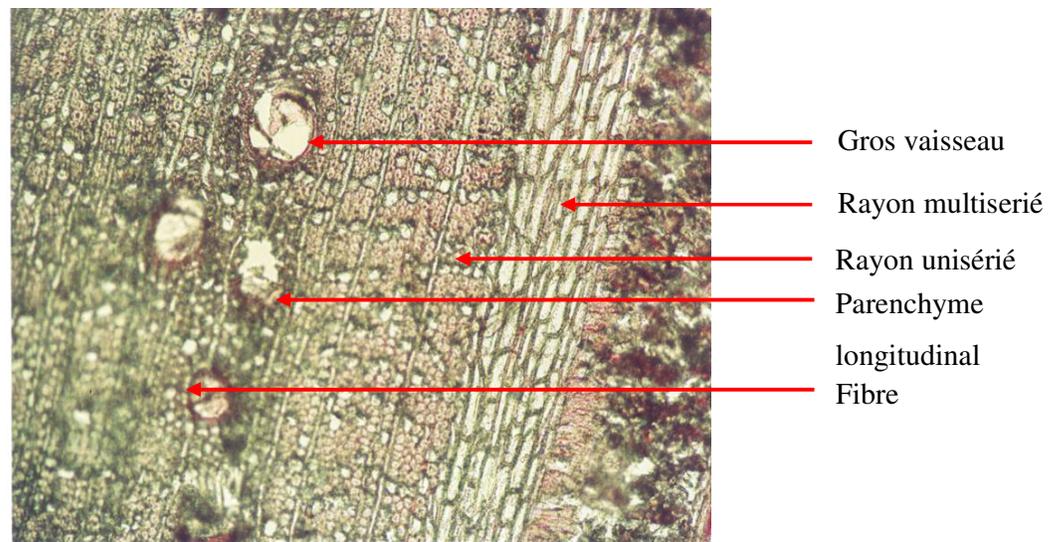


Figure II-13 : Détail de bois de printemps (x400). On distingue nettement les gros vaisseaux, les fibres, les rayons fins (monosériés) et les rayons épais (multisériés).

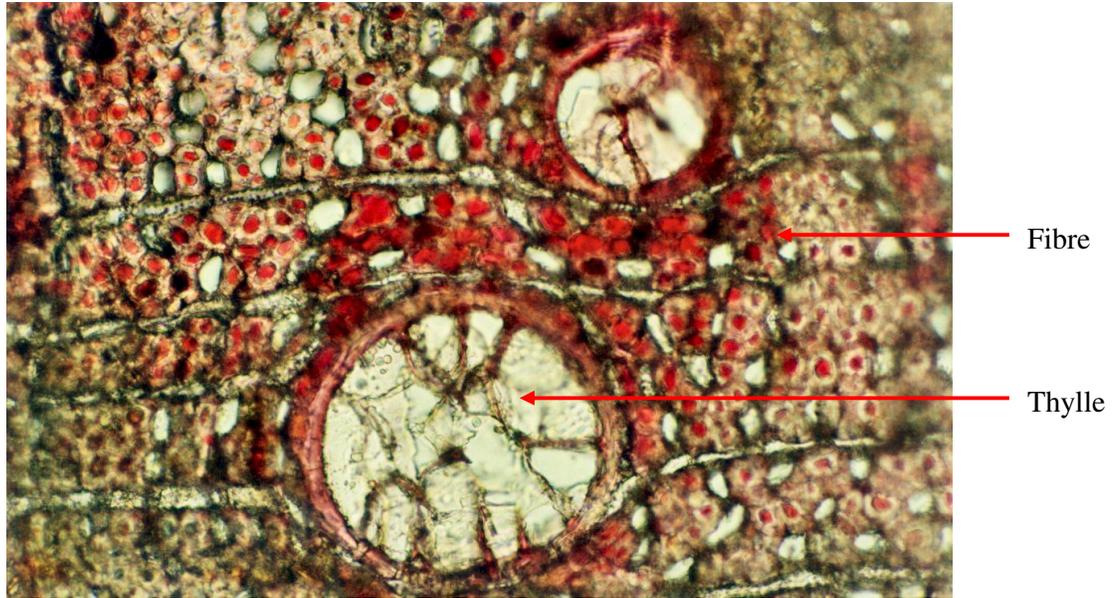


Figure II-14 : Coupe transversale (x800) au niveau du bois de printemps montrant un grand vaisseau avec thylle.

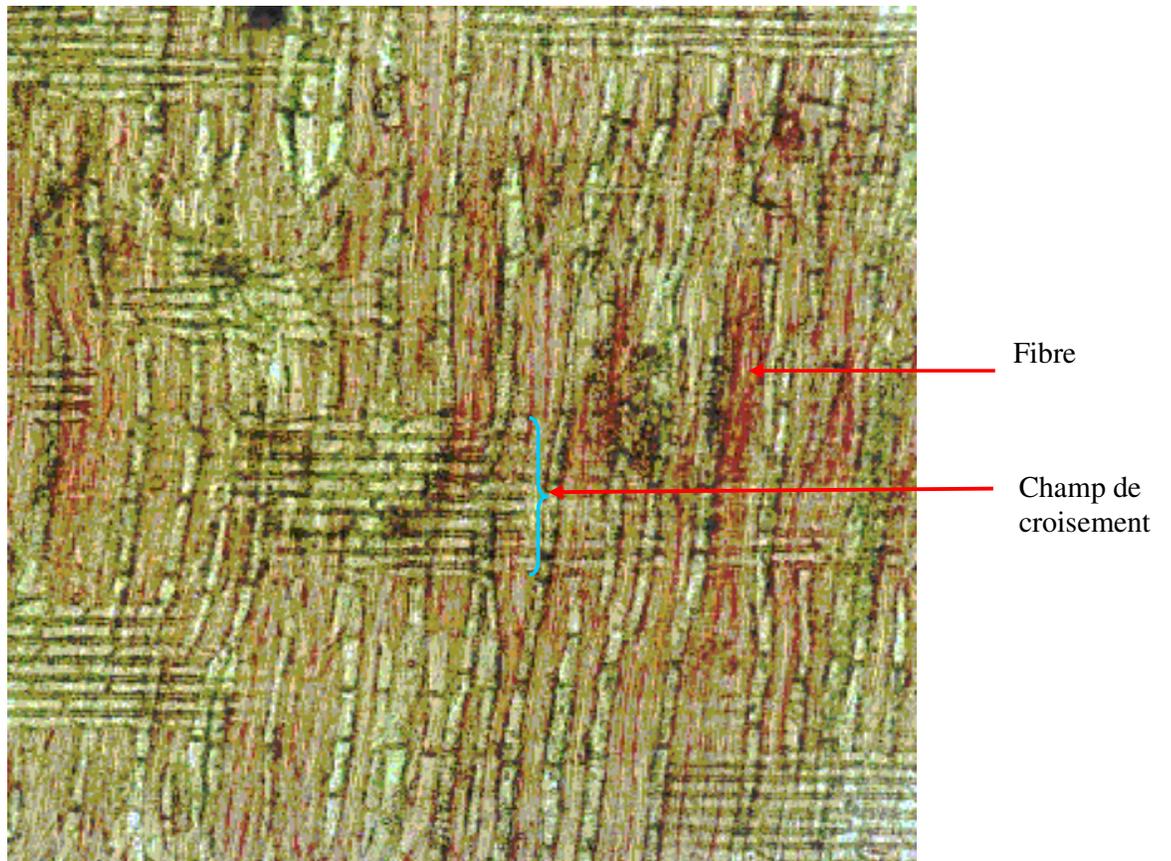


Figure II-15 : Coupe radiale (x400) de bois de *Q. suber*.

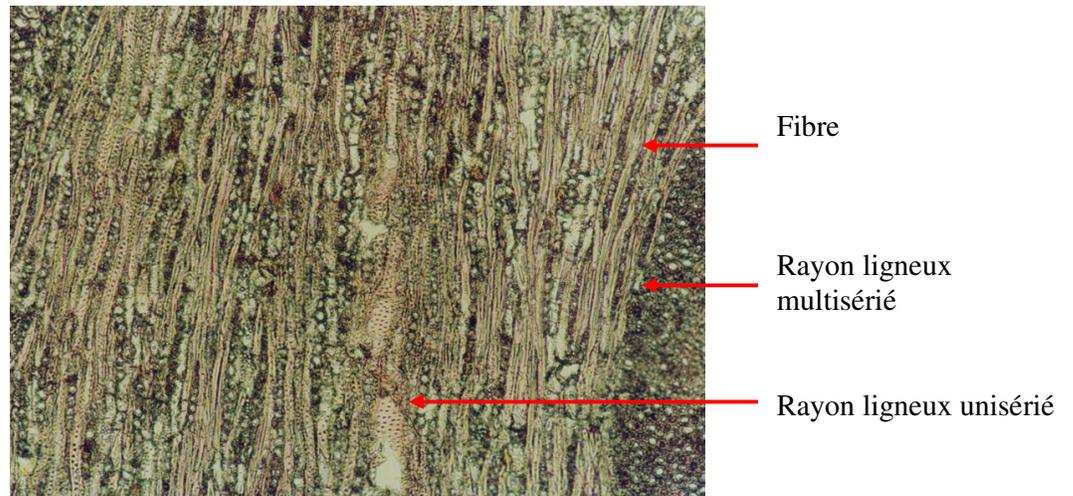


Figure II-16 : Coupe tangentielle (x400) de *Q. suber*.

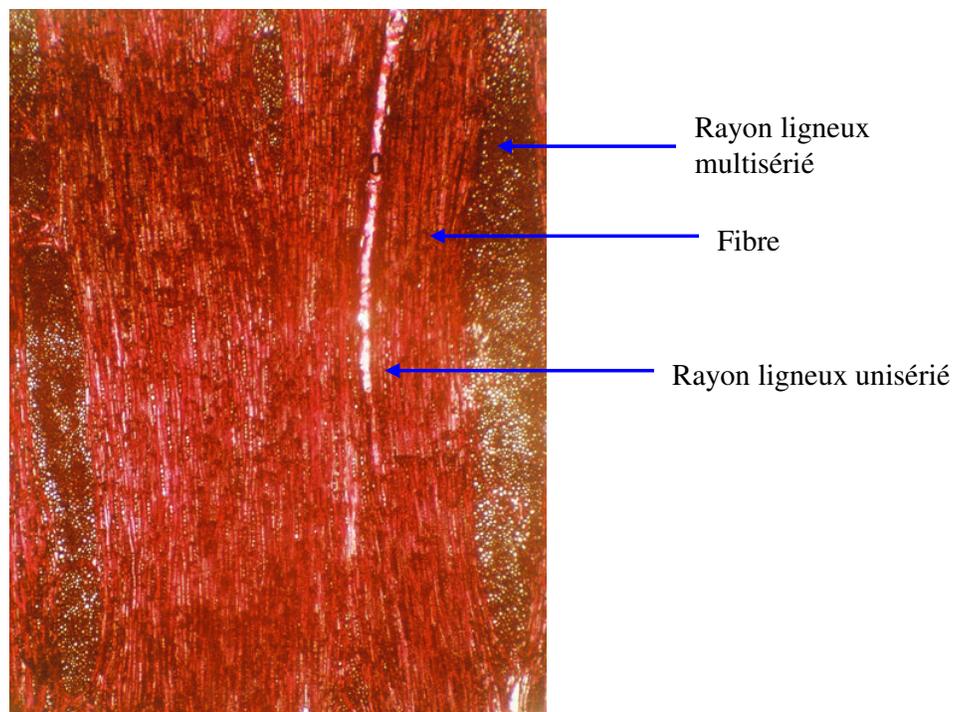


Figure II-17 : Coupe tangentielle (x200) de *Q. suber*.

II.1.4 - *Quercus pubescens* willd

a) Distribution géographique et écologie du *Q. pubescens*

Le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd) se rencontre en Europe du Sud et en Europe Centrale ainsi qu'au Moyen-Orient. Il n'est pas présent au dessus de 1400 m d'altitude. C'est un arbre des régions tempérées. Pour prospérer, il nécessite lumière et chaleur mais il supporte le froid. Il pousse sur tout type de sol.

b) Anatomie du *Q. pubescens*

Les feuilles du *Q. pubescens* sont caducifoliées et vert-clair. Il doit son nom aux poils courts et mous qui couvrent la face inférieure de ses feuilles (http://fr.wikipedia.org/wiki/Quercus_pubescens). Comme le chêne-liège, c'est une espèce monoïque. Ses fruits sont sessiles, c'est-à-dire attachés directement aux branches.

C'est un bois à zone initiale poreuse. Sur une coupe transversale (Figure II-18), on peut clairement observer la différence de taille entre les vaisseaux. Les vaisseaux du bois initial sont sensiblement plus grands que ceux du bois final.

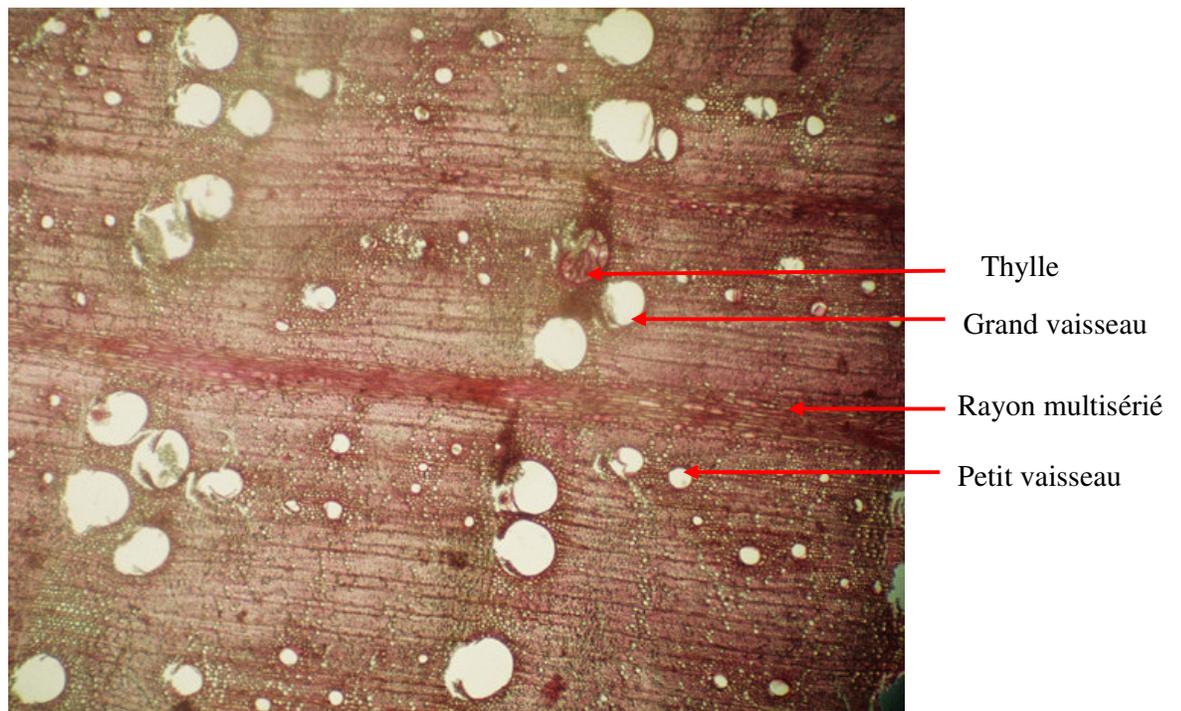


Figure II-18 : Coupe transversale (x200) du *Q. pubescens*.

II.2 - Mesure de la teneur en eau du sol du site Trivento

Les mesures de la teneur en eau du sol n'ont été effectuées que sur le site du Trivento (Italie) en collaboration avec l'Université d'Utrecht (Barij *et al.*, 2006b). Ces mesures ont été effectuées dans le but de savoir s'il y a une différence de teneur en eau le long de la pente et, si tel est le cas, si cette différence a une influence sur la structure du xylème. La teneur en eau du sol θ_v a été déterminée au pied de 12 arbres, incluant les huit arbres destinés à l'étude de la structure du xylème. Cette θ_v a été déterminée par deux méthodes diélectriques : La première méthode est fréquentielle (FD : Frequency domain), elle utilise des sondes Thetaprobe. La seconde méthode est temporelle (TD : time domain), elle utilise une humidimètre TDR (Time Domain Reflectometry) (Topp *et al.*, 1980). D'autres mesures hydrauliques ont été effectuées pendant six semaines de l'automne 2003 : quatre piézomètres ont été installés à 3 m de profondeur tout au long de la pente dans le but de déterminer la profondeur de la nappe d'eau. Des microlysimètres ont été installés pour déterminer les pertes d'eau du sol par évaporation (Boast et Roberston, 1982). Les autres paramètres hydrologiques déterminés sont : la densité apparente (rapport du poids de sol sec (g) sur le volume total de l'échantillon (cm³)), la porosité (pourcentage du volume de sol occupé par l'air), la courbe de rétention d'eau du sol pF (rapport entre la force de rétention et le taux d'humidité du sol) et la conductivité hydraulique du sol.

II.2.1 - Modèle hydraulique du sol par Hydrus 2D

Les propriétés hydrauliques du sol relevées ont permis l'élaboration d'un modèle hydrologique des couches supérieures du sol. Cette modélisation est destinée à l'étude à long terme de l'évolution de la teneur en eau du sol. Pour ce modèle, le logiciel Hydrus 2D a été utilisé. C'est un modèle saturé/non saturé (Šimůnek *et al.*, 1999) La pente a été modélisée comme une couche de sol de 6 m d'épaisseur. Cette couche est divisée en trois strates. Les strates ont des perméabilités différentes à l'état saturé mais identiques à l'état insaturé. Les données météorologiques introduites en entrée du modèle ont été fournies par la station météorologique, voisine du site, de Campobasso (<http://www.meteoam.it>). La modélisation donne l'évolution de la teneur en eau des couches superficielles du sol pendant les différentes saisons de l'année et en fonction de l'altitude.

II.2.2 - Définition de la teneur en eau volumétrique du sol

La teneur en eau volumétrique (θ_v) est le rapport entre le volume d'eau présent dans l'échantillon de sol (V_w) et son volume total (V_T) (e.g., Klute 1987) selon l'équation :

$$\theta_v = \frac{V_w}{V_T} \quad \text{Equation 1}$$

Les mesures de teneur en eau du sol ont été réalisées à l'aide de sondes ThetaProbe (MIL2x, Delta T, Cambridge, U. K.) et TDR (Time Domain Reflectometry).

II.2.3 - Principe des sondes ThetaProbe

La sonde ThetaProbe est munie de 4 aiguilles métalliques enfoncées dans le sol (Figure II-19). Elle génère un signal sinusoïdal de 100 MHz dont la réflexion est perturbée par l'impédance du sol. Cette dernière a deux composantes principales : la constante diélectrique apparente et la conductivité ionique. La haute fréquence du signal (100 MHz) permet de minimiser les effets de la conductivité ionique. Comme la constante diélectrique de l'eau est très supérieure à celle du sol, l'appareil peut mesurer avec précision la teneur en eau du sol. L'avantage principal de ces sondes est leur facilité d'utilisation en conditions extérieures.

La teneur en eau surfacique θ_v a été déterminée le 9/6/2004 autour de 12 arbres répartis sur la zone d'étude dans le but de déterminer les différences de teneur en eau du sol selon l'altitude sur la pente. Les sondes ThetaProbe ont été insérées dans le sol à une profondeur de 12 cm, à intervalles de 50 cm, de la base de l'arbre jusqu'à une distance de 3 m dans deux directions : vers le haut et vers le bas de la pente.

II.2.4 - Principe des sondes TDR

L'humidimètre TDR s'appuie sur les propriétés diélectriques du sol qui dépendent principalement de sa teneur en eau. La sonde TDR envoie un signal électromagnétique qui se transmet le long des guides d'ondes (15 à 60 cm de profondeur) mis en place dans le sol. La vitesse de propagation du signal est fonction de la teneur en eau du sol. Les mesures ont été prises à des profondeurs entre 0,1 et 0,8 m dans le sol (Figure II-20). Ces mesures nous ont permis d'étudier la dynamique de l'eau dans le sol.



Figure II-19 : Sonde ThetaProbe ML2x-UM-1.21 (www.delta-t.co.uk).



Figure II-20 : La photo a) montre les capteurs TDR à différentes profondeurs dans le sol. La photo b) montre le système TDR automatique protégé dans une boîte.

II.3 - Procédures d'échantillonnage

II.3.1 - Détermination des caractéristiques biométriques

Les mesures des caractéristiques biométriques ont été réalisées dans le but de déterminer s'il y a une réponse morphologique et physiologique des deux espèces *Q. suber* et *Q. pubescens* au milieu et au microclimat local. Des arbres de *Q. suber* sains ont été choisis sur le site Rio Frio (Portugal) en utilisant la technique de tomographie acoustique (Lorra et Kathage, 2004) (Figure II-21). Cette méthode nous permet de choisir les arbres destinés aux mesures de flux de sève. Elle nous a permis de diminuer la variabilité des résultats et de nous prémunir contre les résultats inexploitablement en raison de la présence d'un défaut (nœud, cavité...) à proximité des capteurs de flux de sève. Sur le site Italien, cette technique n'a pas été utilisée, les arbres de *Q. pubescens* ont été sélectionnés en fonction de leur position le long de la pente.



Figure II-21 : Tomographie acoustique. Les récepteurs sont fixés à l'écorce. L'unité de traitement du signal est contenue dans une valise. Le stockage des données, le calcul du tomogramme et sa visualisation sont réalisés par un ordinateur de poche.

Au Portugal tous les arbres ont été numérotés. Des mesures de diamètre du tronc des arbres au pied et à 1,30 m de hauteur (BH) ont été effectuées à l'aide d'un mètre ruban. Au Portugal, les arbres ont été triés par classe de diamètre (DBH), chaque classe correspond à une plage de diamètres de 2 cm. La section basale ainsi que la densité (nombre d'arbres par hectare) ont également été mesurées. Les valeurs mesurées sur la surface d'étude ont été converties en valeurs par hectare. Par projection sur le sol, on a également pu mesurer le rayon du houppier dans les quatre directions : nord, sud, est, ouest.

II.3.2 - Mesure du flux de sève

Plusieurs méthodes existent pour mesurer la densité du flux de sève. Ce sont principalement des méthodes basées sur un principe thermique (Annexe 2) On distingue la méthode Heat pulse velocity, HPV (Huber and Schmidt, 1936 ; Marshall, 1958 ; Cohen *et al.*, 1981 ; Cohen, 1993 ; Caspari *et al.*, 1993), la méthode Trunk heat balance, THB (Čermák *et al.*, 1973 ; Čermák and Kučera, 1981 ; Kučera *et al.*, 1977) ; Stem heat balance, SHB (Sakuratani, 1981 ; Baker and Van Bavel, 1987) ; Heat dissipation, HD (Granier, 1985) et la méthode heat field deformation, HFD (Nadezhdina *et al.*, 1998 ; Nadezhdina and Čermák, 1998). La méthode Trunk Heat balance (THB) a été utilisée dans notre étude.

a) Méthode Trunk Heat balance (THB)

La méthode THB, caractérisée par un chauffage direct et une mesure interne de la température, était prévue à l'origine pour les arbres de grand diamètre (Čermák and Deml, 1974 ; Čermák *et al.*, 1973 ; Čermák and Kučera, 1981). Une partie du tronc est chauffée de l'intérieur par la circulation dans le tissu d'un courant électrique généré par des électrodes. La chaleur se diffuse uniformément dans le xylème mais ne traverse pas la fine écorce. La puissance électrique P , directement proportionnelle au flux de sève, ou la différence de température dT , indirectement proportionnelle au flux de sève, est maintenue constante par un contrôle électronique, tandis que l'autre variable est enregistrée.

Les électrodes sont des plaques d'acier inoxydable généralement larges de 25 mm et épaisses de 1 mm. Elles sont enfoncées dans le tronc sur une longueur correspondant à l'épaisseur de l'aubier suivant la direction radiale du tronc. La puissance utilisée, habituellement comprise entre 0,6 à 1,0 W, est mise en oeuvre entre les électrodes par un courant alternatif de 1 kHz.

La différence de température dT entre les électrodes chauffantes et l'électrode de référence, située 10 cm plus bas, est mesurée par une batterie de capteurs de température sous forme d'aiguilles de 1mm de diamètre (habituellement des thermocouples cuivre-constantan (Cu-Cst)). Cette méthode calcule l'équilibre thermique d'une zone chauffée. L'énergie est consommée d'une part par les pertes par conduction et d'autre part par le chauffage de l'eau traversant la zone considérée (Čermák *et al.*, 1982) :

$$P=Q.dT.C_w + \lambda.dT \quad \text{Equation 2}$$

où P est la puissance de chauffage [W], Q le flux de sève [kg/s], dT la différence de température [K], C_w la chaleur spécifique de l'eau [$\text{J.kg}^{-1}.\text{K}^{-1}$] et λ le coefficient de pertes thermiques [W.K^{-1}]. Le principe physique est exact, les seules incertitudes sont l'estimation des pertes thermiques et la déformation du champ de température par le flux de sève.

La plupart de la chaleur est évacuée par le flux d'eau mais une partie, 10 à 20 %, est utilisée pour chauffer les tissus du tronc. Les pertes thermiques λ considérées dans l'équation peuvent être limitées en isolant la zone de mesure par une mousse polyuréthane et en la protégeant des rayons solaires. Elles dépendent essentiellement de la forme du champ de température lié à l'amplitude du flux de sève. En revanche, la variation de la teneur en eau du bois a peu d'influence sur les pertes thermiques. Elles peuvent être prises en compte par l'intermédiaire d'un flux fictif $Q_{w.fic}$ mesuré lorsque le flux de sève est proche de zéro, e.g. au petit matin après une pluie prolongée. Il faut alors retrancher le flux fictif au flux mesurés ($Q_{w.rec}$) :

$$Q_w = Q_{w.rec} - Q_{w.fic} \quad \text{Equation 3}$$

b) Mise en place des capteurs

Les capteurs de mesure du flux de sève ont été installés sur neuf arbres au site portugais. Les mesures ont été effectuées sur deux cotés opposés du tronc (au nord et au sud) afin de déterminer s'il y'a une influence de la position cardinale sur le flux d'eau dans l'arbre mais également dans le but de comprendre la relation entre la structure du xylème et le flux d'eau. La zone à mesurer doit être non endommagée, c'est à dire que le xylème doit être en parfait état. Les facteurs influençant la montée et la mesure du flux de sève sont expliqués dans les deux annexes (annexes 3-4). La surface où doivent être installés les capteurs doit être bien lisse (Figure II-22). Un ensemble de trois électrodes est enfoncé dans le bois d'aubier. Une quatrième électrode est insérée 10 cm au dessous à la verticale de la sonde centrale. Les électrodes sont insérées grâce à un marteau (Figure II-23, Figure II-24). La connexion des capteurs avec le système d'acquisition des données, datalogger (Campell Scientific), est assurée par des câbles (Figure II-25). En fin d'installation, les sondes sont protégées par un

cache isolant recouvert d'aluminium (Figure II-26) assurant la protection contre les rayons solaires. Les câbles sont également protégés. Une bande de plastique placée au dessus de l'ensemble évite l'écoulement des eaux de pluie le long du tronc. Les mesures s'étalent sur deux mois. Un long réseau de tranchées de 5 cm de profondeur a été creusé pour enterrer les câbles qui assurent la connexion entre le datalogger et les capteurs pour les protéger des animaux et du passage des hommes.

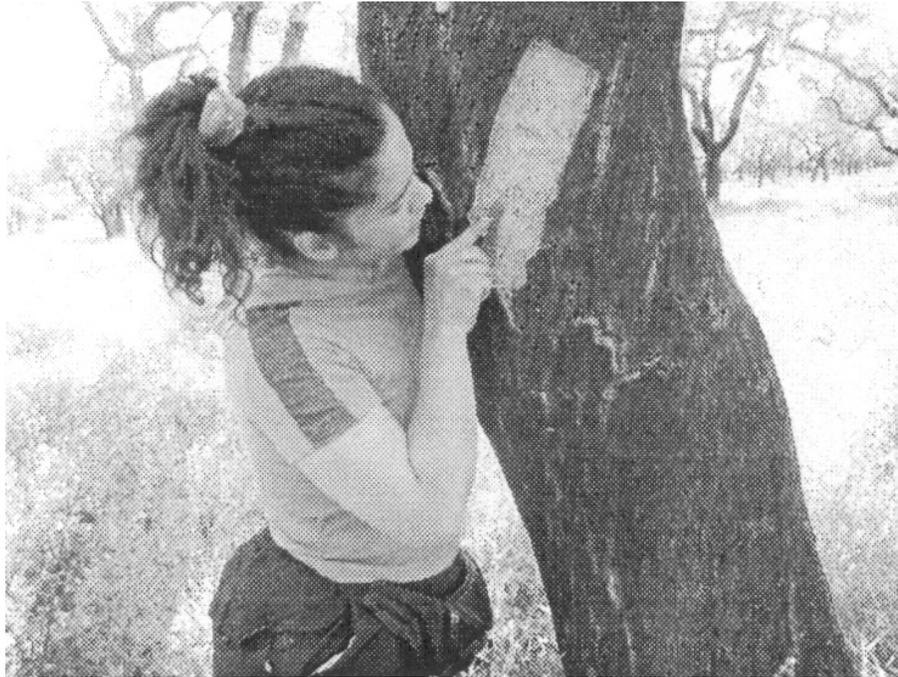


Figure II-22 : Préparation de la surface où seront installés les capteurs THB.



Figure II-23 : Sondes THB enfoncées dans un chêne liège et orientées par rapport au fil du bois (site Rio Frio, Portugal).

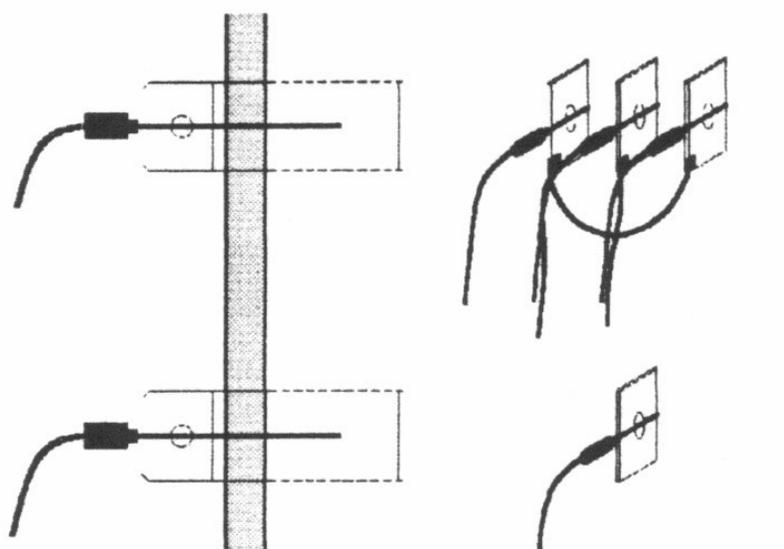


Figure II-24 : Schéma montrant la disposition des capteurs (Dessin réalisé par Čermák).

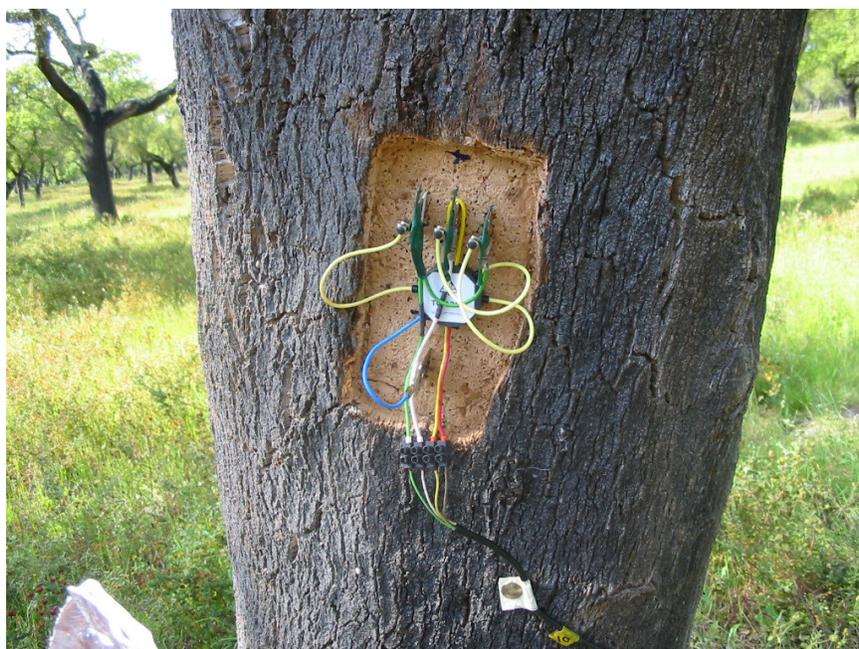


Figure II-25 : Câblage des sondes THB (Site Rio Frio, Portugal).



Figure II-26 : Protection des capteurs contre les rayons solaires (Site Rio Frio, Portugal).

II.3.3 - Prélèvement des échantillons

Sur le site de Rio Frio (Portugal), cinq arbres de *Q. suber*, de diamètre moyen $0,42 \pm 0,02$ m, ont été choisis pour l'étude de l'anatomie du xylème. Le matériel est prélevé directement dans l'arbre sur pied à l'aide d'une tarière de Pressler. Ainsi, on obtient une carotte de bois de 5 mm de diamètre dans laquelle des coupes fines seront prélevées au microtome. Les carottes sont prélevées perpendiculairement au fil du bois (Figure II-27).



Tarière de Pressler

Figure II-27 : La tarière de Pressler doit être manœuvrée normale à la surface du tronc.

Pour chaque arbre, deux carottes ont été prélevées du côté nord du tronc et deux autres du côté sud. L'objectif de cette étude est de détecter d'éventuelles différences de structure du xylème entre le sud et le nord du tronc ainsi que des différences selon la profondeur dans le bois, du cambium jusqu'à la moelle. La distance qui sépare les deux carottes d'un même côté est de 20 mm. Les carottes ont été prises dans la direction radiale du tronc, depuis l'écorce jusqu'à la moelle. Les carottes ont été marquées et emballées immédiatement dans du papier d'aluminium. Elles ont été ensuite mises dans des sacs en plastiques mentionnant le numéro et le diamètre de l'arbre. Au laboratoire, les carottes sont conservées à 4°C. Un échantillon de chaque direction a été utilisé pour mesurer la teneur en eau du bois (W_c). Le second a été destiné à l'analyse anatomique.

Une procédure similaire a été suivie en Italie. Huit arbres de *Q. pubescens* ont été choisis le long de la pente entre 580 et 622 m d'altitude. Par la suite, le bas de la pente sera pris comme altitude zéro. L'altitude des arbres sera donc comprise entre 0 et 42 m. Des carottes ont été prises à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur (BH). Huit carottes ont été prises par arbre, par paires, dans les 4 directions cardinales, l'objectif est de déterminer s'il y'a une influence de la pente et des caractéristiques hydrauliques du sol sur la structure du xylème et sur le comportement mécanique du bois. La direction nord regarde vers le haut de la pente et la direction sud vers le bas. Certaines carottes sont destinées à la mesure de la teneur en eau et de la densité du bois, d'autres à l'analyse anatomique, d'autres enfin aux essais mécaniques.

II.4 - Mesure des propriétés macroscopiques

II.4.1 - Propriétés du bois

a) Mesure de la teneur en eau du bois

On distingue deux définitions de la teneur en eau du bois : la teneur en eau proprement dite et la teneur en eau relative.

La teneur en eau classique (W_c) est définie comme le rapport de la masse d'eau contenue dans le bois sur la masse sèche du bois ou :

$$W_c = \frac{M_f - M_d}{M_d} \quad \text{Equation 4}$$

avec M_f la masse du bois humide et M_d sa masse sèche. L'avantage principal de cette définition est sa simplicité. Elle ne nécessite que la connaissance de la masse humide et de la masse de bois obtenue après séchage au four à 80 C°.

La teneur en eau relative (W_r) est définie comme la rapport de la masse d'eau sur la masse d'eau à la saturation du bois ou :

$$W_r = \frac{M_f - M_d}{M_s - M_d} \quad \text{Equation 5}$$

avec M_s la masse du bois saturé en eau. Cette seconde définition est plus parlante que la première puisque $W_r = 100\%$ correspond à un bois saturé en eau. En revanche, elle nécessite une étape supplémentaire : la saturation des échantillons.

Au Portugal, la teneur en eau du bois (W_c) (Kravka *et al.*, 1999) a été mesurée comme suit : dans les 24 heures suivant l'extraction des échantillons, nous avons mesuré W_c dans la direction radiale du bois. L'aubier et le bois de coeur étaient présents, ils peuvent être distingués par une différence de couleur. Des échantillons de 20 mm de long ont été coupés tout au long de l'aubier. La masse humide (M_f) de chaque échantillon a été déterminée en utilisant une balance avec une résolution de 1 mg. La masse sèche a été obtenue après avoir séché les échantillons dans un four à 80°C pendant trois jours jusqu'à l'obtention d'une masse constante (M_d).

En Italie, la teneur en eau relative (W_r) (Phillips *et al.*, 1996) a été mesurée sur le bois d'aubier dont la profondeur correspond approximativement à 25 % du rayon du tronc. La même procédure qu'au Portugal a été suivie ici mais la teneur en eau a été déterminée dans différentes directions cardinales nord, sud, est et ouest. Toutefois, avant le séchage des échantillons, ceux-ci ont été saturés en eau et la masse correspondante a été mesurée.

b) Mesure de la résistance à la compression

Les essais de compression ont été effectués à l'aide d'un fractomètre portable (Figure II-28) (IML GmbH, Wiesloch, Allemagne, Stokes and Mattheck 1996, Mattheck and Kubler 1995) sur des échantillons d'aubier de 5 mm de diamètre extraits des carottes prélevées sur le site Trivento. L'appareil exerce une pression de compression dans la direction longitudinale (Figure II-29). La force maximale, c'est-à-dire la force à la rupture, est mesurée et la résistance à la compression (δ) est directement lue sur l'appareil. Ces mesures ont été effectuées dans le but de déterminer les relations existant entre le comportement mécanique du bois et l'environnement local de l'arbre, les caractéristiques anatomiques du bois.

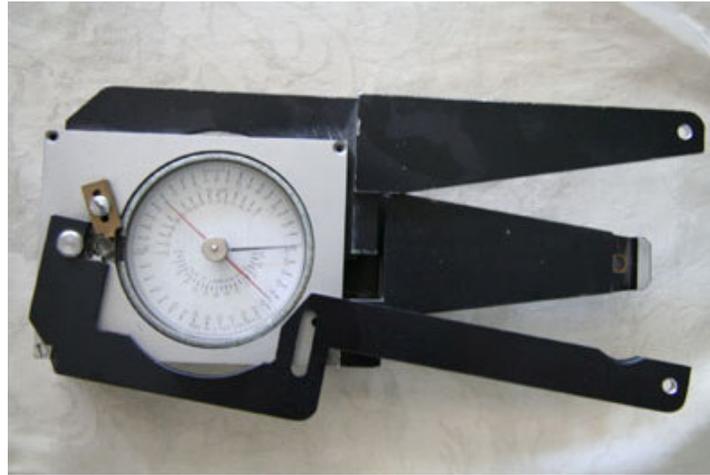


Figure II-28 : Fractomètre portable pour la réalisation des essais de compression.

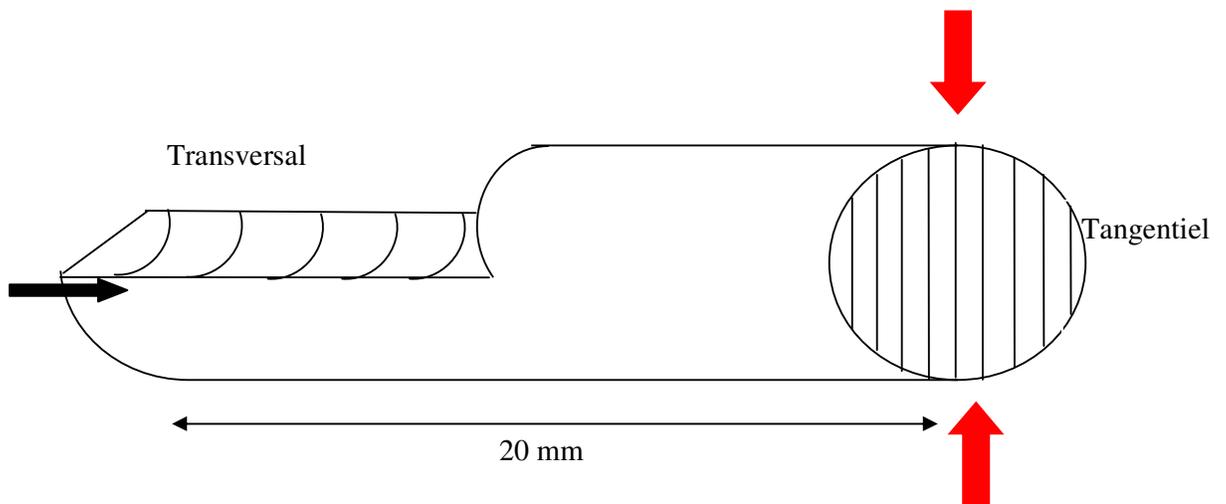


Figure II-29 : Schéma de principe des essais de compression (Barij *et al.*, 2006b).

c) Calcul de la masse volumique du bois

La densité du bois est un caractère pertinent pour déterminer la relation entre l'arbre et son environnement proche. Des échantillons de 20 mm de long ont été coupés dans la partie d'aubier des carottes. Rappelons que le diamètre des carottes est de 5 mm. Le volume exact (V) de l'échantillon du bois frais est déterminé en immergeant dans un petit récipient gradué rempli d'eau distillée et en mesurant le volume déplacé. La masse sèche (M_d) a été obtenue après 3 jours de séchage dans un four à 80 °C. La masse volumique du bois (D_w) alors calculée comme suit :

$$D_w = \frac{M_d}{V} \quad \text{Equation 6}$$

II.4.2 - Calcul de la distribution verticale des feuilles chez le *Q. suber*

Plusieurs méthodes existent pour étudier la distribution des feuilles dans le houppier (Annexe 5). Dans notre campagne expérimentale, la distribution des feuilles par arbre est estimée par une méthode d'analyse d'image décrite par Čermák *et al.* (2004). Cette étude a été menée dans le but de mettre en évidence l'influence de l'environnement local sur la distribution de la surface foliaire au sein de l'arbre et entre les arbres. Un deuxième objectif est de déterminer une relation entre le flux de sève et la surface foliaire.

Les houppiers de quatre arbres ont été photographiés de profil à une distance suffisamment grande pour les avoir en totalité, de sorte qu'il n'y ait pas d'autres arbres dans le fond (Figure II-30 a). Les images sont analysées en terme de densité de feuilles par le biais du logiciel Image Tool version 3.0. Des séries de deux branches principales sur lesquelles les feuilles ont été comptées et converties en surface de feuillage ont été photographiées pour servir de références. Les images des houppiers et des branches dont les feuilles ont été comptées manuellement sont préparées en supprimant toute les parties pouvant interférer et en ajustant le contraste et la luminosité quand cela est nécessaire (Figure II-30 b). Les images sont ensuite converties en format binaire et les pixels noirs et blancs sont comptés en utilisant le logiciel Image Tool (Figure II-30 c). La surface en pixels des objets entièrement noirs que sont les branches est comptées puis soustraite en utilisant le même logiciel. L'aire des pixels noirs restants est alors convertie en surface foliaire. La distribution verticale des feuilles est calculée par niveau de 50 cm (Figure II-30 d) (Čermák 1989, Čermák 1998; Čermák *et al.*,

1998); Morales *et al.*, 1996a, 1996b ; Tognetti *et al.*, 2000). L'équation Gaussienne suivante est ajustée aux résultats obtenus :

$$Y = a \cdot e^{-b \cdot (x-c)^2} + d \cdot e^{-e \cdot (x-f)^2} - g \quad \text{Equation 7}$$

avec :

y = surface des feuille / 0,5m largeur de couche

x = hauteur

a,d = amplitude

b,e = largeur

c,f = position

g = décalage

Les paramètres de cette équation sont liés directement à la circonférence (C_{totale}). La surface totale des feuilles de la couronne est calculée à partir de la somme de toutes les surfaces mesurées pour chaque niveau (Figure II-30 d) de la couronne. La validité de ce modèle est testée pour un ensemble de branches dont le nombre des feuilles a été compté manuellement.

