Les relations hydriques chez le hêtre (Fagus sylvatica L.) : résistances au transfert de l'eau, régulation de la transpiration et contribution des réserves d'eau échangeable en réponse à la sécheresse.

Pauline Betsch

▶ **To cite this version:**

Pauline Betsch. Les relations hydriques chez le hêtre (Fagus sylvatica L.) : résistances au transfert de l'eau, régulation de la transpiration et contribution des réserves d'eau échangeable en réponse à la sécheresse.. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Henri Poincaré (Nancy 1); Université Pierre et Marie Curie - Paris 6, 2010. Français. NNT : . tel-02824671

HAL Id: tel-02824671
https://hal.inrae.fr/tel-02824671

Submitted on 6 Jun 2020

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

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

THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

ED
Sciences de l'Environnement d'Île de France

Spécialité
Biologie Forestière

Présentée par

Mme Pauline Betsch

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Sujet de la thèse :

Les relations hydriques chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) : résistances au transfert de l'eau, régulation de la transpiration et contribution des réserves d'eau échangeable en réponse à la sécheresse.

soutenue le 9 Décembre 2010

devant le jury composé de :

M.	Yves BRUNET	DR., INRA Bordeaux	Rapporteur
Mme	Caroline VINCKE	Prof., Univ. Louvain	Rapporteur
M.	Roland HUC	CR., INRA Avignon	Examinateur
Mme	Katia LAVAL	Prof. UPMC	Examinateur
Mme	Andrée TUZET	CR., INRA Grignon	Directeur de thèse
M.	André GRANIER	DR., INRA Nancy	Directeur de thèse

RESUME

Notre étude concerne le fonctionnement hydrique d'une hêtraie tempérée, située en forêt domaniale de Hesse en Moselle. La sécheresse de l'été 2003 nous a permis dans un premier temps d'analyser les grandes tendances de la réponse du couvert à une forte contrainte hydrique estivale. A partir des mesures de flux de vapeur au-dessus du couvert par la méthode des corrélations turbulentes, couplées aux mesures de flux de sève dans les arbres extrapolées au peuplement, nous avons mis en évidence la forte sensibilité des hêtres à la sécheresse édaphique se traduisant par une importante diminution des flux hydriques. Par ailleurs, ces mesures nous ont aussi permis de quantifier la participation des réserves d'eau contenue dans la partie aérienne des arbres (troncs, branches et feuilles). En conditions hydriques non limitantes, cette participation est en moyenne de 16 % de la transpiration journalière. Cette quantité d'eau prélevée dans les tissus des arbres montre une forte variabilité temporelle, dépendant de la demande climatique et donc de la quantité d'eau transpirée. Au cours de la sécheresse, la participation des réserves d'eau à la transpiration a fortement augmenté, tant en quantité, qu'en proportion de la transpiration journalière, la valeur maximale atteinte étant de 67 %.

Par ailleurs, nous avons évalué le rôle de réservoir d'eau des tissus élastiques du tronc à partir des mesures microdendrométriques réalisées sur les troncs des arbres. Nous avons observé un prélèvement d'eau dans ces tissus plus intense au mois d'août, au plus fort de la sécheresse, mais la participation de ces réservoirs à la transpiration journalière était d'un ordre de grandeur plus faible que celui de l'ensemble des réservoirs d'eau échangeables, celui du bois d'aubier en particulier.

Une campagne de mesure menée en 2008 à l'échelle de l'arbre a permis de distinguer les compartiments troncs et feuilles, ce dernier étant environ dix fois moins important que celui des réserves hydriques échangeables du tronc. L'ensemble de ces mesures a permis de calculer les résistances hydrauliques des différents compartiments de l'arbre (racines, tronc et couronne) et d'estimer la capacitance hydraulique du tronc et des feuilles. Parallèlement à cette étude, nous avons développé une méthodologie de mesure du contenu en eau du xylème des troncs.

Une des approches les plus utilisées pour représenter le fonctionnement hydraulique des végétaux et les échanges entre la végétation et l'atmosphère est celle du continuum sol-plante-atmosphère. Le modèle développé par Tuzet et al. (2003, 2007) est basé sur cette approche en combinant la modélisation des flux hydriques, énergétiques, de la photosynthèse et de la régulation stomatique. Afin de compléter notre analyse des flux et du fonctionnement des réservoirs d'eau échangeable, nous avons comparé nos données aux simulations de ce modèle.

Mots clés :
Hêtre, transpiration, flux de sève, sécheresse, réservoirs, résistance hydraulique, capacitance, modélisation.

SUMMARY

Our study concerned the hydraulic functioning of a temperate beech stand, located in the state forest of Hesse, in Moselle (France). The 2003 summer was characterized by a severe drought, which allowed us to analyze the canopy responses to a strong water limitation. Using Eddy correlation measurements of evapotranspiration above the canopy and individual measurements of tree sap flow extrapolated to stand scale, we showed the high sensitivity of beech trees to an edaphic drought, which resulted in a significant decrease of sap flows. Moreover, these measurements allowed us to quantify the contribution of below ground water reserves (trunk, branches and leaves) to tree water balance. Under non-limiting conditions, this contribution accounted for 16% on average of daily transpiration. The amount of water withdrawn from the different tissues of the trees showed a high temporal variability, depending on the climatic demand and on the amount of daily transpiration. During the drought period, water reserves contribution increased sharply, both in quantity and in proportion to the daily transpiration, the maximum registered value was 67%.

Moreover, we evaluated the role of elastic tissues of the trunk as water reservoirs using micro-dendrometric measurements. We observed an important water withdrawn from these tissues in August (at the peak of drought), but these reservoirs contribution to transpiration was much lower than the contribution of all the exchangeable water reservoirs together and particularly the sapwood.

A measurement campaign carried in 2008 at the tree level allowed us to distinguish the trunk reservoirs from the leaves, the later being about 10 times lower than the trunk exchangeable water reserves. Based on these measurements, we also calculated the hydraulic resistances of the different compartments (roots, trunk and crown) and we estimated trunk and leaves hydraulic capacitances. In parallel to this study, we developed a method to measure the water content in the trunk wood.

Soil-plant-atmosphere continuum is one of the most common approaches to represent the hydraulic functioning of plants as well as the exchanges between the vegetation and the atmosphere. The model developed by Tuzet et al. (2003, 2007) is based on this approach combining modeling of water and energy fluxes, of photosynthesis and stomatal regulation. In order to complete our analysis on water fluxes and on the functioning of exchangeable water reservoirs, we compared our data to this model simulations.

Key words:
Beech trees, transpiration, sap flow, drought, water reservoirs, hydraulic resistance, capacitance, modelisation

Remerciements

Je tiens à remercier particulièrement mes deux directeurs de thèse, André Granier et Andrée Tuzet pour leur encadrement au cours de ses trois années.
DD, malgré tous tes efforts, je pense que je n'aurai jamais de notion d'ordre de grandeur… Merci !

Bien évidemment, un grand merci à toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide technique et leur savoir-faire : Bernard Clerc, Jean-Marie Giorgia, Pascal Courtois, Patrick Gross, Charline Freyburger, Frederic Mothe, Fleur Longuetaud, Pierre Monpied, Nathalie Bréda, Alain Perrier, Bruno Garnier …
Merci à toutes les personnes des différentes équipes qui ont égayé mes déjeuners et cafés.

Rosine, Laurence et Adeline, votre aide pour ces tâches administratives parfois incompréhensibles mais indispensables a été indispensable, mais surtout merci d'avoir si gentiment été mes indics concernant l'emploi du temps de mon chef…

Merci aux jeunes intrépides qui ont bravé les hauteurs (et les hérissons) en forêt avec moi, à Martin et Aurore.

A tous les doctorants qui ont croisé ma route, et particulièrement ceux qui ont partagé mes joies et mes peines, et qui les ont surtout comprises, Astrid, Marie, Rémy, Daniel, Clément, Sylvia, Anne-sophie, Magali, Netza, Sandra, Tania (sisi) ...

Rana, شـــكرا Je te souhaite toute la chance du monde pour repeupler le Liban des cèdres qui lui manquent …

Je voudrais aussi remercier Marianne, pour ses éclairages presque philosophiques, son attention, et pour m'avoir aidée à mieux comprendre ce métier (même si encore obscur) de chercheur.

Parfois la providence fait bien les choses, certaines rencontres peuvent tout changer… Damien, je ne sais pas comment aurait fini ma thèse sans ton aide, mais définitivement différemment. Un très grand merci, j'espère que tu continueras encore à éclairer et encadrer d'autres étudiants, doctorants et autres âmes perdues aussi bien que tu as su le faire pour moi.

Comment ne pas remercier toute ma famille, de sang et d'adoption, qui m'a si souvent demandé de répéter « sur quoi je travaille déjà ? » mais qui m'a été d'un grand soutien. Et tout particulièrement ma famille marmotte : mes parents et ma sista !!

Merci à tousssssss mes amis, que j'ai peur de citer (on ne sait jamais, en ces temps difficiles de fin de rédaction, il pourrait m'arriver d'oublier quelqu'un)…….. Merci à A. (*2), et A. (*beaucoup, à bien y réfléchir), C. C. & C., E., M. (*2), L., B., G., R., D., V., N., S….
Je ferais cependant quelques mentions spéciales : à mon evil twin, qui m'a aidé et m'aidera toujours (j'espère) à trouver le sens de ma vie… à Catherine.T pour son énergie positive et en même temps si relaxante, et enfin à nos équipiers !

Tout ceci n'aurait jamais été possible sans toi, mais un simple merci ne suffirait pas…
Ivan, sache que je …

« La fleur qui s'épanouit dans l'adversité est la plus rare et la plus belle de toutes »

SOMMAIRE

SOMMAIRE

Introduction Générale

Chapitre I

I PHYSIOLOGIE DE L'ARBRE ET TRANSFERTS HYDRIQUES 7

I.1 Flux de sève brute 7

I.2 Propriétés hydrauliques du bois 7

I.3 L'embolie et la cavitation 9

II IMPACT D'UNE SECHERESSE EDAPHIQUE ET REGULATION STOMATIQUE 10

II.1 Les effets d'une sécheresse du sol sur le fonctionnement général des arbres 10

II.2 La régulation stomatique 11

III LES RESERVES D'EAU DANS L'ARBRE 13

III.1 Mise en évidence des effets des réservoirs d'eau sur les relations hydriques 13

III.2 Fonctionnement des réservoirs 14
III.2.a Les cellules vivantes et les tissus élastiques 14
III.2.b Le xylème 15
III.2.c Interconnexion 15

III.3 Quantification des réservoirs 17

IV MODELISATION DE L'ARCHITECTURE HYDRAULIQUE D'UN ARBRE 22

IV.1 Modélisation de l'arbre comme un milieu poreux 22

IV.2 Modélisation par diffusion 23

IV.3 Modélisation du fonctionnement des réservoirs à travers les variations de volume 23

IV.4 L'analogie électrique 24
IV.4.a Définition 24
IV.4.b Les résistances hydrauliques 25
IV.4.c Prise en compte des capacitances hydrauliques 29

V MODELISATION DES FLUX D'UN PEUPLEMENT FORESTIER 32

V.1 Les modèles à l'échelle du peuplement 32

V.2 Représentation du peuplement 33

V.3 Modélisation de la régulation stomatique et de la photosynthèse 33

Chapitre II

I CARACTERISTIQUES DES TROIS ANNEES ETUDIEES 46

I.1 Présentation du site de Hesse **46**

I.2 Climat des différentes années **48**
I.2.a Matériel de mesures 48
I.2.b Comparaison des pluies 49
I.2.c Comparaison des températures 50

I.3 Sol **51**
I.3.a Mesures de la réserve en eau du sol 51
I.3.b Estimation de REW par le modèle Biljou (Granier et al. 1999) 52
I.3.c Comparaison de l'état hydrique du sol selon les années 52

I.4 Indice foliaire du couvert selon les différentes années. **54**

II PRESENTATION DES CAMPAGNES DE MESURE 56

II.1 Années 2002 et 2003 ..... **56**

II.2 Année 2008 ..... **57**

III MESURES EFFECTUEES SUR LES TROIS ANNEES 59

III.1 Mesures des flux par corrélations turbulentes **59**
III.1.a Matériel de mesures 59
III.1.b Estimation des flux des différentes années 59

III.2 Flux d'eau **62**
III.2.a Flux de sève 62
III.2.b Évapotranspiration à l'échelle du peuplement 65
III.2.c Conductance du couvert 67

III.3 Estimation des réservoirs échangeurs d'eau à partir des mesures de flux **68**
III.3.a À l'échelle du peuplement en 2002 et 2003 68
III.3.b À l'échelle de l'arbre en 2008 68

III.4 Variation des circonférences **69**
III.4.a Mesures 69
III.4.b Estimation de l'eau échangée avec les tissus élastiques 69

IV MESURES SPECIFIQUEMENT REALISEES EN 2008. 73

IV.1 Humidité et du potentiel hydrique de l'eau dans le sol **73**

IV.2 Potentiel hydrique dans l'arbre **73**

IV.3 Développement d'une nouvelle méthode de mesure d'humidité dans le bois **74**
IV.3.a Mesures au laboratoire 74
IV.3.b Mesures réalisées in situ 76

V PRESENTATION DU MODELE HYDRAULIQUE 77

V.1 Résistances hydrauliques 77

V.2 Capacitances 79

VI UTILISATION ET TEST D'UN MODELE : TUZET ET AL. (2003, 2007) 81

VI.1 Principes les plus importants du modèle de Tuzet et al. (2003, 2007) 81
VI.1.a Modélisation de la régulation stomatique 81
VI.1.b Description du fonctionnement du sol 82

VI.2 Adaptation du modèle à un couvert forestier 83

VI.3 Validation du modèle à Hesse 85

VII TABLEAU DES DIFFERENTS SYMBOLES UTILISES 87

Chapitre III

I INFLUENCE DU CLIMAT SUR LA TRANSPIRATION DU COUVERT 92

I.1 Evolution de rapport de Bowen 93

I.2 Evolution de la transpiration, à travers E, T et ETP 93

I.3 Evolution de la conductance du couvert pour la vapeur d'eau 94

II DIMINUTION DES FLUX HYDRIQUES, DE L'ARBRE AU PEUPLEMENT AVEC LA SECHERESSE 97

II.1 Diminution de la transpiration du couvert 97

II.2 Effet de la sécheresse sur la variabilité des flux entre classes d'arbres : évolution saisonnière 98

II.3 Evolution journalière de E et T 101

II.4 Variabilité inter-arbres du flux de sève 103

III FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DES TISSUS ELASTIQUES 107

III.1 En conditions hydriques optimales 107

III.2 En période de sécheresse 110

IV CARACTERISATION DE LA CONTRIBUTION DE L'ENSEMBLE DES RESERVOIRS EN CONDITIONS OPTIMALES ET DE SECHERESSE A L'ECHELLE DU PEUPLEMENT 116

IV.1 Evolution temporelle des flux T et E, et analyse du schéma des échanges réserves de la partie aérienne des arbres 116