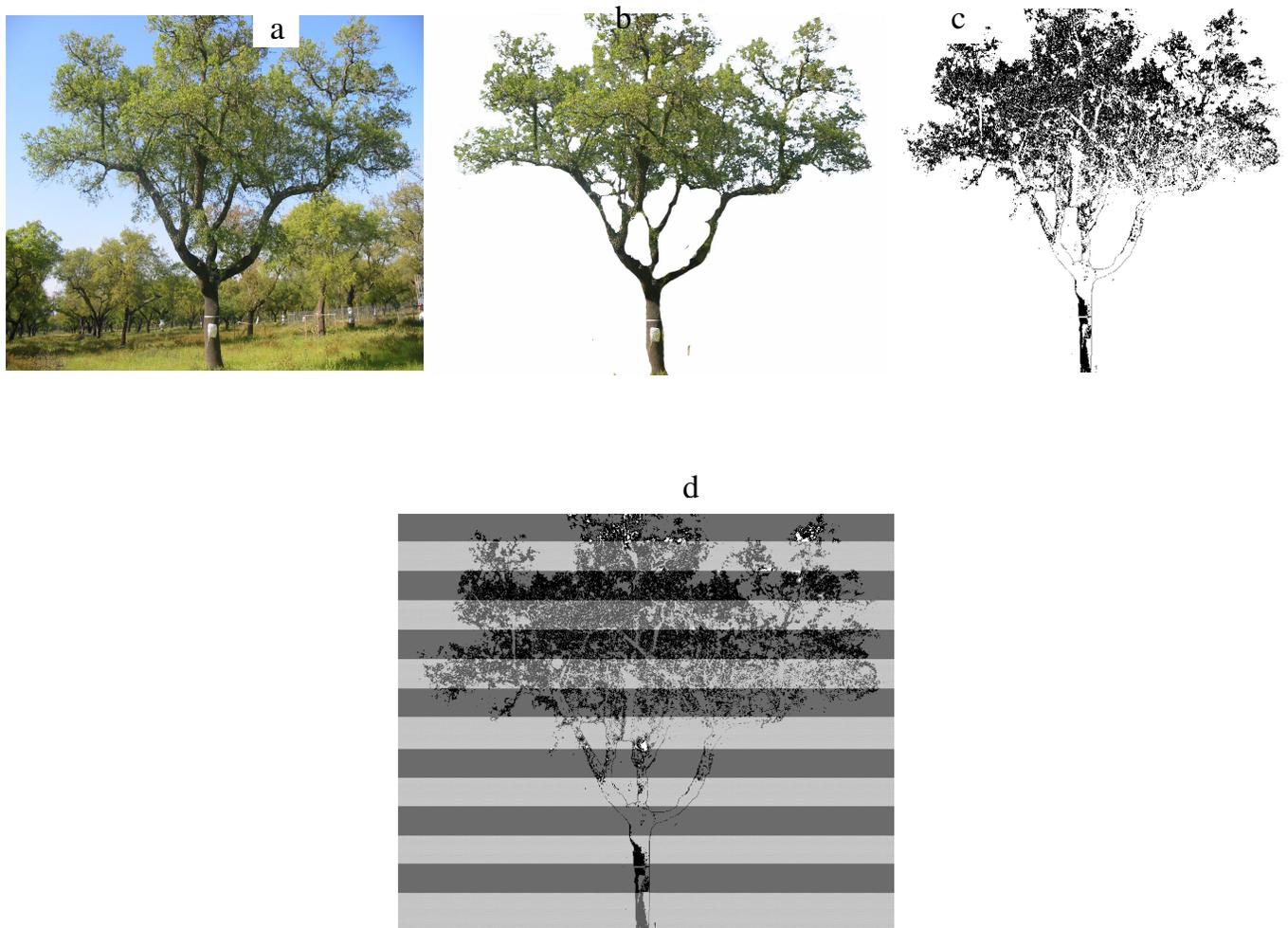


Figure II-30 : Etapes d'analyse de la distribution des feuilles.

II.4.3 - Calcul de l'indice de la surface foliaire (LAI)

On appelle indice de surface foliaire d'un houppier le rapport entre la surface des feuilles du houppier et la surface verticalement projetée sur le sol de ce houppier, le sol étant assimilé à un plan horizontal. La surface des feuilles est mesurée sur une seule face pour tous les feuillus ainsi que pour les résineux n'ayant des stomates que sur un seul côté de leurs aiguilles. Dans le cas contraire la surface totale de la feuilles est prise en compte (on parle parfois d'indice des aiguilles (NAI)). Dans notre étude le LAI est déterminé comme suit :

- ◆ Premièrement, le rayon du houppier (CrRad) dans les quatre directions cardinales a été mesuré. Le rayon moyen du houppier et sa surface projetée verticalement sur le sol (CrPro) en sont déduits.

- ◆ Deuxièmement, une méthode d'analyse d'image permet d'estimer la surface des feuilles (LA).

Le LAI (m²/m) est le rapport entre la surface des feuilles et l'air projetée de l'houpplier :

$$LAI = \frac{LA}{Cr Pr o} \quad \text{Equation 8}$$

II.5 - Mesures anatomiques

II.5.1 - Préparation des coupes anatomiques

a) Microtome

Pour réaliser les coupes anatomiques, nous avons utilisé un microtome à glissière. Le couteau du microtome doit être de bonne qualité et adapté au type de bois (tendre ou dur) à couper. Des échantillons de 20 mm de long ont été extraits des carottes destinées à l'analyse anatomique. Pour chaque échantillon, des sections minces de 20 µm d'épaisseur ont été coupées en utilisant un microtome (Leica SM 2400), alors que le bois était encore frais (Figure II-31). Avant l'exécution des coupes, le réglage du microtome s'avère important. Ce réglage concerne aussi bien l'angle que fait le couteau par rapport à l'horizontale mais aussi l'épaisseur de coupe. L'angle de coupe augmente avec la dureté du bois et varie entre 0 et 15° quand il s'agit de couper des carottes.

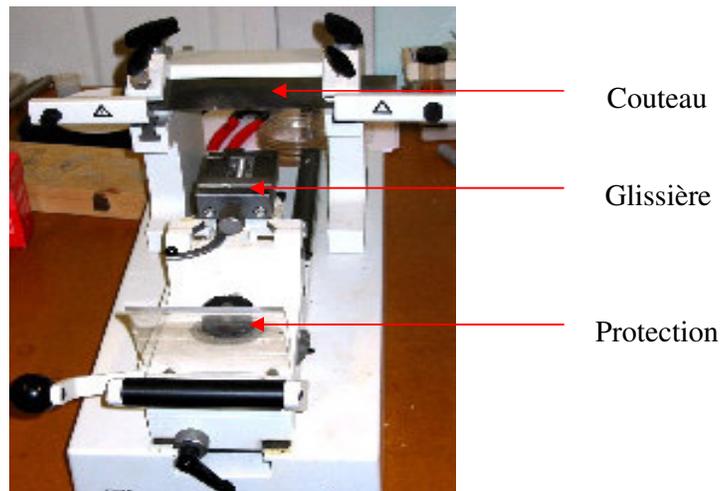


Figure II-31 : Microtome Leica SM 2400.

b) Coupes transversales

Pour l'analyse anatomique seule, les coupes transversales nous sont utiles puisqu'elles mettent en évidence la section des vaisseaux. Pour une telle coupe, la carotte doit être disposée horizontalement sur le bloc du microtome de telle sorte que la direction du fil du bois soit verticale et perpendiculaire à la direction du couteau et de la glissière. La direction du fil du bois est observable (souvent à l'œil nu) sur la section circulaire de la carotte. Elle est indiquée par la maillure.

c) Coloration des coupes

C'est une étape importante qui permet d'avoir une meilleure lisibilité des coupes au microscope. Une solution de phloroglucinol (1,3,5-trihydroxybenzene) dilué dans de l'Acide chlorhydrique (HCl) a été utilisé pour la coloration des coupes anatomiques. Ce colorant a pour particularité d'entrer en interaction avec la lignine abondante dans la paroi cellulaire (Chaffey, 2002). Les coupes minces ont été placées sur des lames de verre avant de baigner dans la solution pendant 1 min puis d'être soigneusement lavées plusieurs fois à l'eau distillée afin d'éliminer l'excès de colorant et les débris de coupe. La coupe est ensuite couverte d'une lamelle de format 26 x 26 mm assurant la protection de l'ensemble. L'ensemble est déposé sur la platine du microscope.

d) Observation au microscope et prise des photos

Dans notre campagne expérimentale nous avons utilisé un microscope optique à lumière transmise Olympus BH2-RFCA. Les sections transversales du bois ont été examinées et photographiées avec un grossissement x200 (Figure II-32). Une mine en carbone calibrée de 0,5 mm de diamètre est placée sur les coupes photographiées (Figure II-33) afin de connaître l'échelle des photographies traitées par le logiciel Wincell (WinCell© version 2001 Regent Instrument Inc. Quebec, Canada). Le diamètre minimum (d_{\min}), le diamètre maximum (d_{\max}), surface du lumen et la densité des vaisseaux ont été mesurés en utilisant ce logiciel.



Figure II-32 : Microscope photonique utilisé pour observer et photographier les coupes anatomiques.



Figure II-33 : Coupe transversale de *Q. pubescens*. Une mine calibrée est placée sur l'échantillon pour servir de repère d'échelle (Diamètre 0,5 mm).

II.5.2 - Analyse des coupes anatomiques

Les coupes transversales des vaisseaux du *Q. suber* et du *Q. pubescens* ont été analysées par le logiciel WinCell© 2001a. La forme des vaisseaux est considérée comme elliptique par le logiciel. Le diamètre minimum (d_{min}) et le diamètre maximum (d_{max}) de chaque vaisseau ont été déterminés (Figure II-34 et Figure II-35). Dans le cas des échantillons prélevés au Portugal, seul le bois de printemps (*EW*) a été analysé. Pour les échantillons prélevés en Italie, seul le bois fonctionnel (aubier) a été analysé, soit 25 % du rayon du xylème. Le diamètre hydraulique (d_h) des vaisseaux a été calculé en utilisant l'équation de Lewis (1992) :

$$d_h = \frac{1}{2} \times \frac{\sqrt{(2d_{max}^2)d_{min}^2}}{\sqrt{d_{max}^2 + d_{min}^2}} \quad \text{Equation 9}$$

Le calcul de la surface du lumen (A_{lum}) des vaisseaux du bois du printemps, considérés comme des ellipses, a été effectué comme suit :

$$A_{lum} = \pi(d_{max} \times d_{min}) \quad \text{Equation 10}$$

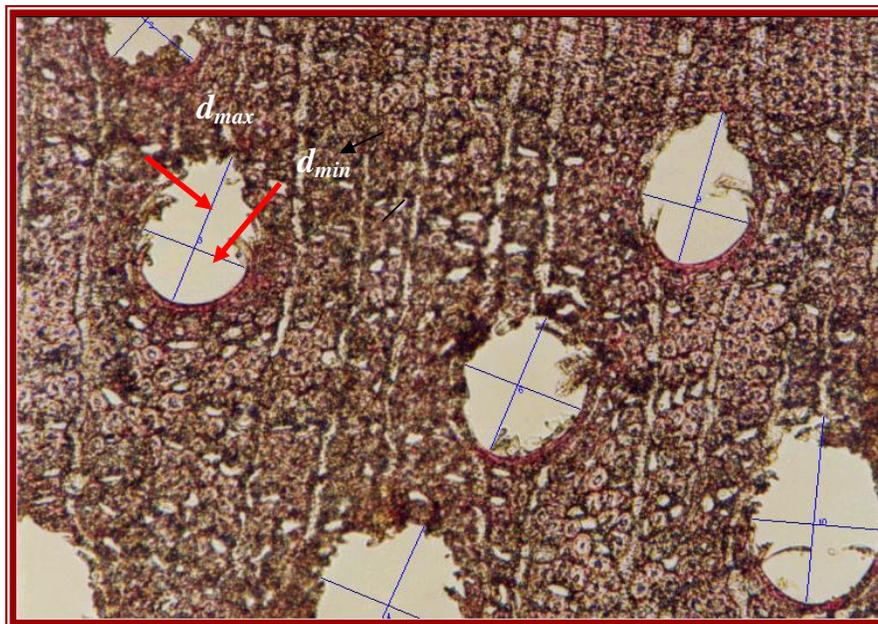


Figure II-34 : Vaisseaux identifiés par le logiciel WinCell©.

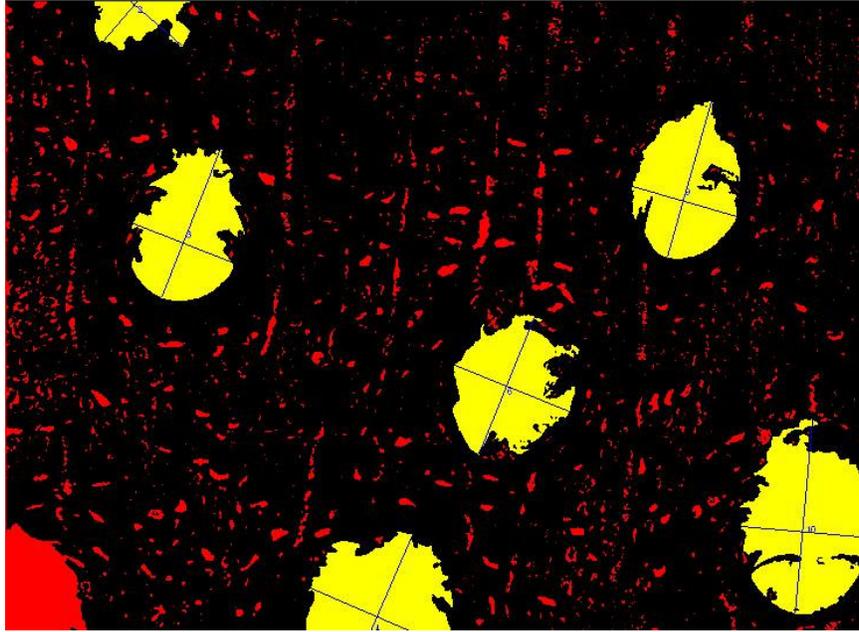


Figure II-35 : Mise en évidence des vaisseaux comptabilisés par le logiciel WinCell© (couleur jaune). Les vaisseaux de couleur rouge ne sont pas pris en compte.

II.6 - Calcul de la conductivité hydraulique théorique

La loi de Hagen-Poiseuille permet de déterminer la conductivité hydraulique théorique (L_{th}) pour le flux d'un soluté de viscosité (η), à travers un tube de rayon constant (r) (Zwienieck *et al.*, 2001) :

$$L_{th} = \frac{r^4 \pi}{8\eta} \quad \text{Equation 11}$$

La conductivité hydraulique s'exprime en $\text{m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$. Dans notre cas de figure, le fluide est de l'eau dont la viscosité (η) est de $1,002 \times 10^{-9}$ MPa.s à 20°C. Le rayon (r) est le rayon hydraulique moyen issu de l'étude anatomique.

II.7 - Analyse statistique

a) Site de Rio Frio (Portugal)

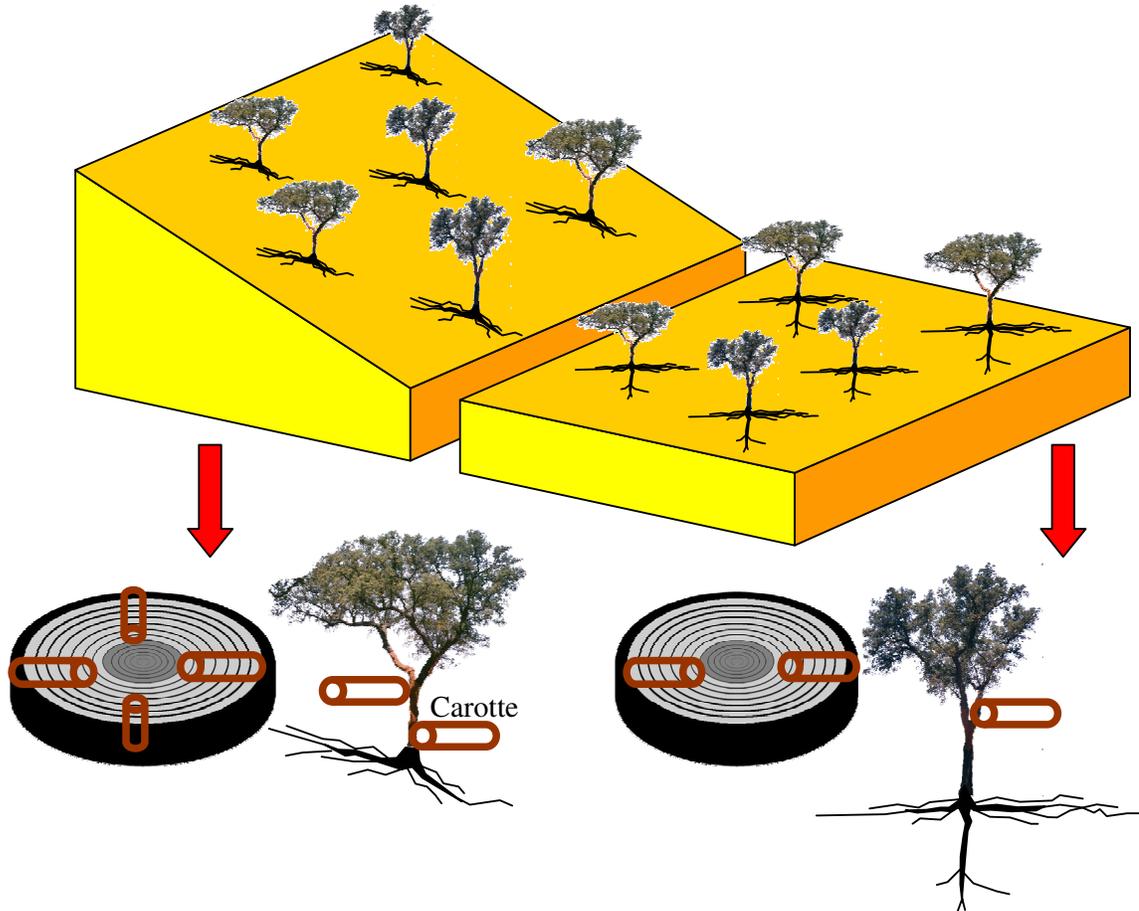
Des régressions ont été effectuées pour mettre en évidence des relations entre le rayon du houppier, au nord et au sud, et le diamètre du tronc. La distance radiale à partir du cambium a été exprimée en pourcentage du rayon du tronc afin de permettre la comparaison d'arbres de différentes tailles. La relation entre la teneur en eau du bois, la taille des lumens ou encore la conductivité hydraulique et la profondeur dans le bois, selon la face du tronc, a été mise en évidence par une analyse de covariance. La taille des vaisseaux et la conductivité hydraulique théorique ont une distribution normale (Test Anderson-Darlin, $P > 0,05$). Les densités de flux de sève mensuelles au nord et au sud ont été comparées par un test T.

b) Site de Trivento (Italie)

La (θ_v) du sol obtenue en moyennant des valeurs mesurées tout autour de chaque arbre. Les moyennes pour la teneur en eau du bois (Wc), la densité du bois (Dw), la résistance à la compression du bois (δ), la surface des lumens (V_A) et la conductivité hydraulique (Lth) ont été calculées que pour le bois d'aubier et utilisées dans les analyses statistiques. Des analyses de variance ont été utilisées pour déterminer les différences de la teneur en eau du sol (θ_v), les Wc, Dw, δ , V_A et Lth du bois à quatre positions autour du tronc et, quand cela est approprié, à la base du tronc et à hauteur de poitrine à partir des données moyennes pour les arbres. Les moyennes de Wc, Dw, δ , V_A et Lth ont été calculées, à la base comme à hauteur de poitrine, à partir de données obtenues en analysant quatre carottes dans chacune de quatre directions cardinales. Des régressions sur θ_v , l'altitude des arbres, Wc, Dw, δ , V_A et Lth ont été effectuées afin de déterminer si ces paramètres varient le long de la pente. Des analyses de covariance ont été effectuées afin de mettre en évidence des différences entre du tronc et 1,30m de hauteurs (BH).

II.8 - Schéma général récapitulant la procédure globale d'échantillonnage

Site pentu de Trivento (Italie)	Site de Rio Frio (Portugal)
---------------------------------	-----------------------------



2 carottes ont été prélevées dans 4 directions (nord, sud, est et ouest) et à 2 niveaux du tronc (base et hauteur de poitrine), soit un total de 16 prélèvements par arbre.	2 carottes ont été prélevées dans 2 directions (nord et sud) à hauteur de poitrine uniquement, soit 4 prélèvements par arbre.
La distribution des vaisseaux a été étudiée en fonction de la position de l'arbre le long de la pente et de la direction cardinale.	La distribution des vaisseaux a été étudiée en fonction de la profondeur du bois dans l'arbre et de la direction cardinale.

Paramètre étudié	Méthode	Matériel
Biométrie	Lecture directe	Mètre ruban
Teneur en eau du sol	Sondes	ThetaProbe et TDR
Distribution des feuilles	Analyse d'image	Logiciel Image Tool
Anatomie	Analyse d'image	Logiciel Wincell© 2001a
Conductivité hydraulique	Loi de Hagen-Poiseuille	
Flux de sève	Sondes Trunk Heat Balance	
Mécanique	Essais destructifs	Fractomètre portable

Chapitre III
Résultats

III.1 - Etude macroscopique de *Q. suber* et *Q. pubescens*

III.1.1 - Teneur en eau du sol (site Trivento)

Sur le site de Trivento (Italie), la teneur en eau volumétrique du sol (θ_v) a été mesurée à l'aide de capteurs Tetaprobés pendant la journée du 9 juin 2004. Les résultats obtenus montrent que θ_v diminue clairement avec l'altitude malgré une dispersion importante (Figure III-1). La teneur en eau moyenne est de l'ordre de $0,358 \pm 0,051 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Les analyses de régression montrent que la teneur en eau du sol diminue significativement avec l'altitude ($y = -0,178 + 39,0$, $R^2 = 0,15$, $P < 0,001$).

Les relevés climatologiques de la station de Campobasso, à proximité du site d'étude, indiquent une absence de précipitations durant les 3 jours précédant la journée de mesure des teneurs en eau du sol (<http://www.meteoam.it>). Les résultats obtenus ne sont donc pas influencés par de récentes précipitations.

Les résultats obtenus à partir du modèle hydrologique développé dans Hydrus2D (Šimůnek *et al.*, 1999 ; Barij *et al.*, 2006a), pour chaque saison, sont représentés en fonction de l'altitude sur la figure suivante (Figure III-2). Ils montrent, qu'avec un minimum de suppositions, ce modèle reproduit une distribution de la teneur en eau superficielle du sol le long de la pente similaire à celle observée expérimentalement. Cette tendance persiste au cours de l'année. La superposition des résultats numériques et des résultats expérimentaux montre une très bonne corrélation entre les deux (Figure III-3). La présence d'un pic dans la teneur en eau du sol à 7 m d'altitude est due à la présence d'une petite terrasse. En effet, l'angle d'inclinaison du terrain est un paramètre d'entrée du modèle influent beaucoup sur les résultats. Les résultats du modèle ont également montré que le coefficient directeur de la décroissance de la teneur en eau en fonction de l'altitude est lié à la montée de la nappe phréatique dans les périodes de chute de pluie prolongée.

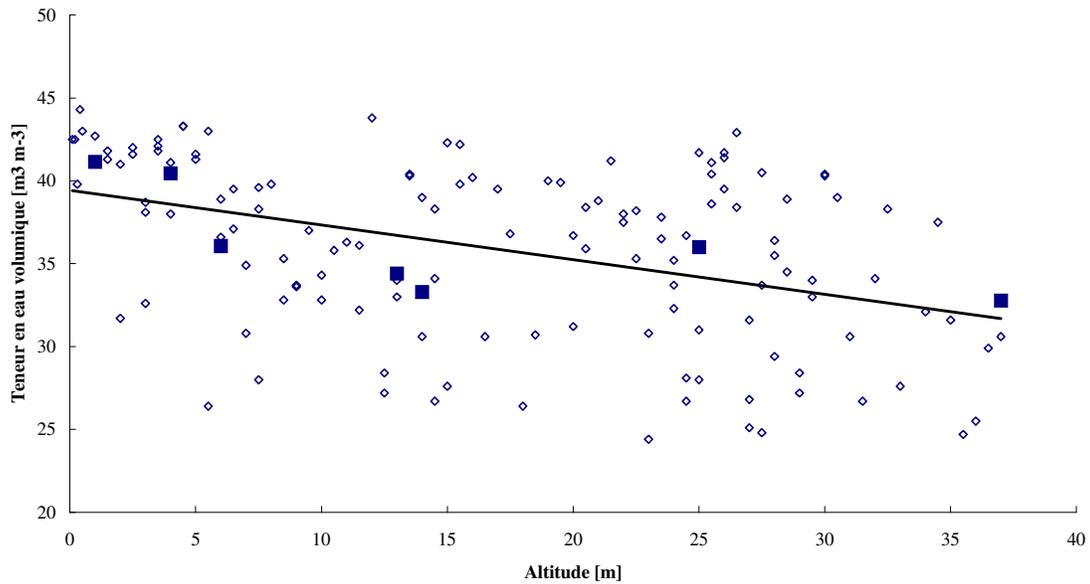


Figure III-1 : Variation de la teneur en eau du sol le long de la pente (Site Trivento). Les points plus foncés représentent les teneurs en eau moyennes du sol autour des arbres où des carottes de bois ont été prélevées.

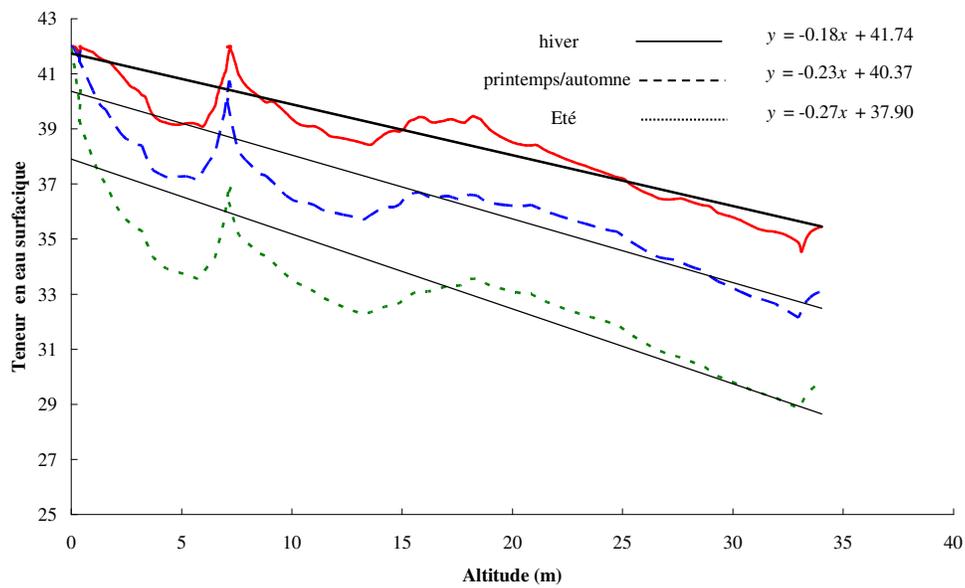


Figure III-2 : Résultats de simulations à partir d'un modèle hydrologique développé dans Hydrus2D.

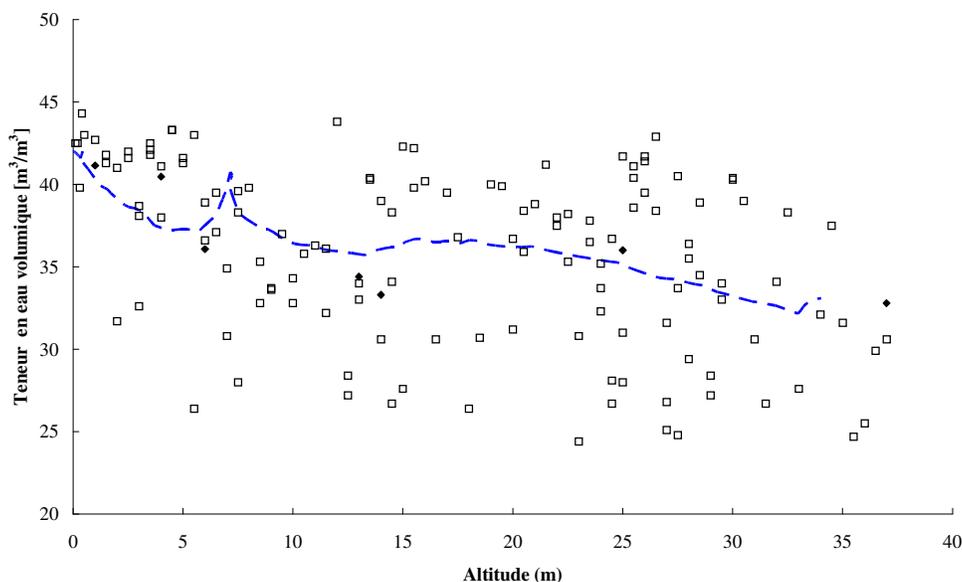


Figure III-3 : Confrontation du modèle hydrologique aux résultats expérimentaux. La courbe en pointillés est réalisée par le modèle Hydrus 2D.

En résumé, il apparaît que la teneur en eau du sol est fortement liée à l'altitude. Les arbres situés au pied de la pente ne poussent donc pas dans les mêmes conditions que ceux situés plus haut. Il est, par conséquent, pertinent d'étudier la réponse des arbres à ce paramètre en terme de morphologie, de teneur en eau du bois, de densité du bois, de résistance mécanique et de structure du xylème.

III.1.2 - Caractéristiques biométriques (Sites Trivento et Rio Frio)

Des mesures biométriques ont été effectuées sur le site de Rio Frio (Portugal) ainsi que sur le site de Trivento (Italie). L'objectif de ces mesures est de déterminer des relations allométriques, c'est-à-dire des relations entre différentes caractéristiques morphologiques d'un même arbre. Le diamètre du tronc du *Q. suber* à 1,30 m de hauteur (DBH) sera pris comme dimension de référence dans les relations allométriques.

Sur le site portugais, 532 arbres, tous âgés de 80 ans, ont été recensés. Le nombre d'arbres à l'hectare et la section basale par classe de diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur ont été représentés (Figure III-4 et Figure III-5). Parmi ces arbres, quelques uns ont été étudiés plus en détail. Le tableau ci-après (Tableau III-1) liste leurs caractéristiques morphologiques.

Diamètre à 1,3 m [cm]	Hauteur [m]	Circonférence à 1,30 [cm]	Aire basale [cm ²]	Rayon du xylème [cm]	Rayon nord du houppier [m]	Rayon sud du houppier [m]	Rayon est du houppier [m]	Rayon ouest du houppier [m]	Rayon moyen du houppier [m]	
30,00	6,00	94,25	706,86	15,00	5,1	1,9	2,6	4,2	3,45	
33,74	8,70	106,00	894,09	16,87	4,5	4,7	4,1	4	4,33	
37,50	10,00	117,81	1104,47	18,75					*	
38,00	11,00	119,38	1134,11	19,00					*	
38,28	8,35	120,26	1150,89	19,14					*	
39,24	12,00	123,28	1209,34	19,62					*	
40,11	*	126,00	1263,37	20,05	4,1	4,2	4,9	3,8	4,23	
40,71	*	127,90	1301,76	20,36	5,1	5,8	6,1	5,0	5,49	
42,97	*	135,00	1450,30	21,49	4,7	5,6	4,6	4,4	4,83	
43,13	*	135,50	1461,06	21,57	4,3	5,7	6,4	5,5	5,48	
43,39	*	136,30	1478,37	21,69	5,1	5,2	5,9	4,8	5,23	
43,00	11,67	135,09	1452,20	21,50	4,3	4,2	5,6	3,9	4,48	
46,90	10,00	147,34	1727,57	23,45					*	
47,57	13,00	149,45	1777,28	23,79					*	
49,68	12,45	156,07	1938,44	24,84	5,4	6,8	5,5	4,7	5,60	
55,64	*	174,80	2431,44	27,82	5,3	7	4,7	6,5	5,88	
57,34	12,00	180,14	2582,29	28,67					*	
62,07	*	195,00	3025,89	31,04	5,2	7,8	5,5	6,1	6,15	
66,00	13,00	207,35	3421,19	33,00					*	
Moyenne	45,01	10,68	141,42	1658,47	22,51	4,8	5,3	5,1	4,8	5,01
Ecart type	9,49	2,15	29,82	726,37	4,75	0,5	1,6	1,1	0,9	0,82

**Tableau III-1 : Caractéristiques biométriques du *Q. suber* du site de Rio Frio (Portugal).
Mesures effectuées en juin 2003.**

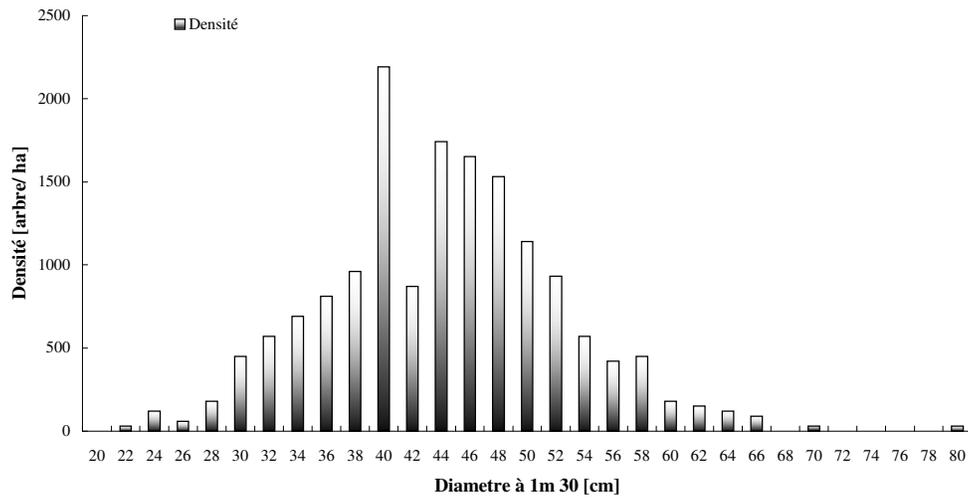


Figure III-4 : Distribution de la densité en fonction du diamètre des arbres. Données collectées en avril 2003.

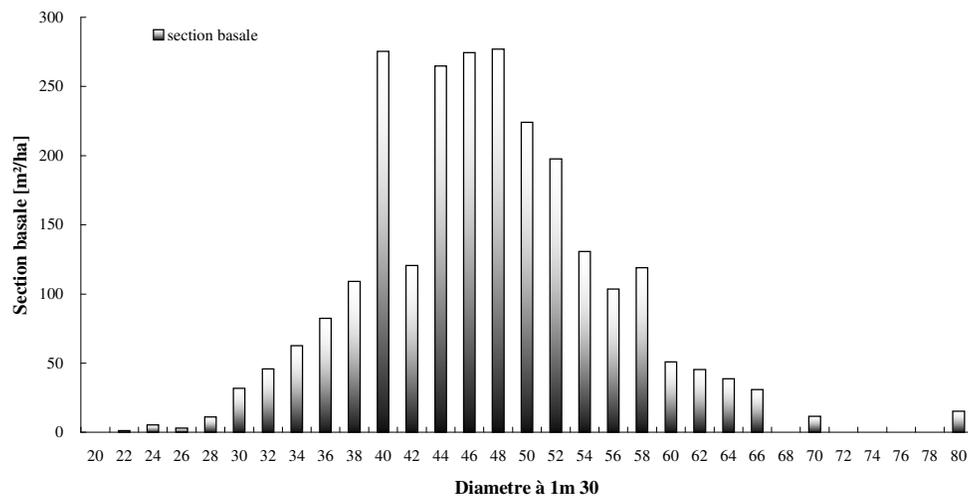


Figure III-5 : Distribution de la section basale (surface) en fonction du diamètre des arbres. Données collectées en avril 2003.

a) Relation entre le diamètre du tronc à 1,30 m et la hauteur de l'arbre

Il a déjà été montré, notamment par Čermák (1998), qu'il existait une relation entre le diamètre du tronc à 1,30 m et la hauteur de l'arbre. Cette relation est de la forme suivante, où h_t désigne la hauteur de l'arbre, x le diamètre à 1,30 m de hauteur et a , b et c 3 coefficients à déterminer :

$$h_t = a \left[1 - e^{-\frac{x}{b}} \right]^c \quad \text{Equation 12}$$

Les coefficients a , b et c permettant d'ajuster au mieux cette relation allométrique aux données recueillies sont $a=15,16$, $b=26,43$ et $c=1,5$ (Figure II-6). Etant donné la courte plage de diamètres étudiée (rappelons que tous les arbres ont le même âge), une régression linéaire peut cependant s'avérer suffisante (Figure III-7). Cette régression montre que la hauteur de l'arbre est significativement liée au diamètre du tronc à 1,30 m ($R^2 = 0,55$; $P = 0,006$). La hauteur moyenne des arbres est de 10,6 m avec un écart type de 2,1 m et un maximum de 13 m.

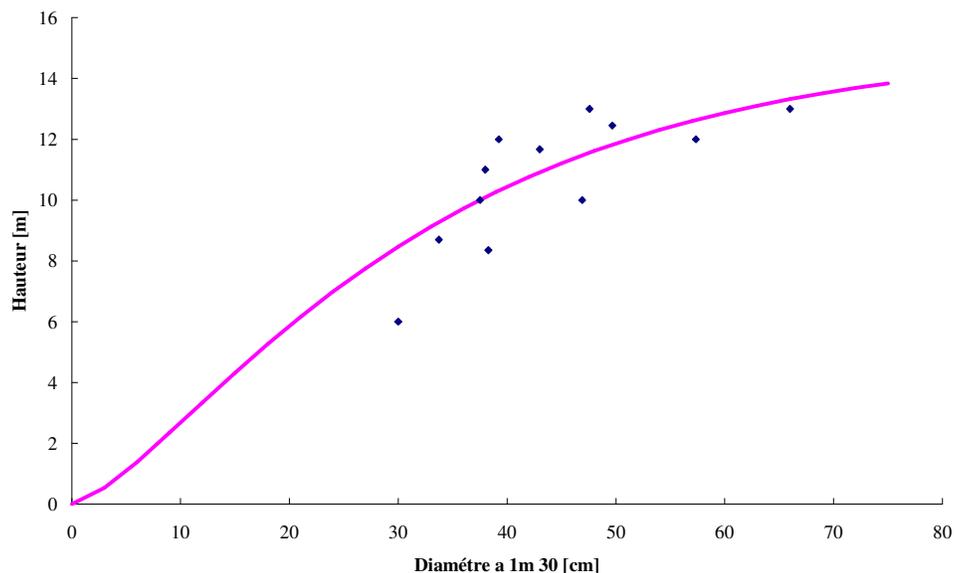


Figure III-6 : Relation entre la hauteur de l'arbre et le diamètre à 1,30 m chez *Q. suber* sur le site de Rio Frio au Portugal. Les coefficients de l'équation ($ht=a [1-e-x/b]^c$) qui relie la hauteur au DBH sont $a=15,16$, $b=26,43$ et $c=1,5$.

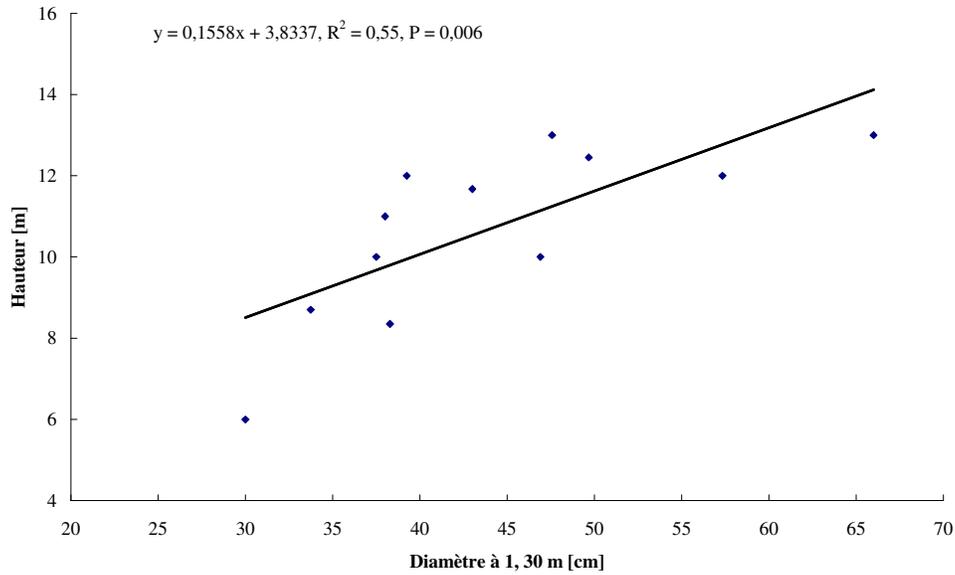


Figure III-7 : Variation de la hauteur du *Q. suber* en fonction du DBH.

b) Relation entre le diamètre du tronc DBH et le rayon du houppier

Sur le site portugais, le rayon du houppier de 11 arbres a été mesuré dans 4 directions : au nord, au sud, à l'est et à l'ouest. La moyenne des 4 valeurs a ensuite été calculée (Figure III-8). Le rayon moyen du houppier des 11 arbres considérés est de $5,01 \pm 0,81$ m. Les analyses de régression montrent qu'il existe une relation significative entre le rayon moyen du houppier et le DBH ($R^2 = 0,75$; $P = 0,01$) (Figure III-8). Aucune différence significative n'a été trouvée entre le rayon nord et le rayon sud des arbres utilisés pour l'étude anatomique.

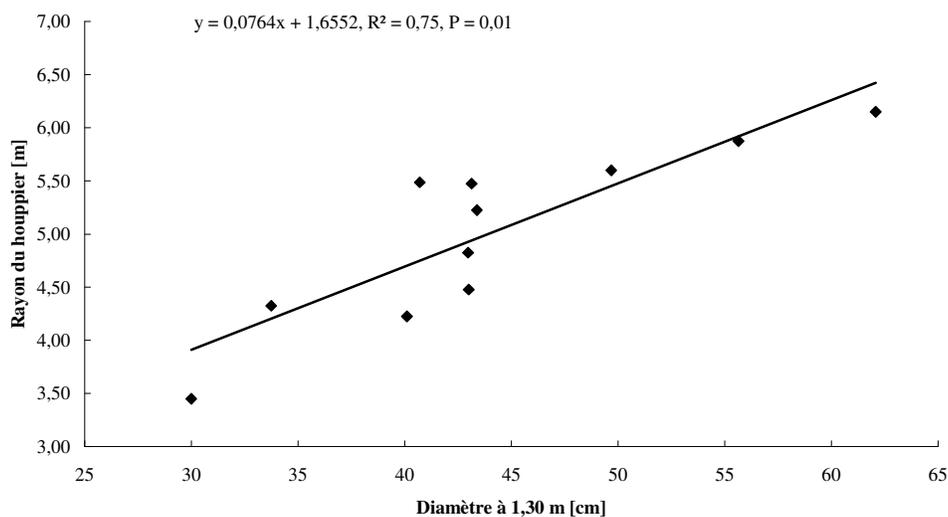


Figure III-8 : Relation entre le DBH de l'arbre et le rayon moyen du houppier chez *Q. suber* sur le site Rio Frio, Portugal.

Des mesures biométriques ont également été effectuées en Italie sur le site de Trivento. Le diamètre de l'arbre à 1,30 m de hauteur ainsi qu'au pied de l'arbre (base) a été déterminé (Tableau II-2). Le diamètre moyen à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur sont respectivement $20,8 \pm 0,06$ cm et $13,9 \pm 3,27$ cm. Les analyses de régression montrent que le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur ($R^2 = 0,05$; $P = 0,56$) comme le diamètre à la base de l'arbre ($R^2 = 0,06$; $P = 0,61$) ne sont pas significativement liés à l'altitude (Figure III-9).

Numéro d'arbre	Altitude [m]	Circonférence à 1,30 m [cm]	Circonférence au pied de l'arbre [cm]	Diamètre à 1,30 m [cm]	Diamètre au pied de l'arbre [cm]
2	1	48,50	68,10	15,44	21,68
5	4	29,50	35,00	9,39	11,14
6	6	39,00	58,30	12,41	18,56
8	13	39,00	58,30	12,41	18,56
12	14	61,40	98,40	19,54	31,32
19	25	39,40	59,70	12,54	19,00
30	37	49,50	68,10	15,76	21,68

Tableau III-2 : Caractéristiques biométriques du *Q. pubescens* en Italie. Données récoltées en 2004.

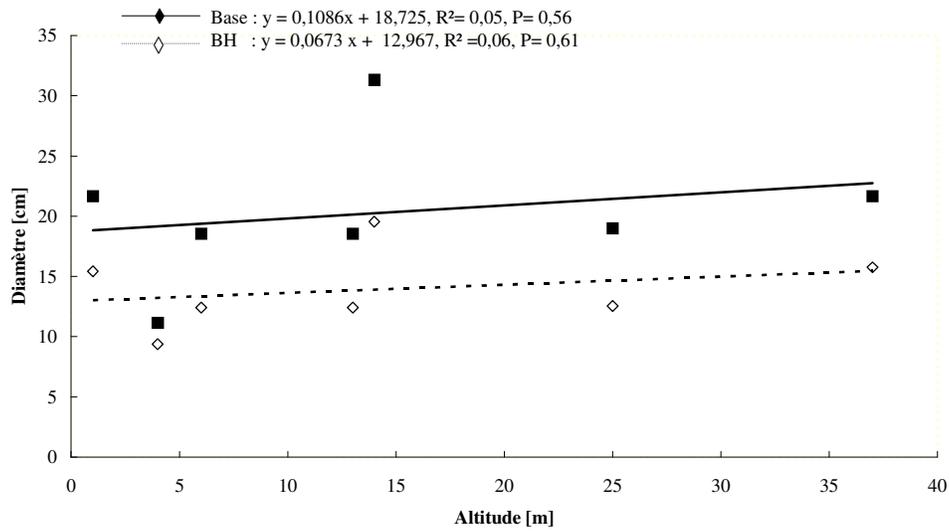


Figure III-9 : Variation du diamètre de l'arbre à la base et à BH en fonction de l'altitude (site Trivento).