IV.2 Détermination de la quantité d'eau échangée avec les réserves de la partie aérienne 118

IV.3 Contribution des réserves d'eau de la partie aérienne des arbres à la transpiration 127

V CONCLUSION 130

Chapitre IV

I EVOLUTION ET GRADIENT DE POTENTIELS HYDRIQUES AU SEIN DE L'ARBRE....134

I.1 Niveaux et évolution des potentiels hydriques sur la saison.... 134

I.2 Evolution des gradients de potentiel hydrique.... 137

II VARIABILITE DES FLUX DANS L'ARBRE, DE LA BASE DU TRONC AUX BRANCHES 139

II.1 Evolution saisonnière des flux 139

II.2 Variabilité des flux au sein de la couronne 141

III LES RESISTANCES HYDRAULIQUES 145

III.1 Variations de la résistance hydraulique totale 148

III.2 Répartition des résistances hydrauliques entre les différents organes.... 148
III.2.a Les compartiments couronne et tronc+sol 148
III.2.b Résistances hydrauliques dans les branches.... 149
III.2.c Résistance hydraulique des racines.... 149
III.2.d Les résistances hydrauliques relatives.... 149

IV ESTIMATION DE LA PARTICIPATION DES RESERVOIRS HYDRIQUES ET CONTRIBUTION A LA TRANSPIRATION. 151

IV.1 Variations de volume des organes et échanges d'eau avec les tissus élastiques des organes ligneux. 151
IV.1.a Variation de la circonférence 151
IV.1.b Volume d'eau échangé avec les tissus élastiques.... 152

IV.2 Réserves d'eau échangeables dans le tronc : prise en compte de tous les réservoirs 153
IV.2.a Décalage temporel entre les flux à la base du tronc et dans la couronne.... 153
IV.2.b Evolution journalière de l'utilisation des réserves d'eau du tronc.... 154
IV.2.c Evolution saisonnière et contribution des réserves hydriques à la transpiration, calculée à partir de la différence des flux de sève 155
IV.2.d Evaluation des réserves d'eau du tronc à partir de la mesure d'humidité par la sonde Thetaprobe 157

IV.3 Comparaison des différentes approches de détermination des réservoirs hydriques.... 159

V CARACTERISATION DES CAPACITANCES DES TRONCS ET DES FEUILLES 165

VI CONCLUSION 167

Chapitre V

I COMPARAISON DES MESURES ET DES SIMULATIONS DE L'HUMIDITE DU SOL 171

II SIMULATIONS DES FLUX D'ENERGIE ET D'EAU 173

II.1 Représentation du bilan d'énergie 173

II.2 Flux d'eau : la transpiration du couvert 174

III COMPARAISON DES MESURES DE POTENTIELS HYDRIQUES DE 2003 ET 2008 AUX SIMULATIONS 182

IV PARAMETRISATION SPECIFIQUE POUR LE SITE DE HESSE 187

V ANALYSE DU FONCTIONNEMENT DES RESERVOIRS, A PARTIR DES SORTIES DU MODELE. 189

V.1 Quantité d'eau prélevée dans les compartiments. 189

V.2 Évolution de l'humidité dans les différents compartiments. 194

VI CONCLUSION 194

Conclusion générale

Références

Annexes

ANNEXE 1 228

ANNEXE 2 236

ANNEXE 3 244

ANNEXE 4 260

ANNEXE 5 299

Correspondance entre Dates et Jours Juliens pour les années 2002 et 2003

Janvier	JJ	Février	JJ	Mars	JJ	Avril	JJ	Mai	JJ	Juin	JJ
1	1	1	32	1	60	1	91	1	121	1	152
2	2	2	33	2	61	2	92	2	122	2	153
3	3	3	34	3	62	3	93	3	123	3	154
4	4	4	35	4	63	4	94	4	124	4	155
5	5	5	36	5	64	5	95	5	125	5	156
6	6	6	37	6	65	6	96	6	126	6	157
7	7	7	38	7	66	7	97	7	127	7	158
8	8	8	39	8	67	8	98	8	128	8	159
9	9	9	40	9	68	9	99	9	129	9	160
10	10	10	41	10	69	10	100	10	130	10	161
11	11	11	42	11	70	11	101	11	131	11	162
12	12	12	43	12	71	12	102	12	132	12	163
13	13	13	44	13	72	13	103	13	133	13	164
14	14	14	45	14	73	14	104	14	134	14	165
15	15	15	46	15	74	15	105	15	135	15	166
16	16	16	47	16	75	16	106	16	136	16	167
17	17	17	48	17	76	17	107	17	137	17	168
18	18	18	49	18	77	18	108	18	138	18	169
19	19	19	50	19	78	19	109	19	139	19	170
20	20	20	51	20	79	20	110	20	140	20	171
21	21	21	52	21	80	21	111	21	141	21	172
22	22	22	53	22	81	22	112	22	142	22	173
23	23	23	54	23	82	23	113	23	143	23	174
24	24	24	55	24	83	24	114	24	144	24	175
25	25	25	56	25	84	25	115	25	145	25	176
26	26	26	57	26	85	26	116	26	146	26	177
27	27	27	58	27	86	27	117	27	147	27	178
28	28	28	59	28	87	28	118	28	148	28	179
29	29			29	88	29	119	29	149	29	180
30	30			30	89	30	120	30	150	30	181
31	31			31	90			31	151		
Juillet	JJ	Août	JJ	Septembre	JJ	Octobre	JJ	Novembre	JJ	Décembre	JJ
1	182	1	213	1	244	1	274	1	305	1	335
2	183	2	214	2	245	2	275	2	306	2	336
3	184	3	215	3	246	3	276	3	307	3	337
4	185	4	216	4	247	4	277	4	308	4	338
5	186	5	217	5	248	5	278	5	309	5	339
6	187	6	218	6	249	6	279	6	310	6	340
7	188	7	219	7	250	7	280	7	311	7	341
8	189	8	220	8	251	8	281	8	312	8	342
9	190	9	221	9	252	9	282	9	313	9	343
10	191	10	222	10	253	10	283	10	314	10	344
11	192	11	223	11	254	11	284	11	315	11	345
12	193	12	224	12	255	12	285	12	316	12	346
13	194	13	225	13	256	13	286	13	317	13	347
14	195	14	226	14	257	14	287	14	318	14	348
15	196	15	227	15	258	15	288	15	319	15	349
16	197	16	228	16	259	16	289	16	320	16	350
17	198	17	229	17	260	17	290	17	321	17	351
18	199	18	230	18	261	18	291	18	322	18	352
19	200	19	231	19	262	19	292	19	323	19	353
20	201	20	232	20	263	20	293	20	324	20	354
21	202	21	233	21	264	21	294	21	325	21	355
22	203	22	234	22	265	22	295	22	326	22	356
23	204	23	235	23	266	23	296	23	327	23	357
24	205	24	236	24	267	24	297	24	328	24	358
25	206	25	237	25	268	25	298	25	329	25	359
26	207	26	238	26	269	26	299	26	330	26	360
27	208	27	239	27	270	27	300	27	331	27	361
28	209	28	240	28	271	28	301	28	332	28	362
29	210	29	241	29	272	29	302	29	333	29	363

30	211	30	242	30	273	30	303	30	334	30	364
31											

Correspondance entre Dates et Jours Juliens pour 2008, année bissextile

Janvier	JJ	Février	JJ	Mars	JJ	Avril	JJ	Mai	JJ	Juin	JJ
1	1	1	32	1	61	1	92	1	122	1	153
2	2	2	33	2	62	2	93	2	123	2	154
3	3	3	34	3	63	3	94	3	124	3	155
4	4	4	35	4	64	4	95	4	125	4	156
5	5	5	36	5	65	5	96	5	126	5	157
6	6	6	37	6	66	6	97	6	127	6	158
7	7	7	38	7	67	7	98	7	128	7	159
8	8	8	39	8	68	8	99	8	129	8	160
9	9	9	40	9	69	9	100	9	130	9	161
10	10	10	41	10	70	10	101	10	131	10	162
11	11	11	42	11	71	11	102	11	132	11	163
12	12	12	43	12	72	12	103	12	133	12	164
13	13	13	44	13	73	13	104	13	134	13	165
14	14	14	45	14	74	14	105	14	135	14	166
15	15	15	46	15	75	15	106	15	136	15	167
16	16	16	47	16	76	16	107	16	137	16	168
17	17	17	48	17	77	17	108	17	138	17	169
18	18	18	49	18	78	18	109	18	139	18	170
19	19	19	50	19	79	19	110	19	140	19	171
20	20	20	51	20	80	20	111	20	141	20	172
21	21	21	52	21	81	21	112	21	142	21	173
22	22	22	53	22	82	22	113	22	143	22	174
23	23	23	54	23	83	23	114	23	144	23	175
24	24	24	55	24	84	24	115	24	145	24	176
25	25	25	56	25	85	25	116	25	146	25	177
26	26	26	57	26	86	26	117	26	147	26	178
27	27	27	58	27	87	27	118	27	148	27	179
28	28	28	59	28	88	28	119	28	149	28	180
29	29	29	60	29	89	29	120	29	150	29	181
30	30			30	90	30	121	30	151	30	182
31	31			31	91			31	152		

Juillet	JJ	Août	JJ	Septembre	JJ	Octobre	JJ	Novembre	JJ	Décembre	JJ
1	183	1	214	1	245	1	275	1	306	1	336
2	184	2	215	2	246	2	276	2	307	2	337
3	185	3	216	3	247	3	277	3	308	3	338
4	186	4	217	4	248	4	278	4	309	4	339
5	187	5	218	5	249	5	279	5	310	5	340
6	188	6	219	6	250	6	280	6	311	6	341
7	189	7	220	7	251	7	281	7	312	7	342
8	190	8	221	8	252	8	282	8	313	8	343
9	191	9	222	9	253	9	283	9	314	9	344
10	192	10	223	10	254	10	284	10	315	10	345
11	193	11	224	11	255	11	285	11	316	11	346
12	194	12	225	12	256	12	286	12	317	12	347
13	195	13	226	13	257	13	287	13	318	13	348
14	196	14	227	14	258	14	288	14	319	14	349
15	197	15	228	15	259	15	289	15	320	15	350
16	198	16	229	16	260	16	290	16	321	16	351
17	199	17	230	17	261	17	291	17	322	17	352
18	200	18	231	18	262	18	292	18	323	18	353
19	201	19	232	19	263	19	293	19	324	19	354
20	202	20	233	20	264	20	294	20	325	20	355
21	203	21	234	21	265	21	295	21	326	21	356
22	204	22	235	22	266	22	296	22	327	22	357
23	205	23	236	23	267	23	297	23	328	23	358
24	206	24	237	24	268	24	298	24	329	24	359
25	207	25	238	25	269	25	299	25	330	25	360
26	208	26	239	26	270	26	300	26	331	26	361
27	209	27	240	27	271	27	301	27	332	27	362
28	210	28	241	28	272	28	302	28	333	28	363
29	211	29	242	29	273	29	303	29	334	29	364

30	212	30	243	30	274	30	304	30	335	30	365
31	213	31	244			31	305			31	366

Introduction générale

Introduction générale

L'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère, notamment le CO_2, à l'origine des changements climatiques qui semblent apparaître en de nombreux points du globe et de l'Europe, aura des conséquences plus ou moins profondes sur les populations végétales : des aires de répartition des espèces, modifications de la productivité, changements de phénologie et de fonctionnement… Selon les modèles climatiques, il faut s'attendre en parallèle à une augmentation des températures et de la pluviométrie de façon très globale, accompagnée d'un probable accroissement de la fréquence des extrêmes climatiques (période de canicule et de pluies violentes, soit des tempêtes, sécheresses et inondations, selon IPCC 2007 ; Schär et al. 2004). Les modèles prédisent plus particulièrement pour l'Europe occidentale une augmentation de la probabilité de vagues de chaleur pendant l'été et probablement de la fréquence d'épisodes de sécheresse avec un gradient croissant nord-sud plus particulièrement marqué autour du bassin méditerranéen. Dans la régulation des gaz à effet de serre, les forêts, les prairies et leur sol, ainsi que de façon majoritaire les océans, jouent un rôle primordial, par le processus de piégeage du carbone atmosphérique ou de relargage anthropique, ayant donc une influence directe sur l'effet de serre. En effet, la végétation, et particulièrement les écosystèmes forestiers couvrant de larges surfaces, accumulent ce carbone en quantités momentanément importantes (Kauppi et al. 1992). De ce fait, les changements climatiques impactent la composition et le fonctionnement des écosystèmes forestiers et exercent un effet en retour sur la concentration en carbone de l'atmosphère avec modification thermique et modification du cycle de l'eau (Chiang et al. 2008).

En plus de leur sensibilité aux modifications de leur environnement, la longévité des forêts laisse à penser qu'elles pourraient être touchées de façon plus certaine par des variations de climat que les cultures[1] . Cependant le fonctionnement d'un système pérenne permet aussi des fonctionnements plus adaptés (système racinaire de plus en plus développé, poids des régulations par réservoir, adaptation par modifications cambiales, résistances hydrauliques,…). Ces aspects du fonctionnement ont fait et feront l'objet d'analyses, et sont un des objectifs majeurs de ce travail de thèse.

Parallèlement à l'intérêt porté au rôle des forêts dans le bilan de carbone planétaire, l'intérêt d'une meilleure connaissance de ces aspects liés au fonctionnement s'est développé ces dernières années (évolution potentielle de ces fonctionnements et de leur pérennité) face aux changements climatiques, pouvant limiter, ou accroître (cas du hêtre en France depuis 50 ans), voire, dans certaines conditions, remettre en question, leur pouvoir de maintien d'une certaine séquestration du carbone atmosphérique.

[1] Ceci d'autant plus que l'agriculture présente des possibilités d'adaptation rapide, par exemple avec le choix d'espèces adaptées, la sélection, l'irrigation …

Les modèles prévoient, comme lors des réchauffements globaux passés, une migration des espèces vers des latitudes plus nordiques (Hansen et Dale, 2001 ; Chiang et al. 2008 ; Iverson et al. 2008). La migration et/ou le dépérissement ont notamment déjà été observés dans certaines régions chez le chêne et le hêtre (Bréda et al. 2006 ; Jump et al. 2006).
La connaissance de l'utilisation de l'eau par les arbres est de plus en plus importante pour les sciences forestières. Les physiologistes s'intéressent, entre autre, aux mécanismes de la régulation stomatique (Hinckley et al. 1994 ; Meinzer et al. 1995), ou encore aux rôles des réserves d'eau dans les différentes organes des arbres dans la régulation des flux (Waring et Running 1978 ; Schulze et al. 1985 ; Loustau et al. 1996 ; Goldstein et al. 1998 ; Meinzer et al. 2004). Les forestiers comptent sur ces informations pour les aider à résoudre les problèmes de gestion de la ressource en eau (Schiller et Cohen, 1995 ; Loustau et al. 1996), ou pour évaluer le rôle de la transpiration dans le bilan hydrologique des peuplements forestiers (Barrett et al. 1996) ou encore pour quantifier les besoins en eau des forêts (Cienciala et Lindroth 1995 ; Goldhamer et al. 2003 ; Intrigliolo et Castel 2004 ; Steppe et al. 2008.)