En résumé, plusieurs relations allométriques ont pu être mises en évidence : une relation significative entre la hauteur de l'arbre et son diamètre à 1,30 m ainsi que entre le rayon moyen du houppier et le diamètre à 1,30 m. En revanche, la relation entre le diamètre du tronc et l'altitude, dont on sait qu'elle influe sur la teneur en eau du sol, ne s'est pas avérée significative.

III.1.3 - Surface foliaire (site Rio Frio)

a) Distribution verticale des feuilles chez *Q. suber*

La distribution verticale des feuilles varie dans le houppier d'un arbre ainsi que entre les arbres (Figure III-12 a, b, c, d et e). Le chêne possède un minimum de feuillage au faite de l'arbre, un maximum à mi-hauteur du houppier et une faible quantité en partie inférieure. L'allure des courbes représentées sur la Figure III-12 varie d'un arbre à l'autre. On remarque que l'arbre *b* a une distribution des feuilles très différente de celle des trois autres. C'est probablement la conséquence de la forme de son houppier divisé en deux branches de tailles très différentes. La forme du houppier a une influence directe sur la distribution des feuilles et, par conséquent, sur la surface foliaire à chaque niveau du houppier. Le houppier de *Q. suber* a une forme sphérique.

b) Relations allométriques (site Rio Frio)

Les analyses de régression montrent que la surface des feuilles (LA) varie significativement avec le diamètre des branches ($R^2= 0,50$; $P<0,001$) (Figure III-10) ainsi qu'avec le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur ($R^2= 0,67$; $P<0,05$) (Figure III-11). La distribution verticale des feuilles pour chaque *Q. suber* étudié montre une allure de distribution gaussienne (Figure III-12). Les coefficients de l'équation gaussienne des arbres étudiés sont présentés dans le tableau ci-après (Tableau III-3).

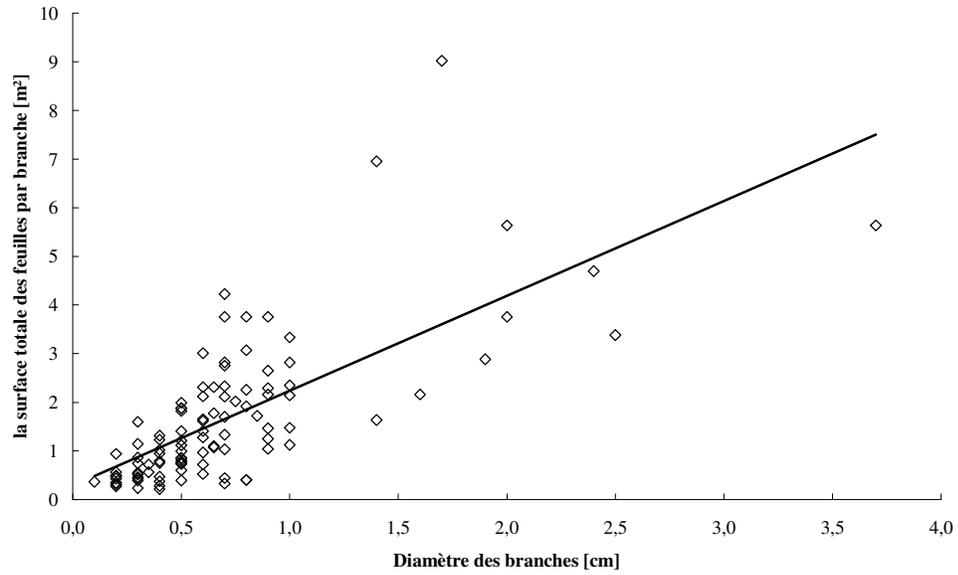


Figure III-10 : Relation entre le diamètre des branches et la surface foliaire du *Q. suber*.

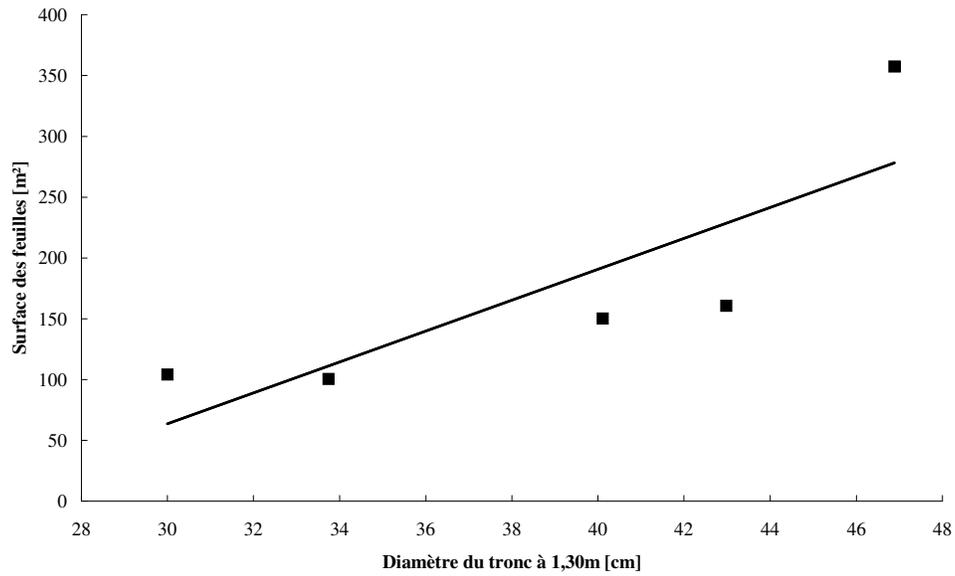
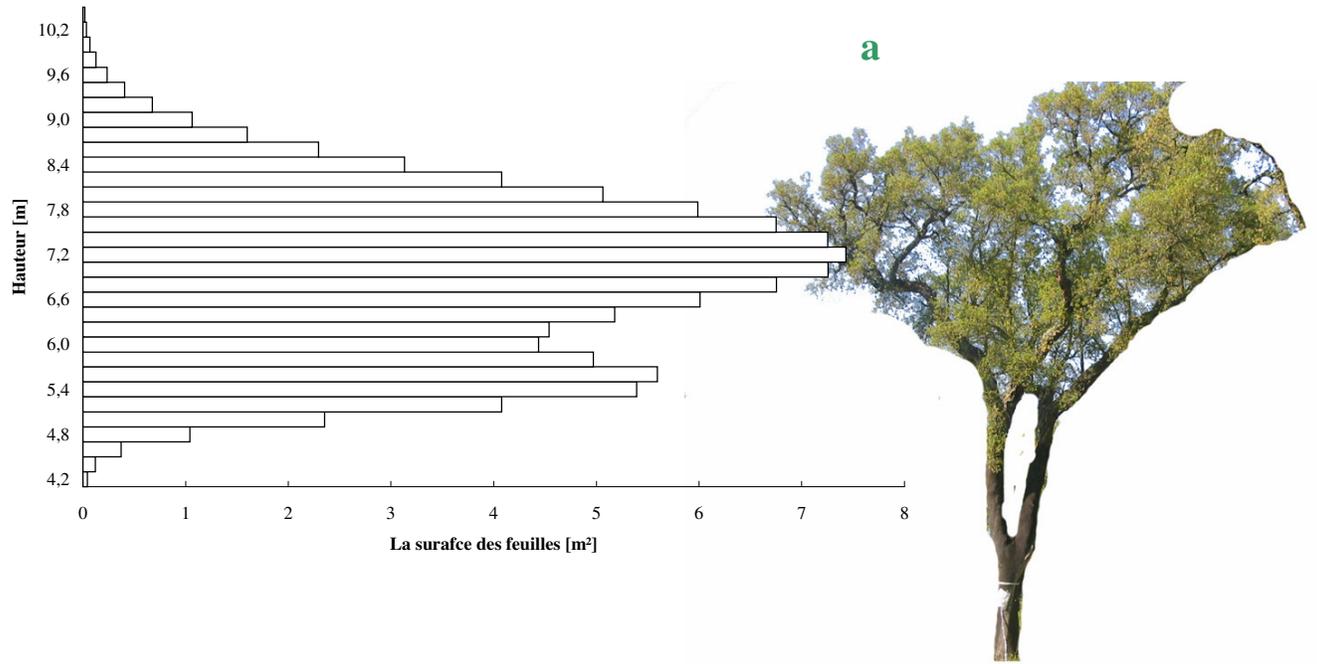
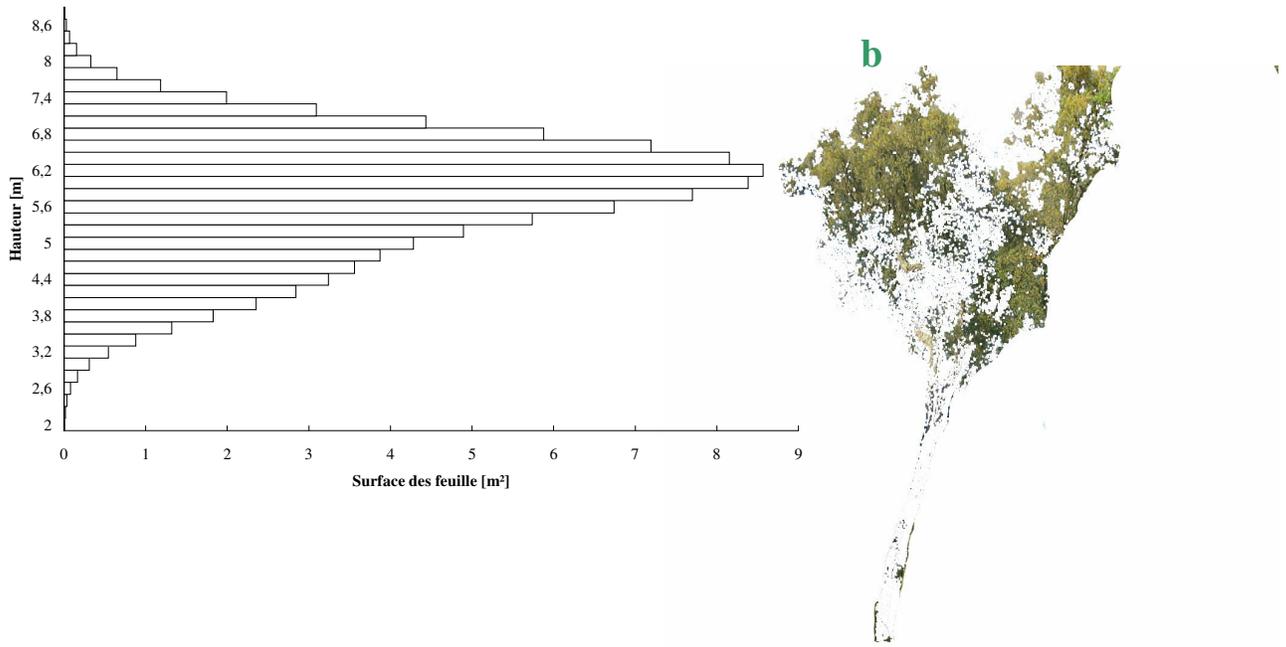


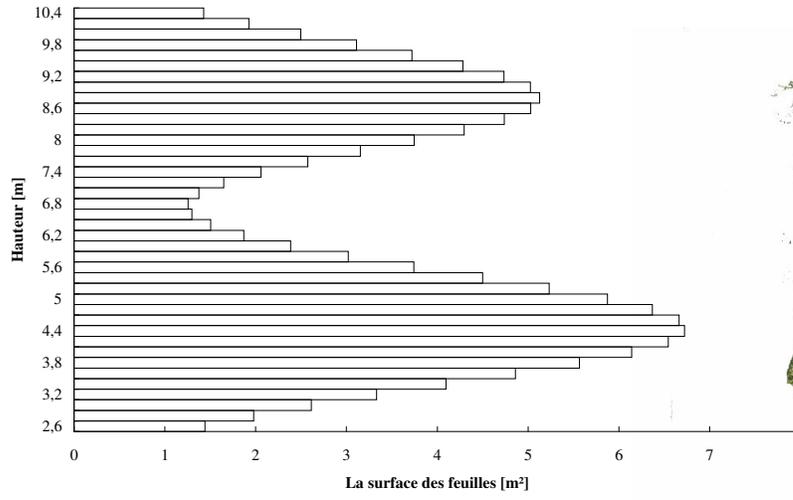
Figure III-11 : Relation entre la surface des feuilles et le diamètre du tronc à 1,30 m du *Q. suber*.



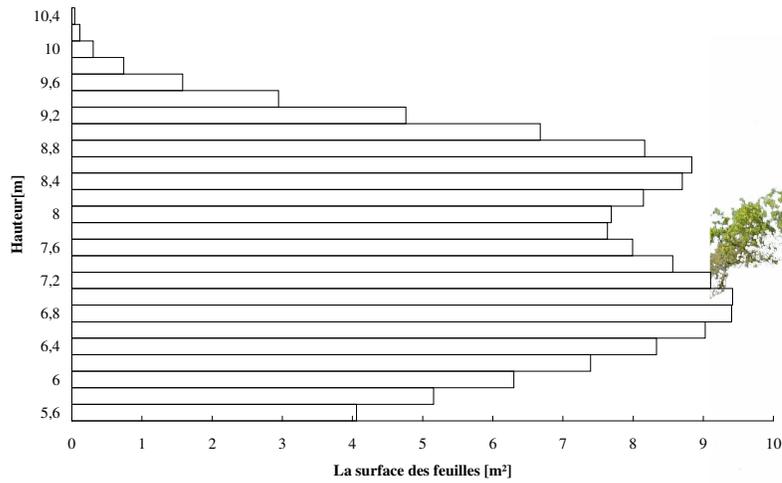
DBH = 30 cm



DBH = 33,74 cm



DBH = 40,1cm



d



DBH = 42,97cm

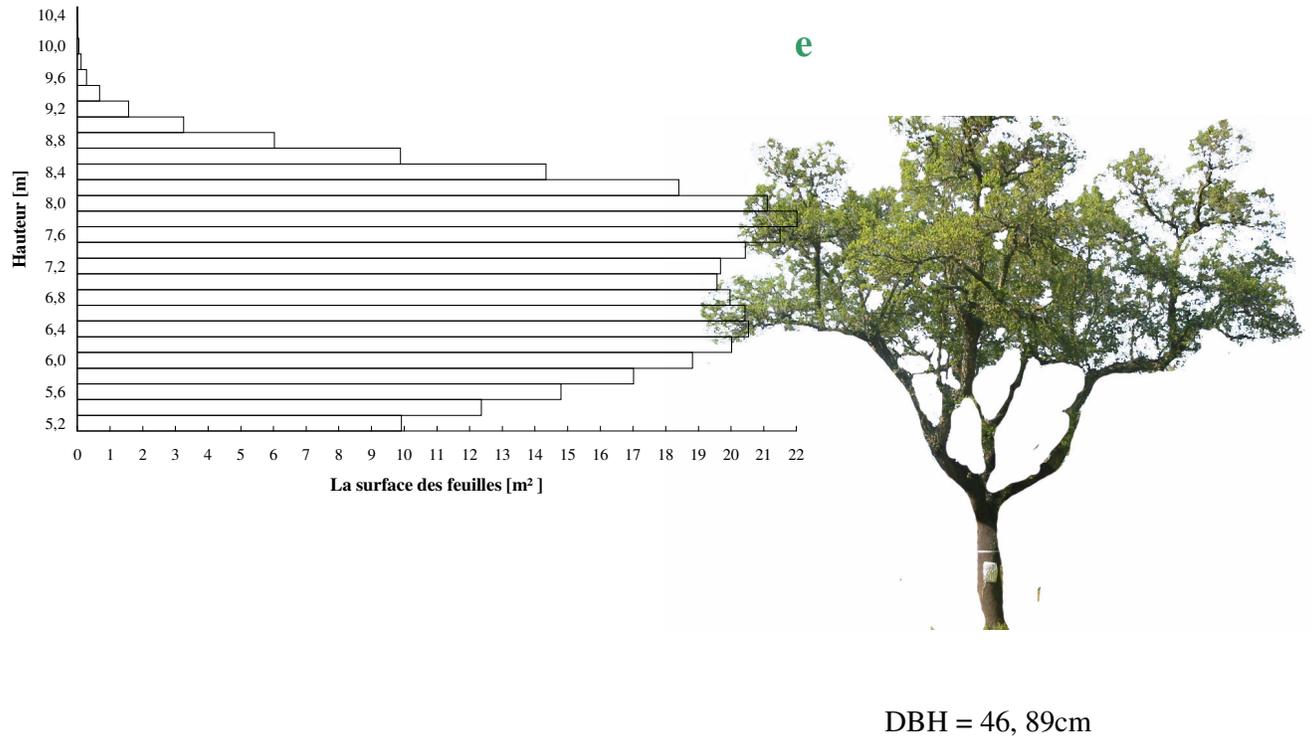


Figure III-12 : Exemples de distribution verticale de la surface des feuilles chez *Q. suber*.

Numéro D'arbre	DBH [cm]	Coefficients						Surface des feuilles [m ²]
		a	b	c	d	e	f	
M_7	30	102,00	0,60	7,20	60,00	4,00	5,45	104,38
F_9	33,74	100,00	1,00	6,20	35,00	1,00	4,50	100,51
L_12	40,11	105,00	0,45	4,45	80,00	0,50	8,80	150,29
M_5	42,97	105,00	0,50	6,90	75,00	2,00	8,70	160,00
N_7	46,89	95,00	0,50	6,40	72,00	1,80	8,00	357,45

Tableau III-3 : Coefficients de l'équation gaussienne dérivée à partir de la distribution verticale des feuilles.

c) Détermination de l'indice de surface foliaire

L'indice de la surface foliaire (LAI) est calculé à partir de la surface totale des feuilles (LA) du houppier rapportée à la surface du houppier projetée verticalement sur le sol (CrPro). La surface projetée du houppier est assimilée à une ellipse et est calculée à partir du rayon du houppier mesuré dans quatre directions : nord (N), sud (S), ouest (O) et est (E). Les résultats obtenus sont listés dans le tableau suivant (Tableau III-4). Les analyses de régression entre indice de surface foliaire et DBH montre que le LAI n'est pas lié significativement au DBH ($R^2= 0,34$; $P = 0,29$) (Figure III-13).

Numéro d'arbre	Circonférence [cm]	Diamètre à 1,30 m [cm]	Rayon du houppier N [m]	Rayon du houppier S [m]	Rayon du houppier O [m]	Rayon du houppier E [m]	Rayon moyen du houppier [m]	Rayon projetée [m ²]	La surface des feuilles [m ²]	Indice de la surface foliaire [m ² /m ²]
F_9	106,00	33,74	4,50	4,70	4,10	4,00	4,33	58,77	100,51	1,71
M_5	135,00	42,97	4,90	5,55	4,50	4,40	4,84	73,52	160,66	2,19
N_7	147,30	46,89	3,90	6,55	4,30	4,90	4,91	75,81	357,45	4,71
L_12	126,00	40,11	4,10	4,15	4,85	3,80	4,23	56,08	150,29	2,68
M_7	94,25	30,00	5,10	1,90	2,60	4,20	3,45	37,39	104,38	2,79

Tableau III-4 : Caractéristiques biométriques nécessaires pour le calcul de l'indice de surface foliaire du *Q. suber* (LAI). CBH désigne la circonférence à hauteur de poitrine.

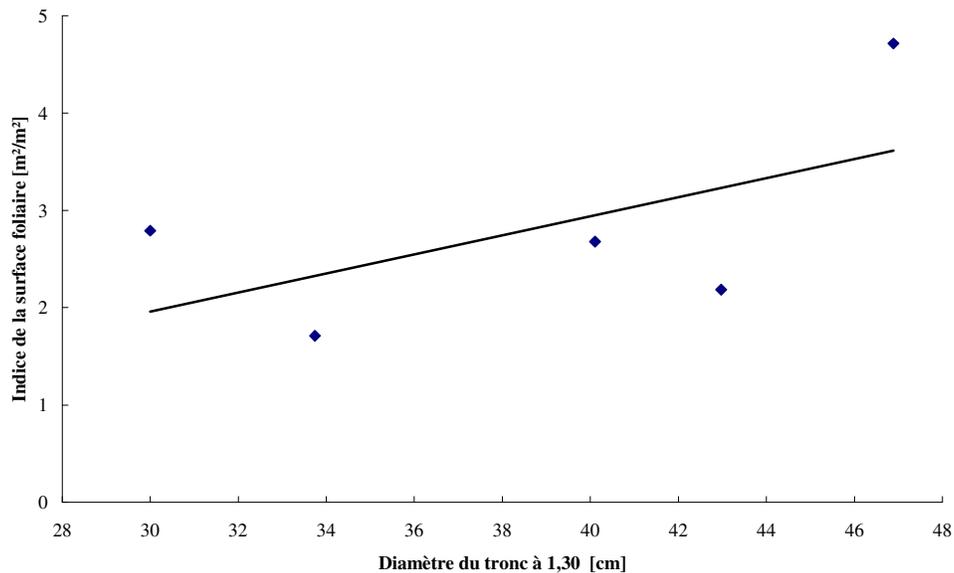


Figure III-13 : Relation entre l'indice de la surface des feuilles du *Q. suber* et le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur.

III.1.4 - Flux de sève (site Trivento)

a) Relation entre le diamètre du tronc et la densité de flux de sève

La variation de la densité de flux de sève est corrélée significativement au diamètre de l'arbre à 1,30 m de hauteur ($R^2 = 0,60$; $P = 0,02$) (Figure III-14). Trois arbres de diamètre différent ont été choisis pour illustrer l'évolution de la densité de flux de sève au cours d'une journée (Figure III-15). On remarque que plus le diamètre est élevé plus le flux de sève est important.

b) Mesure de la densité de flux de sève de deux cotés opposés du tronc

Pendant 3 mois, des mesures du flux de sève à 1,30 m de hauteur par la méthode THB ont été effectuées de deux côtés opposés du tronc : au nord et au sud. Les résultats obtenus montrent que le flux de sève mensuel moyen ne diffère pas significativement entre les mois de mai, juin et juillet. Le flux de sève mesuré du côté sud au mois de mai est significativement plus grand que celui mesuré au nord ($T = -3,56$; $P = 0,01$). Ce n'est pas le cas pour les autres mois (Figure III-16). Nous avons choisi un arbre représentatif parmi les neuf sélectionnés pour analyser le flux de sève. Sur cet arbre, les variations diurnes de flux de sève, au nord et au sud, entre un jour ensoleillé (la radiation solaire globale est de l'ordre de $R_g = 19 \text{ MJm}^{-2}\text{d}^{-2}$) et un jour nuageux ($R_g = 10 \text{ MJm}^{-2}\text{d}^{-2}$) ont été comparées. Le choix d'un arbre unique est justifié par la similitude des résultats collectés. Les résultats obtenus (Figure III-17) montrent que le flux de sève varie beaucoup entre les deux jours. Le jour ensoleillé, la densité de flux de sève, au sud comme au nord du tronc, croît dès le lever du soleil. Au sud, le maximum de flux de sève est atteint avant midi, ce qui n'est pas le cas au nord. Le maximum atteint, la densité de flux de sève reste stationnaire jusqu'en fin d'après-midi où elle décroît. Le jour nuageux, des pics locaux de flux de sève sont observés et la densité de flux de sève au sud est constamment supérieure à celle au nord.

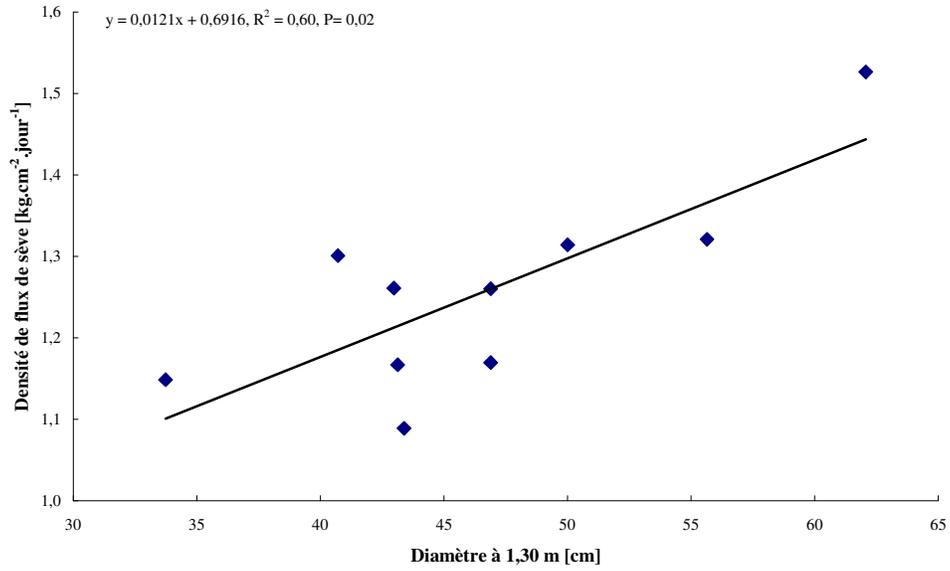


Figure III-14 : Variation de la densité de flux de sève en fonction du DBH du *Q. suber*.

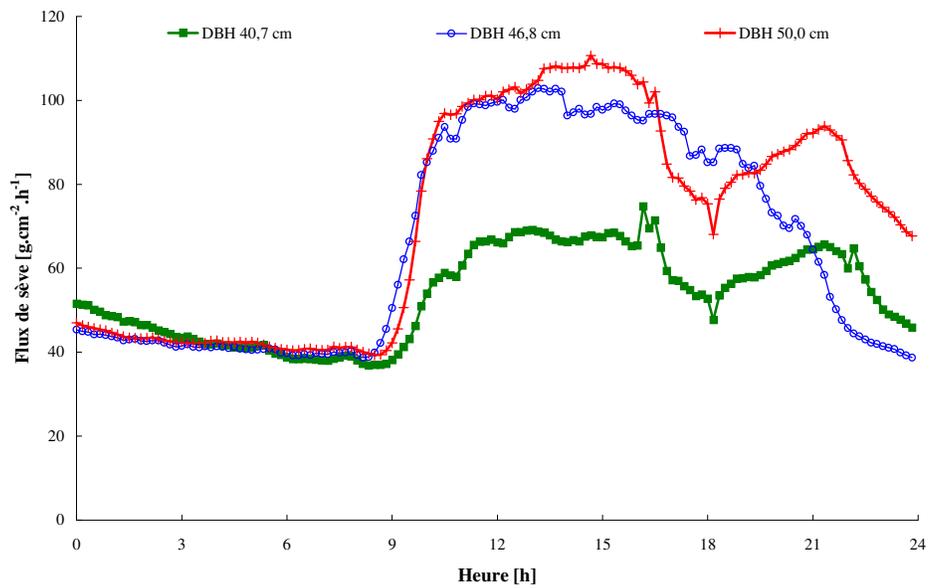


Figure III-15 : Variation de la densité de flux de sève au cours d'une journée pour différents diamètres d'arbres du *Q. suber*.

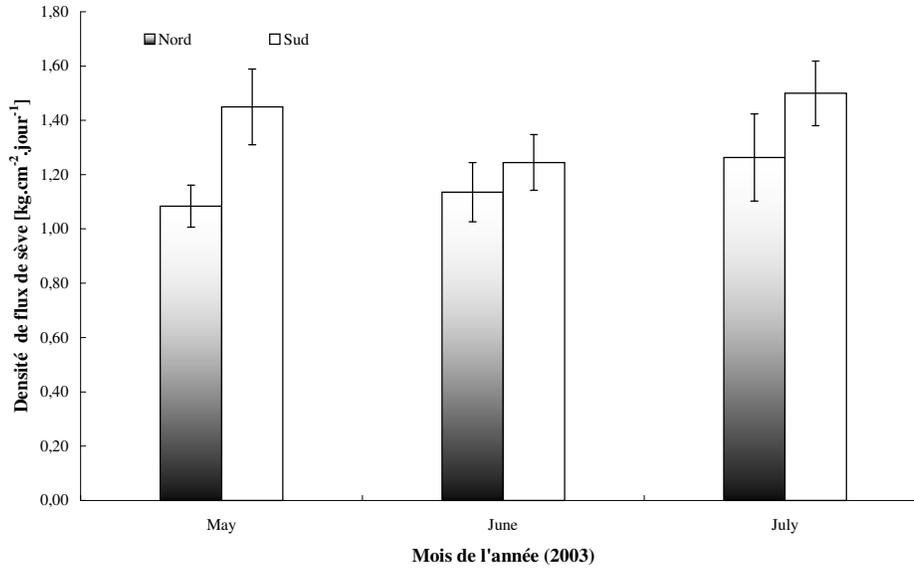


Figure III-16 : Variation de la densité de flux de sève moyenne au nord et au sud durant trois mois de l'année 2003.

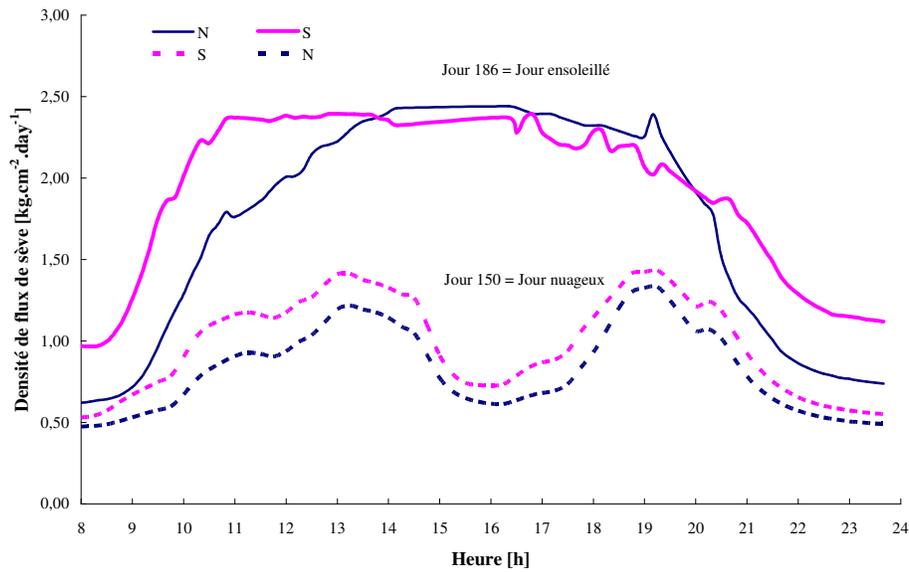


Figure III-17 : La variation journalière de densité de flux de sève pendant un jour ensoleillé ($R_g = 19 \text{ MJm}^{-2}\text{d}^{-2}$) et un jour nuageux ($R_g = 10 \text{ MJm}^{-2}\text{d}^{-2}$) pendant la période de l'étude. Ces deux jours sont respectivement le 30 mai (150^{ème}) et le 5 juin (186^{ème}).

c) Influence des facteurs climatiques sur la distribution du flux de sève

L'étude de la variation de la densité de flux de sève en fonction de la température montre une relation entre ces deux paramètres (Figure III-18). Les analyses de régression montrent que la densité de flux de sève est liée à la température moyenne de manière significative ($R^2= 0,38$, $P = 0,05$) (Figure III-18).

Deux jours aux conditions météorologiques très différentes, en terme de température T et de déficit de pression de vapeur de l'air VPD (Annexe C), ont été choisis pour illustrer le comportement physiologique de l'arbre. L'un est un jour chaud et sec (T moyenne= $29,3^\circ\text{C}$, $\text{VPD}=5,5$ Pa), l'autre un jour moins chaud et plus humide (T moyenne= $17,5^\circ\text{C}$, $\text{VPD}=0,2$ Pa). On constate que la densité de flux de sève nocturne est moins importante le jour chaud. On remarque également que, ce même jour, le moment où la densité de flux de sève augmente en début de journée survient plus tôt. La décroissance, quant à elle, intervient plus tard que pour le jour moins chaud et plus humide. Le pic de densité de flux de sève est moins élevé, moins marqué et survient plus tôt le jour chaud que le jour humide (Figure III-19).

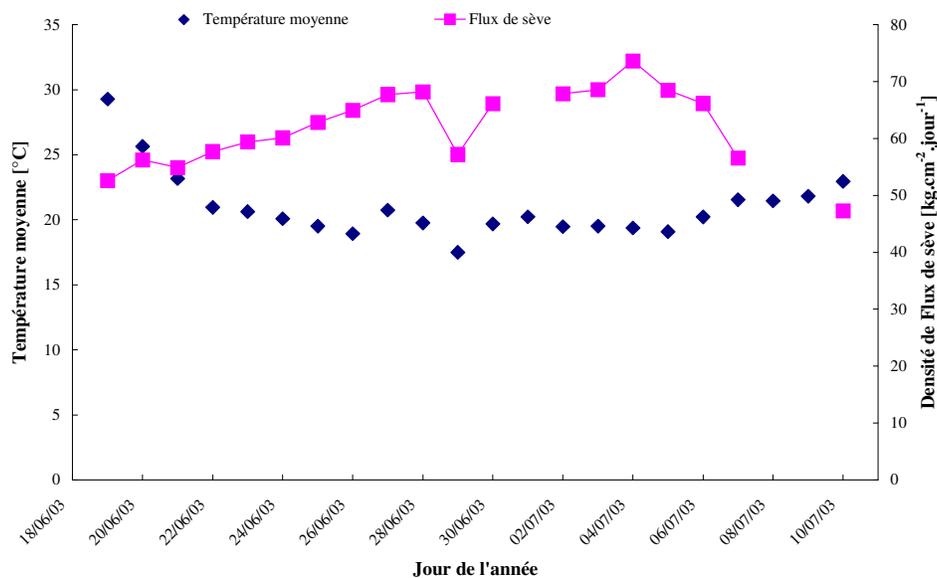


Figure III-18 : Variation de la densité de flux de sève et de la température en fonction du jour de l'année 2003.

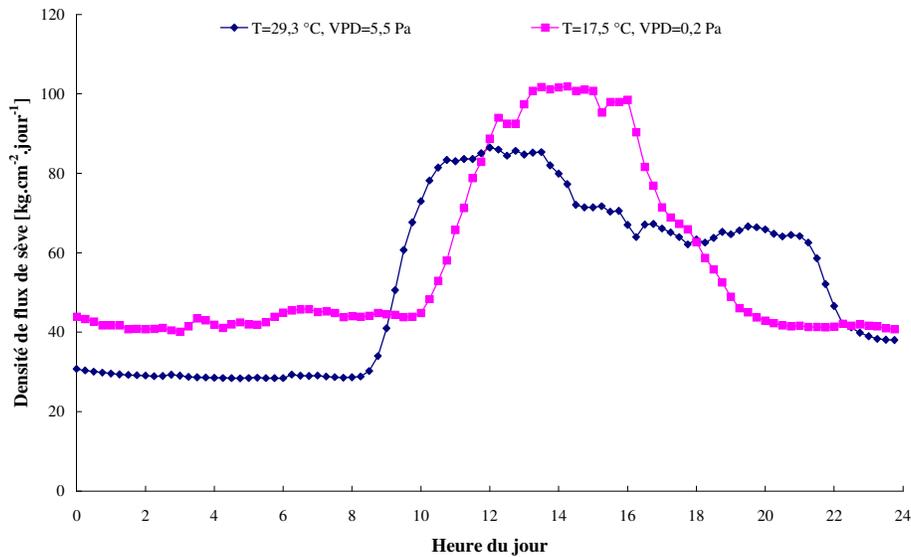


Figure III-19 : Comparaison de la densité de flux de sève mesurée durant deux jours aux conditions météorologiques différentes chez le *Q. suber*.

d) Relation entre indice de surface foliaire et densité de flux de sève

Les résultats du calcul de l'indice de surface foliaire (LAI) des arbres pour lesquels le flux de sève a été mesuré sont reportés dans le tableau ci-après (Tableau III-5) en parallèle avec la densité de flux de sève. La densité de flux de sève n'est pas liée significativement à l'indice de la surface foliaire.

Numéro d'arbre	Circonférence [cm]	Diamètre à 1,30 m [cm]	Rayon moyen du houppier [m]	Surface projetée [m ²]	Surface des feuilles [m ²]	Indice de surface foliaire [m ² /m ²]	Densité de flux de sève [Kg cm ⁻² jour ⁻¹]
F_9	106,00	33,74	4,33	58,77	100,51	1,71	1,49
M_5	135,00	42,97	4,84	73,52	160,66	2,19	1,26
N_7	147,30	46,89	4,91	75,81	357,45	4,71	1,17
L_12	126,00	40,11	4,23	56,08	150,29	2,68	1,17
M_7	94,25	30,00	3,45	37,39	104,38	2,79	*

Tableau III-5 : Indice de surface foliaire et flux de sève chez le *Q. suber*.

III.1.5 - Teneur en eau du bois (Wc)

a) Variation de la teneur en eau du bois du *Q. suber* et *Q. pubescens* en fonction du rayon du xylème

Des mesures de *Wc* ont été réalisées sur les deux sites. Les échantillons ayant été prélevés du cambium vers la moelle, 0% de rayon du xylème correspond donc au cambium et 100% à la moelle. Sur le site de Rio Frio (Portugal), la teneur en eau moyenne du bois est de $60,0 \pm 0,2\%$. Selon les résultats obtenus, les différences de teneur en eau entre le bois d'aubier et le bois de cœur ne sont pas significatives, sur la face nord comme sur la face sud ($R^2= 0,15$, $P = 0,38$; $R^2= 0,13$, $P = 0,47$) (Figure III-20).

Sur le site de Trivento (Italie), *Wc* à été mesurée à la base de l'arbre et 1,30 m de hauteur dans les quatre directions : nord (N), sud (S), est (E) et ouest (O). La teneur en eau moyenne est $71,0 \pm 0,3\%$. Les analyses de régression montrent que la teneur en eau ne varie pas significativement en fonction de la profondeur dans le xylème (Figure III-21). Les différences entre les quatre directions cardinales ne se sont pas non plus avérées significatives.

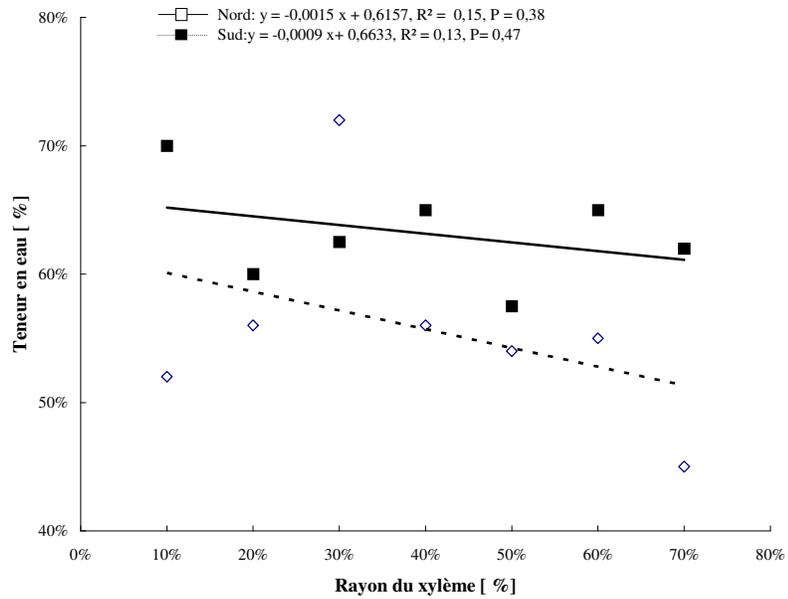


Figure III-20 : Variation de la teneur en eau du bois au nord et au sud du tronc en fonction de la profondeur dans le xylème chez *Q. suber*. (site Rio Frio).

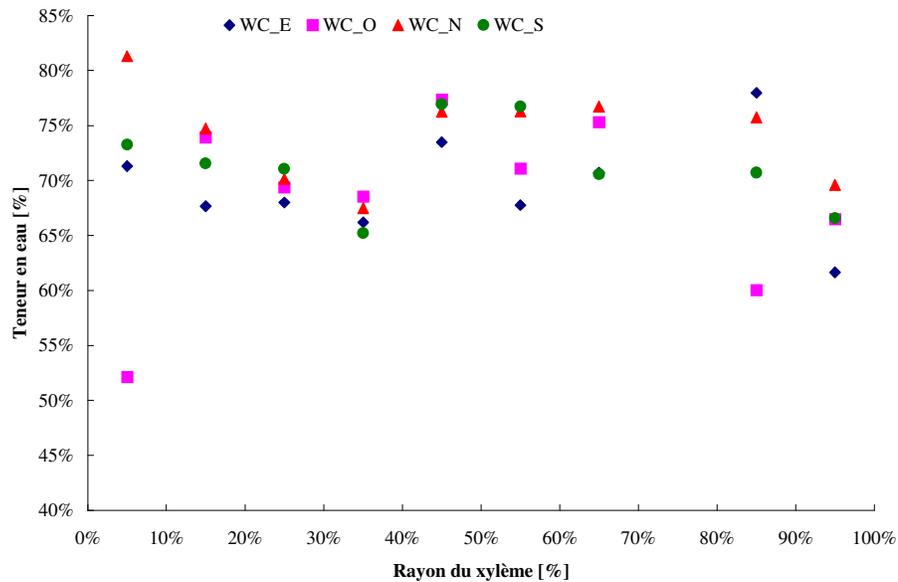


Figure III-21 : Variation de la teneur en eau du bois en fonction de la profondeur dans le xylème dans les quatre directions cardinales chez *Q. pubescens* (site Trivento).

b) Variation de la teneur en eau du bois (Wc) du *Q. pubescens* en fonction de la teneur en eau du sol

Il apparaît que Wc du bois à la base du tronc, sur le site de Trivento, est significativement corrélée à la teneur en eau du sol θ_v (Figure III-22) ($R^2=0,60$; $P= 0,04$). En revanche, la teneur en eau du bois à hauteur de poitrine (BH) ne varie pas significativement avec θ_v ($R^2=0,004$; $P= 0,98$).

c) Variation de la teneur en eau du bois (Wc) du *Q. pubescens* en fonction de l'altitude

Sur le site italien, des mesures de Wc ont été réalisées à la base de l'arbre et à hauteur de poitrine (BH) chez *Q. pubescens*. Les résultats obtenus (Figure III-23) montrent que Wc à la base de l'arbre diminue significativement avec l'altitude ($R^2 = 0,60$; $P = 0,04$). Cependant, la variabilité des résultats à hauteur de poitrine est trop importante pour que la corrélation entre Wc et l'altitude soit significative ($R^2 = 0,004$; $P = 0,98$). La teneur en eau moyenne du bois à la base de l'arbre ($0,71 \pm 0,01\%$) est significativement supérieure à celle mesurée à hauteur de poitrine ($0,59 \pm 0,02\%$, $F_{1,12} = 22,7$, $P < 0,001$).

En résumé, la teneur en eau du bois ne varie significativement ni entre les directions cardinales ni en fonction de la profondeur dans l'arbre. Il n'y a donc pas de différence significative de la teneur en eau entre le bois d'aubier et le bois de cœur. Les résultats obtenus montrent pour la teneur en eau du bois varie significativement avec l'altitude à la base de l'arbre. A hauteur de poitrine, les résultats sont trop variables mais une tendance similaire semble se dégager. Toutefois, si la teneur en eau du bois est significativement proportionnelle à celle du sol à la base de l'arbre, ces deux paramètres semblent indépendants à hauteur de poitrine.

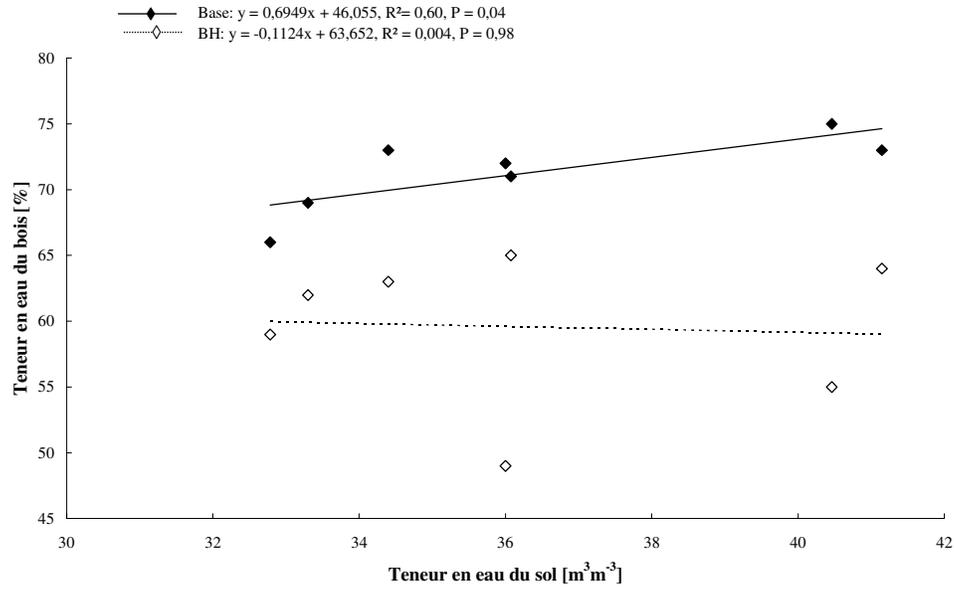


Figure III-22 : Variation de la teneur en eau du bois en fonction de la teneur en eau du sol.