Précisément, notre travail a porté sur le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), espèce feuillue européenne majeure, qui occupe une large place dans la filière-bois en France. Cette essence est traditionnellement considérée comme étant sensible au déficit hydrique du sol, et favorisée sur les stations humides (Epron et Dreyer 1993 ; Magnani et Borghetti 1995 ; Backes et Leuschner 2000 ; Cochard et al. 2001 ; Leuschner et al. 2001). Le hêtre est une des deux grandes essences forestières feuillues européennes. Il couvre une superficie de 12 millions ha en Europe. Généralement présent à basse altitude dans le nord, on le trouve à des altitudes plus élevées dans la partie sud de l'Europe (Tessier du Cros, 1981). En France, le hêtre couvre une superficie de 1,3 millions ha et joue un rôle socio-économique important. Il est le second feuillu de nos forêts avec 9.3% des surfaces boisées. Son poids relatif dans l'économie de la filière bois est important, 23% du bois d'œuvre de feuillus et 10% du bois d'œuvre total.
Malgré l'ancienneté de sa sylviculture, les professionnels ont bien pris conscience du manque de connaissances scientifiques concernant l'écosystème hêtraie, notamment en ce qui concerne ses besoins en ressources du milieu, ce qui rend difficile les analyses prospectives utiles pour prédire les meilleurs choix à effectuer pour une gestion durable de l'écosystème forestier. La finalité de ce travail est d'avancer dans la connaissance de la sensibilité du hêtre à la sécheresse édaphique et de ses capacités de régulation hydrique dans les conditions édaphiques actuelles et futures.

Notre étude a donc été réalisée sur un couvert forestier en forêt de Hesse (Moselle). Les recherches menées sur ce site s'intègrent dans un programme à grande échelle, initié par l'Union Européenne, EUROFLUX, ('Long Term carbon dioxode and water vapour fluxes of European forests and interactions with the climate system') pour étudier les interactions entre forêts et atmosphère. Ce projet européen était au départ constitué de 15 sites expérimentaux localisés dans différentes zones climatiques et dans 10 pays de l'UE. Ce programme avait pour objectif de quantifier les flux

d'énergie, d'eau et de dioxyde de carbone des couverts forestiers représentatifs de forêts européennes. D'autres programmes européens lui ont ensuite succédé, Carboeuroflux, puis Carboeurope.

Les objectifs de mon travail ont été principalement :

1. de faire un état des lieux de la littérature sur les questions de transferts hydriques, en mettant l'accent sur les résistances au transfert de l'eau, ainsi que sur les réservoirs d'eau échangeables dans les arbres en interaction avec ce transfert et de leurs variations ;
2. de quantifier l'impact de sécheresses plus ou moins prononcées sur le fonctionnement hydrique du peuplement de Hesse, en termes de flux de sève, évapotranspiration et de dynamique de l'eau dans les réservoirs d'eau échangeable, à l'échelle du peuplement;
3. de compléter la connaissance des caractéristiques hydrauliques du hêtre en conditions naturelles non-limitantes par une approche expérimentale sur des arbres adultes, pour appuyer et affiner les observations faites en conditions de sécheresse naturelle. Les deux approches, expérimentales et modélisatrices, ont été utilisées ;
4. enfin, de mettre en œuvre un modèle mécaniste de continuum sol-arbre-atmosphère, dont les paramètres sont issus des points 2 et 3. En effet, la modélisation est l'outil largement utilisé pour évaluer le fonctionnement actuel et futur des écosystèmes.

Ce mémoire de thèse abordera ces divers objectifs dans les chapitres suivants :

Le **chapitre I** est consacré aux définitions des principaux concepts sur lesquels se base notre étude, ainsi qu'à une synthèse bibliographique des connaissances actuelles en termes de caractéristiques hydrauliques sur de nombreuses espèces forestières.

Les mesures conduites, et les matériels et méthodes concernant les chapitres III à V sont présentés dans le **chapitre II**.

Le **chapitre III** concerne l'étude, à partir de données précédemment acquises par l'UMR EEF, de l'impact d'une sécheresse intense (2003) sur la hêtraie de Hesse, en comparaison d'une saison sans contraintes hydriques (2002). Nous avons centré notre étude sur la réponse hydrique du couvert, avec la quantification des différents flux d'eau dans l'écosystème, en relation avec le climat, le contenu en eau du sol et à la phénologie, en se concentrant particulièrement sur les variations des flux de sève (variabilité spatiale et temporelle), sur les mécanismes de la transpiration et l'évaluation du rôle des

réservoirs dans les transferts d'eau dans l'arbre. Cette étude a aussi fait l'objet d'un article (soumis à *Agricultural and Forest Meteorology*), présenté en Annexe (4).

Le **chapitre IV** est la suite logique de l'étude précédente, qui nous a permis de caractériser à partir d'un plan d'expérimentation assez lourd les réserves d'eau en conditions de sècheresse à l'échelle du peuplement, mais sans possible distinction du fonctionnement des différents compartiments des arbres. Dans le but de quantifier précisément les caractéristiques hydrauliques du hêtre en conditions naturelles, nous avons mené une campagne de mesures en 2008 afin de réaliser un suivi des flux hydriques du sol jusqu'à l'atmosphère, des potentiels hydriques le long de ce continuum, une évaluation des caractéristiques hydrauliques (notamment résistances aux flux) et la quantification des réservoirs d'eau et de leur variation au cours de la saison (voir article lié en Annexe 5).

Le **chapitre V** est la synthèse de l'étude d'un modèle de continuum hydrique sol-plante-atmosphère, développé par A.Tuzet (Tuzet et al. 2003, 2007). L'objectif était de tester le modèle, utilisé jusque là sur des cultures, une fois adapté au fonctionnement d'un peuplement forestier (chapitres III et IV). Les simulations ont été réalisées sur les années 2002, 2003 et 2008, et nous avons particulièrement examiné l'état hydrique du sol, les flux d'énergie et d'eau (transpiration et échanges d'eau avec les réserves) et les potentiels hydriques.

Chapitre I

Chapitre I
Synthèse bibliographique

Compte tenu des objectifs de notre étude, la synthèse est orientée afin de présenter les principaux concepts permettant de comprendre le fonctionnement hydraulique des arbres (montée du flux de sève et transpiration) et les perturbations possibles du système vasculaire (embolie des vaisseaux et cavitation).

Les principaux résultats des études précédentes relatives à l'impact de la sécheresse sur le fonctionnement des forêts, ainsi que des mécanismes de régulation des flux hydriques (régulation stomatique), font ensuite l'objet d'un paragraphe afin de resituer notre étude de la réponse du hêtre à la saison sèche de 2003 (Chapitre III).

Une part importante de notre travail fut ensuite de caractériser le fonctionnement des réservoirs d'eau chez le hêtre (Chapitres III et IV), une synthèse des connaissances actuelles concernant les réserves d'eau dans l'arbre et leur utilisation a donc été faite.

Enfin, une partie est consacrée à un bref résumé des modèles existants décrivant le fonctionnement des forêts, d'une part pour la modélisation du système hydraulique de l'arbre (en rapport avec l'étude présentée Chapitre IV), d'autre part dans le contexte de l'utilisation d'un modèle peuplement SPAC (continuum sol-plante-atmosphère) (Tuzet et al. 2003, 2007 ; Chapitre V).

I Physiologie de l'arbre et transferts hydriques

I.1 Flux de sève brute

Le transport de matière entre les organes dans les plantes se fait le long de deux voies parallèles, le xylème et le phloème. Le xylème est responsable du transport d'eau et de nutriments du sol aux feuilles, alors que le phloème est responsable du transport des photosynthates, acides aminés et électrolytes des feuilles sources au reste de la plante.

La circulation de l'eau dans l'arbre commence par l'évaporation de l'eau à travers les stomates des feuilles vers l'atmosphère. L'eau circule ensuite du fait de l'existence d'une chute de potentiel hydrique entre les feuilles et le sol. L'ascension de la sève fut premièrement décrite par Dixon (1914), par la théorie de « tension-cohésion ». La cohésion des molécules d'eau permet la formation de colonnes verticales d'eau (sous forme liquide) continues dans les éléments conducteurs rigides reliant les racines aux feuilles. Cette cohésion permet à la tension appliquée au niveau des feuilles de se transmettre jusqu'aux racines tout au long de la colonne d'eau, selon un gradient de potentiels qui est à l'origine de l'ascension de la sève.

I.2 Propriétés hydrauliques du bois

L'architecture hydraulique est définie comme l'ensemble des caractéristiques du tissu conducteur de sève brute qui déterminent la répartition des flux d'eau et des potentiels hydriques des racines jusqu'aux feuilles. On peut ainsi définir trois groupes de végétaux ligneux en fonction du type d'éléments de leur xylème (trachéides exclusivement ou vaisseaux) et de la densité transversale de ces conduits : (1) les espèces à trachéides (conifères), (2) celles à zone poreuse (chêne, frêne, ormes, châtaigner) et (3) celles à pores diffus (hêtre, charme, érable, bouleau...). Les trachéides, présentes chez les gymnospermes et les angiospermes, sont des cellules mortes de quelques millimètres de long, dont les parois sont percées de ponctuations qui permettent le passage de la sève latéralement, entre trachéides.

Les vaisseaux ne sont présents que chez les angiospermes. Empilements de cellules mortes, ils ont une structure cylindrique de très grande longueur, de quelques décimètres chez les espèces à pores diffus (Hêtre) à plusieurs mètres pour les espèces à zone poreuse (chêne). Le passage de la sève s'y fait donc principalement verticalement.

Dans les vaisseaux, la circulation est donc plus verticale et rapide que dans les trachéides.

Le contenu en eau du bois de cœur (duramen, ou bois final) reste pratiquement constant, habituellement à un faible niveau tout au long de l'année, tandis que celui du bois d'aubier (tissu constitué du xylème conducteur de la sève brute) diminue pendant l'été et l'automne pour atteindre un minimum en hiver (Waring et al. 1978 ; Wullschleger et al. 1996). Cependant, chez le hêtre, la distinction entre bois de cœur et bois d'aubier est difficile car les vaisseaux conducteurs sont présents profondément dans l'aubier. On observe en effet, figure I.1, une décroissance des flux mesurés (densité de flux de sève) avec la profondeur sous le cambium, les flux sont encore non négligeables même à proximité du bois de cœur.

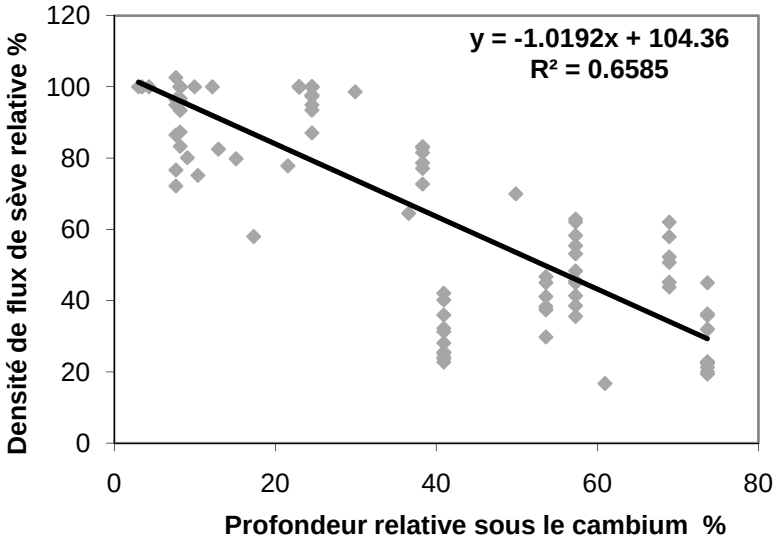


Figure I.1. *Relation entre la densité de flux de sève relative (moyenne sur la journée) et la profondeur sous le cambium (relative) à laquelle la densité a été mesurée, sur le Hêtre (mesures antérieures de densité de flux à différentes profondeurs sous le cambium, réalisées à Hesse et en Allemagne, Granier. comm.personelle).*

I.3 L'embolie et la cavitation

La cavitation fait référence à un brusque changement de phase de l'eau dans le xylème d'un état liquide sous tension à l'état de vapeur. Lorsque la tension dans le xylème dépasse un seuil critique, variable selon les espèces, des bulles d'air peuvent alors apparaitre, résultant ainsi en la rupture de la colonne d'eau (Crombie et al. 1985 ; Sperry et Tyree 1990 ; Jarbeau et al. 1995). De nombreuses études ont souligné l'importance de la cavitation des vaisseaux du xylème et des effets négatifs sur le transport de l'eau dans la plante. En effet, comme les vaisseaux embolisés ne conduisent plus l'eau, la conductivité hydraulique chute quand la cavitation augmente. En définitive, un dysfonctionnement catastrophique du xylème peut se répandre au système entier, résultant dans la mort de la plante (Tyree et Sperry 1988).

Les courbes de vulnérabilité représentent le taux de perte de conductivité hydraulique en fonction du potentiel hydrique dans le xylème de l'organe considéré. Les courbes nous renseignent d'une part sur le potentiel correspondant à une perte de conductivité hydraulique de 50 % ($Ø_{50}$), et la pente en ce point. La comparaison des courbes de vulnérabilité de branches pour le hêtre (Cochard et al. 1999 ; Lemoine et al. 2002 ;Zapater 2009) à celles d'autres espèces permet de dire que cette espèce a un bon contrôle de l'emballement de l'embolie des vaisseaux aux vues de la pente douce de la courbe au $Ø_{50}$ (Sperry 2000, Zapater 2009). De plus, le $Ø_{50}$ (-3.30 MPa, Zapater 2009) est bien plus faible pour le hêtre que pour d'autres espèces (comme *Betula pendula*, *Salix capreae*, *Populus tremula*, *Quercus robur* ou encore *Quercus petraea*), suggérant une embolie plus tardive.

II Impact d'une sécheresse édaphique et régulation stomatique

II.1 Les effets d'une sécheresse du sol sur le fonctionnement général des arbres

D'intenses épisodes de sécheresse ont été observés récemment en Europe, comme en 2003 (Stott et al. 2004 ; Ciais et al. 2005 ; Bréda et al. 2006 ; Granier et al. 2007 ; Gartner et al. 2009). Ces évènements ne devraient pas être considérés comme isolés, mais pourraient se répéter de plus en plus fréquemment dans un futur assez proche (Bréda et al. 2006 ; International Panel on Climate Change, IPCC 2007).
Les sécheresses sévères et récurrentes ont été identifiées comme un facteur majeur contribuant aux récents dépérissements des forêts (Bréda et al. 2006). La productivité des écosystèmes forestiers est sévèrement contrainte par la disponibilité de l'eau et la sécheresse peut induire des épisodes de déclin des arbres à grande échelle dans les forêts tempérées (Bréda et al. 2006). Connaître les effets de la sécheresse édaphique sur les flux hydriques des forêts apparaît donc une question importante.