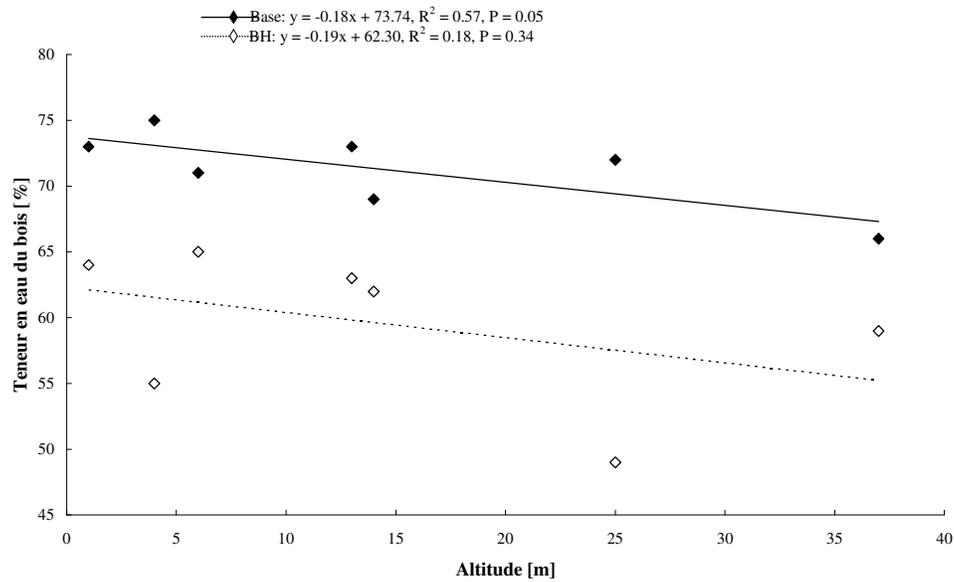


Figure III-23 : Variation de la teneur en eau du bois en fonction de l'altitude (site Trivento).

III.1.6 - Densité du bois (D_w)

a) Variation de la densité du bois (D_w) du *Q. pubescens* en fonction du rayon du xylème

Les analyses de régression montrent que D_w à la base des arbres ($R^2=0,11$; $P=0,38$) et à 1,30 m de hauteur du tronc ($R^2=0,35$; $P=0,12$) ne sont pas significativement liée au rayon du xylème même si on observe une tendance à la proportionnalité entre ces deux grandeurs (Figure III-24). Rappelons que 0% de rayon du xylème correspond au cambium et 100% à la moelle.

b) Variation de la densité du bois (D_w) du *Q. pubescens* en fonction de la teneur en eau du sol

Les analyses de régression montrent que D_w à la base de l'arbre est significativement liée à la teneur en eau du sol ($R^2 = 0,86$; $P < 0,001$). A 1,30 m de hauteur, la densité du bois diminue significativement lorsque la teneur en eau du sol augmente ($R^2 = 0,54$; $P < 0,050$) (Figure III-25).

c) Variation de la densité du bois (D_w) du *Q. pubescens* en fonction de l'altitude

Les résultats obtenus montrent que D_w , à la base du tronc comme à 1,30 m, augmente significativement avec l'altitude (respectivement $R^2 = 0,47$, $P=0,05$ et $R^2= 0,79$, $P < 0,001$) (Figure III-26).

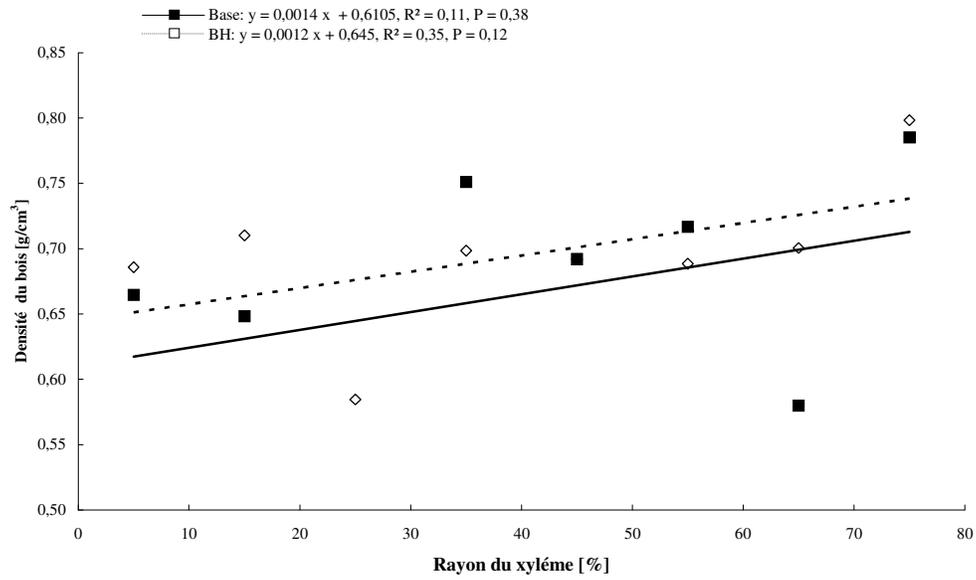


Figure III-24 : Variation de la densité du xylème à la base de l'arbre et 1,30 m de hauteur en fonction du rayon du xylème (site Trivento).

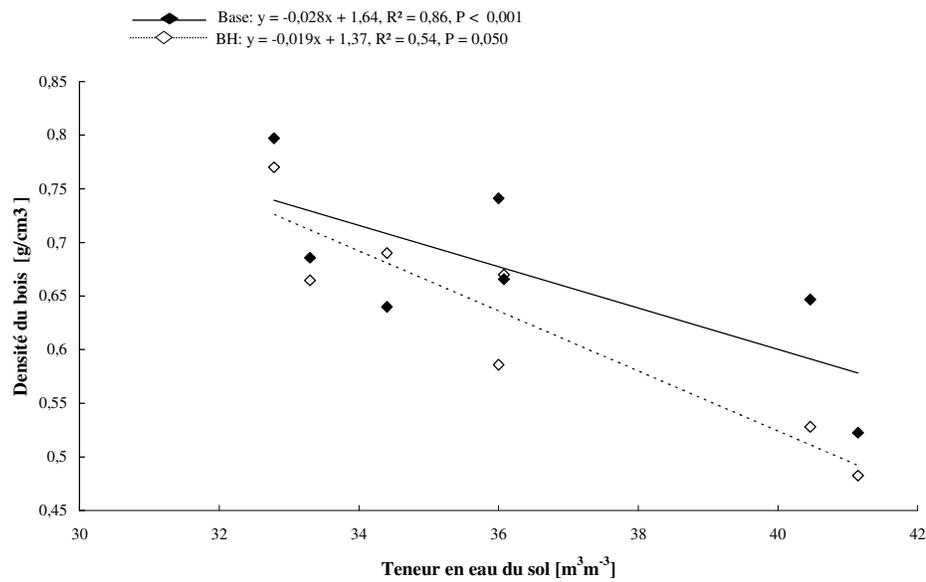


Figure III-25 : Variation de la densité du bois en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento).

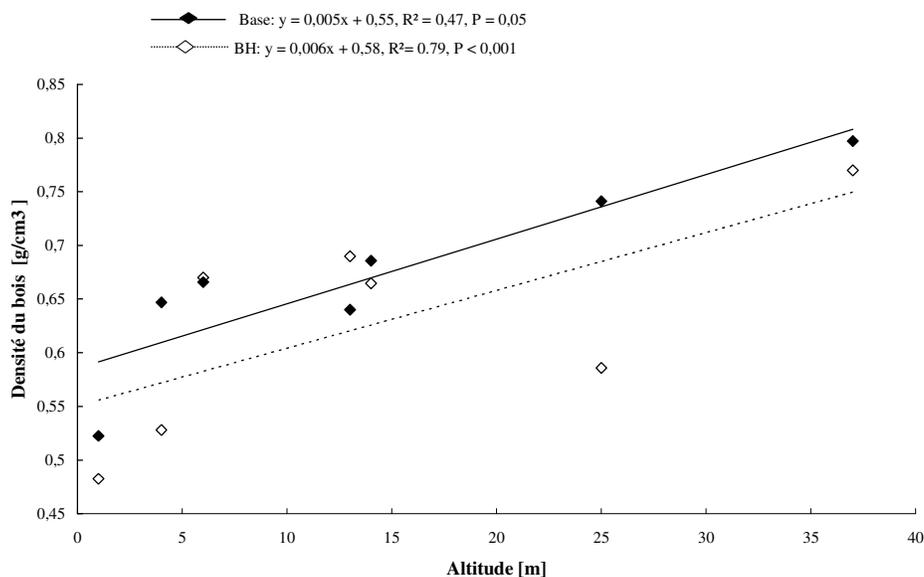


Figure III-26 : Variation de la densité du bois en fonction de l'altitude (site Trivento).

En résumé, la densité du bois n'augmente pas significativement lorsqu'on pénètre dans le xylème même si on observe une tendance à la proportionnalité entre ces deux grandeurs. Elle augmente significativement avec l'altitude et diminue lorsque la teneur en eau du sol augmente. Aucune différence n'a été trouvée entre les densités de bois mesurées dans les quatre directions cardinales que ce soit à la base de l'arbre ou à 1,30 m de hauteur.

III.1.7 - Résistance à la compression (δ) du bois du *Q. pubescens*

a) Relation entre la résistance en compression (δ) du bois et le rayon du xylème

Les essais de compression effectués sur les carottes prélevées à la base et à 1,30 m de hauteur montrent que δ est significativement corrélée avec le rayon du xylème. La régression est significative à la base de l'arbre et à 1,30 m : $R^2 = 0,38$, $P = 0,05$ et $R^2 = 0,32$, $P = 0,03$ respectivement (Figure III-27).

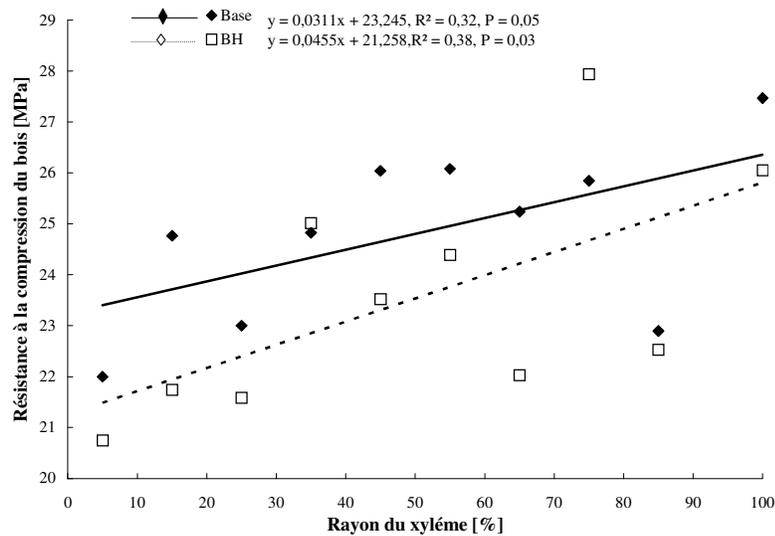


Figure III-27 : Variation de la résistance à la compression du xylème à la base de l'arbre et à 1,30 m (site Trivento).

b) Relation entre la résistance en compression du bois et la teneur en eau du sol

Les analyses de régression montrent que la résistance en compression du bois moyennée sur l'arbre diminue significativement avec la teneur en eau du sol que soit à la base ou à 1,30 m de hauteur ($R^2 = 0,62$, $P = 0,03$, $R^2 = 0,68$, $P = 0,02$) (Figure III-28).

c) Relation entre la résistance en compression du bois du *Q. pubescens* et l'altitude

L'analyse de la relation entre la résistance en compression moyennée sur l'arbre et l'altitude montre que δ augmente significativement avec l'altitude que ce soit à la base ou à BH (respectivement $R^2 = 0,67$, $P = 0,02$ et $R^2 = 0,68$, $P = 0,02$) (Figure III-29).

d) Relation entre la densité du bois et la résistance en compression du bois

La densité du bois est positivement corrélée à la résistance en compression à la base de l'arbre ($R^2 = 0,72$, $P = 0,01$). Il en va de même à 1,30 m de hauteur ($R^2 = 0,75$, $P = 0,02$) (Figure III-30). Ces deux grandeurs étant toutes deux significativement proportionnelles à l'altitude (Figure III-26 et Figure III-29).

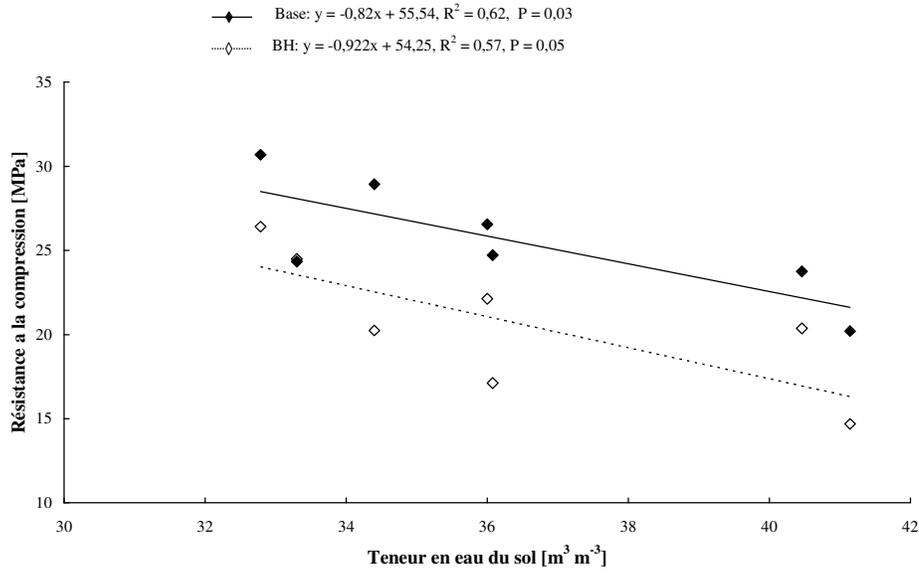


Figure III-28 : Relation entre la résistance à la compression du bois et la teneur en eau du sol (site Trivento).

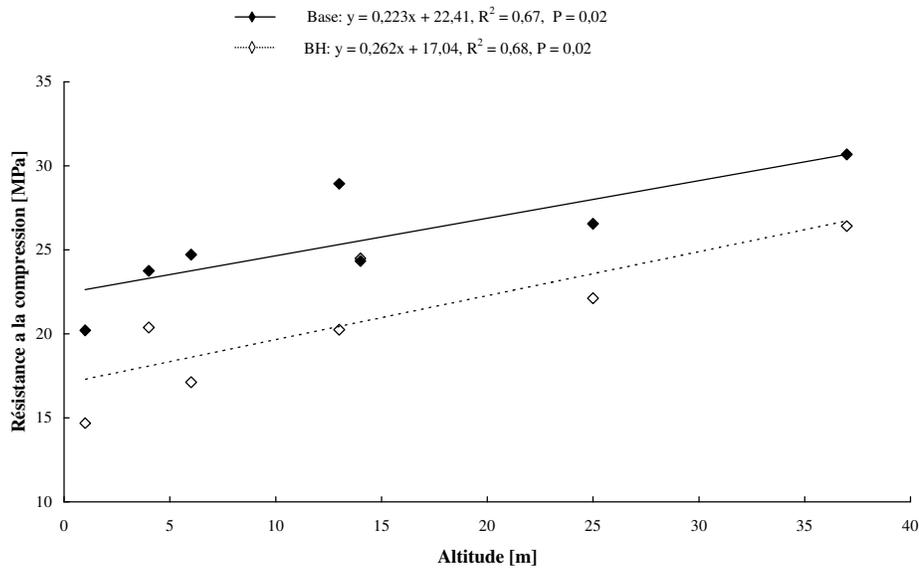


Figure III-29 : Relation entre la résistance à la compression du bois et l'altitude (site Trivento).

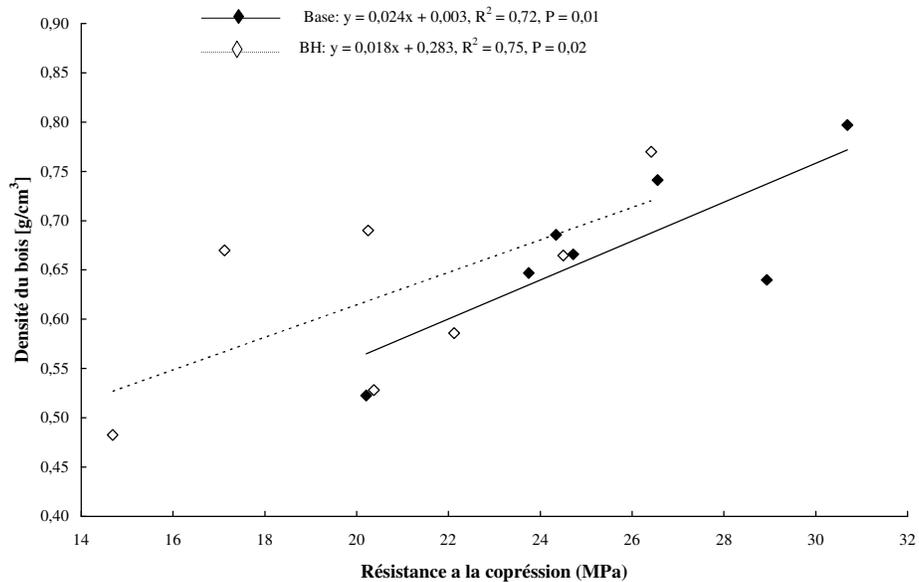


Figure III-30 : Relation entre la densité du bois et la résistance en compression (site Trivento).

En résumé, la résistance en compression augmente significativement avec le rayon du xylème donc lorsqu'on pénètre dans le bois. Elle augmente également significativement avec l'altitude que ce soit à la base de l'arbre ou à 1,30 m de hauteur même si elle est plus faible à hauteur de poitrine. La résistance en compression est inversement proportionnelle à la teneur en eau du sol que ce soit à la base ou à BH. La densité du bois est liée significativement à la résistance en compression à la base de l'arbre et à 1,30 m.

III.2 - Etude microscopique

III.2.1 - Comparaison anatomique entre le *Q. suber* et le *Q. pubescens*

On distingue clairement une différence dans l'agencement des vaisseaux entre le *Q. pubescens* et le *Q. suber* (Figure III-31). Chez le *Q. pubescens*, on distingue une séparation très nette entre les cernes annuels. La différence entre les vaisseaux du bois du printemps (bois initial, BI), et ceux du bois d'été (bois final, BF) est très nette. Le passage du bois final au bois initial du cerne suivant chez *Q. pubescens* se fait de façon progressive (Figure III-31 A). On remarque que le BI est plus clair et moins dense comparé au BF. Chez le *Q. suber* les cernes sont peu marqués et le passage du bois final d'un cerne vers le bois initial du cerne

suisant se fait brutalement. On observe la présence de thyllés (Figure III-32) chez *Q. suber* comme chez *Q. pubescens*. Ce paramètre n'a pas été quantifié chez les deux espèces.

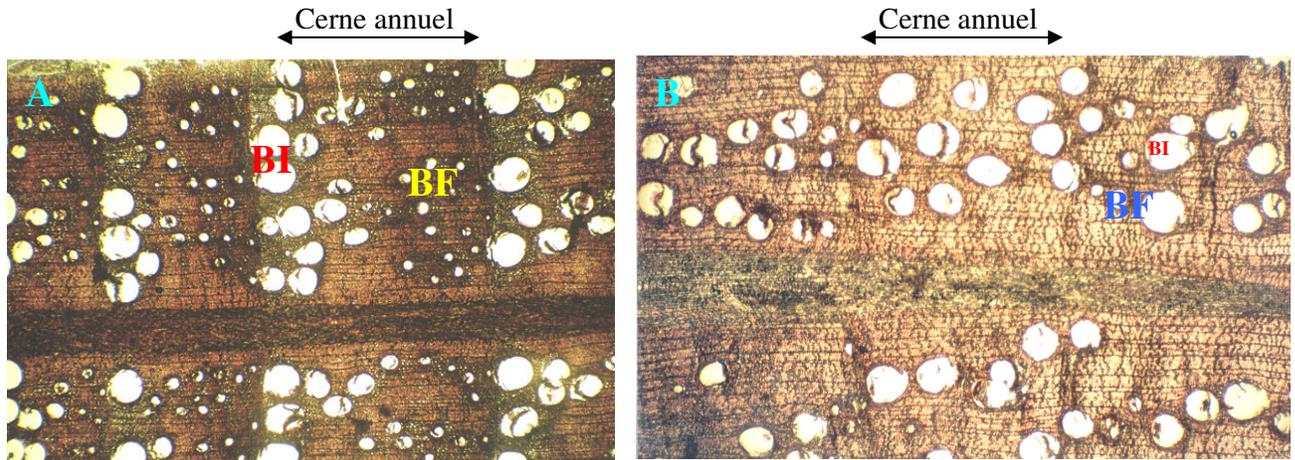


Figure III-31 : A- Coupe transversale (x200) du chêne blanc. B- Coupe transversale (x200) du chêne-liège.

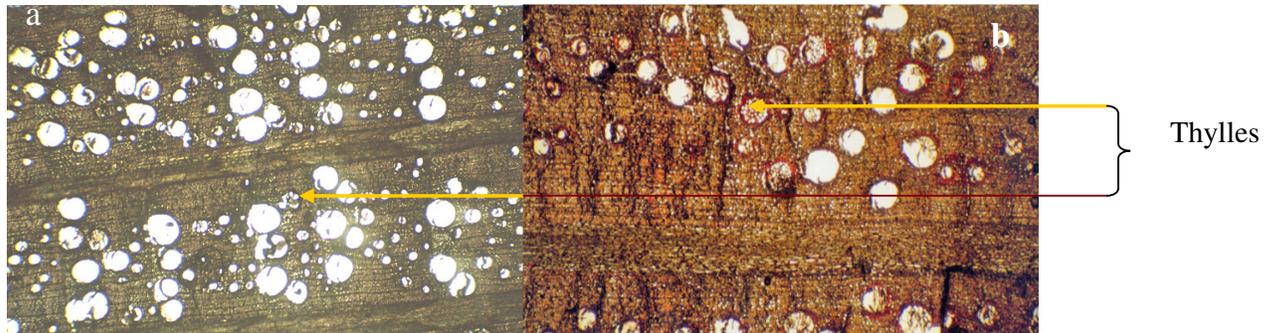


Figure III-32 : Coupe transversale (x150) du *Q. pubescens* (a) et *Q. suber* (b) montrant la présence des thyllés dans les vaisseaux.

III.2.2 - Variation intra et inter arbre

D'après les observations au microscope, on distingue clairement une différence de largeur des cernes depuis le cambium vers la moelle. Les largeurs des cernes varient au sein de l'arbre et entre les arbres (Figure III-33). Plus on se rapproche de la moelle plus la taille des vaisseaux est petite. Selon les années la production du bois initial et celle du bois final varient indépendamment l'une de l'autre.

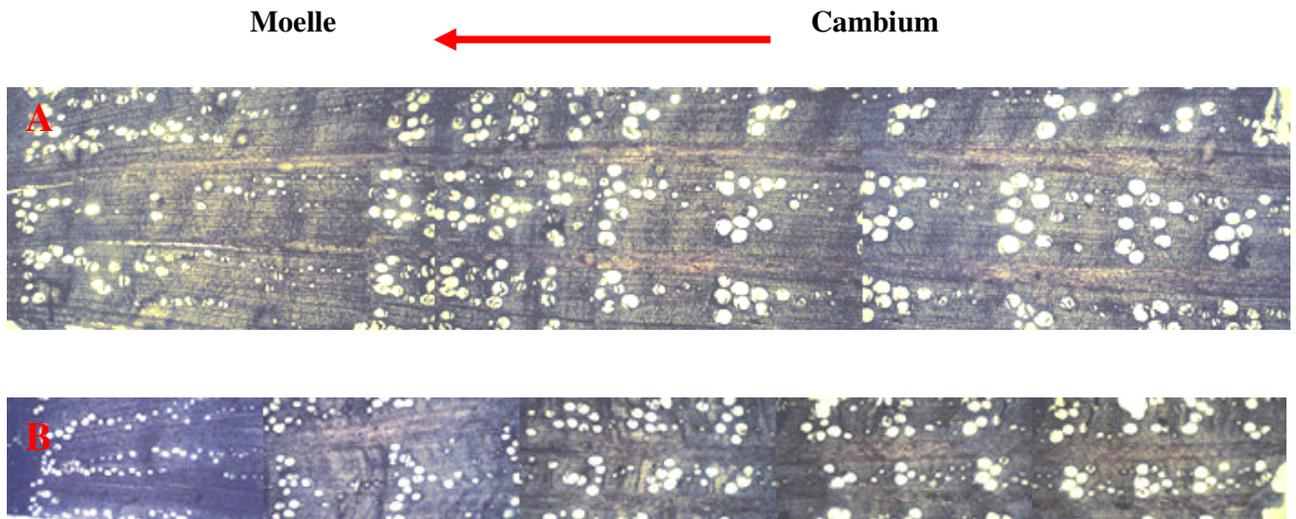


Figure III-33 : Assemblages de coupe transversal issue de même carotte de deux *Q. pubescens* (A- B) différents.

III.2.3 - Etude anatomique des deux Quercus

a) Variation du diamètre des vaisseaux en fonction du rayon du xylème

Le diamètre hydraulique moyen dh des vaisseaux du *Q. suber* est $72,5 \pm 24,5 \mu\text{m}$. Il diminue significativement du cambium vers la moelle ($F_{1,15} = 51,89$, $P < 0,001$) (Figure III-34). Le diamètre hydraulique des vaisseaux du bois externe est similaire du côté nord et du côté sud du tronc. Le diamètre hydraulique est néanmoins inférieur au sud si on se rapproche de la moelle (Figure III-34).

b) Variation du diamètre des vaisseaux en fonction de la teneur en eau du sol

Le diamètre hydraulique des vaisseaux dh du *Q. pubescens* augmente en fonction de la teneur en eau du sol θ_v . Les analyses de régression montrent que le diamètre des vaisseaux, à la base de l'arbre et à BH, augmente significativement avec θ_v (respectivement $R^2 = 0,74$, $P=0,01$ et $R^2 = 0,63$, $P = 0,03$). Le diamètre moyen des vaisseaux à la base de l'arbre est cependant plus grand que celui mesuré à BH (Figure III-35).

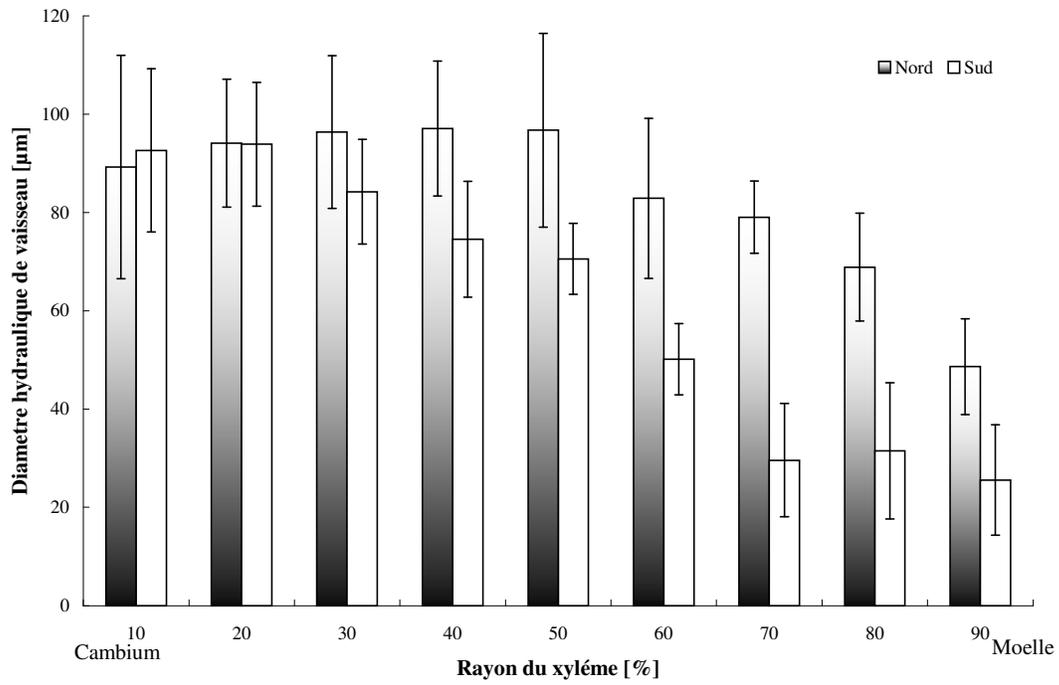


Figure III-34 : Variation du diamètre hydraulique du cambium vers la moelle (site Rio Frio).

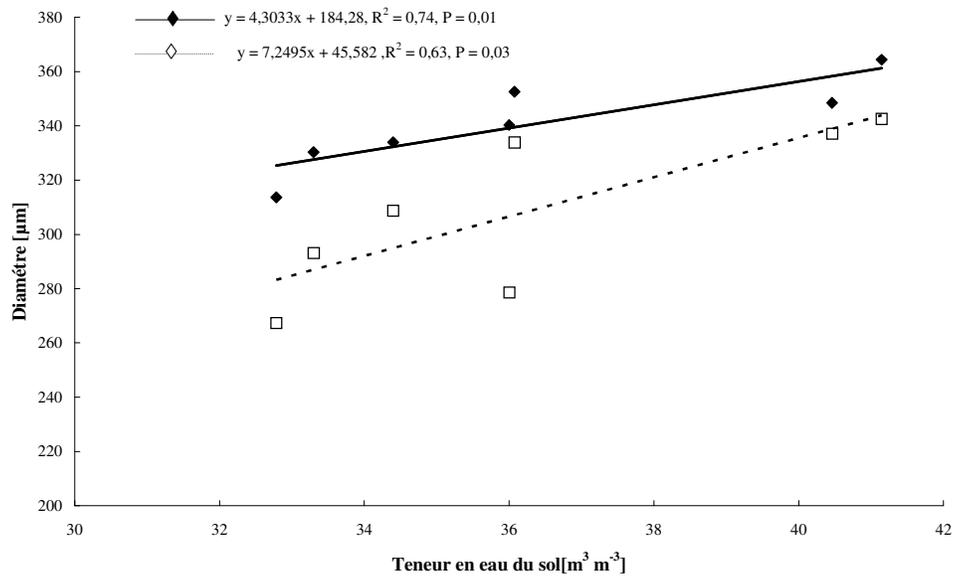


Figure III-35 : Variation du diamètre hydraulique en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento).

c) Variation de la surface de lumen (*Alum*) en fonction du rayon du xylème (site Rio Frio)

La surface de lumen par unité de surface *Alum* du *Q. suber* augmente significativement de la moelle ($5000\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) vers le cambium ($30000\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) ($F_{1,15} = 71,44$, $P < 0,001$). Les analyses de régression montrent une différence significative de la surface de lumen entre le nord et le sud de l'arbre (Figure III-36) ($F_{1,15} = 23,19$, $P < 0,001$). La surface de lumen près de la moelle est petite du côté sud de l'arbre comparée à celle du côté nord.

d) Variation de la surface de lumen en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento)

La surface de lumen *Alum*, à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur, augmente en fonction de la teneur en eau du sol (Figure III-37). Les analyses de régression montrent que la surface de lumen à la base de l'arbre ($R^2 = 0,80$, $P = 0,006$) et à BH ($R^2 = 0,74$, $P = 0,012$) sont positivement corrélées à θ_v . *Alum*, à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur, diminue significativement en fonction de l'altitude (Figure III-38).

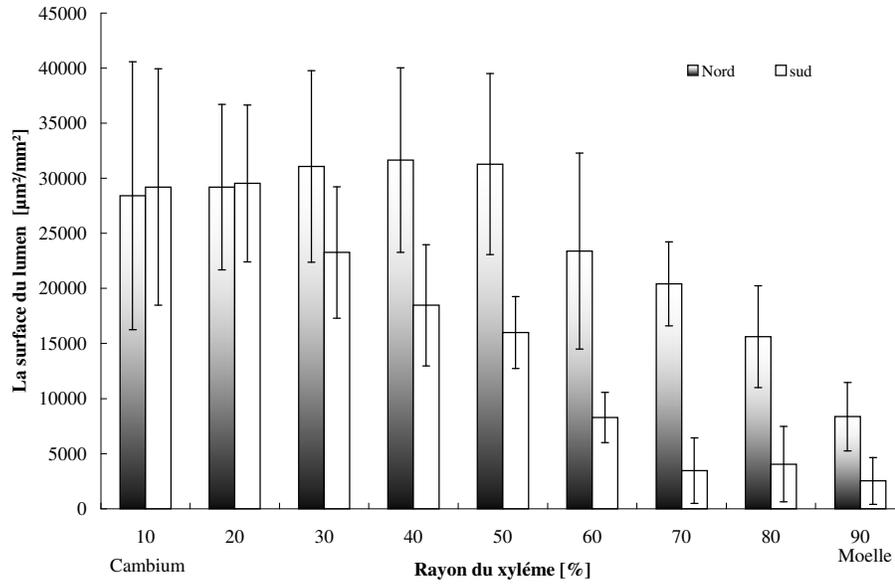


Figure III-36 : Variation de la surface de lumen en fonction du rayon du xylème (site Rio Frio).

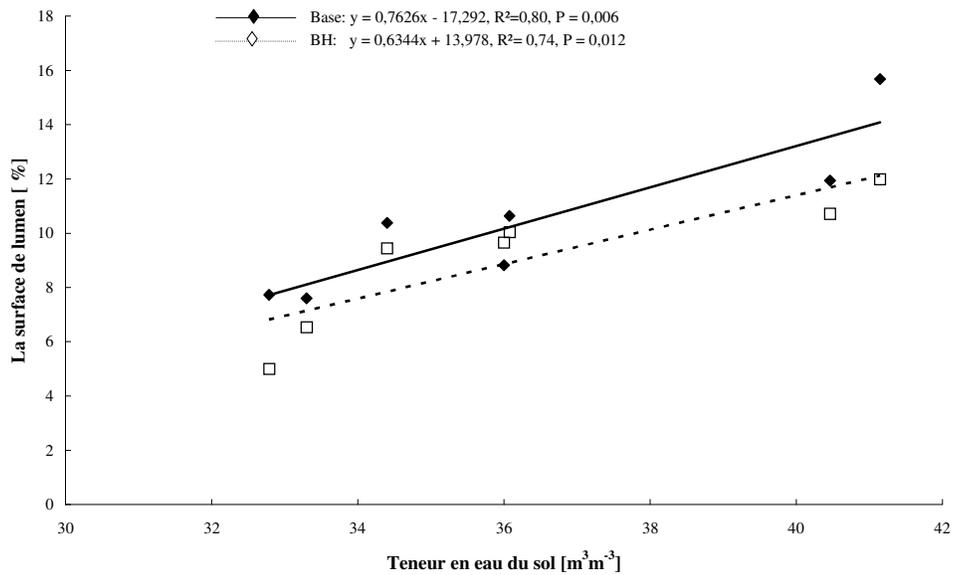


Figure III-37 : Variation de la surface de lumen, en pourcentage de la surface de xylème, du *Q. pubescens* en fonction de la teneur en eau du sol.

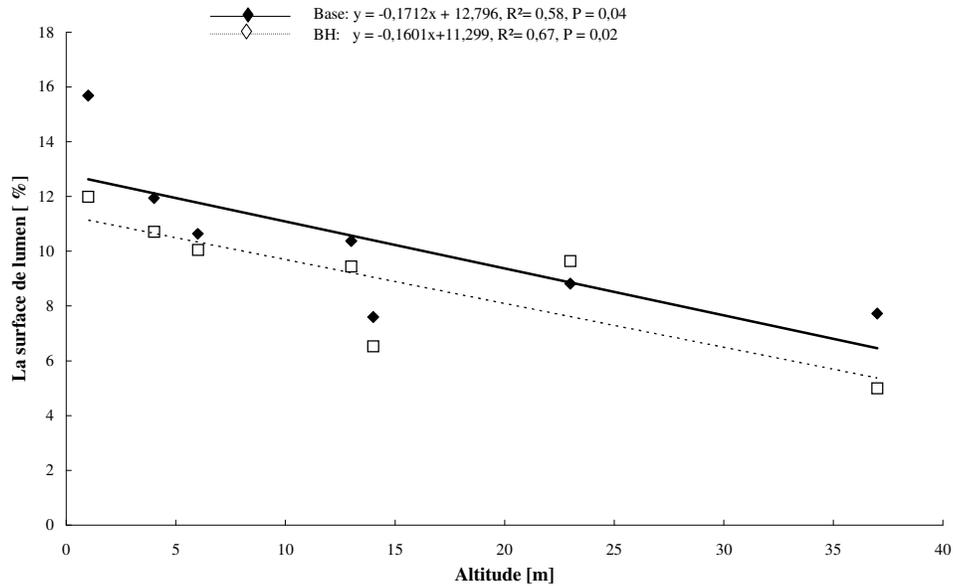


Figure III-38 : Variation de la surface du lumen du *Q. pubescens* en fonction de l'altitude.

III.2.4 - Conductivité hydraulique théorique (*Lth*)

a) Variation de la conductivité hydraulique théorique en fonction du rayon du xylème (site Rio Frio)

La conductivité hydraulique *Lth* diminue significativement en allant du cambium vers la moelle ($F_{1,15} = 47,74$, $P = <0,001$). Elle est importante dans le bois externe en comparaison avec le bois interne (Figure III-39). A l'exception du bois à 20% de rayon du xylème, la conductivité hydraulique théorique est plus basse du côté sud de l'arbre que du côté nord ($F_{1,15} = 14,58$, $P = 0,002$).

b) Variation de la conductivité hydraulique théorique en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento)

Les résultats montrent que *Lth* augmente en fonction de la teneur en eau du sol à la base de l'arbre et à BH (Figure III-40). Les analyses de régression montrent que ces augmentations sont significatives ($R^2 = 0,75$, $P = 0,01$ et $R^2 = 0,68$, $P = 0,02$). De plus, la conductivité hydraulique à la base de l'arbre est plus grande que celle mesurée à BH ($F_{1,11} = 18,36$, $P < 0,001$).

c) Relation entre la conductivité hydraulique théorique et l'altitude

La conductivité hydraulique théorique à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur diminue significativement en fonction de l'altitude ($R^2 = 0,74$, $P = 0,013$ et $R^2 = 0,87$, $P = 0,002$) (Figure III-41). De plus, L_{th} à la base est supérieure à celle mesurée à BH ($F_{1,11} = 25,89$, $P < 0,001$).

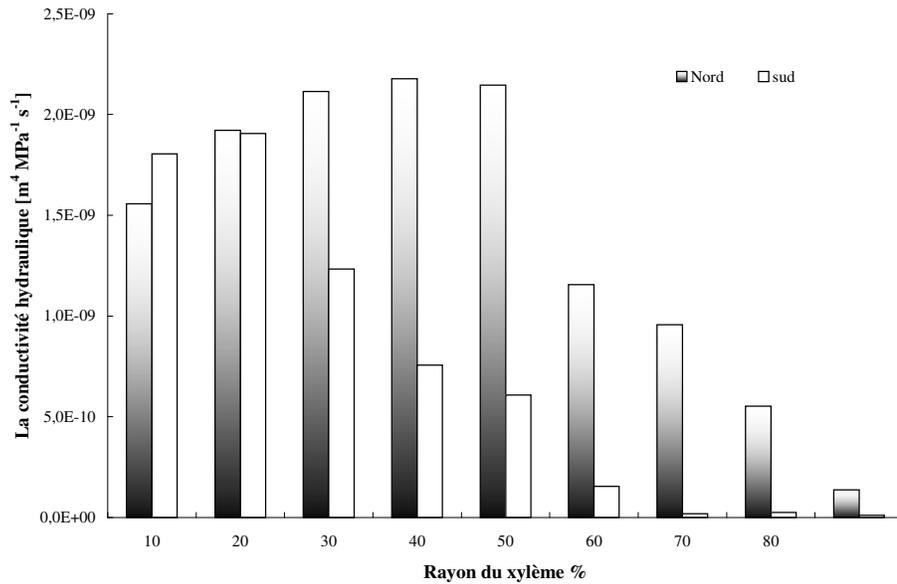


Figure III-39 : Variation de la conductivité hydraulique en fonction du rayon du xylème (site Rio Frio).

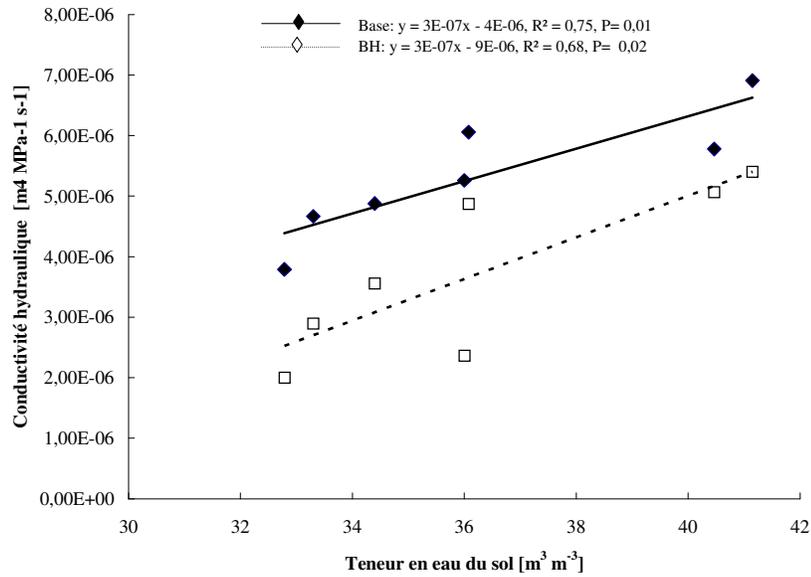


Figure III-40 : Variation de la conductivité hydraulique en fonction de la teneur en eau du sol (site Trivento).

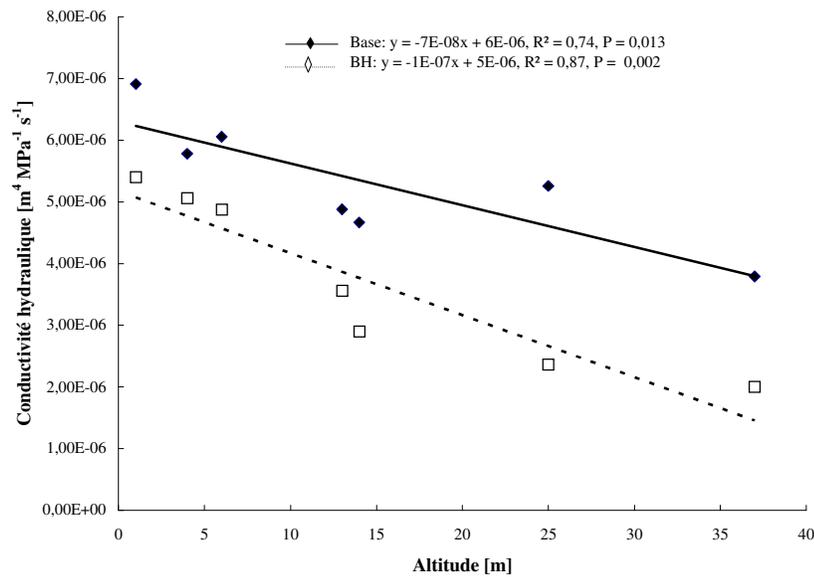


Figure III-41 : Variation de la conductivité hydraulique en fonction de l'altitude.

III.3 - Influence de l'anatomie sur les propriétés macroscopiques

a) Relation entre la densité du bois et la surface du lumen (Site Trivento)

Les résultats montrent que la densité du bois est inversement proportionnelle à la surface de lumen, à la base de l'arbre comme à 1,30 m de hauteur. Les analyses de régression montre que cette proportionnalité est significative ($R^2= 0,80$, $P = 0,006$, $R^2= 0,69$, $P = 0,02$). La densité du bois à la base de l'arbre est plus grande que celle mesurée à hauteur de poitrine (Figure III-42).

b) Relation entre la résistance en compression du bois et la surface de lumen

Les résultats montrent que la résistance en compression du bois est inversement corrélée à la surface de lumen à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur (Figure III-43). Cette relation est significative que soit à la base ou à 1,30m de hauteur ($R^2= 0,53$, $P = 0,05$ et $R^2 = 73$, $P = 0,005$).

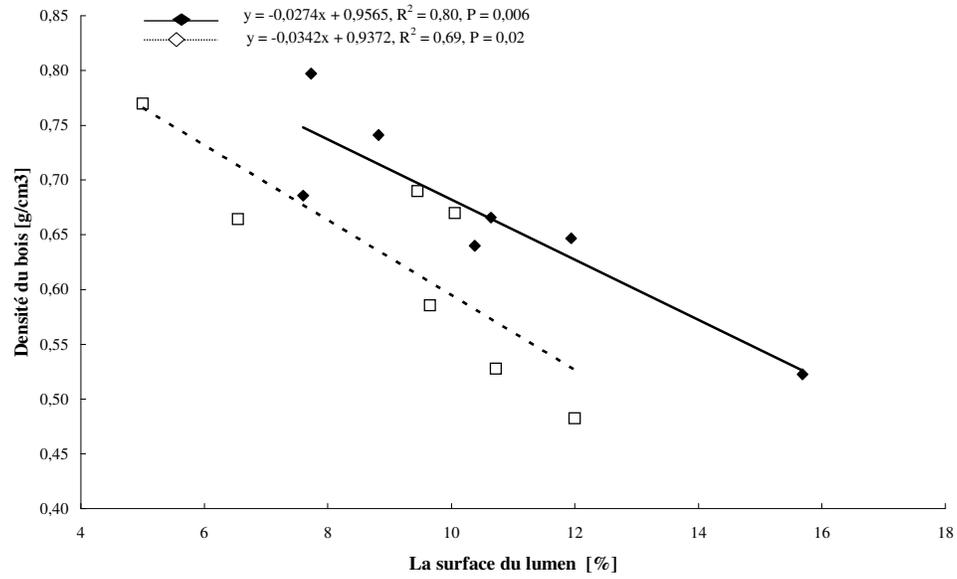


Figure III-42 : Relation entre la densité du bois et la surface de lumen (site Trivento).