La sécheresse représente une contrainte majeure pour la croissance de la plante et la productivité de la plupart des peuplements forestiers (Hinckley et al. 1979 ; Churkina et Running 1998). Les réponses de la plante au manque d'eau sont complexes. Les organes (feuilles, troncs, racines) présentent généralement une sensibilité différente (Bréda et al. 1993b). De nombreuses études ont analysé l'impact négatif du déficit en eau du sol sur les arbres des forêts tempérées sur : i) l'état hydrique des feuilles (Hinckley et al. 1980) ; ii) la conductance stomatique et la photosynthèse (Epron et Dreyer 1993) ; iii) la conductivité hydraulique (Bréda et al. 1993b, Cochard et al. 1996) ; iv) la biomasse foliaire, une diminution du LAI pouvant être observée au cours d'une saison (Bréda et al. 2006) ou entre les années (Battaglia et al. 1998 ; Le Dantec et al. 2000; Aber et al. 2002) ; v) l'assimilation du carbone et des nutriments (Bréda et al. 2006), vi) l'allocation du carbone entre les feuilles, les racines, la croissance du bois ou encore les fruits (Dohrenbusch 2002) ; vii) la croissance et la production de racines (Teskey et Hinckley 1981 ; Santantonio et Hermann 1985 ; Nisbeth et Mullins 1986 ; Burton et al. 2000 ; Leuschner et al. 2001 ; Bréda et al. 2006 ; Leuschner et al., 2004 ; Meier et Leuschner 2008).

La restriction d'eau dans le sol a donc des impacts sur plusieurs organes le long du transfert d'eau dans le continuum SPA. D'une part, la diminution de disponibilité d'eau altère à la fois les interfaces racines-sol et feuilles-atmosphère et menace l'intégrité du continuum de la phase liquide du sol aux feuilles. La sécheresse du sol augmente fortement la résistance aux flux d'eau entre le sol et la racine à mesure que la racine prélève de l'eau dans son environnement proche (Barataud et al. 1995 ; Bréda et

al. 2006). D'autre part, la pénurie d'eau entraîne une fermeture des stomates, limitant ainsi les échanges d'eau et de carbone entre la plante et l'atmosphère. Les flux d'eau et de CO_2 diminuent, par conséquent la croissance est limitée et la survie des arbres peut devenir problématique.

La résistance du xylème à la cavitation pourrait être le caractère le plus important déterminant la tolérance à la sécheresse chez les plantes (Tyree et Ewers 1991). En général, les espèces vivant dans des habitats secs et développant alors de fortes tensions dans le xylème manifestent une résistance à la cavitation plus grande que les espèces des habitats plus humides (Tyree et Ewers 1991 Linton et al. 1998 ; Kolb et Sperry 1999).

II.2 La régulation stomatique

L'eau de la transpiration est donc transportée des racines vers les feuilles selon un gradient de potentiels le long de la plante. Comme vu précédemment, ce fonctionnement peut devenir problématique si le gradient de potentiel est trop élevé, pouvant entraîner une déshydratation des cellules vivantes (Larcher, 2003), ou la cavitation si la tension dans la colonne d'eau dans les tissus conducteurs est trop forte (Tyree et Sperry, 1989 ; Sperry et al. 2002 ; Brodribb et Holbrook, 2003 ; Vilagrosa et al. 2003).

Il est donc nécessaire pour les arbres d'avoir un mécanisme de régulation permettant de maintenir ce gradient dans une gamme non préjudiciable (Bond et Kavanagh, 1999 ; Tyree, 1988 ; Sperry et al., 2002 ; Brodribb et Holbrook, 2003 ; Buckley, 2005). Le mécanisme le plus important est la régulation stomatique, qui « découple » les feuilles de la demande climatique en augmentant la résistance au flux de vapeur dans les feuilles au niveau des stomates (Meinzer et al. 1997 ; Tenhunen et al. 1987 ; Tardieu et Davies, 1993 ; Thompson et Holbrook, 2004). La régulation stomatique est un processus complexe, dépendant notamment du microclimat, de la concentration en CO_2 et du potentiel hydrique dans la feuille, du contenu en eau du sol et des hormones de la plante (Tardieu et Davies, 1993 ; Whitehead, 1998 ; Dewar, 2002 ; Tuzet et al. 2003 ; Messinger et al. 2006).

Parmi tous ces facteurs, le potentiel hydrique de la feuille a été reconnu comme ayant un rôle clé dans cette régulation (Comstock et Mencuccini, 1998 ; Bond et Kavanagh, 1999 ; Brodribb et Holbrook, 2003).

D'autres moyens sont mis en œuvre pour minimiser la perte d'eau de la plante, couplés à la régulation stomatique. La transpiration et le potentiel foliaire sont alors eux mêmes coordonnés à l'architecture hydraulique de l'arbre (Sperry et al. 2002) par les résistances aux flux, et capacités de stockage d'eau des réservoirs. La conductance stomatique serait en effet corrélée à la résistance hydraulique (totale) de l'arbre (Kuppers et al. 1984 ; Reich et Hinckley, 1989 ; Saliendra et Meinzer, 1989 ; Sperry et Pockman, 1993 ; Saliendra et al. 1995 ; Comstock, 2000 ; Nardini, Tyree et Salleo 2001 ; Aranda et al.

2005). La résistance hydraulique va notamment déterminer la valeur maximale atteinte par la conductance stomatique sans dessécher la feuille.

Il a été observé que le hêtre diminuait fortement sa transpiration (par fermeture des stomates) en cas de sècheresse prononcée, ce qui lui permettait de maintenir ainsi l'intégrité du système vasculaire en limitant l'embolie des vaisseaux (Leuzinger et al. 2005 ; Zapater 2009). La réponse spécifique de la hêtraie de Hesse à une sécheresse climatique et édaphique fait l'objet du chapitre III.

III Les réserves d'eau dans l'arbre

III.1 Mise en évidence des effets des réservoirs d'eau sur les relations hydriques

En plus de leur fonction de voie de circulation pour le transport de l'eau, les organes des arbres (tronc, racines, feuilles) peuvent aussi agir comme des réservoirs d'eau, quantitativement d'importance variable.

De nombreuses observations ont montré que le stockage de cette eau varie pendant la journée modifiant l'absorption et la transpiration d'eau : les deux flux sont rarement égaux, et la différence entre les deux flux varie durant la journée. La plante absorbe généralement plus d'eau qu'elle n'en transpire en fin d'après-midi et pendant la nuit, permettant ainsi une transpiration plus élevée le matin suivant qu'elle ne l'aurait été uniquement avec le prélèvement au niveau des racines (Running, 1980). Une partie de l'eau stockée pendant la nuit est alors utilisée, permettant à la plante de répondre rapidement aux changements de demande climatique, sans devoir nécessairement compter sur l'eau prélevée par les racines (Hinckley et Bruckerhoff, 1975). Ce flux additionnel sortant ou allant vers les compartiments de stockage est utilisé pour améliorer ou freiner le prélèvement d'eau dans le sol, selon la quantité d'eau contenue dans le sol et la demande climatique.

Par la participation des réservoirs échangeurs d'eau, la transpiration au niveau des feuilles peut commencer de plusieurs minutes à plusieurs heures, selon les espèces, avant l'absorption racinaire et l'augmentation du flux d'eau dans le tronc (Hunt et al. 1991 ; Goldstein et al. 1998 ; Loustau et al. 1998 ; Steppe et al. 2005).