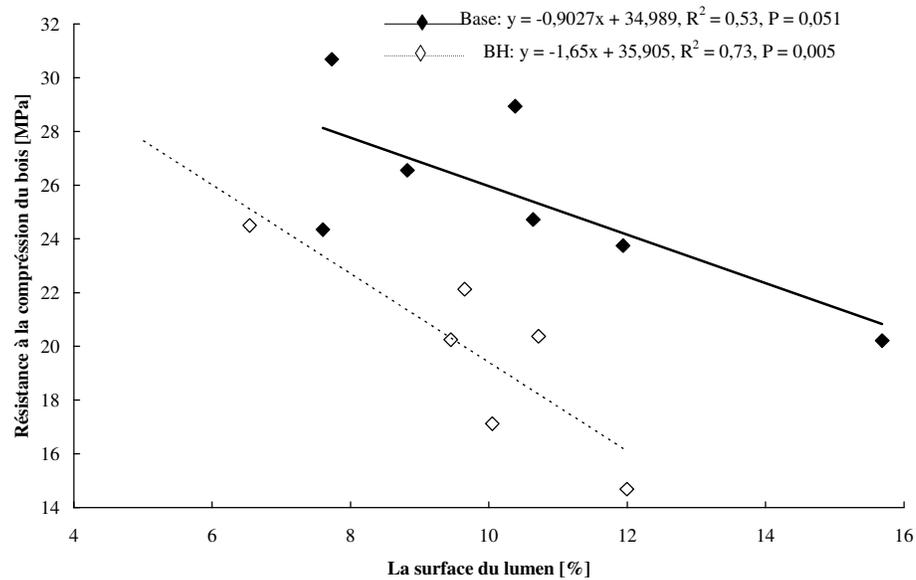


Figure III-43 : Relation entre la résistance en compression du bois et la surface de lumen.

Chapitre IV
Discussion, conclusions et perspectives

IV.1 - Discussion

L'objectif de cette étude est de mettre en lumière les stratégies mises en œuvre par l'arbre pour s'adapter aux variations de son microenvironnement local, i.e., la teneur en eau du sol ou encore l'exposition au rayonnement solaire. Dans cette optique, des chênes, répartis sur deux petites zones géographiques, l'une au Portugal (*Q. suber*) et l'autre en Italie (*Q. pubescens*), ont été comparés.

Les résultats obtenus sur le site de Trivento montrent que la teneur en eau du sol est fortement liée à l'altitude. Les couches supérieures du sol sont plus humides en bas de la pente qu'en haut. Les *Q. pubescens* au pied de la pente ne poussent donc pas dans les mêmes conditions que ceux situés plus haut. Il est par conséquent pertinent d'étudier la réponse des arbres à ce paramètre en terme de morphologie, de teneur en eau du bois, de densité du bois, de résistance mécanique du bois et de structure du xylème. Bogaard et Van Beek de l'université Utrecht (Barij *et al.*, 2006b) ont mesuré la teneur en eau du sol à long terme afin d'alimenter un modèle numérique de l'hydrologie du sol (Hydrus 2D). Ces résultats corroborent les nôtres récoltés sur une seule journée ainsi que ceux de Van Asch *et al.* (2001) et Ridolfi *et al.* (2003).

Les résultats que nous avons obtenus sur le site Rio Frio nous ont permis de mettre en évidence des relations allométriques, c'est-à-dire reliant plusieurs caractéristiques morphologiques de l'arbre, en particulier avec le diamètre à 1,30 m de hauteur faisant office de dimension de référence. Une relation significative a été trouvée entre la hauteur de *Q. suber* et son diamètre à 1,30 m. Ce résultat confirme les travaux de Čermák *et al.* (1998) et de Hirakawa *et al.* (2002). De même, le rayon moyen du houppier apparaît lié au diamètre du tronc, confirmant le travail de Tognetti *et al.* (2000). La surface des feuilles de *Q. suber* varie également significativement avec le diamètre du tronc. Ce résultat va dans le sens de conclusions formulées par Smith (1993) ainsi que par Morataya *et al.* (1999). Le premier a proposé une relation entre le diamètre du tronc à 1,30 m de hauteur, la densité du peuplement et la surface foliaire. Pour un diamètre équivalent, un arbre présenterait une surface de feuilles plus faible sur un site plus densément peuplé. Les suivants ont mis en évidence une très forte corrélation entre la biomasse foliaire, la section du tronc et son volume du tronc. Des différences de surface foliaire entre les différents étages du houppier, compatibles avec les

observations de Čermák (1989) ont été constatées. Ce résultat est d'autant plus important que la distribution verticale des feuilles a été peu étudiée. Néanmoins, Woodman (1971), Aussenac et Ducrey (1977) ont montré que le sommet du houppier, recevant plus de lumière, était composé de feuilles plus épaisses, de surface spécifique plus faible et physiologiquement plus actives. La forme du houppier détermine la répartition du rayonnement et elle conditionne la qualité et la quantité de l'énergie reçue par les feuilles.

Nos résultats n'ont montré aucune différence significative entre le rayon du houppier de *Q. suber* au nord et son rayon au sud, la face sud étant pourtant plus éclairée dans l'hémisphère nord. Infante *et al.* (2001) ont obtenus des résultats similaires au notre et expliquent l'absence de différence significative sur le LAI entre les directions cardinales par le fait que les conséquences du stress hydrique prennent le pas sur l'impact de l'ensoleillement. Selon Alberkston (1984), pour une espèce donnée, la morphologie est dépendante des conditions de sylviculture. L'architecture du houppier et du système racinaire sont souvent asymétriques en raison de la concurrence entre arbres pour l'accès à la lumière et le houppier se développerait dans les trouées de la canopée (Muth and Bazzaz (b), 2002 ; Cucchi *et al.*, 2004). Ainsi, peut-être l'asymétrie des houppiers est-elle due plus à la distance séparant les individus qu'à la direction cardinale. Toutefois, sur le site de Rio Frio, les *Q. suber* sont suffisamment espacés pour que la concurrence entre houppiers soit limitée.

Le *Q. suber* est un bois à zone semi-poreuse : les vaisseaux du bois de printemps sont plus grands que ceux du bois d'été. La diminution de la taille et l'augmentation de la densité des vaisseaux du bois de printemps de *Q. suber* depuis le cambium jusqu'à la moelle observées dans ce travail se retrouvent chez d'autres *Quercus* (Krejzar and Kravka, 1998; InsideWood, 2004). La largeur des cernes est variable en fonction des années. Cette variation est due aux conditions climatiques et au milieu (Nepveu, 1994). Chez le *Q. suber* le diamètre hydraulique, la conductivité hydraulique théorique et la densité des vaisseaux diminuent significativement du cambium vers la moelle. Ces variations ont également été observées chez d'autres espèces (Panshin and De Zeew, 1980 ; Megraw, 1985 ; Zobel and Van Buijtenen, 1989).

En réponse à la question sur l'existence de différences anatomiques suivant la face du tronc (nord et sud), la structure du xylème des *Q. suber* du site de Rio Frio s'est avérée variable suivant la direction cardinale. Dans le bois de printemps, la surface des lumens, leur

diamètre et leur conductivité hydraulique théorique sont significativement plus petits du côté sud de l'arbre comparé au côté nord. Étant donné l'asymétrie du houppier, la production du bois au printemps doit être influencée par d'autres facteurs. Les candidats sont nombreux : disponibilité en eau, richesse du sol en éléments nutritifs, lumière et température (Delucia *et al.*, 1994 ; Fonti and García-González, 2004). L'écorce ou liège, est épaisse et isolante, elle représente un obstacle efficace au rayonnement solaire. Toutefois, son extraction, effectuée traditionnellement tous les 9 ans en été, expose directement les tissus vivants au soleil. Cette opération est un traumatisme pour l'arbre (Natividade, 1950). La conséquence principale en est une importante perte d'eau par transpiration qui perturbe considérablement le trajet de l'eau des racines vers les feuilles avec des conséquences sur la productivité (Correia *et al.*, 1992). Elle expose également le *Q. suber* à différents risques biologiques qui ont une action néfaste sur le processus physiologique, en particulier l'équilibre hydrique (Santos and Sousa, 1997). Pinto and Torres-Pereira (2006) ont pu mettre en évidence que l'utilisation d'un antitranspirant permet de diminuer la perte d'eau après l'extraction du liège. Toutefois, d'après les mesures effectuées sur le site de Trivento, la teneur en eau du sol varie le long de la pente (Barij *et al.*, 2006b) donc le rayonnement solaire et la température ne sont peut-être pas les seules causes des différences anatomiques observées.

En revanche, ces différences de diamètre hydraulique, de surface de lumen et de conductivité hydraulique théorique entre les directions cardinales n'ont pas été observées sur le *Q. pubescens* du site de Trivento. Ce résultat est d'autant plus surprenant, au premier abord, que les arbres situés sur un terrain en pente sont fréquemment inclinés et que cette inclinaison est à l'origine de la formation de bois de réaction (bois de tension chez les feuillus) (Timell, 1986). Le bois de tension est caractérisé par des vaisseaux plus petits et un pourcentage de fibres plus important (Gartner *et al.*, 2003). L'homogénéité des caractéristiques du xylème du *Q. pubescens* autour du tronc est probablement due à la présence permanente de l'écorce jouant le rôle d'isolant (bien que relativement fine) et à une bonne verticalité du tronc. Les différences observées dans la structure du xylème (diamètre des vaisseaux, surface du lumen) entre le bas et le haut de la pente peuvent avoir une autre explication. Sur le site Italien, le système racinaire de certains arbres a été extrait. Il a été observé que ces systèmes étaient peu profonds (Dio Iorio *et al.*, 2005) et asymétriques, c'est-à-dire plus développés vers le haut de la pente. Les arbres ayant ce type de système racinaire sont particulièrement sensibles à la teneur en eau des couches supérieures du sol (Körner, 2003), particulièrement pendant les étés secs. Or, les mesures de teneur en eau du sol effectuées indiquent que celle-ci décroît avec

l'altitude, ce qui peut expliquer les différences de structure de xylème entre les différents étages de la pente.

En effet, le diamètre hydraulique des vaisseaux et la surface de lumen moyennés sur la section de l'arbre augmentent en fonction de la teneur en eau du sol, à la base comme à 1,30 m, et donc diminuent lorsque l'altitude augmente. Ces résultats confirment ceux de Carlquist et Hoekman (1985) et Pockman et Sperry (2000) qui ont conclu qu'une petite surface de lumen correspondait à un sol sec. Il est possible que la différence de structure du xylème de *Q. pubescens* observée dans notre étude a des causes non mesurées, par exemple la composition chimique du sol, l'exposition au vent, la température ou les radiations solaires. Cependant la zone de pente étudiée est de 95 m de long avec un gradient de 25° où tous les arbres sont exposés de façon similaire. Cela nous amène à dire que les variations observées dans la structure du xylème sont essentiellement dues à la teneur en eau du sol.

Nos résultats montrent que la teneur en eau du bois du *Q. suber* et du *Q. pubescens* est homogène suivant la profondeur dans le xylème. Généralement le bois de cœur des résineux contient moins d'eau que le bois d'aubier (Čermák and Nadezdina, 1998; Fromm *et al.*, 2001, Delzon *et al.*, 2004) alors que chez les feuillus cette tendance est moins marquée (Phillips *et al.*, 1996 ; Fromm *et al.*, 2001 ; Morales *et al.*, 2002). Nos résultats ne montrent pas non plus de différence significative entre la teneur en eau du bois au nord et au sud du tronc. Ce résultat confirme les travaux de Bucci *et al.* (2004). En revanche, sur le site de Trivento (*Q. pubescens*), la teneur en eau du bois varie significativement avec la teneur en eau du sol à la base de l'arbre. A 1,30 m de hauteur, les résultats sont très variables mais une tendance similaire semble se dégager.

La conductivité hydraulique est contrôlée par la structure du xylème : diamètre et densité des vaisseaux (Zimmermann, 1983 ; Aloni, 1991 ; Jansen *et al.*, 2000) . Selon la loi de Hagen-Poiseuille, la conductivité hydraulique est d'autant plus élevée que le diamètre des vaisseaux est grand (Jarvis, 1975 ; Tyree et Ewers, 1991). Nos résultats (site de Rio Frio) montrent que la taille des vaisseaux et la conductivité hydraulique théorique sont plus petites du côté sud du tronc en comparaison avec le côté nord. La conductivité hydraulique théorique est également plus grande dans le bois externe que dans le bois interne. Une étude plus détaillée des vaisseaux du bois de printemps, par cerne, autour de l'arbre, en relation avec le

profil radial de flux de sève et les données météorologiques apporterait de précieuses informations sur les variations d'un profil radial de conductivité hydraulique.

Nos résultats (site de Trivento) montrent que la conductivité hydraulique théorique augmente significativement en fonction de la teneur en eau du sol, que ce soit à la base ou à 1,30 m de hauteur. De plus, elle diminue significativement avec l'altitude. La conductivité hydraulique théorique à la base est supérieure à celle mesurée à 1,30 m de hauteur. Aucune relation significative entre la conductivité hydraulique théorique et la teneur en eau du bois n'a été trouvée, ce qui nous permet de dire que les caractéristiques du xylème sont de meilleurs indicateurs de la capacité hydraulique du tronc que la teneur en eau du bois.

Čermák *et al.* (1982) ont montré que la densité de flux de sève est en relation avec les dimensions de l'arbre. Nos résultats sur le *Q. suber* montrent effectivement que la densité de flux de sève varie significativement avec le diamètre du tronc. O'Brien *et al.* (2004) ont montré que la teneur en eau du sol peut influencer le flux de sève des espèces de la forêt tropicale. Cependant, Nadler *et al.* (2003) et Bucci *et al.* (2004) ont trouvé une relation significative entre la teneur en eau du sol et le flux de sève à 1,30 m de hauteur. La comparaison entre la densité de flux de sève mesurée deux journées aux conditions différentes, en terme de température et de déficit de pression de vapeur, montre que le pic de densité de flux de sève est moins élevé, moins marqué et survient plus tôt le jour chaud. La relation entre la densité de flux de sève et le LAI ne s'est pas révélée significative. Nous émettons l'hypothèse que, pendant les périodes sèches, l'arbre peut adopter plusieurs stratégies pour limiter la transpiration comme, par exemple, la fermeture des stomates (Nadezhdina, 1999 ; David *et al.*, 2004). Villar-Salvador *et al.* (1997) ont montré, chez trois espèces de chênes, différentes stratégies d'adaptation au stress hydrique. *Q. faginea* possède des racines profondes alors que *Q. coccifera* tend à réduire la taille de ses vaisseaux. Enfin, *Q. ilex* réduit sa surface de feuilles. Cette relation non significative entre le LAI et la densité de flux de sève peut être expliquée par le rôle important que jouent les racines (Otieno *et al.*, 2004).

La densité de flux de sève, mesurée chez *Q. suber* pendant les mois de mai, juin et juillet, diffère significativement entre le nord et le sud du tronc durant le mois de mai seulement. Loustau *et al.*, (1998) et Kubota *et al.*, (2005) ont suggéré que la différence de flux de sève entre les faces du tronc peut être due à la différence de structure du xylème tandis que Granier (1987) propose la différence d'ensoleillement comme cause possible. Peu d'études sur

l'influence des radiations solaires sur la formation du bois ont été menées. Cependant, chez le *Q. suber* l'extraction de liège tous les 9 ans expose le cambium directement aux variations microclimatiques locales. Concernant les effets de la température de l'air, il a été récemment montré qu'elle influence significativement la structure du xylème. Thomas *et al.* (2004) ont fait pousser *Eucalyptus camaldulensis* (Dehn.) pendant 9 mois à trois températures différentes et à humidité constante. Il a été constaté que la densité du bois augmente avec la température de l'environnement et que la conductivité hydraulique surfacique décroît. La surface des vaisseaux est également réduite à une température plus élevée en raison d'une baisse de leur diamètre. Les auteurs montrent que ce phénomène est lié à la viscosité de la sève dépendante de la température. Ainsi, des vaisseaux plus petits ou moins nombreux sont nécessaires au transport de la sève si la température est plus élevée donc la sève moins visqueuse (Roderick and Berry 2001). Nous n'avons pas mesuré la température du tronc des *Q. suber* étudiés, toutefois Wieser (2002) a montré chez des *Pinus cembra* L de 50 ans que la température de l'aubier (mesurée à une profondeur de 1cm) était significativement plus élevée du côté sud du tronc. Il en résultait une respiration annuelle de 13 % supérieure côté sud. Chez le chêne liège, dont l'écorce est retirée tous les 9 ans la température de la face sud exposée au soleil peut être beaucoup plus élevée. Cela affecterait la structure du xylème et le flux d'eau dans le tronc. De plus, Fonti and García-González (2004) ont montré chez *Castanea sativa* Mill., à zone initiale poreuse comme le *Q. pubescens*, que la taille des vaisseaux du bois de printemps est fortement liée à la température pendant la période de végétation. Čermák *et al* (1992) ont cependant montré que la vitesse du flux diffère peu suivant la face du tronc. Alors que l'impact de rayonnement solaire, qui réchauffe surtout la face sud du tronc, est maximal aux mois de juin et juillet (Ferreira, 2004), il est étonnant que la différence entre le flux de sève au nord et au sud ne soit pas significative ces deux mois. De plus, l'analyse morphologique montre que Lth est plus grande du côté nord que du côté au sud. Infante *et al.* (2001) ont mis en évidence chez *Quercus ilex* L une différence de densité de flux de sève, entre le nord et le sud du tronc. La différence de conductance entre les feuilles exposées au soleil et les feuilles à l'ombre en seraient à l'origine. En effet, durant les périodes sèches, les feuilles exposées au soleil limitent leur potentiel hydrique ce qui entraîne la diminution de la transpiration et par conséquent la diminution du flux de sève du côté sud (Hinckley *et al.*, 1978). Ces résultats sont en contradiction avec les nôtres ; nos mesures de densité de flux de sève journalière pendant un jour froid et un jour chaud montrent que, dans les deux cas, le flux de sève au sud est toujours supérieur à celui au nord. Il est possible que l'extraction du liège perturbe suffisamment le comportement physiologique des arbres pour que le *Q. suber* et le *Q. ilex* ne

soient pas comparables. A notre connaissance, aucune étude n'a combiné le flux de sève, les caractéristiques du xylème (taille et densité des vaisseaux, surface de lumen), la conductivité hydraulique et la direction cardinale. Une telle étude apporterait des informations sur l'écophysiologie de l'arbre.

Les fluctuations de la densité du bois révèlent l'histoire de la plante (Denslow, 1980; Fearnside, 1977). Les résultats obtenus dans notre étude sur le *Q. pubescens* montrent que la densité du bois à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur n'est pas significativement liée à la profondeur dans le xylème, même si on observe une tendance à la proportionnalité entre ces deux grandeurs. Des résultats similaires ont été trouvés chez *Quercus alba* L et *Liquidambar styraciflua* L par Phillips *et al.* (1996).

La capacité du tronc à stocker l'eau, la régulation du potentiel hydrique des feuilles, la perte de turgescence des cellules et l'efficacité du xylème à transporter l'eau varient concomitamment avec la densité du bois (Meinzer, 2003). Bucci *et al.* (2004) montrent que le potentiel hydrique des feuilles et la transpiration diminuent linéairement avec l'augmentation de la densité du bois.

Les résultats obtenus sur le site Trivento pour la relation entre la densité du bois et la teneur en eau du sol montre que la densité du bois, à la base de l'arbre comme à 1,30 m de hauteur, diminue significativement lorsque la teneur en eau du sol augmente et, par conséquent, augmente avec l'altitude. Ce résultat confirme les conclusions de Bucci *et al.* (2004). Plusieurs autres études concluent qu'une densité plus élevée caractérise les espèces affectionnant les sols secs (Hacke *et al.*, 2001 ; Ackerly, 2004). Si la densité du bois est plus importante en haut de la pente qu'en son pied, en revanche le diamètre du tronc ne varie pas significativement avec l'altitude. Se pose alors la question de l'utilisation du carbone par l'arbre. Si les arbres plus en altitude l'allouent à la densification de leur bois peut-être ceux du bas de la pente l'investissent-ils dans la biomasse foliaire et pour atteindre une hauteur plus importante. De nombreux travaux (Carlquist and Hoeekman, 1985 ; Perston *et al.*, 2006) ont montrés que plus l'arbre est haut, plus le diamètre des vaisseaux est important. Permettre à la sève de monter jusqu'en haut semble en être la raison. En revanche, plus l'arbre est haut, plus la densité est faible, peut-être pour contrebalancer l'influence de vaisseaux plus grands et conserver ainsi une certaine densité du bois donc une résistance mécanique suffisante. Notre étude anatomique a montré que, en effet, le xylème des arbres situés en bas de la pente compte

des vaisseaux moins nombreux mais des lumens plus grands. Ce résultat va dans le sens d'arbre plus haut en bas de la pente et justifie une densité plus faible du bois. Pour cette raison, il serait intéressant de mesurer et mettre en relation la hauteur des arbres et la surface des feuilles pour tenter de mieux comprendre ce phénomène.

La résistance en compression du bois est inversement corrélée à la surface de lumens, à la base de l'arbre et à 1,30 m de hauteur. Cette relation est significative. La résistance en compression dépend de la structure du xylème. (Mattheck and Kubler, 1995). Gartner (1995) a montré qu'une plus grande surface de lumens impliquerait un plus petit pourcentage de fibres et donc une densité plus faible. La densité du bois contribue directement à la résistance mécanique et à la résistance à la cavitation (Berry and Roderick, 2005 ; Jacobsen *et al.*, 2005). La résistance en compression du bois est significativement corrélée avec la profondeur dans le xylème, que ce soit à la base de l'arbre ou à 1,30 m. Etant donné la relation directe entre densité du bois et résistance mécanique, ce résultat est cohérent avec la tendance observée sur la densité en fonction de la profondeur dans le xylème.

La résistance en compression du bois moyennée sur l'arbre diminue significativement avec la teneur en eau du sol à la base comme à 1,30 m de hauteur et augmente significativement avec l'altitude à la base comme à 1,30 m. La densité du bois et sa résistance en compression sont donc toutes deux significativement liées à l'altitude. Le bois le plus dense et plus résistant se trouve en haut de la pente, c'est pourquoi la résistance à l'embolisme doit y être plus importante. Cela confirme la décroissance constatée de la conductivité hydraulique théorique avec l'altitude, au détriment cependant d'un taux de croissance plus faible et d'une efficacité hydraulique du bois d'aubier réduite (Stratton *et al.*, 2000). Une densité de bois plus forte apporte néanmoins un surcroît de résistance mécanique qui peut peut-être permettre à l'arbre de faire face à des contraintes plus fortes, notamment vis à vis du vent plus contraignant au sommet de la pente (Nicoll *et al.*, 2005). De telles variations sur une aussi courte distance devrait être prises en considération par les forestiers pour qui une forte résistance mécanique du bois est source de profit.

En comparant la résistance en compression du bois à la base et à 1,30 m de hauteur, la première apparaît significativement plus élevée. Parallèlement, la conductivité hydraulique théorique, donc le diamètre des vaisseaux du bois de printemps, est plus grande. Ce qui pourrait signifier une densité de bois plus faible et contredire les observations faites sur la

résistance mécanique. L'origine de la résistance élevée à la base de l'arbre doit donc être cherchée ailleurs, notamment dans l'épaisseur des parois cellulaires, le taux de lignine et l'angle des microfibrilles (Mattheck and Kubler, 1995). Ces caractéristiques des parois cellulaires peuvent être la réponse à une sollicitation mécanique (Telewski *et al.*, 1995). En effet, il a été montré par Ancelin *et al.* (2004) que les contraintes mécaniques dues au vent ou aux glissements du terrain se concentrent à la base de l'arbre.

IV.2 - Conclusions et perspectives

Nos résultats montrent que la structure du xylème et les caractéristiques hydrauliques et mécaniques de l'arbre sont influencées par les fluctuations microclimatiques et la teneur en eau du sol. De telles variations sur d'aussi courtes distances sont à prendre en considération par les sylviculteurs pour améliorer la qualité du bois et la stabilité du sol.

Dans le cas de *Quercus suber* L., notre étude a mis en évidence que la structure du xylème au nord et au sud du tronc est influencée par les variations microclimatiques et en particulier l'ensoleillement. Ce dernier présente un effet traumatisant pour le *Q. suber* après l'extraction du liège, l'activité cambiale étant largement influencée par les fluctuations de température. Cependant, plusieurs études anatomiques doivent encore être menées pour pouvoir comparer la structure du xylème suivant la face du tronc (nord, sud, est et ouest), avant et après l'extraction du liège. De plus, une étude du flux de sève suivant la face du tronc et à différentes profondeurs de l'arbre en corrélation avec la structure du xylème permettrait d'élaborer un modèle de transpiration annuelle afin de mieux réguler l'irrigation. Il serait indispensable de combiner ces mesures avec celles de la température du tronc et les fluctuations microclimatiques, en particulier l'ensoleillement. La comparaison de tous ces éléments nous permettrait d'améliorer la qualité du bois du *Q. suber* dont l'impact économique est fort pour les pays qui le produisent comme le Portugal.

Dans le cas de *Q. pubescens*, notre étude a montré que la structure du xylème est influencée par la teneur en eau du sol, très variable dans une pente. Aucune différence de diamètre de l'arbre à 1,30 m de hauteur n'a été observée. Cependant l'influence de la pente, au travers de la teneur en eau du sol, se fait sentir sur la conductivité hydraulique théorique, la densité du bois et sa résistance en compression. Ces deux derniers éléments doivent être pris en considération par les forestiers lors du choix des espèces à planter sur une pente afin de

limiter les pertes d'arbres causées par des phénomènes physiques naturels tels que le vent ou les glissements du terrain. Une étude de la composition chimique (lignine et cellulose) des parois cellulaires à la base de l'arbre, une étude de la biomasse et surface foliaire, une étude de la hauteur des arbres ou encore une étude de l'architecture racinaire le long de la pente et à différentes périodes de l'année peuvent être des perspectives pour notre étude.

Références Bibliographiques

- Ackerly D.D. (2004).** Functional strategies of shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*. 74: 25-44.
- Adams W.W., Demmig-Adams B., Verhoeven A.S., Barker D.H. (1995).** Photoinhibition during winter stress-involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy-dissipation. *Australian Journal of Plant Physiology*. 22: 261-276.
- Alberkston A. (1984).** Sap wood basal area and needle mass of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden. *Forestry*. 57 (1): 35-43.
- Aloni R. (1991).** Wood formation in deciduous hardwood trees. In: Raghavendra AS (ed) *Physiology of Trees*. Wiley and Sons, New York. pp 175-197.
- Alvino A., Centritto M., De Lorenzi F. (1994).** Photosynthesis response of sunlit and shade pepper (*Capsicum annuum*) leaves at different positions in the canopy under two water regimes. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21: 377-391.
- Ancelin P., Courbaud B., Fourcaud T. (2004).** Development of an individual tree-based mechanical model to predict wind damage within forest stands. *Forest Ecology and Management*. 203: 101-121.
- Arkin H. (1989).** A thermal pulse method for the determination of sap flow velocity using a single probe: conceptual evaluation. *Journal of Agricultural Engineering Research*. 43: 193-200
- Aucelli P.P.C., Cinque A., Robustelli G., Roskopf C. (2000).** Space and time distribution of landslides in a Mediterranean river basin: Trigno river valley (S Italy). In *Landslides in Research, Theory and Practice*, Eds. E. Bromhead, N. Dixon and M L. Ibsen. Thomas Telford, London. 91-96
- Aussenac G. (1993).** Déficits hydriques et croissance des arbres forestiers. *Forêt Entreprise*. 89: 40-7
- Aussnec G., Ducrey M. (1977).** Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb) de l'est de la France. I. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. *Annales des Sciences Forestières*. 34: 265-284.
- Baas P., Schweingruber F.H. (1987).** Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bull.* 8: 245-274.
- Baas P., Werker E., Fahn A. (1983).** Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull* 4: 141-159.

- Badel E., Perré P. (2002).** Predicting oak properties using X-ray inspection: representation, homogenisation and localisation. Part I: Digital X-ray imaging and representation by finite elements. 59: 767-776.
- Bagnouls F., Gausсен H. (1957).** Les climats biologiques et leur classification. Annales de Géographie Mai-Juin 1957, pp. 193-220.
- Barij N., Čermák J., Stokes A. (2006 a).** Azimuthal variation in xylem structure and water relation in Cork oak (*Quercus suber* L). Trees- Structure and Function. Submitted
- Barij N., Stokes A., Bogaard T., van Beek L.P.H. (2006 b).** Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relation ? Tree Physiology sous presse
- Barker J.M and Van Bavel C.H.M. (1987).** Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. Plant, Cell and Environment. 10: 777-782.
- Barnes B.V., Zak D.R., Denton S.R., Spurr S.H. (1998).** Forest Ecology, 4th Edn. John Wiley and Sons, Inc., New York, 774 p.
- Barrett D.J., Hatton T.J., Ash J.E., Ball M.C. (1996).** Transpiration by trees from contrasting forest types. Australian Journal of Botany. 44: 249-263.
- Bazerque F., (Huber), (1974).** Etude dendrochronologique et dendroclimatologique de deux peuplements de pins sylvestres. Thèse de spécialité, Université de Nancy 1: 106 p.
- Bennie A.T.P. (2002).** Growth and mechanical impedance. Dans: Waisel Y *et al.* (éditeurs), Plant roots: the hidden half, 3^{ème} édition. Marcel Dekker Inc., New York, pp 453-469.
- Berry S.I., Roderick M.L. (2005).** Plant-water relations and the fibre saturation point. New Phytologist. 168: 25-37
- Bicci S.J. (2001).** Arquitectura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales : efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Ph. D., Universidad de Buenos Aires, Argentina, 189p.
- Bingham I.J., Bengough A.G. (2003).** Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. Plant and Soil. 250: 273-282.
- Boast C.W., Roberston T.M. (1982).** A "Microlysimeter" method for determining evaporation from bare soil: description and laboratory evaluation. Soil Science Society of America Journal. 46: 689-696
- Bréda N. (1999).** L'indice foliaire des couverts forestiers : mesure, variabilité et rôle fonctionnel. Revue Forestière Française. 2: 135-150.
- Breda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. (1993).** Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) - seasonal evolution and effects of a severe drought. Canadian Journal of Forest Research. 23: 1136-1143.

- Breda N., Granier A., Aussenac G. (1995).** Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*. 15: 295-306.
- Bucci S.J. (2001).** Arquitectura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales : efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Ph. D., Universidad de Buenos Aires, Argentina, 189p.
- Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Scholz F.G., Franco A.C., Bustamente M. (2004).** Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savannah trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*. 24: 891 – 899.
- Cantiani M., Cantiani M.G., Sorbetti Gurri F. (1994).** Rythmes d'accroissement en diameter des arbres forestiers. *Revue Forestière Française*, XLVI, 349-358.
- Carlquist S.W., Hoekman D.A (1985).** Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA bulletin NS*. 6: 319-347.
- Caspari H.W., Green S.R., Edwards W.R.N. (1993).** Transpiration of well watered and water-stressed Asian pear trees as determined by lysimetry, heat-pulse and estimated by a Penmann Monteith model. *Agricultural Forest Meteorology*. 67: 13-27.
- Cavender-Bares J., Apostol S., Moya I., Briantais J.M., Bazzaz F.A. (1999).** Chilling-induced photoinhibition in two oak species: are evergreen leaves inherently better protected than deciduous leaves? *Photosynthetica*. 36: 587-596.
- Cavender-Bares J., Cortes P., Rambal S., Joffre R., Miles B., Rocheteau A. (2005).** Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: a comparison of cooccurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist*. 168: 597-612.
- Čermák J. (1989).** Solar equivalent leaf area as the efficient biometrical parameter of individual leaves, trees and stands. *Tree Physiology*. 5: 269-289.
- Čermák J. (1990).** Field measurement of vertical and radial leaf distribution in large broadleaf trees by the "cloud technique" University of Agriculture, Brno, Czech Republic.
- Čermák J. (1998).** Leaf distribution in large trees and stands of the floodplain forest in southern Moravia. *Tree Physiology*. 18: 727-737.
- Čermák J., Nadezhdina N. (1998).** Sapwood as the scaling parameter - defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Annales des Sciences Forestières*. 55: 509-521.

- Čermák J., Deml M. (1974).** Method of water transport measurements in woody species, especially in adult trees (in Czech). Patent (Certification of authorship) CSFR, No.155622 (P.V.5997-1972).
- Čermák J., Kučera J. (1981).** The compensation of natural temperature gradient in the measuring point during the sap flow rate determination in trees. *Biologia Plantarum* (Praha). 23: 469-471.
- Čermák J., Cienciala E., Kučera J., Hällgren (1992).** Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiology*. 10: 367-380.
- Čermák J., Deml M., Penka M. (1972).** Method of water transport measurements in woody species, especially in adult trees. Patent (certification of authorship) CSFR, NO. 155622. (P V 5997-1972).
- Čermák J., Deml M., Penka M. (1973).** A new method of sap flow rate determination in trees. *Biologia Plantarum* (Praha). 15(3): 171-178
- Čermák J., Gasperek J., De Lorenzi J., Jones H.G. (2004).** Leaf area distribution measurements in solitary growing old trees. Workshop on Water Use of Woody Crops: techniques, issues, modelling and applications on water management. 20th-21st May 2004, Ilhavo, Portugal.
- Čermák J., Jenik J., Zidek V. (1984).** Xylem water flow in a crack willow tree (*Salix fragilis* L) in relation to diurnal changes of environment. *Oecologia*. 64: 145-151.
- Čermák J., Kučera J., Simon J., Dušek V. (1983).** The electric conductance of seedlings stems and the water content of spruce and pine on course of desiccation. *Biologia Plantarum* (Praha). 25: 468-471.
- Čermák J., Riguzzi F., Ceulemans R. (1998).** Scaling up from the individual trees to the stand level in Scots pine:1. Needle distribution, overall crown and root geometry. *Annales des Sciences Forestières*. 55: 63-88.
- Čermák J., Ulehla J., Kučera J., Penka M. (1982)** Sap flow rate and transpiration dynamics in the full-grown oak (*Quercus robur* L.) in floodplain forest exposed to seasonal floods as related to potential evapotranspiration and tree dimensions. *Biologia Plantarum* (Praha). 24: 446-460.
- Chaffey N.J. (ed) (2002).** Wood formation in trees: Cell and molecular biology techniques. London, UK, Taylor and Francis.
- Charles-Edwards D.A. (1981).** The mathematics of photosynthesis and productivity. Experimental Botany series. Academic Press London LTD: 106 p

- Cherubini P., Gartner B.L., Tognetti R., Bracker O.U., Schoch W., Innes J.L. (2003).** Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biological Reviews* 78: 119-148.
- Chiatante D., Scippa S.G., Dio Iorio A., Sarnataro M. (2003).** The influence of steep slopes on root system development. *Journal of Plant Growth Regulation*. 21: 247-260.
- Cohen Y. (1993)** Thermoelectric methods for measurement of sap flow in plants. In: Standhill G., ed. *Advances in Bioclimatology*. Springer-Verlag. 3: 63-89.
- Cohen Y., Fuchs M., Green G.C. (1981).** Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. *Plant, Cell and Environment*. 4: 391-397.
- Corcuera L., Camarero J.J., Gil-Pelegrin E. (2004).** Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees-Structure and Function*. 18: 83-92.
- Corrado S., Di Bucci D., Naso G., Giampaolo C., Adatte T. (1998).** Application of organic matter and clay mineral studies to tectonic history of the Abruzzo-Molise-Sannio area, Central Apennines, Italy. *Tectonophysics*. 285: 167-181.
- Correia O., Oliveira G., Martins-Loução M.A., Catarino F.M. (1992)** Effects of bark-stripping on the water relations of *Q. suber* L. *Science*. Germany. 18: 195-204.
- Cruziat P., Tyree M.H. (1990).** La montée de sève dans les arbres. *La Recherche*. 21: 406-414.
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Berthier S., Bert D., Najjar M. (2004).** Root anchorage of inner and edge trees of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) growing in different soil podzolic conditions. *Trees-Structure and Function*. 18: 460-466.
- Damesin C., Rambal S. (1995).** Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist*. 131: 159-167.
- Daum C.R. (1967).** A method for determining water transport in trees. *Ecology*. 48(3): 425-431
- David T.S., Ferreira M.I., Cohen S., Pereira J.S., David J.S. (2004).** Constraints on transpiration from an evergreen oak tree in southern Portugal. *Agricultural and Forest Meteorology*. 122: 193-205.
- Delzon S., Sartore M., Granier A., Loustau D. (2004).** Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiology*. 24: 1285-1293.
- Delucia E.H., Callaway R.M., Schlesiner W.H. (1994).** Offsetting changes in biomass allocation and photosynthesis in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) in response to climate change. *Tree Physiology*. 14: 669-677.

- Denslow J.S. (1980).** Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica*. 12: 47-55
- Di Castri F. (1981).** Mediterranean-type Shrublands of the world. In: Di Castri F., Goodal DW., Specht RL (eds), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam. P 1-52
- Dio Iorio A., Lasserre B., Scippa G.S., Chiatante D. (2005).** Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Annals of Botany*. 95: 351-361.
- Domec J.C., Gartner B.L. (2002).** How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood ? *Journal of Experimental Botany*. 379(53): 2369-2379.
- Dreyer E., Colin-Belgrand M., Sculler I. (1990).** Diversité des caractéristiques écophysologiques des chênes européens. Quelques exemples. *Revue Forestière Française*. 42: 174-181.
- Dünisch O., Bauch J. (1994).** Influence of mineral elements on wood formation of old growth spruce (*Picea abies* L) under controlled conditions. *Holzforschung*. 48: 447-457.
- Ellmore G.S. and Ewers F.W. (1985).** Hydraulic conductivity in trunk xylem of elm, *Ulmus americana* . *IAWA Bull*. 6: 303-307.
- Ewers F. (1985).** Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bulletin*. 6: 309-317.
- FAO (1998).** An information bulletin on non-wood forest products. *Non-Wood Forest Products Vol. 1, No. 4*, pp. 84.
- Fearnside P.M. (1997).** Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*. 90: 59-87
- Ferreira M.I. (2004).** Final report of the European Project WATERUSE: Evaluation of alternative techniques for determination of water budget components in water-limited, heterogeneous land-use systems (EVK1-CT-2000-00079).
- Ferry J.F., Ward H.S. (1959).** *Fundamentals of Plant Physiology*. Macmillan. New York, 288p.
- Floret C., Galán M.J., Lefloc'h E., Orshan E., Romane F. (1990).** Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *Journal of Vegetation Science* 1: 71-80.
- Font Tullot I. (1988).** *Historia del clima de España. Cambios climáticos y sus causas*. INM, Madrid, Espagne.

- Fonti P., García-González. (2004).** Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. *New Phytologist*. 163: 77-86.
- Fourcaud T, Lac P(1996).** Mechanical analysis of the form and internal stresses of a growing tree by the finite element method. In: *Engineering Systems Design and Analysis*, ASME, Montpellier, France, Vol.77, n°5: 213-220.
- Fromm J.H., Sautter I., Matthies D., Kremer J., Schumacher P., Ganter C. (2001)** Xylem water content and wood density in spruce and oak trees detected by high-resolution computed tomography. *Plant Physiology*. 127: 416-425.
- Gärdenäs A.I., Jansson P.E. (1995).** Simulated water balance of Scots pine stands in Sweden for different climate change scenarios. *Journal of Hydrology*. 166: 107-125.
- Gartner B (ed) (1995).** *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*, ed, San Diego, Academic Press, Inc.
- Gartner B.L., Roy J., Huc R. (2003).** Effects of tension wood on specific conductivity and vulnerability to embolism of *Quercus ilex* seedlings grown at two atmospheric CO₂ concentrations. *Tree Physiology*. 23: 387 – 95.
- Gersani M., Sachs T. (1992).** Development correlations between roots in heterogeneous environments. *Plant, Cell and Environment*. 15: 463-469.
- Gindl W., Grabner M., Wimmer R. (2001).** Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Canadian Journal of Botany*. 79: 815-821.
- Goulden M.L., Field C.B. (1994).** Three methods for monitoring the gas exchange of individual tree canopies: ventilated-chamber, sap-flow and Penman-Monteith measurements on evergreen oaks. *Functional. Ecology*. 8: 125-135.
- Granier A. (1985).** Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières*. 22: 193-200.
- Granier A. (1987).** Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*. 3: 309 – 320.
- Granier A., Breda N. (1996).** Modelling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements. *Annales des Sciences Forestières*. 53: 537-546.
- Granier A., Biron P., Breda N., Pontailier J.Y., Saugier B. (1996).** Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biology*. 2: 265-274.

- Granier A., Bréda N., Biron, P.,Villette S. (1999).** A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*. 100: 291-308
- Green S.R. (1993).** Radiation balance, transpiration and photosynthesis of an isolated tree. *Agricultural and Forest. Meteorology*. 64:201–221.
- Hacke U.G., Sperry J.S. (2001).** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 4: 97-115.
- Hacke U.G., Sperry J.S., Pockman W.T., Davis S.D., McCulloh K. (2001).** Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126: 457 – 461.
- Hallé F., Oldeman R., Tomlinson P.B. (1978).** *Tropical trees and forest an architectural analysis*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Heller R., Esnault R., Lance C. (1993).** *Physiologie végétale*. 1. Nutrition. Paris, Masson. 294p.
- Hinckley T.M., Brooks J.R., Čermák J. (1994).** Water flux in a hybrid poplar stand. *Tree Physiology*. 14: 1005-1018.
- Hinckley T.M., Lassoie J.P., Running S.W. (1978).** Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *Forest Science Monograph*. 20: 72P
- Hirakawa Y., Nagao H., Yamashita Kana., Toshinari T. (2002).** Intravascular variations in wood properties of Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*) planted on sloping ground. *Forestry and Forest Products Research Institutute*. 48: NO 2: 63-72.
- Hoff C Rambel S. (2003).** An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index a *Quercus ilex* ecosystem. *Annales des Sciences Forestières*. 60: 153-161
- Hollinger D.Y. (1992).** Leaf and simulated whole-canopy photosyn-thesis in two co-occurring tree species. *Ecology* 73: 1–14.
- Horn H.S. (1971).** *The adaptive geometry of trees*. Princeton Univ. Press, Princeton, 144 p.
- Huber B., Schmidt E. (1936).** Weitere thermoelektrische untersuchungen uber den transpirationsstrom des baume. *Tharandter Forstliche Jahrsblad*. 87: 369-412.
- Infante J .M., Mauchamp A., Ales R.F., Joffre R., Rambal S. (2001).** Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidence in support of the pipe model theory. *Tree Physiology* . 21: 409-414.
- InsideWood (2004-onwards).** Published on the internet. <http://insidewood/lib.ncsu.edu/search> [accessed 06/03/06].

- Jacobsen A.L., Ewers F.W., Pratt R.B., Paddock W.A., Davis S.D. (2005).** Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance. *Plant Physiology*. 149: 546-556.
- Jansen S., Piesschaert F., Smets E. (2000).** Wood anatomy of *Elaeagnaceae*, with comments on vestured pits, helical thickenings, and systematic relationships. *American Journal of Botany*. 87: 20-28.
- Jarvis P. (1975).** Water transfer in plants. In *Heat and Mass Transfer in the Biosphere* (eds D.A. De Vries & N.H. Afgan), 369-394. Wiley & Sons, New York.
- Jodin P. (1994).** Le bois matériau d'ingénierie. A.R.B.O.LOR., Nancy. I.S.B.N. 2-907086-07-3.
- Kellert R. (1978).** Influence de la photopériode sur l'épaisseur des membranes et le diamètre des lumens des trachéides de 4 essences résineuses. *Annales des Sciences Forestières*. 35: 175-185.
- Kellomäki S., Oker-Blöm P., Kuuluvainen T. (1985).** The effect of crown and canopy structure on light interception and distribution in a tree stand. In *Crop Physiology of Forest Trees*. Eds. P.M.A. Tigerstedt, P. Puttonen and V. Univ. Helsinki, Finland, pp. 107-115.
- Klute A. (1987).** Methods of soil analysis. Part 1. 2nd. Ed. Agron. Monogr.9. ASA and SSSA, Madison, WI.
- Körner C. (2003).** *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd Edition. Springer Berlin Heidelberg New York.
- Kramer P.J. (1964).** The role of water in wood formation. Academic press, New-York, 519-532.
- Kravka M., Krejzar T., Čermák J. (1999).** Water content in stem wood of large pine and spruce trees in natural forests in central Sweden. *Agricultural Forest Meteorology* 98-99: 555-562.
- Krejzar T., Kravka M. (1998).** Sap flow and vessel distribution in annual rings and petioles of large oaks. *Lesnictvi-Forestry*. 44: 193-201.
- Kubota M., Tenhunen J., Zimmermann R., Schmidt M., Adiku S., Kakubari Y. (2005).** Influences of environmental factors on the radial profile of sap flux density in *Fagus crenata* growing at different elevations in the Naeba Mountains, Japan. *Tree Physiology*. 25: 545 – 556.
- Kučera J., Čermák J., Penka M. (1977).** Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics. *Biologia Plantarum (Praha)*. 19: 413-420.

- Larchaud S. (1989).** Participation of auxin and abscissic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis. *Trees-Structure and Function*. 3: 125-137.
- Larson P.R. (1964).** Some indirect effects of environment on wood formation. The formation of wood in forest trees, Symposium, April 1963, Harvard Ed: Zimmermann MH. Academic Press, New-York. 345-365.
- Lassen L.E., Okkonen E.A. (1969).** Effect of rainfall and elevation on specific gravity of coast Douglas-fir. *Wood Fiber*. 1: 227-235.
- Le Coz J. (1990).** Espaces méditerranéens et dynamiques agraires : Etat territorial et communautés rurales. *Options Méditerranéennes, CIHEAM/IAMM, Montpellier, France*, 393p.
- Le Goff N., Granier A., Ottorini J.M. (1995).** Croissance du frêne, structure de l'appareil photosynthétique et disponibilité en eau. *Revue Forestière Française*. 47 :156-164.
- Lewis A.M. (1992).** Measuring the hydraulic diameter of a pore or conduit. *American Journal of Botany*. 79: 1158-1161.
- Liese W., Dadswell H.E. (1959).** Über den Einfluss der Himmelsrichtung auf die Länge von Holzfasern und Tracheiden. *Holz Roh Werkst*. 17: 421-427
- Lindroth A., Čermák J., Kucera J., Cienciala E., Eckersten H. (1995).** Sap flow by heat balance method applied to small size *Salix*-trees in a short-rotation forest. *Biomass and Bioenergy, Elsevier Sci. Ltd*. 8:7-15.
- Lorra S., Kathage A.F. (2004).** Sound tomography for stem investigations providing structural information for stem water/sap flow measurements and analysis. In: *Workshop on Water Use of Woody Crops: techniques, issues, modeling and applications on water management, Ilhavo, Portugal*.
- Loustau D., Berbigier P., Roumagnac P., ArrudaPacheco C., David J.S., Ferreira M.I., Pereira J.S., Tavares R. (1996).** Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal.1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia*. 107: 33-42.
- Loustau D., Domec J.C., Bosc A. (1998).** Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Annales des Sciences Forestière*. 55: 29 – 46.

- Lundblad M., Lagergren F., Lindroth A. (2001).** Evaluation of heat balance and heat dissipation methods for sap flow measurements in pine and spruce. *Annales des Sciences Forestière*. 58: 625-638.
- Maracchi G., Sirotenko O., Bindi M. (2005).** Impacts of present and future climate variability on agriculture and forestry in the temperate regions: Europe. *Climatic Change* 70: 117-135.
- Marshall D.C. (1958).** Measurements of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiology*. 33: 385-396.
- Mattheck C., Kubler H. (1995).** Wood-The Internal Optimization of trees. Springer Series in Wood Science, Springer-Verlag, Berlin. 129p
- Megraw R.A. (1985).** Wood quality factors in Loblolly pine: the influence of tree age, position in tree, and cultural practice on wood specific gravity, fiber length , and fibril angle. Tappi Atlanta.
- Meinzer F.C. (2003).** Functional convergence in plants' responses to the environment. *Oecologia*. 134: 1-11.
- Meinzer F.C., James S.A., Goldstein G., Woodruff D. (2003).** Whole –tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment*. 26: 1174-1155.
- Mitrakos K.A. (1980).** A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologia* 1:245-252
- Morales D., Jiménez M.S., Gonzalez-Rodriguez A.M., Čermák J. (1996a)** Laurel forests in Tenerife, Canary Islands. I. The site, stand structure and stand leaf area distribution. *Trees-Structure and Function*. 11: 34-40.
- Morales D., Jiménez M.S., Gonzalez-Rodriguez A.M., Čermák J. (1996b).** Laurel forests in Tenerife, Canary Islands. II. Leafs distribution patterns in individual tree. *Trees-Structure and Function*. 11: 41-46.
- Morales D., Jimenez M.S., Gonzalez-Rodriguez A.M., Čermák J. (2002).** Laurel forests in Tenerife, Canary Islands: Vessel distribution in stems and in petioles of *Laurus azorica* trees. *Trees-Structure and Function*. 16: 529-537.
- Morataya R., Galloway G., Berninger F., Kanninen M. (1999).** Foliage biomass sapwood area and volume relationships of *Tectona grandis* L. F. and *Gmelina arborea* Roxb. : silvicultural implications. *Forest Ecology and Management*. 113: 231-236.
- Muller-Landau H.C. (2004).** Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20-32.

- Muth C.C and Bazzaz F.A. (2002a).** Tree seedling canopy responses to conflicting photosensory cues. *Oecologia* 132: 197-204.
- Muth C.C. and Bazzaz F.A. (2002b).** Tree canopy displacement at forest gap edges. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 247-254.
- Nadezhdina N. (1999).** Sap flow index as an indicator of plant water status. *Tree Physiology*. 19: 885-891.
- Nadezhdina N. and Čermák J. (1998).** The technique and instrumentation for estimation the sap flow rate in plants (in Czech). Patent No.286438 (P.V.1587-98).
- Nadezhdina N., Čermák J., Ceulemans R. (2002).** Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant and understory species: scaling errors associated with positioning of sensors. *Tree Physiology*. 22: 907-918.
- Nadezhdina N., Čermák J., Nadezhdin V. (1998).** Heat field deformation method for sap flow measurements. In: Čermák J., Nadezhdina N., eds *Measuring sap flow in intact plants*. Proceedings of 4th International Workshop, Židlochovice, Czech Republic, IUFRO Publications. Brno, Czech Republic: Publishing House of Mendel University, 72-92.
- Nadezhdina N., Tatarinov F., Ceulemans R. (2004).** Leaf area and biomass of *Rhododendron* understory in a stand of Scots pine. *Forest Ecology and Management*. 187: 235-246
- Nadler A., Raveh E., Yermiyahu U., Green S.R. (2003).** Evaluation of TDR use to monitor water content in stem of lemon trees and soil and their response to water stress. *Soil Science Society America Journal* 67:437-448.
- Natividade J.V. (1950).** *Subericultura*. Ministério da Aricultura e Pescas, Lisboa, Portugal.
- Nepveu G. (1994).** *Le bois matériaux d'ingénierie*. Texte Rassemblés par Phillippe Jodin. Association pour la recherché sur le bois en Lorraine
- Nicoll B.C., Ray D. (1996).** Adaptative growth of tree root systems in response to wind action and site condition. *Tree Physiology*. 16: 891-898.
- Nicoll B.C., Achim A., Mochan S., Gardiner B.A. (2005).** Does steep terrain influence tree stability? A field investigation. *Canadian Journal of Forest Research*. 35: 2360-2367.
- Niklas K.J. (1992).** *Plant Biomechanics*. University of Chicago Press, Chicago.
- O'Brien J.J., Oberbauer S.F., Clark D.B. (2004).** Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell and Environment*. 27: 551-567.

- Otiento D.O., Kurz-Besson C., Liu J., Schmidt M.W.T., Vale-Lobo do R., David T.S., Siegwolf., Pereira J.S., Tenhunen J.D. (2004).** Seasonal variation in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: Roots as determinants of tree productivity and survival in the Mediterranean-type ecosystem. *Plant and Soil*. 283: 119-135.
- Panshin A.J., De Zeeuw C. (1964).** Textbook of wood technology. Vol. 1. McGraw-Hill, New York.
- Panshin A.J., Zeew C. (1980).** Textbook of wood technology: structure, identification, properties and use of the commercial woods of the United States. Mc Graw- Hill, New York.
- Parcevaux S. (1961).** Tests physiologiques permettant de contrôler l'alimentation en eau des plantes. *Annals of Agronomy*. 12 :75-80.
- Perston K.A., Cornwell W.K., DeNoyer J.L. (2006).** Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*. 170: 807-818.
- Phillips N., Oren R., Zimmermann R. (1996).** Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring- porous tree species. *Plant, Cell and Environment*. 19: 983-990.
- Pinto T.M., Torres-Pereira J.M.G. (2006).** Bark stripping in cork oak (*Quercus suber* L.): effect of an antitranspirant application on gas exchange and water relations of the stripped surface. *Trees-Structure and Function*. 20: 247-252.
- Pockman W.T., Sperry J.S. (2000).** Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*. 87: 1287-1299.
- Reis M. and Zorro (1981).** Caracterização climática da região agrícola do Ribatejo e Oeste. Fasc XXXII. O Clima de Portugal, INMG, Lisboa. MADRP, 2000. O sobreiro e a cortiça, um património, uma herança a preservar / The cork oak and cork, universal heritage, a legacy to be protected. Ministério da Agricultura, do Desenvolvimento Rural e das Pescas, Lisboa.
- Ridolfi L., Odrorico P.D., Porporato A., Rodrigues-Itrube I. (2003).** Stochastic soil moisture dynamics along a hillslope. *Journal of Hydrology*. 272: 264-868.
- Roderick M.L., Berry S.L. (2001).** Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. *New Phytologist*. 149: 473-485.
- Sakai A., Paton D.M., Wardle P. (1981).** Freezing resistance of trees of the south temperate zone, especially subalpine species of Australasia. *Ecology*. 62: 563-570.

- Sakuratani T. (1981).** A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *Journal. Agricultural Meteorology (Japan)*. 37: 9-17.
- Sala A., Tenhunen J.D. (1996).** Simulations of canopy net photo-synthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and. Forest. Meteorology*. 78: 203-222.
- Santos M.N.S., Sousa E.M.R. (1997).** Bases para a Recuperação do Montado de Sobro e Futuras Linas de Actuação. In: Pereira H (eds) *Sobreiro e Cortiça*, Lisboa, Portugal, p 293-302.
- Sheehy J.E., Mitchell P.L., Durand J.L., Gastal F., Woodward F.I. (1995).** Calculation of translocation transfer coefficients for use in models of vegetation. *Annals of Botany*. 76: 263-269.
- Šimůnek J., Šenja M., M.T. van Genuchten. (1999).** The Hydrus Software package for simulating the two-dimensional movement of water, heat and multiple solutes in variably-saturated media, version 2.0.ICWMC-TPS-53. International ground water Modelling Center, Colorado School of Mines. Golden, Colorado. U.S., 156p.
- Smith N.J., Chen J.M., Black T.A. (1993).** Effects of clumping on estimates of stands leaf area index using the LI-COR LAI-2000. *Canadian Journal of Forest Research*. 23: 1940-1943.
- Sperry J.S., Sullivan J.E.M. (1992).** Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water-stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiology*. 100: 605-613.
- Stokes A., Mattheck C. (1996).** Variation of wood strength in tree roots. *Journal of Experimental Botany*. 47: 693-699.
- Stokes A., Fitter A.H., Coutts M.P. (1995).** Responses of young trees to wind: effects on root architecture and anchorage strength. *Journal of Experimental Botany*. 46: 1139-1146.
- Stokes A., Salin F., Dupuy L., Cucchi V. (2004).** Que savons-nous de la biomécanique racinaire ? *Forêt-entreprise*. 156: 23-27.
- Stratton L., Goldstein G., Meinzer F.C. (2000).** Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment*. 23: 99 – 106.
- Swanson R.H. (1983).** Numerical and experimental analysis of implanted-probe heat-pulse theory. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada 298p.

- Tanedo H., Tateno M. (2005).** Hydraulic conductivity, photosynthesis and leaf water balance in six evergreen wood species from fall to winter. *Tree Physiology*. 25: 299-306.
- Tardieu F. (1994).** Growth and functioning of root and root system subjected to soil compaction. Toward a system with multiple signaling? *Soil and Tillage Research* 30: 217-343.
- Telewski F.W. (1995).** Wind-induced physiological and developmental responses in trees. In Coutts MP and Grace J (eds). *Wind and Trees*. Cambridge University Press, U.K., pp 237–263.
- Thomas D.S., Montagu K.D., Conroy J.P. (2004).** Changes in wood density of *Eucalyptus camaldulensis* due to temperature - the physiological link between water viscosity and wood anatomy. *Forest Ecology and Management*. 193: 157-165.
- Timell T.E. (1986).** *Compression Wood in Gymnosperms*. Springer Series in Wood Science, Springer-Verlag, Berlin.
- Tognetti R., Raschi A., Nadezhdina N. Čermák J. (2000).** Stand structure and foliage patterns in individual trees of *Quercus pubescens* and *Quercus cerris* forest in Tuscany (central Italy). Proceeding of the 5th International workshop, November 9-10, 2000 Firenze, Italy.
- Topp G.C., Davis G.L., Annan A.P. (1980).** Electromagnetic determination of soil-water content: Measurement in coaxial transmission lines. *Water Resource. Research*. 16: 574-582.
- Tyree M.T., Ewers F.W. (1991).** The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*. 119: 345-360.
- Van Asch., T.W.J., S.J.E. Van Dijck., Hendriks M.R. (2001).** The role overland flow and subsurface flow on the spatial distribution of soil moisture in the top soil. *Hydrology. Process*. 15: 2325-2340.
- Van Beek L.P.H., Cammeraat L.H., Dorren L. (2001).** ECOSLOPES, field report Trivento area, September 2001, UvA – IBED, The Netherlands, 23 pp.
- Van Buijtenen J.P. (1958).** Experimental control of environmental factors and their effect upon aspects of wood anatomy in loblolly pine. TAPPI (Annual Meeting of the Technical Association of the pulp and Paper Industry). New York. 41: 175-178.
- Vieweg G.H., Ziegler H. (1960).** Thermoelektrische registrierung der Geschwindigkeit des transpirationsstromes. *Ber.Dtsch.Bot. Ges.* 73:221-226.

- Villar-Salvador P., Castro-Diez P., Perez-Rontome C., Montserrat-Marti G. (1997).** Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Tree-Structure and Function*. 12: 90-96.
- Waring R.H., Running S.W. (1978).** Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant, Cell and Environment*. 1: 131-140.
- Waring R.H., Whitehead D., Jarvis P.G. (1979).** The contribution of stored water to transpiration in Scots pine. *Plant, Cell and Environment*. 2: 309-317.
- Wieser G. (2002).** The role of sapwood temperature variations within *Pinus cembra* on calculated stem respiration: implications for upscaling and predicted global warming. *Phyton-Annales Rei Botanicae*. A. 42: 1-11.
- Woodcock D.W. (1989).** Climate sensitivity of wood-anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Canadian Journal of Forest Research*. 19: 639-644.
- Woodcock D.W., Ignas C.M. (1994):** Prevalence of wood characters in Eastern North America: What characters are most promising for interpreting climates from fossil wood? *American Journal of Botany*. 81: 1243-1251.
- Woodman J.N. (1971).** Variation of net photosynthesis within the crown of a large forest-grown conifer. *Photosynthetica*. 5: 50-54.
- Yang S., Tyree M.T. (1993).** Hydraulic resistance in *Acer saccharum* shoots and its influence on leaf water potential and transpiration. *Tree Physiology*. 12: 231-242.
- Zhang S.Y., Baas P., Zandee M. (1992).** Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA Journal* 13: 307-349.
- Zimmermann M.H. (1983).** Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag. New York. 143p.
- Zobel B.H. and Buijtenen J.P. van (1989).** Wood variation: its causes and control. 3. Variation among and within trees. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 72-131.
- Zwieniecki M.A., Melcher P.J., Holbrook M. (2001).** Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. *Journal of Experimental Botany*. 52: 257-264.

Annexes

Annexe A

Loi de Hagen-Poiseuille

La loi de Hagen-Poiseuille permet de déterminer la conductivité L pour le flux de soluté de viscosité η , à travers un tube de rayon constant r et de longueur I , dans le cas d'un flux laminaire et sans accélération (Sheehy *et al.*, 1995). L augmente avec le rayon du tube et diminue linéairement avec sa longueur.

$$L = \frac{\pi r^4}{8\eta I}$$

Annexe B

Différentes méthodes thermiques de mesure du flux de sève

Il existe deux grandes catégories de méthodes thermiques pour mesurer le flux de sève. L'une est basée sur un chauffage continu, l'autre sur un chauffage discontinu (Figure B-1). Outre la méthode THB décrite dans le chapitre II, nous nous limiterons à la présentation de deux méthodes parmi les plus utilisées : la méthode de dissipation thermique (Granier) et la méthode de déformation du champ de température (HFD).

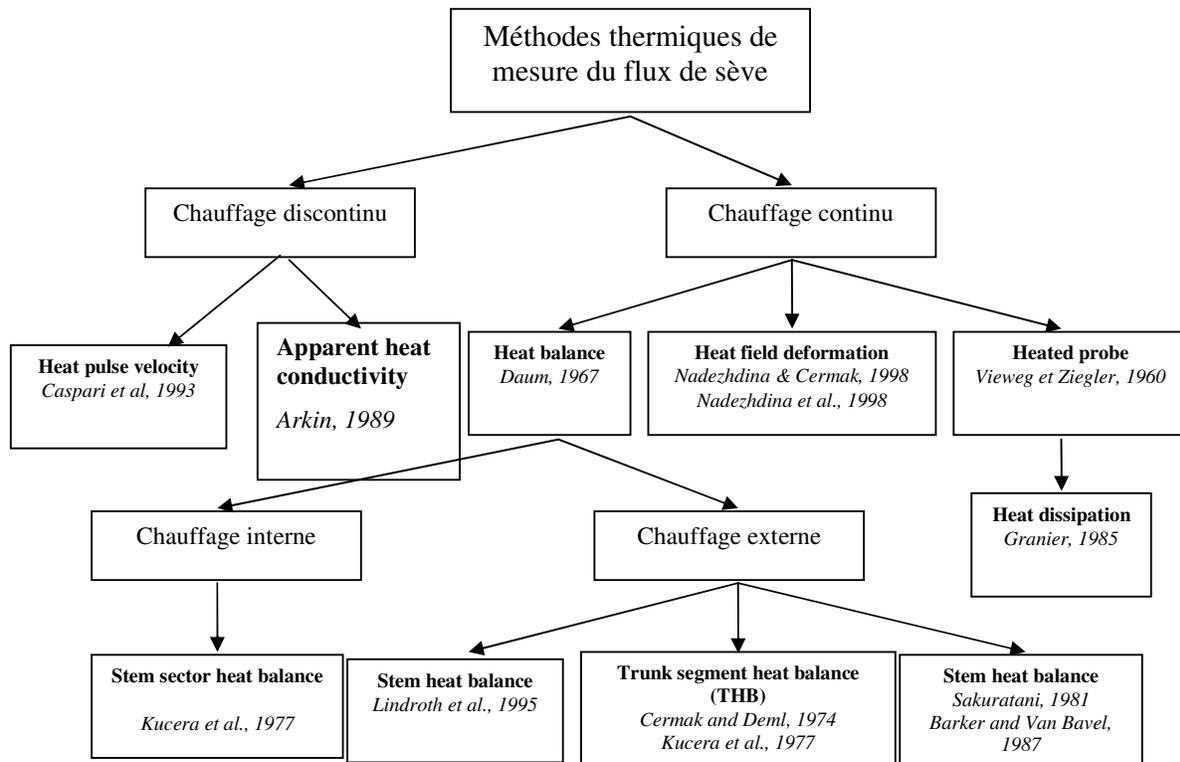


Figure B-1 : Méthodes thermiques de mesure de flux de sève.

B.1 -Méthode de déformation du champ de température (Nadezhdina and Čermák 1998)

La méthode de déformation du champ de température utilise une sonde chauffante et deux paires de capteurs thermiques. Une paire de capteurs (paire symétrique) est disposée symétriquement de part et d'autre de la sonde chauffante, à 3 cm de celle-ci, dans la direction longitudinale. La seconde paire (paire asymétrique) est composée d'un capteur placé à 2 cm de la sonde chauffante dans la direction tangentielle et d'un capteur placé 3 cm plus bas (Figure B-2,).

Le changement de température autour de la sonde thermique est dû au mouvement de sève et aux propriétés du système conducteur. Le flux de sève est calculé en mesurant la différence de température entre les deux couples de capteurs, symétrique et asymétrique, et on détermine la constante physique k . La théorie du calcul de cette constante est basée sur la détermination du gradient de température qui est en relation directe avec les caractéristiques du champ de température et qui dépend de la structure, de la densité et des propriétés thermodynamiques du bois ainsi que de la quantité d'eau.

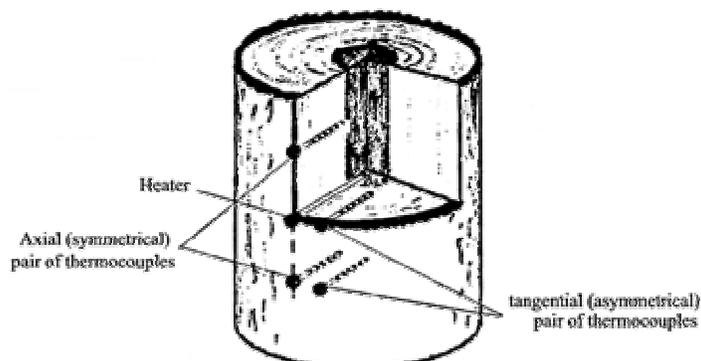


Figure B-2 : Schéma (Nadezhdina *et al.*, 2002) et photo montrant l'installation des capteurs thermiques (HFD) dans le tronc de *Q. pubescens*.

B.2 -Méthode de dissipation thermique (Granier, 1985)

Dans la méthode Granier, deux sondes sont insérées dans le bois d'aubier l'une au dessus de l'autre (Figure B-3). La sonde la plus haute allie la fonction de chauffe avec une mesure de température. La seconde sonde, située plus bas que la sonde chauffante est une sonde de référence fournissant une deuxième mesure de température. Le flux de sève, provoquant un refroidissement par convection de la sonde chaude, est calculé à partir de la différence de température entre les deux sondes

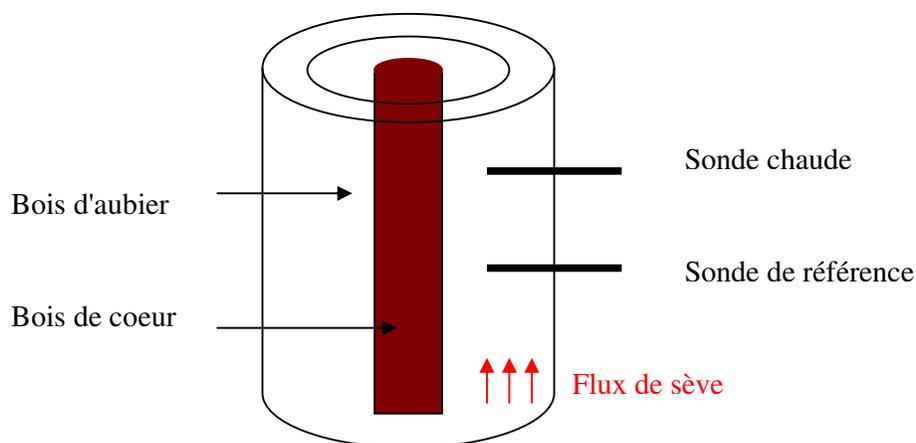


Figure B-3 : Schéma montrant l'installation des capteurs thermiques (méthode Granier).

Annexe C

Facteurs influençant la monté de sève

C.1 -Facteurs physiologiques

C.1.1 -A l'échelle de la feuille : Les stomates

Les stomates sont d'une grande importance pour la transpiration. En se fermant et en s'ouvrant, ils modifient la vitesse des échanges gazeux entre le parenchyme lacuneux subépidermique et la couche limite extérieure.

Lors de la fermeture des stomates, la résistance à la diffusion croît d'abord lentement (Ferry and Ward, 1959) puis, pour des ouvertures d'environ 1 μm de large, atteint l'ordre de grandeur de la résistance dans la couche limite équivalente. Elle croît ensuite rapidement et devient infinie pour la fermeture complète. La transpiration stomatique devient alors nulle (Dreyer *et al.*, 1990). La fermeture des stomates joue un rôle important dans l'adaptation des plantes aux conditions de sécheresse.

C.1.2 -A l'échelle de l'arbre

Si le contrôle stomatique de la transpiration à l'échelle de la feuille est bien défini, il reste judicieux d'étudier la régulation à l'échelle de l'arbre.

La transpiration des arbres augmente fortement avec la surface foliaire donc avec les dimensions du houppier. Les arbres au houppier le plus développé sont ceux qui transpirent le plus et l'intensité de la transpiration diminue avec l'état de concurrence de l'arbre, c'est-à-dire lorsque la hauteur relative du houppier diminue (Le Goff *et al.*, 1995).

Pour caractériser la surface foliaire, l'indice foliaire (LAI) est très souvent utilisé. L'indice foliaire est le ratio de la surface des feuilles par unité de surface au sol. Chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.), le taux de transpiration du couvert d'un peuplement situé au Portugal s'est avéré de 12 à 15% inférieur à ceux mesurés au nord de son aire naturelle de distribution. Pour Loustau *et al.* (1996), cela s'explique surtout par un indice foliaire faible dû à des aiguilles plus courtes et qui ont tendance à se regrouper.

La disposition des feuilles dans le houppier et surtout leur possibilité d'accès à la lumière joue un rôle important dans le fonctionnement des stomates. Des mesures de conductance stomatique sur *Populus interamericana* montrent que les valeurs maximales observées varient avec la profondeur dans le houppier : de $0,48 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ dans les feuilles situées au sommet à $0,074 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à la base du houppier (Hinckley *et al.*, 1994).

C.2 -Facteurs Climatiques

Peu d'articles traitent indépendamment de l'influence de ces facteurs sur la montée de sève. Nous avons tenu à les présenter de façon indépendante car il jouent un rôle majeur et sont également mis en avant dans l'explication des phénomènes physiologiques (Heller *et al.*, 1993)

C.2.1 -La lumière

Le rayonnement d'origine solaire est le moteur essentiel de la montée de la sève. C'est cette énergie provenant du rayonnement qui permet de faire passer l'eau liquide arrivant aux feuilles sous forme de vapeur (Cruiziat et Tyree, 1990). Par ailleurs, chez la plupart des plantes, et cela est vrai pour tous les arbres, la lumière solaire agit en provoquant l'ouverture des stomates. La nuit, la montée de sève est généralement faible (Heller *et al.*, 1993). Cela a été montré aussi par des mesures thermiques de flux de sève.

Lors de l'élaboration d'un modèle de conductance d'un couvert de chêne sessile, Granier et Breda (1996) ont étudié l'effet du rayonnement global et ont constaté que la conductance du couvert était une fonction croissante du rayonnement global. Elle atteint 50% de sa valeur maximale pour $w = 82 \text{ J.m}^{-2}$.

C.2.2 -La température

Elle intervient dans le mécanisme d'ouverture des stomates et par conséquent a une action directe sur le cycle journalier de la transpiration. Aux heures les plus chaudes de la journée, on assiste à un ralentissement de la transpiration appelé dépression de midi (Nadezhdina, 1999).

L'effet de l'augmentation de la température sur le comportement physiologique de l'arbre a été montré par une équipe de Suédois qui a appliqué des scénarii de changement de

température sur des *Pinus sylvestris* L. Une augmentation de température de 3 à 5°C a provoqué une augmentation de la transpiration liée à un fort stress hydrique (Gärdenäs, *et al.*, 1995).

C.2.3 -Influence du vent

A grande échelle, le vent est un facteur d'homogénéisation qui agit sur le transfert de la chaleur et de la vapeur d'eau. Il contrôle, par sa composante verticale, la diffusion turbulente et, par sa composante horizontale, l'advection. L'importance de l'advection varie beaucoup selon l'hétérogénéité du couvert végétal (effet d'oasis). La diffusion turbulente dépend de la stabilité thermique de l'air, c'est-à-dire du gradient de température en fonction de l'altitude. Cette stabilité varie au cours de la journée (Parcevaux, 1961).

A petite échelle, le vent modifie l'épaisseur de la couche laminaire. Il modifie, par conséquent, sa résistance à la diffusion des gaz. La variation de vitesse du vent dans le temps et l'espace sont importants et relativement indépendants du rayonnement.

Le vent favorise la montée de sève (Heller *et al.*, 1993). Ce facteur avec d'autres facteurs comme le rayonnement joue un rôle non négligeable pour les peuplements à faible indice foliaire (Breda *et al.*, 1995). Pour les peuplements fermés très découplés avec l'atmosphère, son influence sur les propriétés de la couche limite du couvert lui confère un rôle important dans le contrôle de la transpiration (Hinckley *et al.*, 1994).

C.3 -Influence de la disponibilité en eau

C.3.1 -L'eau atmosphérique

Une faible sécheresse de l'air entraîne le départ d'une partie de l'eau des cellules épidermiques sans affecter la turgescence des cellules stomatiques. Les ostioles (orifice qui permet les échanges gazeux entre les stomates et l'atmosphère) s'ouvrent et le flux de sève brut augmente. Une sécheresse plus accusée provoque, en outre, l'évaporation d'une partie de l'eau des cellules stomatiques qui se détendent. Les ostioles se ferment et le flux diminue (Heller *et al.*, 1993).

C.3.2 -L'eau édaphique

La disponibilité en eau du sol pour les végétaux s'exprime par le ratio de la fraction extractible par rapport à la quantité d'eau totale à une profondeur donnée. On parle aussi de contenu en eau relatif du sol ou de réserve relative (REW = relative extractible water). La variabilité de la disponibilité en eau du sol associée aux variations de température va déterminer le rythme saisonnier de la transpiration donc du flux de sève avec une baisse en hiver et en été (Heller *et al.* 1993).

C.3.3 -Cycle diurne de la transpiration

Associées aux variations de lumière et de température, les variations d'humidité de l'air vont déterminer un cycle diurne de la transpiration passant par un maximum vers le milieu de la journée avec généralement un ralentissement (dépression de midi) aux plus chaudes heures du jour quand le VPD = Vapour Pressure Deficit est maximum (Heller *et al.*, 1993). Loustau *et al.* (1996) ont constaté, au Portugal, sur le pin maritime un pic matinal, une dépression à midi et un second pic en fin d'après-midi de la conductance du couvert et par la suite de la transpiration.

Annexe D

Facteurs influençant la mesure du flux de sève dans le tronc

Les mesures basées sur un chauffage continu de la sonde thermique permettent l'obtention du flux de sève avec une très bonne résolution temporelle. Ces méthodes sont sensibles à un certain nombre de facteurs et nécessitent donc de prendre des précautions. Rares sont les références qui traitent séparément de l'influence de ces facteurs sur la mesure du flux de sève (Nadezhdina *et al.*, 2002). Au préalable à la description des différentes méthodes de mesure du flux de sève, il paraît judicieux de passer de revue ces facteurs.

D.1 -Non parallélisme des capteurs dans le bois

Les méthodes thermiques sont très sensibles au placement des thermocouples dans le bois. Le non parallélisme des thermocouples et de la sonde thermique entraîne une erreur sur la mesure (Nadezhdina *et al.*, 2002).

D.2 -Influence de la profondeur du bois d'aubier

La sonde chaude chauffée sur toute sa longueur mais la déformation du champ thermique due à la montée de la sève se limite au bois d'aubier (Figure D-1). La profondeur du bois d'aubier doit donc être prise en considération dans le calcul de la densité du flux de sève. Cela a été montré clairement pour les bois à zone poreuse diffuse caractérisés par un bois d'aubier plus profond (Čermák and Nadezhdina., 1998)

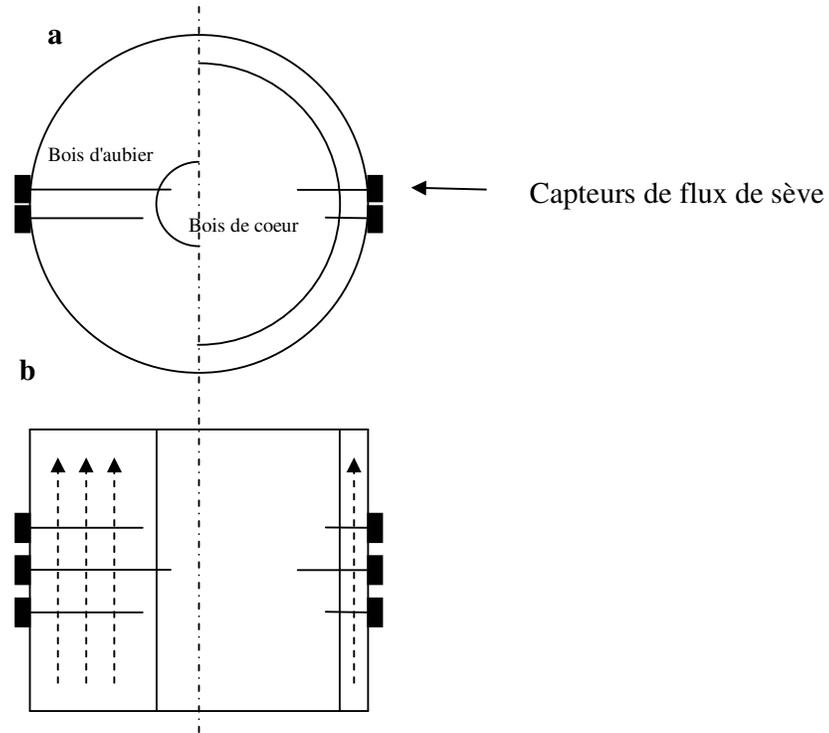


Figure D-1 : Schéma représentant une section transversale de tronc (a) et une section tangentielle (b) pour un bois à pores diffus (gauche) et un bois à zone poreuse (droite) (Schéma réalisé par Čermák).

D.3 -Influence de la teneur en eau

Waring et Runnung (1978) et Warning *et al.* (1979) montrent que la teneur en eau dans le bois d'aubier diminue de 20 à 25% chaque saison. Čermák *et al.*, (1983) et Swanson (1983) montrent que l'humidité du bois d'aubier est variable. Cela peut être mis en évidence par la variation journalière du flux de sève. Nadezhdina (1999) montre que l'index de flux de sève peut être utilisé comme un indicateur de la quantité d'eau dans la plante. La variation radiale de la teneur en eau au niveau du tronc peut être expliquée par la variation de flux de sève (Phillips *et al.*, 1996).

D.4 -Influence du gradient de température

L'application d'un gradient de température n'est pas sans conséquence sur la transpiration de l'arbre. Cet impact conduit généralement à une sous-estimation du flux de sève. L'influence du gradient de température sur la mesure peut être réduite par une compensation, en réduisant la distance entre les thermocouples et la sonde chauffante

(Ludblad, 2001) ou encore en limitant le gradient de température. Čermák et Kucera (1981) et Goulden et Field (1994) ont donné des valeurs limites pour le gradient de température ($0,05 \text{ K.cm}^{-1}$).

D.5 -Influence de l'alimentation des capteurs

Des expériences utilisant la méthode de déformation du champ de température ont été menées sur le *P sylvestris* en changeant l'alimentation de $0,053$ à $0,093 \text{ W.cm}^{-1}$. Elles montrent que le flux augmente après l'application d'une faible alimentation est diminuée lorsque la puissance d'alimentation augmente. Il est à noter que les niveaux de réponse diffèrent selon la méthode de mesure appliquée. Nous pouvons en conclure que la puissance d'alimentation doit être comprise dans certaines limites. Elle doit être suffisamment élevée pour chauffer la sonde thermique mais ne doit pas endommager les tissus.

Annexe E

Différentes méthodes de mesure de la distribution verticale des feuilles

Plusieurs méthodes d'étude de distribution verticale des feuilles existent, nous nous limiterons à la présentation des trois méthodes les plus utilisées. Nous ne reviendrons pas sur la méthode par analyse d'image utilisée dans notre étude et décrite au chapitre II mais nous détaillerons la méthode "cloud technique" et le modèle géométrique.

E.1 -Méthode "Cloud "(Čermák, 1990)

Le feuillage total est divisé en nuages des feuilles (Figure E-1 A et C). Chaque nuage est considéré comme étant homogène avec une distribution spatiale uniforme des feuilles. Sur la même tige, un ou plusieurs groupes peuvent être distingués suivant le nombre de branches et d'embranchements (Figure E-1 A et B). La forme d'un groupe peut être approximée par un ellipsoïde, un demi ellipsoïde ou un quart d'ellipsoïde suivant son aspect. Son volume est alors estimé en conséquence. Rappelons que le volume d'un ellipsoïde de diamètres orthogonaux a , b et c vaut :

$$V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot a \cdot b \cdot c$$

La distribution verticale des feuilles est ensuite évaluée à partir du modèle simplifié de l'arbre, considéré comme un ensemble de nuages de feuilles.

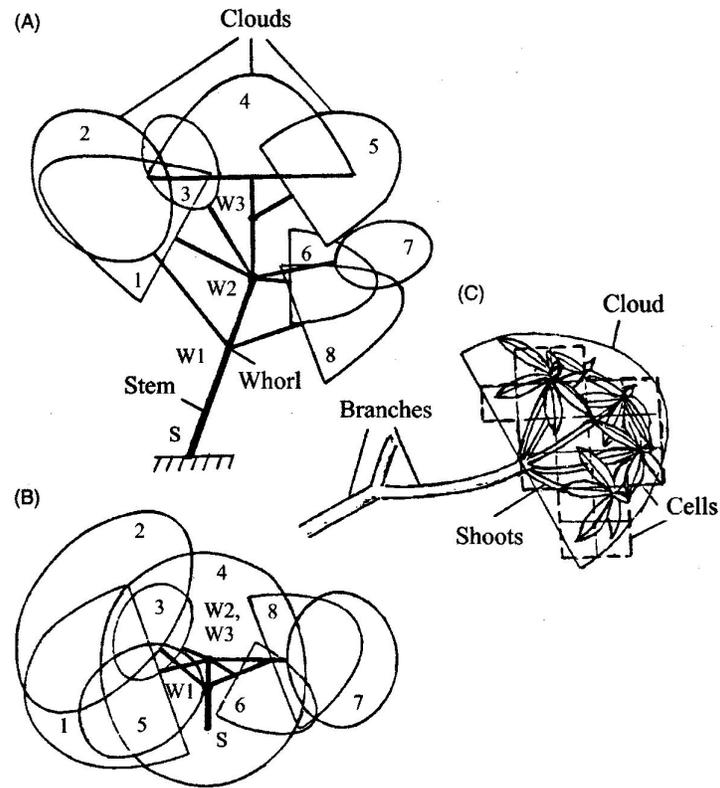


Figure E-1 : Schéma vertical (A) et horizontal (B) représentant une tige individuelle (S) de Rhododendron illustrant l'application de la méthode Cloud. La forme est approximée par un ellipsoïde et un hemi-ellipsoïde (C), W1-W3 sont les nœuds (Nadezhdina *et al.*, 2004)

E.2 -Modèle géométrique

Le modèle géométrique (Čermák *et al.*, 2004) est basé sur une approximation en volumes simples des différentes parties de l'arbre. Ainsi, le volume total du houppier est représenté par un cylindre dont la base est égale à la surface de la projection du houppier sur le sol et la hauteur à la distance séparant sa base de son sommet (Figure E-2). Le volume de vides dans le houppier est représenté par un cône inversé soustrait au cylindre. Enfin, un volume représentant les branches est également soustrait. Le volume restant représente donc les feuilles. La distribution verticale des feuilles est alors évaluée à partir du schéma simplifié du houppier.

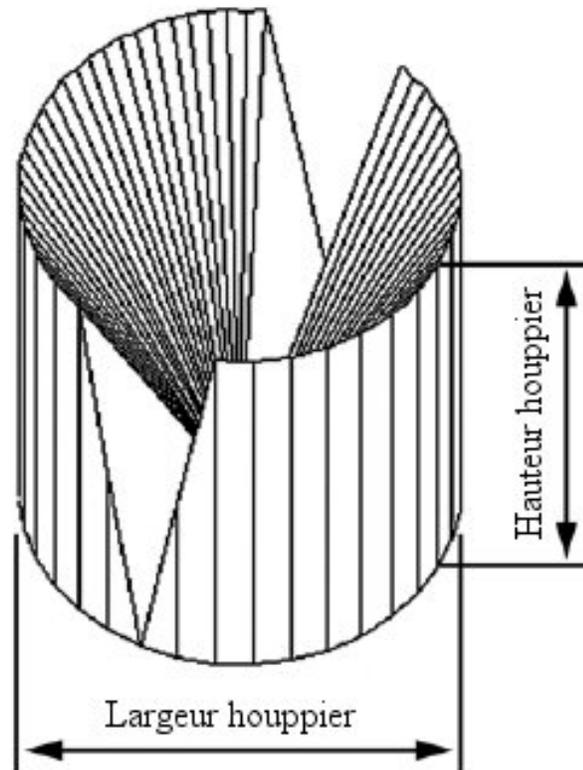


Figure E-2 : Schéma du modèle géométrique pour une couronne d'olivier composé d'un volume cylindrique duquel est soustrait le volume d'un cône retourné créé par un élagage ordinaire (Čermák *et al.*, 2004).

Publications

Azimuthal variations in xylem structure and water relations in cork oak (*Quercus suber* L).

Nadia BARIJ¹, Jan ČERMÁK², Alexia STOKES^{1,3*}§,

Submitted to Tree-Structure and Function

¹Laboratoire de Rhéologie du Bois de Bordeaux Mixed Unit : INRA/CNRS/Université Bordeaux I), Domaine de l'Hermitage, 69, rte d'Arcachon, 33612 Cestas cedex, France.

Tel: (+33 5) 57122820, Fax: (+33 5) 56680713

barij@lrbb3.pierroton.inra.fr

stokes@lrbb3.pierroton.inra.fr

²Institute of Forest Ecology, Faculty of Forestry and Wood Technology, Mendel University of Agriculture and Forestry, Zemědělská 3, 61300 BRNO, Czech Republic.

Tel./Fax: (+420) 545 134 181,

cermak@mendelu.cz

³LIAMA-CASIA, P.O. Box 2728, Haidian District, 100080 Beijing, China

Tel: +(86 1) 82614528, Fax: +(86 1) 62647458

Stokes@liama.ia.ac.cn

*Current address

§Corresponding author

Running title: Xylem structure and water in Cork oak

Abstract

Sap flow density and xylem structure were measured around stems of mature cork oak (*Quercus suber* L.) in Portugal. Sap flow density was measured on the northern and southern sides of nine trees during three months in 2003, using the Trunk Heat Balance (THB) method. Crown size was measured on both sides of each tree and increment wood cores were extracted from the sites where sap flow was measured in five trees. Wood moisture content, earlywood vessel size and density were measured and theoretical hydraulic conductivity for individual vessels (L_{th}) was calculated along the northern and southern stem radial profiles.

Results showed that sap flow density was higher on the southern side of the tree in May only. No differences in mean sap flow existed between the months of May to July, nor were any differences in wood moisture content observed along the length of each wood core. Significant differences in vessel size occurred, with a higher diameter and surface area on the southern side of the tree, and consequently L_{th} was significantly greater. Vessel density was higher nearer the pith whereas mean vessel lumen diameter and surface area were significantly greater in the outer wood.

Results are discussed with regard to mechanisms causing the azimuthal variations observed and consequences for the ecophysiology of cork oak stands.

Keywords: Xylem structure and water in Cork oak.

Introduction

Portugal accounts for over 50% of the world cork harvest (FAO 1997). Cork is derived from the outer bark of the evergreen cork oak (*Quercus suber* L.), a species which is highly resistant to drought stress and elevated summer temperatures (Nardini and Tyree 1999; Ghouil et al. 2003; Otieno et al 2006). Nevertheless, in recent years, the number of cork oak trees in Portugal dying through drought stress has increased (Ferreira 2004). Although one of the mechanisms contributing to drought stress resistance is the presence of the thick, insulating layer of phellem, this phellem is harvested as cork every 9-10 years, thus placing trees under severe physiological stress, and reducing photosynthetic efficiency (Werner and Correia 1996). Although several studies have been carried out on the effects of climate on ecophysiology and growth of cork oak stands (Costa et al 2002, Aranda et al 2005), little information exists concerning the influence of very local environmental factors on water relations and xylem structure (Villar-Salvador et al 1997).

In cork oak, most radial growth is linked to winter and autumn precipitation (Caritat et al 2002, Costa et al 2002). It is not known if such a relationship is also observed at the cellular level, but in the Mediterranean evergreen oaks *Q. coccifera* L. and *Q. ilex* L., maximal vessel diameter is positively regressed with mean annual rainfall (Villar-Salvador et al 1997). Cork oak is semi ring-porous in nature (InsideWood 2004), therefore the size of vessels and their radial distribution along the stem radius are the most significant contributors to the theoretical hydraulic conductivity of wood (L_{th}) and hence water transport and efficiency along the whole water transport pathway (Ellmore and Ewers, 1985). L_{th} depends strongly on vessel diameter, as according to the Hagen-Poiseuille equation, hydraulic conductance of capillaries is proportional to the fourth power of the radius (Zimmermann 1983). Therefore, earlywood formed at the beginning of the growing season will largely determine the hydraulic

architecture of the stem and any changes in earlywood structure as a result of external abiotic factors e.g. drought or temperature, will be reflected in the water relations of the tree more strongly than in latewood (Fonti and García-González 2004). In a typical forest stand, which can be highly heterogeneous, variations in sunlight, temperature and water availability could therefore result in large inter- and intra-tree variability in earlywood vessel structure. However, tree density in cork oak stands is typically low, and mature trees are usually isolated with little competition from neighbours. Therefore, differences in environmental parameters e.g. solar radiation, will be related to canopy orientation and azimuth rather than vertical gradient (Infante et al 2001).

Several authors have suggested that physiological changes occur in trees subjected to uneven solar radiation levels around trees. Stokes et al. (1995) showed that in *Picea sitchensis* Bong. Carr., uneven irradiance levels resulted in asymmetric growth of both shoots and roots. Muth and Bazzaz (2002a) found that leaf number and canopy area were greater on the sides of *Betula papyrifera* Marsh. seedlings subjected to higher levels of photosynthetically active radiation (PAR). Muth and Bazzaz (2002b) also mapped tree canopies with regard to the heterogeneous light environments at the edges of six experimental gaps and showed that the magnitude and precision of canopy displacement were generally greater for hardwoods than for conifers. With regard to xylem structure, Liese and Dadswell (1959) suggested that sunlight and temperature variations directly on the tree trunk can affect cell number and size. More significantly, recent work on *Q. ilex* has showed that sap flow density in mature trees was higher in the NE and NW orientations compared to that on the southern side of the tree and differences were attributed to changes in spatial leaf area distribution, but which were not measured (Infante et al 2001). These authors also suggest that the relationship between xylem

conductivity and foliar transpiration will be reflected in long-term changes in sapwood vessel diameter and density in different orientations around the trunk.

If, azimuthal variations in xylem conductivity and transpiration occur in trees, and are found to be due to heterogeneity in environmental factors around stems, it could be supposed that in cork oak, such modifications may be more pronounced. In this species, the protective, insulating layer of bark is harvested every 9-10 years, thus the cambial cells will be exposed to fluctuations in the microenvironment, especially just after the harvest. Therefore, we carried out a study aimed at improving the understanding between xylem structure and water relations around the stems of mature cork oak in Portugal. Stem sap flow was measured at different positions around nine trees for three months. Increment wood cores were extracted from the sites where sap flow was measured in five trees and relative water content along the core was determined. Vessel size and density were measured using a light microscope on thin sections cut from wood cores. L_{rh} was then estimated for individual vessels. Results are discussed with regard to the influence of xylem structure on hydraulic conductance in cork oak and consequences for the ecophysiology of this species in a Mediterranean environment.

Materials and Methods

Experimental site characteristics

The field plot was located near the town of Pinhal Novo, 35 km south-east of Lisbon and between the estuaries of Tagus (Tejo) and Sado in Portugal (38°38' latitude and 8° 51' W longitude) at an altitude of 30 m. The soil was compact and sandy with some gravel and derived from moderately deep sandstone. Carbon content and available water were very low (http://www.isa.utl.pt/wateruse/PT_field_sites.html).

The climate at the field site is Mediterranean with an Atlantic influence. Total annual precipitation (average over 30 years) is 750 mm and occurs mainly in spring, winter and autumn (maximum in winter). Typical for a Mediterranean climate, summers are hot and dry with a high interannual variability of precipitation. The average temperature throughout the year is 16.1°C, with an average minimum temperature in January of 5.3°C and an average maximum temperature in August of 28.9°C.

Tree species at the site composed 80 year old cork oak (*Quercus suber* L.). Trees were planted in rows 10 x 11 m apart with a density of 76 trees ha⁻¹ in 2001 with some reduction in early 2003. The average canopy height was 10 m. Cork was harvested recently from the trees in 1994 and 2003. The understorey was patchy and varied between dry grass and shrubs e.g. *Cistus spp*, which reached heights up to 0.4 m. Trees were last harvested for cork between 30/06/2003 and 12/07/2003.

Sampling procedure and sap flow measurements

Healthy trees were needed for the study of sap flow and xylem structure, therefore we used acoustic tomography to determine if any decay existed inside the stems. Twelve accelerometers were placed on the trunk of each tree at BH. Stress waves were induced by

striking the tree with an impact device. The elapsed time for the signal to reach the other side of the tree and be detected by a second accelerometer was converted to a wave propagation speed, which gives information about the physical conditions inside the tree. Full methodology is described in Lorra and Kathage (2004). After sampling 30 trees, nine without any visible signs of decay were chosen for the study of sap flow. Mean diameter at breast height (DBH) was 0.42 ± 0.02 m (means are \pm standard error). The mean crown radius was measured on the northern and southern sides of each tree by measuring the radius at eight distances around the tree.

Sap flow was measured in two cardinal directions (north and south) of each of the nine trees using the Trunk Heat Balance method (THB, Cermak et al. 1973; Tatarinov et al. 2005). This method calculates the heat balance of a heated space. Basically, the input energy has to be split between the conductive heat losses and the heating of water passing through, according to equation 1:

$$P = Q.dT.c_w + dT.\lambda \quad \text{[Equation 1]}$$

Where P is the heat input power [W], Q is the sap flow rate [$\text{Kg}.\text{sec}^{-1}$], dT is the temperature difference between the measuring points [K], c_w is the specific heat of water [$\text{J}.\text{kg}^{-1}.\text{K}^{-1}$] and λ is the coefficient of heat loss from the measuring point [$\text{W}.\text{K}^{-1}$].

Sap flow sensors were inserted into the trunk at BH. Each sensor consisted of four electrodes inserted in parallel into sapwood, keeping the central electrode in a radial direction relative to the tree trunk. The electrodes comprised three stainless steel plates (25 mm wide and 1 mm thick) which were pushed into the sapwood at a depth about 0.02 m, approximating the depth of sap wood. A fourth plate of the same size was inserted 0.1 m below these electrodes. A constant heating power 0.6 W was supplied to the sapwood, by alternating current 1 kHz

separated of the ground, via the upper electrodes. The temperature difference dT between the upper heated plates and the reference plate below was measured with 1 mm thin needle thermosensors inserted in slots through the electrode axes. Measuring points were protected against direct illumination and rain by covering the tree trunks with polyurethane foam, sheets of aluminium and plastic sheeting. Full methodology and equations for calculating sap flow density are given in Cermak et al. (1973), Lundblad et al. (2001), Ferreira (2004) and Tatarinov et al. (2005). Data were measured every minute and recorded as means over 15 min intervals with a Campbell CR10 datalogger (Campbell Scientific Inc. NE, USA) for three months. All cables (between sensors and dataloggers) were buried in a 0.05 m deep trench to protect them from animals. Data are presented as daily means averaged monthly from May to July. Solar radiation (CM6B, Kipp and Zonen, Delft, Netherlands) was also measured daily during this period.

On 07/07/2003, five trees were randomly chosen from the nine used in the sap flow studies and increment cores (5 mm in diameter) were extracted from breast height (BH) during the morning hours, using a Suunto wood corer. Two cores were extracted from due north and two from due south. The two cores taken at each position were 20 mm apart with one taken above the other. Each core was long enough to reach the stem pith; therefore the entire cross-section of the stem was sampled. Cores were immediately wrapped in aluminium foil and plastic bags and were then transported to the laboratory and stored at 4°C. One core from each position was used for subsequent estimation of wood water content (W_c) and the second core was used for anatomical analysis.

Wood water content (W_c)

Wood water content (W_c) was measured using the method described in Kravka et al (1999). Within 24 hours of extracting the wood cores, we measured W_c along the length of the core. Both functional sapwood and heartwood were present in the core and could be distinguished by differences in colour. Samples 20 mm long were cut from the entire length of the core and the fresh mass (M_f) of each sample was determined using a balance with a resolution of 1.0 mg. The dry mass was obtained after drying in an oven at 80°C for three days or until a constant dry mass (M_d) was attained. W_c was calculated using:

$$W_c = \frac{M_f - M_d}{M_d} \quad \text{[Equation 2]}$$

Microscopic analysis of vessel lumina

Using the intact cores, 20 mm long samples were cut from each core which corresponded to the segments in the cores used for determining W_c . Thin sections (20 μm thick) were then cut from each segment in the radial direction, using a sliding microtome whilst the wood was still fresh, therefore these sections were of the transversal wood surface. The thin sections were then mounted onto glass slides and stained with a solution of phloroglucinol (1,3,5-trihydroxybenzene) diluted in hydrochloric acid, which stains cell wall lignin a red colour (Chaffey 2002). The phloroglucinol solution was left for 1 min and samples were then washed with distilled water. Coverslips were placed on the sections to protect them.

Wood sections were examined using a light microscope at x200 magnification. In order to scale the photographs processed by the software, a calibrated carbon lead was placed near the samples. Photographs were taken of the transversal surface of the wood conducting vessels

present in each annual growth ring. Several parameters were then measured using the image analysis software, WinCell© (Regent Instruments Inc. Quebec, Canada).

Maximum (d_{max}) and minimum (d_{min}) vessel lumen diameters were measured for earlywood (EW) within each growth ring. Hydraulic diameter (d_h) of each EW vessel was then calculated using (Lewis 1992):

$$d_h = \frac{1}{2} \times \frac{\sqrt{(2d_{max}^2)d_{min}^2}}{\sqrt{d_{max}^2 + d_{min}^2}} \quad \text{[Equation 3]}$$

Anatomical lumen area (A_{lum}) of conducting EW vessels was calculated as the ellipse:

$$A_{lum} = \pi(d_{max} \times d_{min}) \quad \text{[Equation 4]}$$

EW vessel density was obtained by counting the number of vessels per unit area (n/cm^2).

Theoretical hydraulic conductivity (L_{th}) of single vessels

The theoretical assessment of hydraulic conductivity (L_{th}) was carried out using the Hagen-Poiseuille equation for a single vessel of EW along a radial-transverse sectional area of xylem (Zwieniecki et al. 2001).

$$L_{th} = \frac{r^4 \pi}{8\eta} \quad \text{[Equation 5]}$$

Where η is the viscosity of water (1.002×10^{-9} MPa s) at 20°C.

Mean L_{th} of EW was then calculated per unit depth of xylem along the radial profile. Where r is the mean radius of xylem.

Statistical analysis

Sap flow density (SFD) was analysed considering daily data recorded during the day. Data were classed into two groups, those measured on sunny days and those from cloudy days. Daily SFD was calculated using mean data from both the northern and southern sides of the trees and analysis of variance was used to determine if differences in mean SFD existed between the months of May, June and July. Monthly SFD was then compared between the northern and southern sides of the trees using a student's T-test.

Regressions were carried out to determine the relationship between crown radius and DBH on both northern and southern sides of the tree. The radial distance from the cambium was represented as a percentage of distance from the cambium in order to allow a better comparison of trees of different sizes. The relationship between mean W_c , A_{lum} , d_h and L_{th} with depth of wood, between the northern and southern sides of the trees, was examined using regression analysis or analysis of covariance with appropriate parameters as covariates.

Results

Site characteristics

The mean crown radius on the northern side of the tree was 4.8 ± 0.5 m and on the southern side was 5.4 ± 0.7 m. No significant differences in crown size between the two sides of the tree were found, even when DBH was taken into account. No significant relationship was found between mean crown radius and DBH.

Measurements of sap flow

Mean monthly sap flow measured during the day did not differ significantly between the months of May, June and July. SFD was significantly greater on the southern side of the tree

during the month of May only ($T = -3,56$; $P = 0,01$)(Figure 1). We chose one tree representative of all of nine trees for analyses of diurnal variation of sap flow between the north and south sides of stems during a sunny day ($R_g = 19 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-2}$) and a cloudy day ($R_g = 10 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-2}$). The results (Figure 2) show that SFD changed considerably from cloudy to sunny days. On a sunny day, SFD increased in both north and south directions in the early morning. However, on the southern side, SFD reaches its maximum before midday, contrary to the northern side; where the maximum value reaches after midday. SFD exhibited plateaux after midday in both directions and then decreased in late afternoon. On the cloudy day we can see local peaks and SFD on the south direction was always higher than that on the northern side. A full detailed analysis of sap flow results are presented in Ferreira (2004).

Wood water content (W_c)

Mean W_c in all cores was $60.0 \pm 0.2\%$. No significant differences in W_c in either sapwood or heartwood were found either along the increment cores or between the northern and southern sides of the tree.

Microscopic analysis of vessel lumina

We observed precise boundaries between EW and latewood (LW) with regard to vessel size. Wood was semi ring-porous to ring-porous and EW was characterized by large lumina and LW by smaller lumina. Although not measured, vessel number in EW and LW appeared to be similar (Figure 3). The presence of tyloses (Cochard and Tyree 1990; Nardini et al. 1999) in vessel lumina was also observed but the quantity was not measured (Figure 3).

Mean A_{lum} decreased significantly from the cambium ($30000 \mu \text{ m}^2$) towards the pith ($5000 \mu \text{ m}^2$). Significant differences in A_{lum} were found between both sides of the tree, with the southern side having a significantly lower A_{lum} with regard to depth (Figure 4b).

Mean vessel density was constant along the outer 50% of xylem depth, but increased significantly towards the pith (Figure 4d). Results show that vessel density was not significantly different between the northern and southern sides of the tree.

Hydraulic diameter and theoretical hydraulic conductivity (L_{th}) of single vessels

Mean hydraulic diameter (d_h) was $72.5 \pm 24.8 \mu\text{m}$ and increased significantly from the pith to the cambium (Figure 4a). When the northern and southern sides of the tree were compared, d_h was similar in the outer wood between both sides of the tree but was significantly smaller towards the pith on the southern side of the tree (Figure 4a). Results show that the outer stem wood (up to 50% radial distance from cambium) had a significantly higher L_{th} than inner wood (Figure 4c). Except for wood in the outer 20%, L_{th} was significantly higher in cores extracted from the northern side of the tree compared to wood from the southern side

Discussion

Results show that in cork oak, even when morphological changes e.g. crown size, do not occur around the tree, xylem structure can be influenced by the cardinal direction. In edge trees of plantations, crowns and root systems are often asymmetrical, which may be due to competition for space and light (Muth and Bazzaz 2002b; Cucchi et al. 2004). However, the cork oaks we studied were inside the plantation and planted at a low density, with little or no competition for space between the crowns. It is possible that crowns were asymmetrical with regard to gaps in the canopy, rather than cardinal directions. Muth and Bazzaz (2002a) found that leaf number and canopy area in *B. papyrifera* seedlings were always greatest on the side of the tree with the highest PAR, and therefore grew towards gaps in the canopy. We did not measure gap size in the canopy of the cork oak plantation, nor the direction of greatest crown asymmetry, therefore these parameters would be useful to estimate in future studies. Kagawa et al. (2005) also showed through studies of pulse labelling and the distribution of ^{13}C tracer in *Cryptomeria japonica* D.Don, that a given side of the stem is connected to different branches depending on the season. Therefore, studies of crown asymmetry may not necessarily reflect the exact nature of the internal hydraulic architecture of a tree.

Sap flow density differed significantly between the northern and southern sides of the trunks during the month of May only. Sap flow was higher on the southern side, which is in agreement with Loustau et al. (1998) and Kubota et al. (2005) who suggested that azimuthal variations were due to either xylem structure or were the result of differential solar heating (Granier 1987). As sap flow density tends to become more uniform as it moves upward, Loustau et al. (1998) recommended positioning sensors beneath the canopy to avoid circumferential variations. To our knowledge, no studies of azimuthal sap flow have been combined with measurements of vessel size and hydraulic conductivity. However, Loustau et

al. (1998) did suggest that the presence of compression wood (abnormal wood formed during mechanical loading in conifers) on one side of the tree may result in variations in sap flow density. It is surprising that variations in sap flow were not seen in June and July, when temperatures were maximal (Ferreira 2004), thus increasing differential solar heating on the southern side of the tree stems. Sap flow density was measured over all the sapwood with one measuring point only. If we had used sap flow sensors with several measuring points, we would have obtained more precise information concerning the radial profile of sap flow density (Nadezhdina et al. 2002, Delzon et al. 2004), and could then have correlated it with xylem structure, which may have explained this phenomenon.

Xylem structure was semi-ring porous to ring-porous, with large EW vessels and smaller LW vessels, apparently present in equal quantities (Figure 2). Variations in EW vessel size and density along the radial profile were similar to that of other oak species (Krejzar and Kravka 1998; InsideWood 2004). Significantly greater EW vessel lumen area, diameter and hydraulic conductivity were found on the southern sides of the trees compared to the northern sides. As canopy structure did not change between both sides of the trees, another factor must exist which influences wood formation in springtime. Likely candidates for factors which affect xylem formation are water availability and variations in light and temperature (Fonti and García-González 2004). It is unlikely that spatial patterns in soil moisture content occur to such an extent as to differ significantly in cardinal directions around a tree (Barij et al. 2006), therefore, either uneven irradiation levels or temperature changes must affect wood formation. Very little information exists with regard to irradiation effects on wood formation. However, Sun et al. (2005) showed that light can be transmitted through xylem cells from the stems to roots in several herbaceous species. In thick-barked trees such as cork oak, light transmission would be extremely difficult. However, in this species, the insulating cork layer is harvested

every nine years, therefore exposing the cambial region to direct environmental influences, especially just after bark removal. Concerning temperature effects, recent evidence has shown that air temperature significantly influences xylem structure in trees. Thomas et al. (2004) grew *Eucalyptus camaldulensis* (Dehn.) at three temperatures for nine weeks at a constant vapour pressure deficit. Wood density was found to increase with higher growth temperature, and hydraulic conductivity per unit area decreased. Vessel area was also reduced at higher temperatures due to a decrease in vessel diameter. These authors showed that this phenomenon was due to water viscosity being sensitive to higher temperatures, therefore smaller or fewer vessels would be required to transport water to leaves at higher temperatures when water has lower viscosity (Roderick and Berry 2001). We did not measure wood temperature around the trunk of the cork trees we studied, however Wieser (2002) found that sapwood temperature (measured at a depth of 0.01 m) was significantly greater on the south-facing side of 50 year old *Pinus cembra* L trees than the north-facing side. Consequently, annual respiration was up to 13% higher on the south side of the trees. *Pinus* sp. are generally thick-barked, therefore in cork oak, where bark is harvested every nine years, temperatures could be much higher on the exposed southern side of the tree, thus affecting both xylem structure and water relations. Fonti and García-González (2004) also showed that EW vessel size in the ring-porous species *Castanea sativa* Mill., was a suitable ecological indicator and related to air temperature at the end of the previous vegetation period and the onset of cambial growth. These results indicate that it is necessary to carry out further research in this domain, to ensure that the scaling-up of stem respiration using data taken from one position in the tree is correct (Nadezhkina et al. 2002; Delzon et al. 2004), especially in thin-barked species, or species where the bark is removed e.g. cork oak.

No differences in wood W_c occurred along with radial distance from the cambium, even with regard to sap- and heartwood. Generally, it is thought that in coniferous trees, the water

content in heartwood is usually lower than that for sapwood (Bamber and Fukazawa 1985; Čermák and Nadezhdina 1998; Fromm et al. 2001) whereas in hardwood species moisture content varies little between sap- and heartwood (Phillips et al. 1996; Fromm et al. 2001; Morales et al. 2002). In our study, W_c did not differ between the northern and southern sides of the tree stems. Similar results were also found by Barij et al. (2006) in *Q. pubescens* Willd., and Bucci et al. (2004), who suggested that xylem structure was a better indicator of stem storage capacity than saturated water content, as it reflects biophysical properties of the sapwood related to the efficiency of recharge and utilisation of stored water as well as the potential amount of stem water storage. We suggest therefore that in studies of hydraulic relations in trees, sap flow studies combined with xylem structure are more useful indicators of long-term water uptake than W_c .

The hydraulic function of different parts of the stem in hardwood species is controlled by vessel diameter, density and length. The hydraulic conductivity of an individual vessel may change with time due to cavitations occurring in xylem conduits. Because wider vessels contribute disproportionately to total conductivity (flow is proportional to the fourth power of vessel radius, Tyree and Ewers 1991) any increase in conduit diameter will increase the water conducting capacity of a stem. Therefore, even though vessel density was greater towards the pith, hydraulic conductivity was higher in the functional outer wood as vessel area was greater. As vessel size and hydraulic conductivity were lower on the southern side of the tree, at least in the inner stem wood, resistance to embolism will be increased. EW can transport a large quantity of water, when the status of water is favorable, if it is not the case, the EW might regulate water transport under stress, based on the influence on hydraulic conductivity, embolism vulnerability and internal storage capacity. A more detailed study of EW vessel size per growth ring around a tree and relationship with radial profiles of sap flow and annual

meteorological data would provide useful data about the differences in hydraulic conductivity along a stem radial profile. Tyloses were seen throughout the heartwood, but were not measured. It would be interesting to measure tylose formation on the southern and northern sides of tree stems, and to determine if any relationships existed between tylose formation, hydraulic conductivity and xylem structure.

Our study shows that xylem structure was influenced around tree stems, probably by the effect of harvesting the insulating and protective cork layer. The cambial cells would then be exposed to fluctuations in the microenvironment. However, more anatomical measurements need to be carried out around the stem, both above and below the site of cork removal and also by year, rather than by annuli as in our study. Combined with measurements of irradiation and stem wood temperature, in both cork oak and other thin-barked species, this information would be extremely useful to foresters selecting for improved wood quality, as well as ecophysicologists developing models of annual stand respiration with regard to climate change.

Acknowledgements

This study was funded by the European projects WATERUSE (EVK1-CT-2000-00079) and Eco-Slopes (QLK5-2001-00289). Thanks are due to S. Lorra and I. Ferreira (Technical University of Lisbon) for help with fieldwork.

References

- Aranda I., Castro L., Pardos M., Gil L., Pardos J.A. (2005).** Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* 210: 117-129.
- Barij N., Stokes A., Bogaard T., Van Beek L.P.H. (2007).** Does growing on a slope influence xylem structure and water relations? *Tree Physiol.* In press.
- Caritat A., Gutierrez E., Molinas M. (2000).** Influence of weather on cork-ring width. *Tree Physiol.* 20: 893-900.
- Cavender-Bares J., Holbrook N.M. (2001).** Hydraulic properties and freezing-induced xylem cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell Environment.* 24: 1243-1256.
- Čermák J. Deml M. Penka M. (1973)** A new method of sap flow rate determination in trees. *Biologia Plantarum (Praha)* 15: 171-178.
- Chaffey N.J. (ed) (2002)** Wood formation in trees: Cell and molecular biology techniques. London, UK, Taylor and Francis.
- Costa A., Pereira H., Oliveira A. (2002).** Influence of climate on the seasonality of radial growth of cork oak during a cork production cycle. *Ann. Sci. For.* 59: 429-437.
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Berthier S., Bert D., Najjar M. (2004).** Root anchorage of inner and edge trees of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) growing in different soil podzolic conditions. *Trees: Struct. - Func.* 18: 460-466.
- Delzon S., Sartore M., Granier A., Loustau D. (2004).** Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiol.* 24: 1285-1293.
- Ellmore G.S., Ewers F.W. (1985).** Hydraulic conductivity in trunk xylem of elm, *Ulmus americana*. *IAWA Bull.* 6: 303-307.

- FAO (1997).** An information bulletin on non-wood forest products. Non-Wood Forest Products Vol. 1, No. 4, pp. 84.
- Ferreira M.I. (2004).** Final report of the European Project WATERUSE: Evaluation of alternative techniques for determination of water budget components in water-limited, heterogeneous land-use systems (EVK1-CT-2000-00079).
- Fonti P., García-González I. (2004).** Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. *New Phytol.* 163: 77-86.
- Ghouil H., Montpied P., Epron D., Ksontini M., Hanchi B., Dreyer E. (2003).** Thermal optima of photosynthetic functions and thermostability of photochemistry in cork oak seedlings. *Tree Physiol.* 23: 1031-1039.
- Granier A. (1987).** Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3: 309-320.
- Infante J.M., Mauchamp A., Feranández-Alés R., Joffre R., Rambal S. (2001).** Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak tree: evidence in support of the pipe model theory. *Tree Physiol.* 21: 409-414.
- InsideWood (2004-onwards).** Published on the Internet. <http://insidewood/lib.ncsu.edu/search> [accessed 06/03/06].
- Kagawa A., Sugimoto A., Yamashita K., Abe H. (2005)** Temporal photosynthetic carbon isotope signatures revealed in a tree ring through $^{13}\text{CO}_2$ pulse-labelling. *Plant Cell Env.* 28: 906-915.
- Kravka M., Krejzar T., Čermák J. (1999).** Water content in stem wood of large pine and spruce trees in natural forests in central Sweden. *Agric. Forest Meteorol.* 98-9: 555-562
- Krejzar T., Kravka M. (1998).** Sap flow and vessel distribution in annual rings and petioles of large oaks. *Lesnictvi-Forestry.* 44: 93-201.

- Kubota M., Tenhunen J., Zimmermann R., Schmidt M., Adiku S., Kakubari Y. (2005).** Influences of environmental factors on the radial profile of sap flux density in *Fagus crenata* growing at different elevations in the Naeba Mountains, Japan. *Tree Physiol.* 25: 545-556.
- Lewis A.M. (1992).** Measuring the hydraulic diameter of a pore or conduit. *Am. J. Bot.* 79: 1158-1161.
- Liese W., Dadswell H.E (1959).** Über den Einfluss der Himmelsrichtung auf die Länge von Holzfasern und Tracheiden. *Holz Roh Werkst.* 17: 421-427.
- Lorra S., Kathage A.F. (2004).** Sound tomography for stem investigations providing structural information for stem water/sap flow measurements and analysis. In: *Workshop on Wateruse of Woody Crops, May 20 - 21, 2004, Ílhavo, Portugal*, pp 97-101.
- Loustau D., Domec J.C., Bosc A. (1998).** Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Ann. Sci. For.* 55: 29–46.
- Lundblad M., Lagergren F., Lindroth A. (2001).** Evaluation of heat balance and heat dissipation methods for sapflow measurements in pine and spruce. *Ann. For. Sci.* 58: 625–638.
- Muth C.C., Bazzaz F.A. (2002a).** Tree seedling canopy responses to conflicting photosensory cues. *Oecologia.* 132: 197-204.
- Muth C.C., Bazzaz F.A (2002b).** Tree canopy displacement at forest gap edges. *Can. J. For. Res.* 32: 247-254.
- Nadezhdina N., Čermák J., Ceulemans R. (2002).** Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant understorey species: scaling errors associated with positioning of sensors. *Tree Physiol.* 22: 907–918.

- Nardini A., Lo Gullo M.A., Salleo S. (1999).** Competitive strategies for water availability in two Mediterranean *Quercus* species. *Plant Cell Env.* 22:199-116.
- Otiento D.O., Kurz-Besson C., Liu J., Schmidt M.W.T., Vale-Lobo do R., David T.S., Siegwolf., Pereira J.S., Tenhunen J.D. (2004).** Seasonal variation in soil and plant water status in a *Quercus suber* L. stand: Roots as determinants of tree productivity and survival in te Mediterranean-type ecosystem. *Plant and Soil.* 283: 119-135.
- Roderick M.L., Berry S.L. (2001).** Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. *New Phytol.* 149: 473-485.
- Stokes A., Fitter A.H., Coutts M.P. (1995).** Responses of young trees to wind: effects on root architecture and anchorage strength. *J. Exp. Bot.* 46: 1139-1146.
- Sun Q., Yoda K., Suzuki H (2005).** Internal axial light conduction in the stems and roots of herbaceous plants. *J. Exp. Bot.* 56: 191-203.
- Tatarinov F., Kucera J., Cienciala E. (2005).** The analysis of physical background of tree sap flow measurements based on thermal methods. *Meas. Sci. Technol.* 16: 1157–1169.
- Thomas D.S, Montagu K.D, Conroy J.P. (2004).** Changes in wood density of *Eucalyptus camaldulensis* due to temperature - the physiological link between water viscosity and wood anatomy. *For. Ecol. Manage.* 193: 157-165.
- Villar-Salvador P., Castro-Diez P., Perez-Rontome C., Montserrat-Marti G. (1997).** Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Tree-Structure and Function.* 12: 90-96.
- Werner C., Correia O. (1996).** Photoinhibition in cork-oak leaves under stress: Influence of the bark-stripping on the chlorophyll fluorescence emission in *Quercus suber* L. *Trees: Struct-Func.* 10: 288-292.

Wieser G. (2002). The role of sapwood temperature variations within *Pinus cembra* on calculated stem respiration: implications for upscaling and predicted global warming. *Phyton-Ann. Rei. Bot. A.* 42: 1-11.

Zimmermann M.H. (1983). Xylem Structure and the Ascent of sap. Springer-Verlag, New York.

Zobel B.H., Van Buijtenen J.P. (1989). Variation among and within trees. In: Wood variation: its causes and control. Springer-Verlag, New York.

Zwieniecki M.A., Melcher P.J., Holbrook M. (2001). Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. *J. Exp. Bot.* 52: 257-264.

Legends to figures

Figure 1

Daily sap flow density was significantly higher on the southern (white bars) of cork oak stems compared to that on the northern side (black bars) in May only ($T=-3,56$; $P=0,01$). Data are means \pm standard error ($n = 5$).

Figure 2

Daily variation in sap flow density on a sunny ($R_g = 19 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-2}$) and a cloudy day ($R_g = 10 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-2}$) during the study period. The days correspond to 30 May (day 150) and June 5 2003 (day 186).

Figure 3

Light micrograph of two growth ring in *Quercus suber*, showing that earlywood (EW) vessels are larger than latewood (LW) vessels. Tyloses (Tyl) were also present in several vessels, *bar* 1 mm.

Figure 4

Anatomical characteristics of xylem along xylem radius in stems of *Quercus suber* L. (a) diameter of vessels (d_h), (b) vessel lumen area (A_{lum}), (c) theoretical hydraulic conductivity (L_{th}) et density of vessels (d).

Figure 1

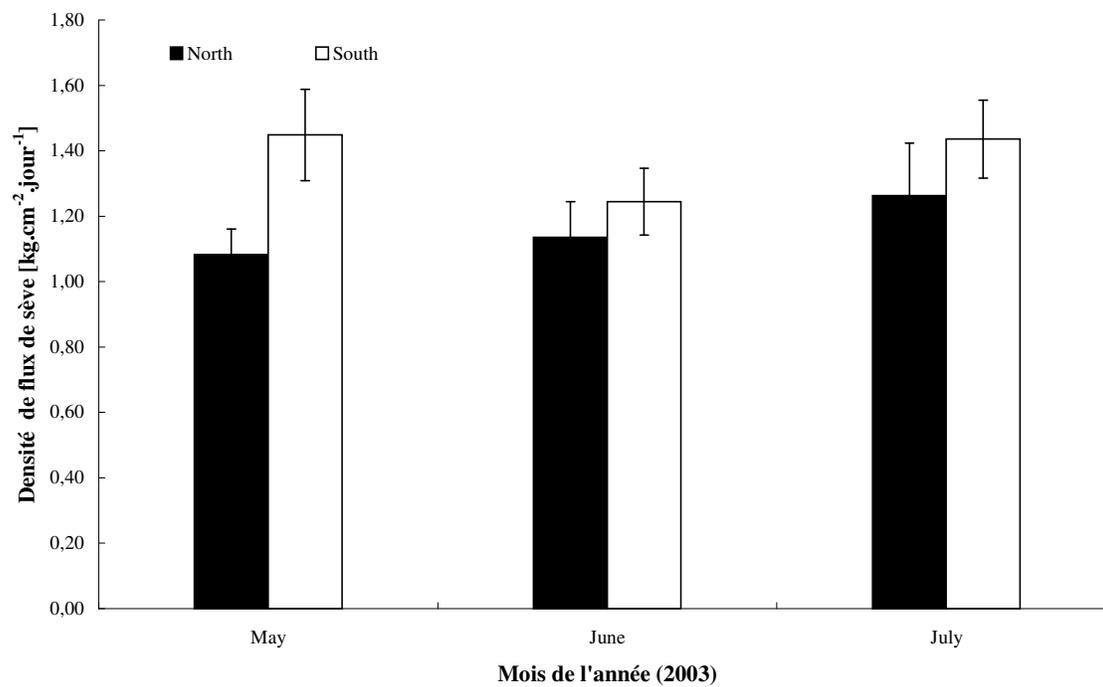


Figure 2

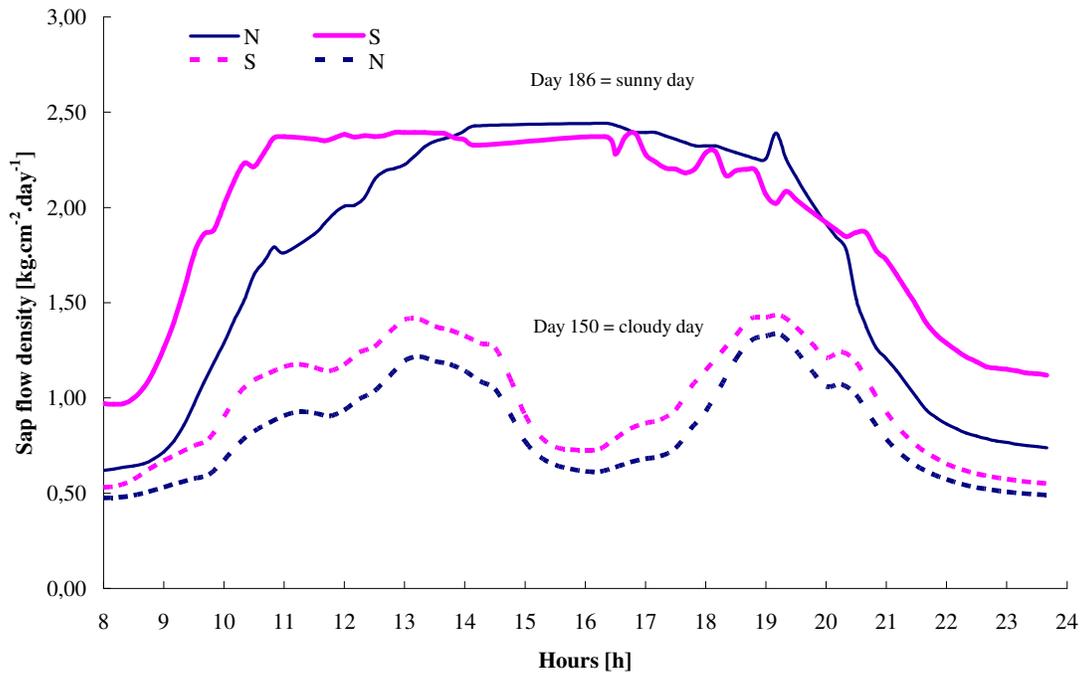


Figure 3

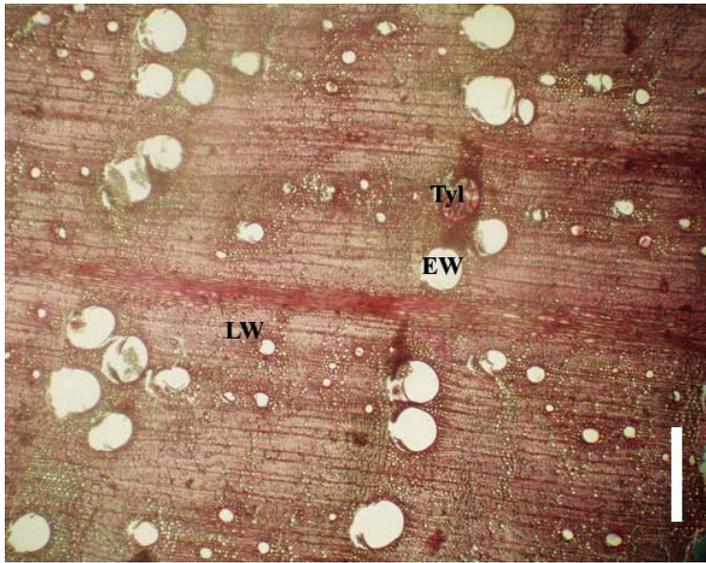
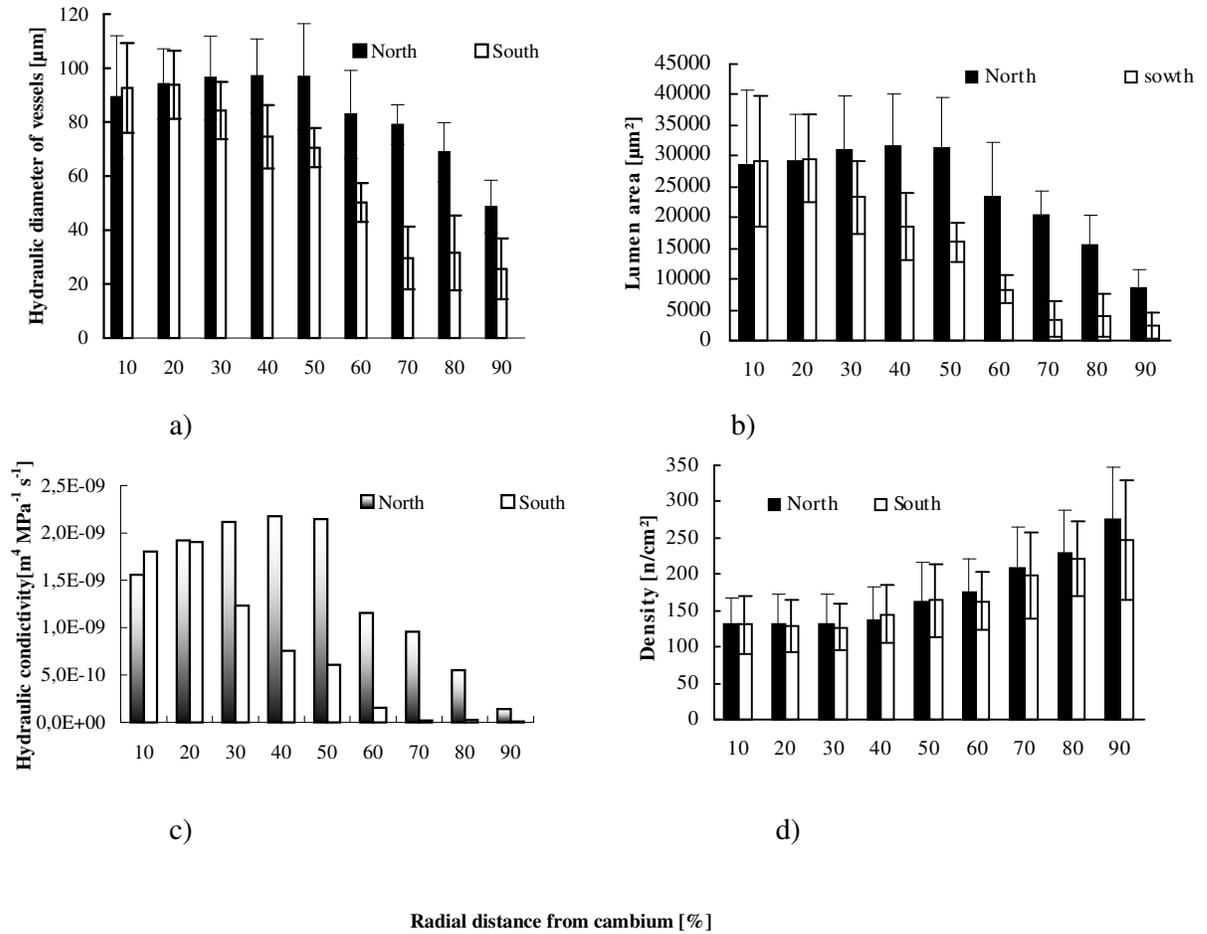


Figure 4



-----Message d'origine-----

De : treephysiology@heronpublishing.com [mailto:treephysiology@heronpublishing.com]

Envoyé : samedi 13 mai 2006 00:12

À : stokes@liama.ia.ac.cn

Cc : treephysiology@heronpublishing.com

Objet : [Tree Physiology][02-2555.2] Managing Editor's confirmation of acceptance

Dear Dr. Stokes

Re: Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations? (NADIA BARIJ, ALEXIA STOKES, THOM BOGAARD, RENS VAN BEEK)

Evaluation of the above paper has been completed. The Managing Editor's confirmation of acceptance, which indicates any conditions on acceptance that may apply, is available at:

<http://www.celeritas.org/treephysiology/review.php?article=02-2555.2&id=50191&uid=uEpTnZ>

Yours sincerely,

Ref: 139

Katie Heffring, for:

The Editors, Tree Physiology

treephysiology@heronpublishing.com

Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations?

NADIA BARIJ¹, ALEXIA STOKES^{1,2*5}, THOM BOGAARD³, RENS VAN BEEK^{3*.4}

¹Laboratoire de Rhéologie du Bois de Bordeaux (Mixed Unit INRA/CNRS/Université Bordeaux I), Domaine de l'Hermitage, 69, rte d'Arcachon, 33612 Cestas cedex, France.

²Current address: INRA, LIAMA-CASIA, P.O. Box 2728, Haidian District, 100080 Beijing, China.

³Faculty of Geosciences, Utrecht University, PO Boc 80115, 3508TC Utrecht, The Netherlands. Tel/Fax: +(31) 30 2532776

⁴IBED - Physical Geography, University of Amsterdam, Nieuwe Achtergracht 166, NL 1018 WV Amsterdam, The Netherlands.

⁴Corresponding author (Stokes@liama.ia.ac.cn; Stokes@lrbb3.pierroton.inra.fr)

Running head: SOIL WATER AND XYLEM STRUCTURE IN OAK.

Summary

Variations in slope, exposure, relief and substrate over a short distance and their influence on plant function are poorly understood. We investigate the influence of soil hydrological characteristics on internal stem structure and hydraulic properties of downy oak (*Quercus pubescens* Willd.) growing along a hill slope. Increment wood cores were extracted from the base and at breast height (BH) of tree stems. Relative wood water content (W_c) and wood density (D_w) were measured in the sapwood. Wood compression strength (δ) in the longitudinal direction was then measured using a Fractometer. Thin sections were cut from the transversal face of each core and vessel lumen area (V_A) was measured and xylem theoretical hydraulic conductivity (L_{th}) estimated over the sapwood. Topsoil volumetric water content (θ_v) was determined around trees and the hydrological behaviour of the slope was studied through field surveys. Data were used as input to a hydrological model to simulate top soil water distribution distribution along the slope.

Results showed that (θ_v) tends to decrease with increasing altitude. Groundwater levels were lower upslope and results from the hydrological model confirmed these trends. Mean W_c at the base of each tree decreased significantly with increasing altitude whereas at BH, no differences were found along the slope. There was a significant positive relationship was also found between W_c measured at the tree base and (θ_v) along the hill slope, but not for W_c measured at BH. Values of D_w and measured at both stem positions increased significantly with increasing altitude and decreasing (θ_v). Significant negative relationships were found between (δ) and at (θ_v) the stem and BH. At both stem position, (δ) was closely correlated with D_w and L_{th} . V_A at both BH and the stem base were significantly regressed with altitude, (θ_v), D_w and (δ). L_{th} was negatively regressed with altitude and positively regressed with soil (θ_v) at both positions in the stem, but only L_{th} measured at the stem base was negatively regressed with D_w .

Results are discussed in the context of how tree position along a hill slope influences water uptake and internal xylem structure.

Keywords: Hydraulic conductivity , *Quercus pubescens*, soil hydrology, vessel lumen, , wood density,

Introduction

An understanding of variations in slope, exposure, relief and substrate over a short distance and their influence on plant function is of major importance when studying mountain ecosystems (Körner 2003). Plants growing in hilly and mountainous environments are subject to numerous abiotic stresses, including extreme temperature events, wind storms and substrate mass movement. Perennial woody species must survive these conditions year after year, and adapt to the local climate or perish. Whereas plant response to weather events has been studied in great detail (see, e.g., Nilsen and Orcutt 1996, Telewski 1995), the effect of variations in substrate properties due to weather conditions in a natural environment, and their influence on tree growth and internal structure has largely been neglected until recently (Barrett *et al.* 1996, Hacke *et al.* 2000, Ponton *et al.* 2001, Bucci *et al.* 2004, O'Brien *et al.* 2004).

Climate and topography are limiting factors for tree growth. Light, temperature and water uptake influence xylem structure, with water supply strongly governing vessel lumen size in hardwood species (Baas *et al.* 1983, Corcuera *et al.* 2004). In the Mediterranean region, which is characterized by dry, hot summers and where long dry periods are predicted to occur with increasing frequency (Maracchi *et al.* 2005), trees have various mechanisms to survive long droughts, e.g., by storing water in the trunk, crown or root systems (Loustau *et al.* 1996). Although such mechanisms have been widely studied, less information exists on how individual trees respond to small, local differences in environmental factors, e.g., water availability (Breda *et al.* 1993, Barrett *et al.* 1996, Nadler *et al.* 2003).

Local differences in water availability are often linked to other factors, e.g., exposure, shading, understorey vegetation, substrate physical or chemical properties and soil

topography, which can also influence tree growth and structure. In a hilly region, a combination of several factors may occur, which although difficult to interpret, represents a natural situation and an opportunity to study plant adaptation mechanisms to physical factors. A major limiting factor to growth on a hill slope in a dry ecosystem, e.g., the Mediterranean, is water availability. In perennial and woody species, not only will growth be affected, but also internal xylem structure.

Variations in xylem structure, e.g., vessel lumen size and wood density are good indicators of stem water storage capacity, water transport efficiency (Meinzer 2003, Bucci *et al.* 2004), hydraulic conductivity and embolism resistance (Hacke *et al.* 2001). Therefore, by measuring certain xylem characteristics as well as wood density, information can be obtained about the interaction between tree species and their local environment. Not only will xylem characteristics influence hydraulic architecture, but also wood mechanical strength. Wood density is a good indicator of strength (Niklas 1992); in economically important timber species, such as oak (*Quercus* sp.), increased wood strength is a highly desirable trait. Variations in wood mechanical strength may also indicate how a tree has responded to its local environment. In particular, trees subjected to certain abiotic stresses, e.g., wind, snow or ice, often form anatomically distinct wood with properties different to those of normal wood (Timell 1986, Mattheck and Kubler 1995, Telewski 1995). If tree and plant growth response to local conditions, e.g., variations in substrate or abiotic stresses along a hill slope, were better understood, not only would it be possible to optimize irrigation schedules for crops, but it would provide a basis for determining the best species to plant on particular slope.

We investigate the influence of local slope and soil hydrological characteristics on internal stem structure and hydraulic properties. To minimize any effects due to differences in

exposure or other abiotic factors, a short hill slope at an altitude of 580 – 620 m in a Mediterranean climate was chosen for the study. Increment wood cores were extracted from different positions in the ring porous species, downy oak (*Quercus pubescens* Willd.), growing along the slope. Relationship among slope hydrology, relative wood water content (W_c), compression strength (δ), total vessel lumen area (V_A), wood density (D_w) and xylem theoretical hydraulic conductivity (L_{th}) were determined. Results are discussed in the context of how tree position along a hill slope influences water uptake and internal xylem structure.

Materials and Methods

Site description

The study site was located near Trivento in the catchments of the Trigno, (Molise, Italy), on the east side of the central Italian Apennine. The site was situated on north-facing hill slope, at an altitude of 580 – 620 m (latitude 41° 43'N, longitude 14°33'E) and is part of a complex of landslides with a varying degree of activity (Aucelli *et al.* 2000, Dio Iorio *et al.* 2005). Mean slope angle was 25° and length was 95 m. The parent material in the region consists of Tertiary flysch and molasses deposits of the Molise sequence. At the study site, the molasses consisted of marls and limestone with veins of calcite and quartz.

The climate is montane Mediterranean with 656 mm of rain yr^{-1} and mean temperatures ranging from 22.5°C in summer to 7.1°C in winter with large interannual variations (Dio Iorio *et al.*, 2005). The soils react to the montane Mediterranean climate with high shrinkage and cracks forming to a depth of 1.0 m maximum in the summer. Soil becomes frequently waterlogged during the winter months.

Vegetation at the study site composed open woodland with woody species consisting of downy or pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.), Turkey oak (*Q. cerris* L.), *Prunus spinosa* L., *Ulmus minor* Mill., *Cytisus scoparius* L., *Crataegus monogyna* Jacq. and *Spartium junceum* L. Principal understorey species composed *Agropyron pungens* Pers., *Brachypodium rupestre* Host. and *Festuca circummediterranea* Patzke (D. Chiatante, pers. Comm., Stokes 2002). We chose to examine downy oak, as single-stemmed trees grown from seed were available along the hill slope, whereas most of the Turkey oaks had been coppiced in the past and were multi-stemmed. Downy oak trees were aged 25 - 30 years old and tree stems were shaded by thick shrubby growth. Mean diameter at 1.3 m (DBH, measured perpendicular to the slope direction), for 45 trees growing along the hill slope was 0.16 ± 0.04 m and tree density was 28 stems ha⁻¹. The slope topography, geographical position and altitude of each tree on the site was mapped using a geodimeter.

Wood sampling procedure

Trees (n = 8) were chosen randomly at different positions along the slope. Mean DBH was 0.13 ± 0.03 m. Increment cores (5 mm in diameter) were extracted from the stem base (0.2 m above the soil surface) and at 1.3 m (BH) during the morning hours, using a Suunto wood corer. These heights were measured on the side of the stem perpendicular to slope direction. Two cores were taken at four positions around the tree: upslope (due north), downslope (due south) and perpendicular to the slope direction (due east and west). The two cores taken at each position were 20 mm apart with one taken above the other. Cores were immediately wrapped in aluminium foil and plastic bags and were then transported to the laboratory and stored at 4°C. One core from each position was used for subsequent estimation of W_c and the second core was used for mechanical testing and anatomical analysis. The age of each tree

was also determined by counting the number of annual growth rings in one of the cores taken from the tree base. All trees examined in detail were 26 years old.

Slope hydrology

Superficial volumetric soil water content θ_v was determined around 12 trees, including the eight trees chosen for the study of xylem structure. θ_v is the ratio between the volume of water present in the soil and the total volume of the sample (e.g., Klute 1987). Thetaprobos (ML2x, Delta T, Cambridge, U.K.) were inserted into the soil to a depth of 0.12 m, at intervals of 0.5 m from the base of the tree up to a distance of 3.0 m in both the up- and down-slope direction. The Thetaprobos have an accuracy of 5% without soil specific calibration. These θ_v measurements were carried out on June 9, 2004 only. Hydrological field surveys were also performed in 2001, 2002 and during 6 weeks in autumn 2003. Four open stand tube piezometers were manually installed along the vegetated slope at a depth of 3.0 m, to monitor groundwater levels. Time domain reflectometry (TDR) measurements (Topp *et al.* 1980) were taken at depths between 0.1 – 0.8 m in two soil pits which allowed us to study the soil water dynamics (hourly time scale) and micro-lysimeter tests were performed to estimate daily soil evaporation. Soil hydraulic properties, e.g., porosity, bulk density and water retention curves were determined in laboratory tests ($n = 10$ for each test). The Van Genuchten-Mualem equation (Van Genuchten 1980) was fitted to the water retention curve to determine the hydraulic parameters of the soil. Furthermore, 23 saturated permeability tests were performed in 10 auger holes using the inversed auger hole method (Kessler and Oosterbaan 1974).

Using the available geometrical, hydrological and hydraulic information of the slope, a 2D unsaturated-saturated hydrological model was developed in Hydrus2D (Šimůnek *et al.* 1998) to simulate long-term top soil moisture distribution along the slope. The slope was modelled

as a 6 m deep soil using detailed topographical information. There were assumed to be three layers in the soil with the same unsaturated hydraulic parameters but decreasing saturated permeability. Modelling was carried out of a steady-state soil moisture and groundwater system under monthly changing rainfall and evaporation. Climate data from the nearest weather station (Campobasso: <http://www.meteoam.it>) were used as input.

Relative wood water content (W_c) and density (D_w)

W_c was measured on samples from eight trees, using the method described in Phillips *et al.* (1996). Within 24 hours of extracting the wood cores, we measured W_c in the outer 25% of stem wood which corresponded to functional sapwood. Samples 20 mm long were cut from the core and the fresh mass (M_f) of each sample was determined using a balance with a resolution of 1.0 mg before immersing it in distilled water for three days. The saturated mass (M_s) of the sample was then measured before drying it in an oven at 80°C for three days or until a constant dry mass (M_d) was attained. W_c was calculated using:

$$W_c = \frac{M_f - M_d}{M_s - M_d} \quad (1)$$

Wood density (D_w) was calculated using:

$$D_w = \frac{M_d}{V} \quad (2)$$

Where V is the volume of the fresh wood sample determined by immersing it in water in a small graduated cylinder and measuring the volume displaced.

Mechanical testing of sapwood

The compression strength (δ) of 20 mm long samples cut from the outer 25% of cores from eight trees was measured using a portable Fractometer (IML GmbH, Wiesloch, Germany, Stokes and Mattheck 1996, Mattheck and Kubler 1995). The fresh sample was inserted into the Fractometer and a pressure applied along the direction of the grain (longitudinal direction). The force required to cause failure in compression was then measured (Figure 1). δ was determined for one end of each 20 mm long sample only; the other end was used for the microscopic analysis of xylem structure (Figure 1).

Microscopic analysis of vessel lumina

Thin sections (20 μm thick) were cut from the 20 mm long samples used previously for mechanical testing. Sections were cut in the radial direction using a sliding microtome whilst the wood was still fresh, therefore these sections were of the transversal wood surface. The thin sections were then mounted onto glass slides and stained with a solution of phloroglucinol (1,3,5-trihydroxybenzene) diluted in hydrochloric acid, which stains cell wall lignin a red colour (Chaffey 2002). The phloroglucinol solution was left for 1 min and samples were then washed with distilled water. Coverslips were placed on the sections to protect them.

Wood sections were examined using a light microscope at x200 magnification. Photographs were taken of the transversal surface of the wood conducting vessels present in each annual growth ring. Total vessel lumen surface area (V_A) was estimated over the whole sapwood (considered as 25% of the xylem radius) using the image analysis software, WinCell© (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada).

Hydraulic conductivity (L_{th}) of single vessels

The theoretical assessment of hydraulic conductivity (L_{th}) was carried out using the Hagen-Poiseuille equation for a single vessel along a radial-transverse sectional area of xylem (Zwieniecki *et al.* 2001):

$$L_{th} = \frac{r^4 \pi}{8\eta} \quad (3)$$

Where η is the viscosity of water (1.002×10^{-3} MPa s) at 20°C. Mean L_{th} was then calculated for earlywood vessels over the whole sapwood (considered as 25% of the xylem radius).

Statistical analysis

As only the sapwood was used in our study (outer 25% of xylem radius), means for W_c , D_w , δ , V_A and L_{th} were calculated for the sapwood and used in the statistical analyses. Analysis of variance was used to determine differences in mean soil θ_v , wood W_c , D_w , δ , V_A and L_{th} in the four positions around the trunk and when appropriate at both the base of the stem and at BH (using mean data from all trees). Soil θ_v was regressed with relative altitude (in figures we use 0 - 40 m to represent the real altitude of 580 – 620 m for simplicity) and then means were calculated using data from the samples measured around each tree. Means for W_c , D_w , δ , V_A and L_{th} were then calculated for the base and BH of each tree using the data from the four increment cores taken in each direction. Regressions between mean soil θ_v , altitudinal position of each tree and W_c , D_w , δ , V_A and L_{th} were carried out to test if these parameters varied along the hill slope. Analysis of covariance using appropriate parameters as covariate was carried out to test for differences in data between the base and BH of the tree stem.

Results

Site characteristics

No significant relationship existed between tree DBH and altitude. On the day that soil θ_v was measured, mean θ_v along the slope was $0.358 \pm 0.051 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. No significant spatial patterns in topsoil θ_v occurred around trees. However, along the slope as a whole, topsoil θ decreased significantly with increasing altitude, although this relationship showed considerable scatter (Figure 2). Climate data from Campobasso, situated near the field site show that no precipitation occurred during the three days preceding the topsoil measurements (<http://www.meteoam.it>), therefore results were not influenced by a recent rain event. The observed groundwater depth was lower at the top of the slope. On well-developed soils, the saturated hydraulic conductivity, averaged over the upper layers of soil ($< 1 \text{ m}$), was $1 \cdot 10^{-5} - 2.5 \cdot 10^{-5} \text{ ms}^{-1}$ and showed a clear decrease with soil depth. Results from the hydrological model developed in Hydrus2D showed that with a minimum of assumptions, this model reproduced the top soil moisture distribution along the slope adequately as had been observed during the field campaign (Figure 2). The chosen parameter values had little influence on the trend in top soil moisture with altitude. This trend persists throughout the year as shown in Figure 3. A peak in superficial soil moisture content at an altitude of 7 m was due to the presence of a small but distinct local terracette with a horizontal extension of $>10 \text{ m}$ (Figure 3). This discontinuity in slope angle results in a shallower groundwater level and this translates into higher superficial soil moisture content. Results from the model also showed that this slope is liable to waterlogging in periods of prolonged rainfall.

Relative wood water content (W_c) and density (D_w)

Mean W_c at the base of each tree decreased significantly with increasing altitude (Figure 4a) whereas at BH, no differences were found along the slope. No differences in W_c were found

between the cores taken in four directions around the tree either at BH or the stem base. However, mean W_c was significantly greater at the stem base ($0.71 \pm 0.01\%$) compared to BH ($0.59 \pm 0.02\%$, $F_{1,12} = 22.77$, $P < 0.001$). A significant positive relationship was also found between W_c and soil θ_v along the hill slope (Table 1) at the base of tree only.

D_w increased significantly with increasing altitude and decreasing soil θ_v at the base of the tree and at BH (Figure 4b, Table 1). No differences in D_w were found between the cores taken in four directions around the tree either at or between BH or the stem base. No significant relationship existed between W_c and D_w either at the base of the tree or at BH.

Mechanical testing of sapwood

δ increased significantly with altitude at both the base of the tree and at BH and was significantly lower in the latter (Figure 4c). Significant negative relationships were also found between δ and soil θ_v at the stem and BH (Table 1). δ was also highly positively regressed with D_w at both positions along the tree stem (Figure 5a). No differences in δ were found between the cores taken in four directions around the tree either at BH or the stem base.

Microscopic analysis of vessel lumen surface area (V_A)

Total V_A at both BH and the stem base was negatively regressed with altitude (Figure 4d), positively regressed with soil θ_v (Table 1), negatively regressed with D_w at the stem base only ($y = -0.114x + 1.29$, $R^2 = 0.74$, $P = 0.013$) and negatively regressed with δ (Figure 5). No differences in total V_A were found between the cores taken in four directions around the tree either at or between BH and the stem base.

Hydraulic conductivity (L_{th}) of single vessels

L_{th} at both BH and the stem base was negatively related with altitude (Figure 4e), soil θ_v (Table 1), negatively regressed with D_w at the stem base ($y = -1E-05x + 1E-05$, $R^2 = 0.73$, $P = 0.014$) only and negatively regressed with δ at the stem base ($y = -2E-07x + 1E-05$, $R^2 = 0.74$, $P = 0.014$) and BH ($y = -3E-07x + 1E-05$, $R^2 = 0.77$, $P = 0.009$). No significant relationships existed between L_{th} and W_c either at the stem base or BH. L_{th} was significantly greater at the stem base compared to BH when regressed against altitude and θ_v only (Figure 4e, Table 1). No differences in L_{th} were found between the cores taken in four directions around the tree.

Discussion

Xylem structure was significantly influenced by tree position along the slope, probably reflecting the differences in soil water content. The topsoil of the hill slope became drier with altitude, a parameter which was reflected in wood W_c , L_{th} and xylem structure. However, topsoil θ_v measurements were made only on one day, and give information about moisture content in the upper 0.12 m of the soil. That these momentary observations are indicative of the availability of water to the trees over longer periods is supported by the measurement of ground water depths which were greater at the top of the slope than at the bottom. A similar trend was reproduced by a simple model in Hydrus2D. A trend of decreasing soil water content with elevation has been found in numerous field and modelling studies (e.g., van Asch *et al.* 2001, Ridolfi *et al.* 2003). Although the trend in soil moisture distribution along the slope is significant, the experimental setup does not allow us to quantify the temporal soil moisture trends along the study slope.

A significant positive relationship between topsoil θ_v and wood W_c occurred at the base of the tree stems, but no such relationship existed at BH. O'Brien *et al.* (2004) found that soil moisture had little influence on sap flux in several rainforest tree species, whereas both Nadler (2004) and Bucci *et al.* (2004) found a significant relationship existed between soil water content and stem sap flux at BH. Our results for D_w are consistent with those found by Bucci *et al.* (2004) who studied five co-existing savanna species in central Brazil and found that wood density in all species studied increased linearly with decreasing bulk soil water potential and that total daily transpiration decreased linearly with increasing wood density. Bucci *et al.* (2004) suggested that wood density was a better indicator of stem storage capacity than saturated water content, because it reflects biophysical properties of the sapwood related to the efficiency of recharge and utilisation of stored water as well as the potential amount of

stem water storage. In our study, although xylem L_{th} was significantly regressed with θ_v , no relationships existed between L_{th} and W_c , which again suggests that xylem characteristics are better indicators of long-term stem hydraulic behaviour than wood water content. A significant negative relationship was also found between D_w and topsoil θ_v along with δ , whereas vessel lumen V_A and L_{th} increased with increasing θ_v . Wood strength is highly dependent on xylem structure (Mattheck and Kubler 1995) and increased lumen V_A would imply a lower percentage of fibres present and thus a lower density than wood with smaller vessels (Gartner 1995).

Stem DBH did not differ significantly with increasing altitude, even though D_w increased. Because greater wood density implies increased construction costs, changes in carbon allocation within the tree must have occurred. Tree height and organ biomass were not measured and growth reduction in these parts may have been sources of extra carbon. Leaf area may also have been reduced with changes in soil water content, especially if leaf-specific hydraulic conductivity remained stable with altitude, as suggested by the increases in wood density but decreases in L_{th} . Measurements of organ biomass, specific leaf area and hydraulic conductivity of different organs, are needed to better understand if trade-offs in resources are occurring within trees growing in different positions along a slope.

It is possible that the differences in xylem structure observed along the hill slope were due to parameters not measured in this study, e.g., mineral nutrition, wind exposure, temperature or sunlight. However, the slope was only 95 m long with a mean gradient of 25° and all trees were similarly exposed. Thus it can be assumed that variations in xylem structure were significantly influenced by water uptake, the top of the slope being drier than further down slope. The increase in D_w and δ was highly significant, with the stronger, denser wood being

found at the top of the slope. Therefore, resistance to embolism may be increased, as is also indicated by the decrease in L_{th} with altitude, but probably at a cost of slower growth rates and reduced sapwood hydraulic efficiency (Stratton *et al.* 2000). Such a trade-off would enable trees to be more resistant to certain abiotic mechanical stresses, e.g., wind loading which is often greater on the crest of a slope (Nicoll *et al.* 2005), especially during the winter period in Northern Europe or at higher altitudes. Such large differences in xylem structure of trees over such a short distance should therefore be taken into consideration when seeking to improve the mechanical wood properties of hardwood timber species .

Wood compression strength and L_{th} were the only xylem characteristics which differed significantly between the stem base and BH when regressed against altitude. Wood compression strength was significantly higher at the base of the tree than at BH and depended on D_w , even though the latter did not differ between the stem base and BH when regressed with altitude. Differences in could be associated with changes in cell size or number, however, L_{th} was also significantly higher at the stem base. Because L_{th} is a function of earlywood vessel size, this result implies that earlywood vessels were larger at the stem base, therefore another xylem characteristic must exist which affects δ , such as cell wall properties, e.g. the amount of lignin present or the angle of microfibril alignment relative to the cell axis (Mattheck and Kubler 1995). An increase in δ at the base of the tree would improve resistance to mechanical failure due to wind loading or soil slippage. Mechanical stresses caused by the tree movement are often concentrated near the base of a tree (Ancelin *et al.* 2004); therefore it is possible that increase in δ is associated with the presence of mechanical stresses, because wood cells often have thicker walls and a modified chemical structure when subjected to mechanical loading (Telewski 1995).

No significant differences were found in wood water content, xylem structure or strength in the four cardinal directions around the tree, including the up- and down hill directions. In a similar study on Cork oak (*Quercus suber* L.) growing on flat ground in Portugal, (Barij *et al.* unpublished data) found that earlywood xylem structure, but not water content, was significantly different between the northern and southern sides of 80 year old trees. Liese and Dadswell (1959) suggested that sunlight and temperature variations directly on the tree trunk can affect xylem structure. Therefore, Barij *et al.* unpublished data attributed differences in anatomy to the microclimate around each tree, the effect of which would be accentuated in cork oak, because the bark is harvested frequently, thus exposing the cambium directly to the elements. In our study, the bark of downy oak was relatively thick, therefore better insulating the cambial tissue. Nevertheless, in trees growing on hill slopes, stems are often leaning, and an abnormal wood, called reaction wood (Timell 1986). In angiosperms, this wood is known as tension wood, because it is formed on the side of the tree held in tension during mechanical loading. Tension wood usually has smaller vessel lumens and a higher percentage of fibres compared than normal wood, therefore decreasing hydraulic conductivity and increasing wood density and strength (Gartner *et al.* 2003). However, the trees examined in this study were not leaning, therefore tension wood was probably not present in the outer sapwood which we examined.

Water uptake in trees is governed by the water available to the root system, and in particular, that which is available in the top 0.15 m of soil, where most nutrients are also present (Körner 2003). Shallow root systems have also been found to be more common in individuals with higher wood density (Bucci *et al.* 2004). Dio Iorio *et al.* (2005) examined the root systems of downy oaks at the same study site as our study and found that most roots were concentrated in the top 0.6 m of soil. Root systems were also asymmetric, with most first-order lateral roots

clustered upslope. Because groundwater levels were low at the top of our study slope, trees growing in this area did not have access to water from the deeper soil layers, and thus the shallow, asymmetric root systems would depend strongly on the water present in the top soil during the dry summer months, and this would be reflected in stem xylem structure. However, if a shallow water table had been present or roots had grown deeper, water would be available throughout the drier months of the year, and the differences in xylem structure that we observed might not have occurred.

We found that xylem structure is influenced by local soil hydrological properties along a short gradient. Therefore, when analysing wood properties from trees growing along a hill slope, or in studies of the influence of altitude on xylem differentiation (Gindl *et al.* 2001), it is necessary to take into consideration the slope effect. The differences observed did not influence stem radial growth because DBH did not differ along the slope, indicating that the slope effect on crop yield of woody species will probably be negligible. However, the influence of altitude and presumably soil water content on xylem theoretical hydraulic conductivity, wood density and compression strength was high, and thus is a factor to be taken into account by foresters when planting timber species on slopes. Although we did not examine root system morphology, studies by Dio Iorio *et al.* (2005) showed that asymmetry occurs in downy oak root systems growing along a slope. Such root system asymmetry may also affect water uptake.

Acknowledgements

Thanks are due to V. Andreu (CIDE, Spain), L.H. Cammeraat (Univ. Amsterdam, The Netherlands), L. Dorren (Cemagref, France), A. Dio Iorio, B. Lasserre, M. Sarnatoro (Univ. Molise, Italy), M. Ba, T. Fourcaud, M. Genet, P. Woessner (LRBB, France), F. Aarts, E.

Deiman and A. van Duin (Univ. Utrecht, The Netherlands) and A. Pitacco (Univ. Padova, Italy) for their help with field- and lab-work and useful comments to this paper. This study was funded by the EU project Eco-Slopes (QLK5-2001-00289, www.ecoslopes.com).

References

- Ancelin, P., B. Courbaud and T. Fourcaud. 2004. Development of an individual tree-based mechanical model to predict wind damage within forest stands. *For. Ecol. Manage.* 203:10-121.
- Aucelli, P. P. C., A. Cinque, G. Robustelli and C. Rosskopf. 2000. Space and time distribution of landslides in a Mediterranean river basin: Trigno river valley (S. Italy). *In Landslides in Research, Theory and Practice*, Eds. E. Bromhead, N. Dixon and M. L. Ibsen. Thomas Telford, London. pp. 91–96.
- Baas, P., E. Werker and A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull* 4:141-159.
- Barrett, D.J., T.J. Hatton, J.E. Ash and M.C. Ball. 1996. Transpiration by trees from contrasting forest types. *Aust. J. Bot.* 44:249-263.
- Breda, N., H. Cochard, E. Dreyer and A. Granier. 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) - seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.* 23:1136-1143.
- Bucci, S.J., G. Goldstein, F.C. Meinzer, F.G. Scholz, A.C. Franco and M. Bustamente. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savannah trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol.* 24:891–899.
- Chaffey, N.J. (Ed.) 2002. *Wood formation in trees: Cell and molecular biology techniques*. London, UK, Taylor and Francis. 364 p.
- Corcuera, L., J.J. Camarero and E. Gil-Pelegrin. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees - Struct. Func.* 18:83-92.
- Dio Iorio, A., B. Lasserre, G.S. Scippa and D. Chiatante. 2005. Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Ann. Bot – London* 95:351–361.

- Gartner, B.L. 1995. Patterns of xylem variation with a tree and their hydraulic and mechanical consequences. *In Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*, Ed. B.L. Gartner. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 125 – 149.
- Gartner, B.L., J. Roy, and R. Huc. 2003. Effects of tension wood on specific conductivity and vulnerability to embolism of *Quercus ilex* seedlings grown at two atmospheric CO₂ concentrations. *Tree Physiol.* 23:387–95.
- Gindl, W., M. Grabner and R. Wimmer. 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Can. J. Bot.* 79:815–821.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, B.E. Ewers, D.S. Ellsworth, K.V.R. Schäfer and R. Oren. 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* 124:495–505.
- Hacke, U.G., J.S. Sperry, W.T. Pockman, S.D. Davis and K. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457–461.
- Kessler, J. and R. Oosterbaan. 1974. Determining hydraulic conductivity of soils in: Drainage principles and applications. Publication 16, III, Institute for Land Reclamation and Improvement. Wageningen, The Netherlands, pp 253-296.
- Klute, A. 1987. Methods of soil analysis. Part 1. 2nd. Ed. Agron. Monogr.9. ASA and SSSA, Madison, WI. 462 p.
- Körner, C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd Edition. Springer Berlin Heidelberg New York. 344 p.
- Liese, W. and H.E. Dadswell. 1959. Über den Einfluss der Himmelsrichtung auf die Länge von Holzfasern und Tracheiden. *Holz Roh Werkst.* 17:421-427.
- Loustau, D., P. Berbigier, P. Roumagnac, C. ArrudaPacheco, J.S. David, M.I. Ferreira, J.S. Pereira and R. Tavares. 1996. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal .1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia* 107:33-42.

- Maracchi, G. O. Sirotenko and M. Bindi. 2005. Impacts of present and future climate variability on agriculture and forestry in the temperate regions: Europe. *Climatic Change* 70:117-135.
- Mattheck, C., H. Kubler. 1995. *Wood – The Internal Optimization of Trees*. Springer Series in Wood Science, Springer-Verlag, Berlin. 129 p.
- Meinzer, F.C. 2003. Functional convergence in plants' responses to the environment. *Oecologia* 134:1–11.
- Nadler, A. 2004. Relations between soil and tree stem water content and bulk electrical conductivity under salinizing irrigation. *Soil Sci Soc. America J.* 68:779-783.
- Nadler, A., E. Raveh, U. Yermiyahu and S.R. Green. 2003. Evaluation of TDR use to monitor water content in stem of lemon trees and soil and their response to water stress. *Soil Sci. Soc. America J.* 67:437-448.
- Nicoll, B.C., A. Achim, S. Mochan and B.A. Gardiner. 2005. Does steep terrain influence tree stability? A field investigation. *Can. J. For. Res.* 35:2360–2367.
- Niklas, K.J. 1992. *Plant Biomechanics*. University of Chicago Press, Chicago. 622 p.
- Nilsen, E. and D.M. Orcutt. 1996. *The Physiology of Plants Under Stress, Volume 1, Abiotic factors*. Wiley Publishers. 704 p.
- O'Brien, J.J., S.F. Oberbauer and D.B. Clark. 2004. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell Environ.* 27:551–567.
- Phillips, N. R. Oren and R. Zimmermann. 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. *Plant Cell Environ.* 19:983-990
- Ponton, S., J.L. Dupouey, N. Breda, F. Feuillat, C. Bodenes and E. Dreyer. 2001. Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Plant Cell Env.* 24:861-868.
- Ridolfi, L., P.D. Odorico, A. Porporato and I. Rodriguez-Iturbe. 2003. Stochastic soil moisture dynamics along a hillslope. *J. Hydrol.* 272:264-275.

- Šimůnek, J., M. Šenja and M.T. van Genuchten. 1999. The Hydrus Software package for simulating the two-dimensional movement of water, heat and multiple solutes in variably-saturated media, version 2.0. ICGWMC-TPS-53. International Ground Water Modelling Center, Colorado School of Mines, Golden, Colorado. U.S., 251p.
- Stokes, A. (Ed.) 2002. Second year report of the E.U. project 'Eco-slopes: Eco-engineering and conservation of slopes for long-term protection against erosion, landslides and storms.' (QLK5-2001-00289). 156 p.
- Stokes, A. and C. Mattheck. 1996. Variation of wood strength in tree roots. *J. Exp. Bot.* 47:693-699.
- Stratton, L., G. Goldstein and F.C. Meinzer. 2000. Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell Environ.* 23:99-106.
- Telewski, F.W. 1995. Wind-induced physiological and developmental responses in trees. *In* Wind and Trees. Eds. M.P. Coutts and J. Grace. Cambridge University Press, U.K., pp 237-263.
- Timell, T.E. 1986. Compression Wood in Gymnosperms. Springer Series in Wood Science, Springer-Verlag, Berlin. 2150 p.
- Topp, G.C., G.L. Davis and A.P. Annan. 1980. Electromagnetic determination of soil-water content: Measurement in coaxial transmission lines. *Water Resour. Res.* 16:574-582.
- Van Asch, T.W.J., S.J.E. van Dijck and M.R. Hendriks. 2001. The role of overland flow and subsurface flow on the spatial distribution of soil moisture in the topsoil. *Hydrol. Process.* 15:2325-2340.
- Van Genuchten, M.Th. 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44:129-147.

Zwieniecki, M.A., P.J. Melcher and M. Holbrook. 2001. Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. J. Exp. Bot. 52:257-264.

Legends to figures and tables

Figure 1

Each increment core was cut into 20 mm long sections. One end of the section was inserted into a Fractometer (Mattheck and Kubler 1995) and a force applied (white arrows) to cause failure in compression. The other end of the sample was used for the cutting of 20 μm thin sections (direction of cutting indicated by solid arrow) and subsequent microscopic analysis.

Tr is the transversal face and Tg the tangential face of the core.

Figure 2

With increasing altitude along a hill slope, a) topsoil volumetric water content (θ_v , white squares) decreased significantly, although the relationship was weak ($y = -0.178 + 39.0$, $R^2 = 0.15$, $P < 0.001$). Mean topsoil θ_v (black diamonds) was then calculated around each tree where wood samples were taken and used for subsequent statistical analysis.

Figure 3

Simulation results from a hydrological model developed in Hydrus2D (Šimůnek *et al.* 1998) showed that surficial topsoil moisture content decreases with increasing altitude throughout different periods of the year.

Figure 4

With increasing altitude along a hill slope, a) relative wood water content (W_c) decreased at the base of each tree, but not at breast height (BH), b) wood density (D_w) increased significantly at both the base of the tree and at BH, c) compression strength (δ) was significantly greater at the stem base than at BH base ($F_{1,11} = 15.16$, $P = 0.002$) d) total vessel lumen area (V_A) decreased at both BH and the stem base and e) L_{th} decreased

significantly at both the base and BH and was significantly greater at the stem base ($F_{1,11} = 25.89$, $P < 0.001$).

Figure 5

a) Wood density (D_w) and b) total vessel lumen surface area (V_A) were significantly regressed with compression strength at both breast height (BH) and the stem base. V_A was significantly greater at the stem base than at BH ($F_{1,11} = 20.07$, $P < 0.001$).

Table 1

Relationships between topsoil volumetric water content (θ_v) and wood relative water content, wood density (D_w), wood compression strength (δ), total vessel lumen area (V_A) and hydraulic conductivity (L_{th}) determined at both the base of the tree and at breast height (BH). With increasing θ_v , δ decreased significantly at both the base of the tree and at BH and the decrease was significantly greater at the stem base ($F_{1,11} = 12.66$, $P = 0.004$), and (L_{th}) increase significantly at both the base of the tree and at BH and the decrease was significantly greater at the stem base ($F_{1,11} = 18.36$, $P < 0.001$).

Figure 1

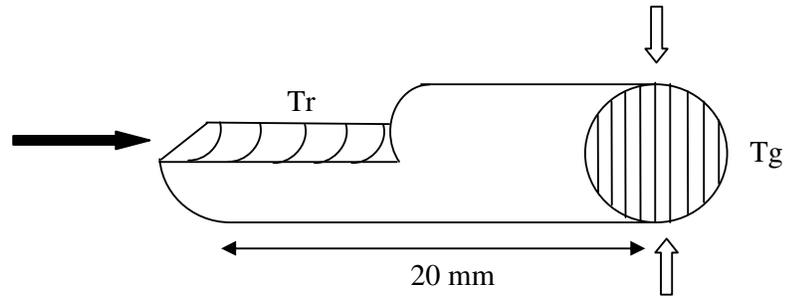


Figure 2

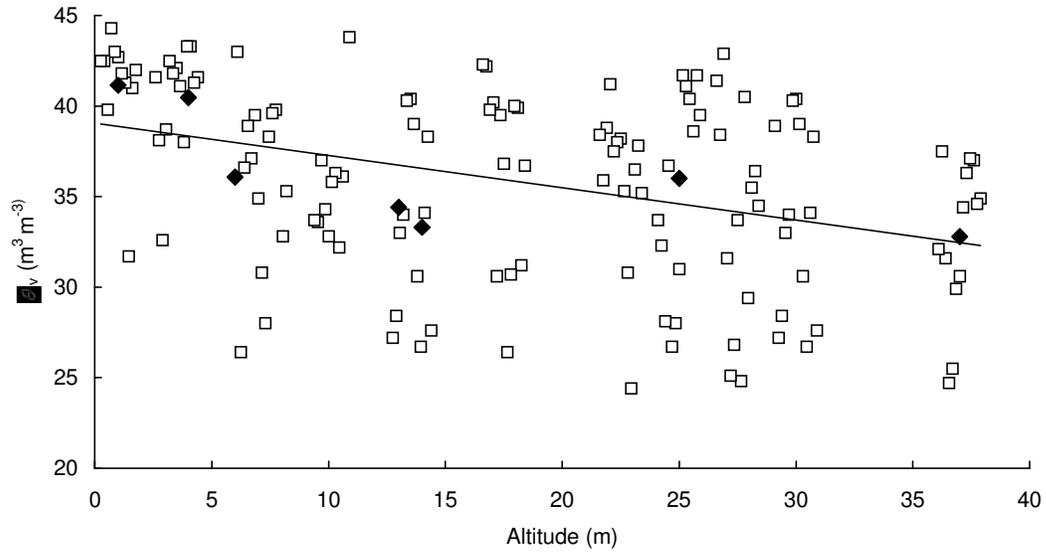
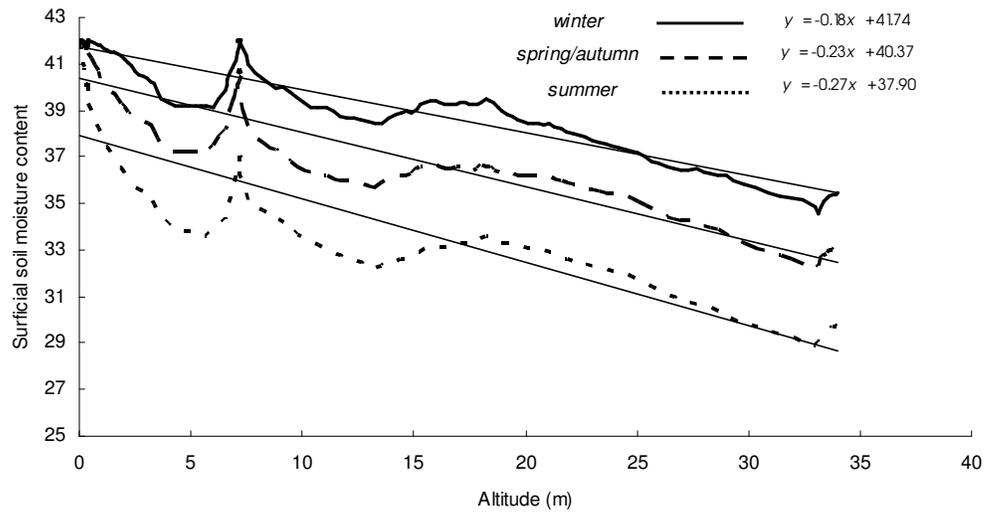


Figure 3



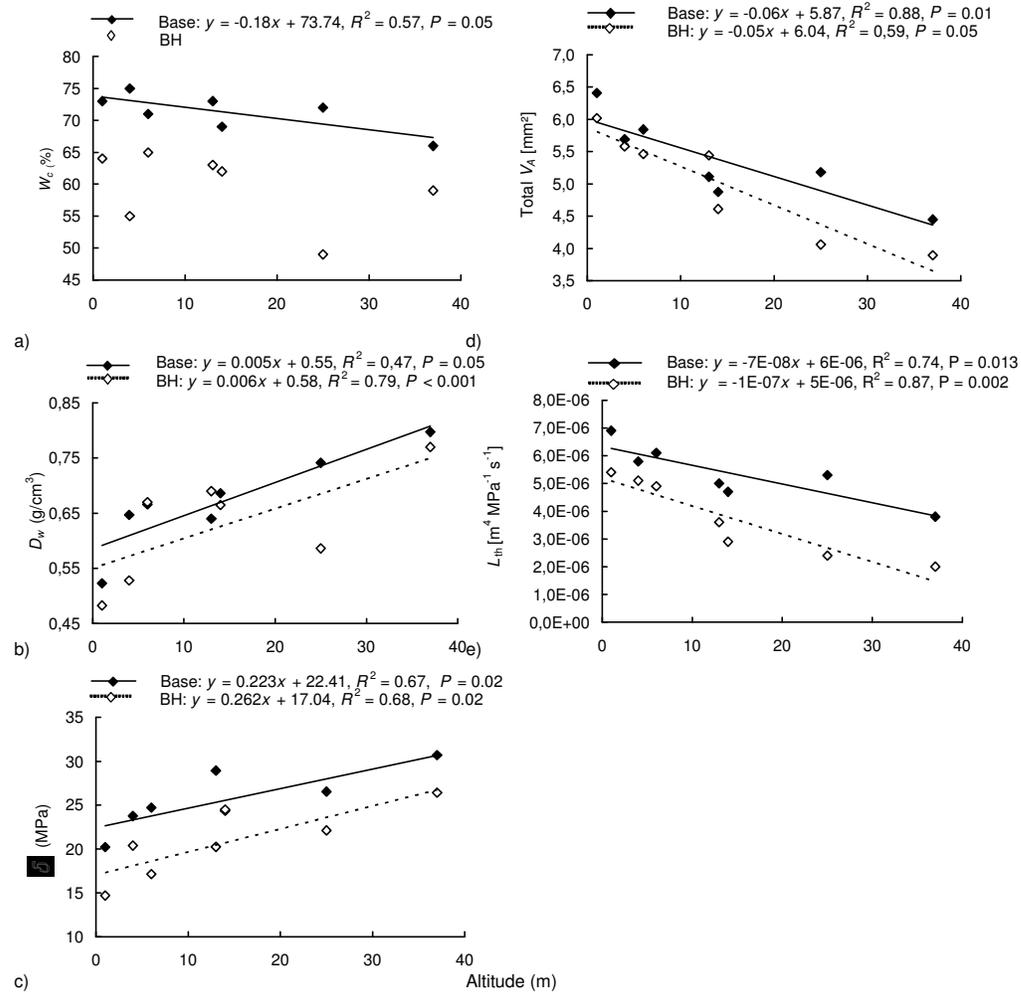


Figure 4

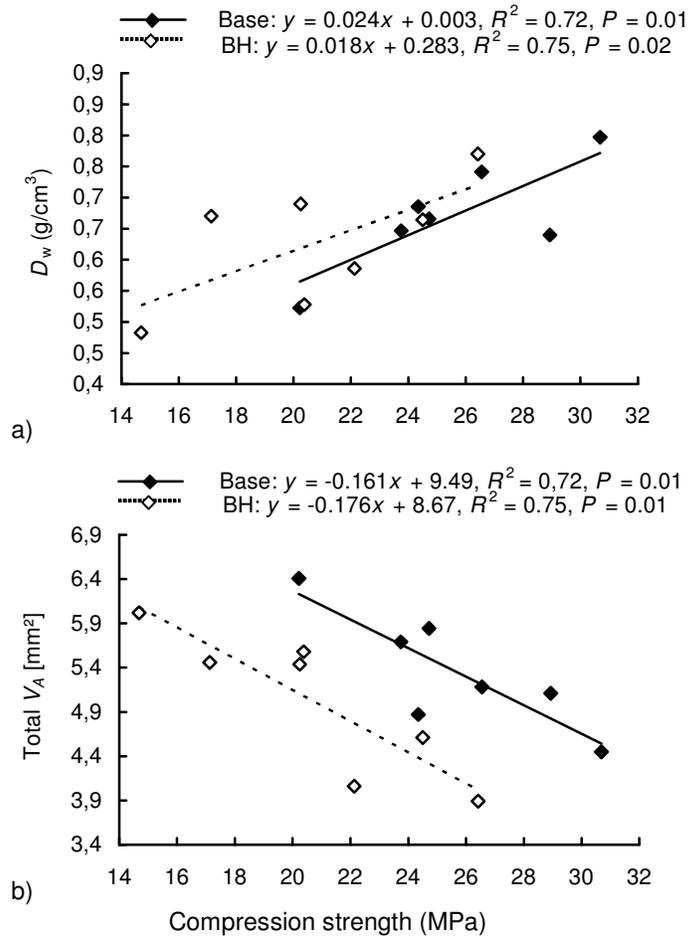


Figure 5

Table 1

	Base of tree			Breast height (BH)		
	Regression equation	R^2	P	Regression equation	R^2	P
W_c	$y = 0.695x + 46.05$	0.60	0.040	$y = -0.112x + 63.65$	0.004	0.980
D_w	$y = -0.028x + 1.64$	0.86	< 0.001	$y = -0.019x + 1.37$	0.54	0.050
δ	$y = -0.82x + 55.54$	0.62	0.030	$y = -0.922x + 54.25$	0.57	0.050
V_A	$y = 0.175x - 0.99$	0.78	< 0.001	$y = 0.178x - 1.471$	0.52	0.020
L_{th}	$y = 3E-07x - 4E-06$	0.75	0.012	$y = 3E-07x - 9E-06$	0.68	0.022

Caractéristiques anatomiques, hydrauliques et mécaniques de *Quercus suber* L. et de *Quercus pubescens* Willd. en climat méditerranéen

Résumé

Si les prévisions de changements climatiques dans les années à venir sont correctes, le climat deviendra plus chaud et sec dans le sud de l'Europe, avec plus de catastrophes naturelles dues à des événements météorologiques extrêmes. Il est donc important de connaître comment les forêts réagissent et s'adaptent à ces conditions pour mieux les gérer dans l'avenir.

Dans le cadre de deux projets européens, nous avons travaillé sur deux espèces - le *Quercus suber* L au Portugal et le *Quercus pubescens* Willd. en Italie - afin de mieux comprendre les relations entre l'architecture hydraulique et les caractéristiques anatomiques de ces arbres avec leur environnement local. Des mesures de la forme de la couronne, du flux de sève, de la teneur en eau du bois et du sol et de la structure du xylème ont été réalisées. Les résultats ont montré que la structure du xylème est fortement liée au microenvironnement de l'arbre et que ceci a des conséquences sur la résistance mécanique du bois. Les résultats sont discutés dans un contexte écophysiological avec des suggestions pour la gestion de ces forêts.

Mots-clés : xylème, anatomie, conductivité hydraulique, densité du bois, hydrologie du sol.

Anatomical, hydraulic and mechanical characteristics of *Quercus suber* L. and *Quercus pubescens* Willd. in mediterranean climate.

Abstract

If the expectation of changing weather conditions for next years is right, the climate will be warmer and dryer in South Europe with more natural disasters induced by extreme meteorological events. For these reasons, forests response to weather events has to be studied. Within the framework of two European projects, two oak species were studied – *Quercus suber* L. in Portugal and *Quercus pubescens* Willd. In Italy – in order to understand relationships between hydrological architecture, anatomical characteristics of trees and small local differences in environment factors. Measures of crown shape, sap flow, wood and soil water content and xylem structure have been realized. Results show that xylem structure is strongly dependent on local environment of the tree and that wood mechanical strength is strongly dependent on xylem structure. Results are discussed in an ecophysiological context with suggestions for forest management.

Key-words: xylem, anatomy, hydraulic conductivity, wood density, soil hydrology.

Caractéristiques anatomiques, hydrauliques et mécaniques de *Quercus suber* L. et de *Quercus pubescens* Willd. en climat méditerranéen

Résumé

Si les prévisions de changements climatiques dans les années à venir sont correctes, le climat deviendra plus chaud et sec dans le sud de l'Europe, avec plus de catastrophes naturelles dues à des événements météorologiques extrêmes. Il est donc important de connaître comment les forêts réagissent et s'adaptent à ces conditions pour mieux les gérer dans l'avenir.

Dans le cadre de deux projets européens, nous avons travaillé sur deux espèces - le *Quercus suber* L au Portugal et le *Quercus pubescens* Willd. en Italie - afin de mieux comprendre les relations entre l'architecture hydraulique et les caractéristiques anatomiques de ces arbres avec leur environnement local. Des mesures de la forme de la couronne, du flux de sève, de la teneur en eau du bois et du sol et de la structure du xylème ont été réalisées. Les résultats ont montré que la structure du xylème est fortement liée au microenvironnement de l'arbre et que ceci à des conséquences sur la résistance mécanique du bois. Les résultats sont discutés dans un contexte écophysiologique avec des suggestions pour la gestion de ces forêts.

Mots-clés : xylème, anatomie, conductivité hydraulique, densité du bois, hydrologie du sol.

Anatomical, hydraulic and mechanical characteristics of *Quercus suber* L. and *Quercus pubescens* Willd. in mediterranean climate.

Abstract

If the expectation of changing weather conditions for next years is right, the climate will be warmer and dryer in South Europe with more natural disasters induced by extreme meteorological events. For these reasons, forests response to weather events has to be studied. Within the framework of two European projects, two oak species were studied – *Quercus suber* L. in Portugal and *Quercus pubescens* Willd. In Italy – in order to understand relationships between hydrological architecture, anatomical characteristics of trees and small local differences in environment factors. Measures of crown shape, sap flow, wood and soil water content and xylem structure have been realized. Results show that xylem structure is strongly dependent on local environment of the tree and that wood mechanical strength is strongly dependent on xylem structure. Results are discussed in an ecophysiological context with suggestions for forest management.

Key-words: xylem, anatomy, hydraulic conductivity, wood density, soil hydrology.