Ce phénomène a été décrit et modélisé par de nombreux auteurs depuis Jarvis (1975), Landsberg et al. (1976), Powel et Thorpe (1977), Jones (1978) et Waring et Running (1978).

Les réservoirs d'eau peuvent jouent un rôle important de soutien de la transpiration. La sécheresse entraîne une diminution des potentiels hydriques le long du continuum, et donc un prélèvement plus important dans les réservoirs : plus le stress sera fort, plus les potentiels hydriques vont chuter et les réservoirs se vider, jusqu'à être vidés totalement.

Pour décrire les relations hydriques dans l'arbre il est important de connaître les lieux de stockage de l'eau dans l'arbre, et dans quelle proportion elle est disponible pour la transpiration.

III.2 Fonctionnement des réservoirs

Zimmerman (1983) distingue trois lieux de stockage d'eau dans les arbres, l'utilisation de l'eau se faisant par trois mécanismes :

(1) dans les cellules vivantes (contraction des tissus élastiques) ;
(2) le stockage capillaire dans les parois des cellules ou dans les vaisseaux inactifs du xylème ;
(3) le xylème dans l'aubier (cavitation des vaisseaux).

III.2.a Les cellules vivantes et les tissus élastiques

Fritts (1960), Kozlowski et Winget (1964) ont les premiers reporté que les changements de dimension du tronc étaient dus non seulement à la croissance mais aussi à des changements d'hydratation.
Ce phénomène affecte tous les organes stockant de l'eau ; les changements de diamètre sont observables donc dans le tronc, les branches, les racines et les feuilles (Hinckley et al. 1978 ; Gross et Koch, 1991 ; Boyce et McCune 1992 ; Herzog et al. 1995 ; Köstner et al. 1998 ; Ueda et Shibata, 2001; Sevanto et al. 2002 ; Cermak et al. 2007). L'eau est stockée dans les cellules vivantes principalement localisées dans l'écorce (phloème, assise subéro-phellodermique, cambium et parenchymes) ou encore dans le mésophylle des feuilles (Brough et al. 1986 ; Cermak et Nadezhdina, 1998 ; Zweifel et al. 2000). C'est ce réservoir constitué de cellules vivantes qui est responsable des changements de volume des organes (Dobbs et Scott, 1971 ; Lassoie 1973 et 1979 ; Jarvis 1975).
Le phénomène est réversible tant que le contenu en eau des cellules ou leur potentiel ne descend pas en dessous d'un niveau qui endommagerait les cellules, ce qui se traduit par des variations journalières de diamètre. Ces variations sont causées par celles du potentiel hydrique dans le xylème (Dobbs et Scott, 1971 ; Molz et Klepper, 1973 ; Jarvis, 1975). Quand la transpiration débute le matin, une tension est créée dans le xylème, partant des feuilles jusqu'à tous les autres organes de la plante. Lorsque l'eau est prélevée dans les tissus élastiques, le diamètre des organes concernés diminue.
La capacité de stockage d'un organe étant difficile à mesurer directement, elle peut être estimée en partie grâce aux mesures des variations de volume des tissus élastiques de l'organe (variation d'épaisseur, pour les feuilles, les branches, le tronc...).
Trois tendances de variations de dimensions peuvent être observées pendant une saison (Zweifel et al. 2000 ; Steppe et al. 2004). Quand la demande climatique est faible et le contenu en eau du sol élevé, la variation due aux changements de contenu en eau est très faible ou nulle (comparé à la croissance). Si l'eau du sol n'est pas limitante, mais la demande climatique élevée, les dimensions des organes présentent des variations journalières marquées. Enfin, lorsque la demande climatique est élevée mais que le contenu en eau du sol est limitant, les dimensions des organes diminuent dans la journée, avec un gonflement partiel, mais parfois nul, la nuit.

Il existe cependant une controverse concernant l'origine des fluctuations de diamètre du tronc. Chez *Pinus sylvestris*, Irvine et Grace (1997) ont reporté des changements de diamètre importants du bois d'aubier dues à l'augmentation de la tension dans le xylème. Pour la même espèce, Sevanto et al (2002, 2003) ont mesuré des variations de dimensions du xylème représentant de 30 à 60 % de la variation de diamètre du tronc total. Au contraire, plusieurs auteurs ont trouvé que les fluctuations journalières du tronc engendrées par des changements de stock d'eau se produisent principalement dans les tissus élastiques, tandis que le xylème ne subit que de faibles fluctuations (Dobbs et Scott, 1971 ; Molz and Klepper, 1973 ; Brough et al. 1986 ; Zweifel et al. 2000). Selon Scholz et al. (2008), le tissu plus dense et plus rigide de l'aubier de plusieurs espèces d'arbres de savane présentait des changements de dimensions plus faibles que les tissus extensibles par unité de changement de potentiel, mais que la quantité d'eau libérée en conséquence était plus importante.

III.2.b Le xylème

Le réservoir constitué de l'eau dans le « lumen » des vaisseaux conducteurs est un réservoir qui subit des changements saisonniers (Clark et Gibbs, 1957 ; Dobbs et Scott, 1971). En effet, l'eau des éléments conducteurs du xylème n'est disponible que si le potentiel hydrique du tronc devient inférieur à la force de cohésion entre les molécules d'eau. Dans ces conditions, la cavitation survient, suivie de l'embolie de ces éléments (Tyree et Sperry, 1988). Ce seuil dépend de l'espèce considérée (Jarvis, 1975 ; Cermak et Nadezhdina, 1998 ; Scholz et al. 2008). Si l'embolie des vaisseaux entraîne un déstockage d'eau et peut alors momentanément réduire le stress hydrique de l'arbre en période de sècheresse, il en résulte cependant une perte de conductivité hydraulique.
L'eau capillaire du xylème est stockée dans la lumière des éléments inactifs du xylème et dans les espaces intercellulaires, et peut représenter une réserve d'eau importante pour l'arbre (Zweifel et al. 2001). Elle peut être libérée à des potentiels relativement élevés (à partir de -0.2 MPa, selon Tyree et Yang, 1990). Ce prélèvement est réversible, sous la dépendance du potentiel du xylème.

III.2.c Interconnexion

Il existe une interconnexion entre les différents réservoirs du xylème (élastiques ou non), permettant des échanges relativement faciles (Molz et Klepper, 1972 ; Parlange et al. 1975 ; Steppe et Lemeur, 2007). Nous pouvons décrire cinq phases reliant les flux et l'utilisation de l'eau stockée dans les réservoirs au cours d'un cycle journalier, illustrée figure I.2.

La nuit, lorsque l'eau du sol n'est pas limitante, les réservoirs sont réhydratés, le flux de sève est très faible à nul (selon les conditions climatiques) : les diamètres augmentent, ainsi que l'humidité dans le bois (Phase 1).

Le matin, au démarrage de la transpiration, le prélèvement de l'eau dans les organes commence, avec un décalage temporel par apport à la transpiration selon le compartiment considéré (feuille, tronc, tissus élastiques ou xylème) et commence avant l'augmentation du flux de sève brute à la base du tronc (Phase 2).

Le flux de sève augmente ensuite, jusqu'à atteindre un maximum, parallèlement au rétrécissement des organes et la diminution du contenu en eau (Phase 3).

La phase 4 décrit le décalage entre le moment où le maximum du flux est atteint et celui où le diamètre minimum est mesuré avant le regonflement.

Enfin, la transpiration diminue et la dimension des organes augmente par reconstitution des réserves d'eau. Cette phase peut durer encore plusieurs heures après le coucher du soleil si l'arbre a beaucoup prélevé dans ses réserves pendant la journée (Goldstein et al. 1998 ; Steppe et al. 2004 ; Cermak et al. 2007).

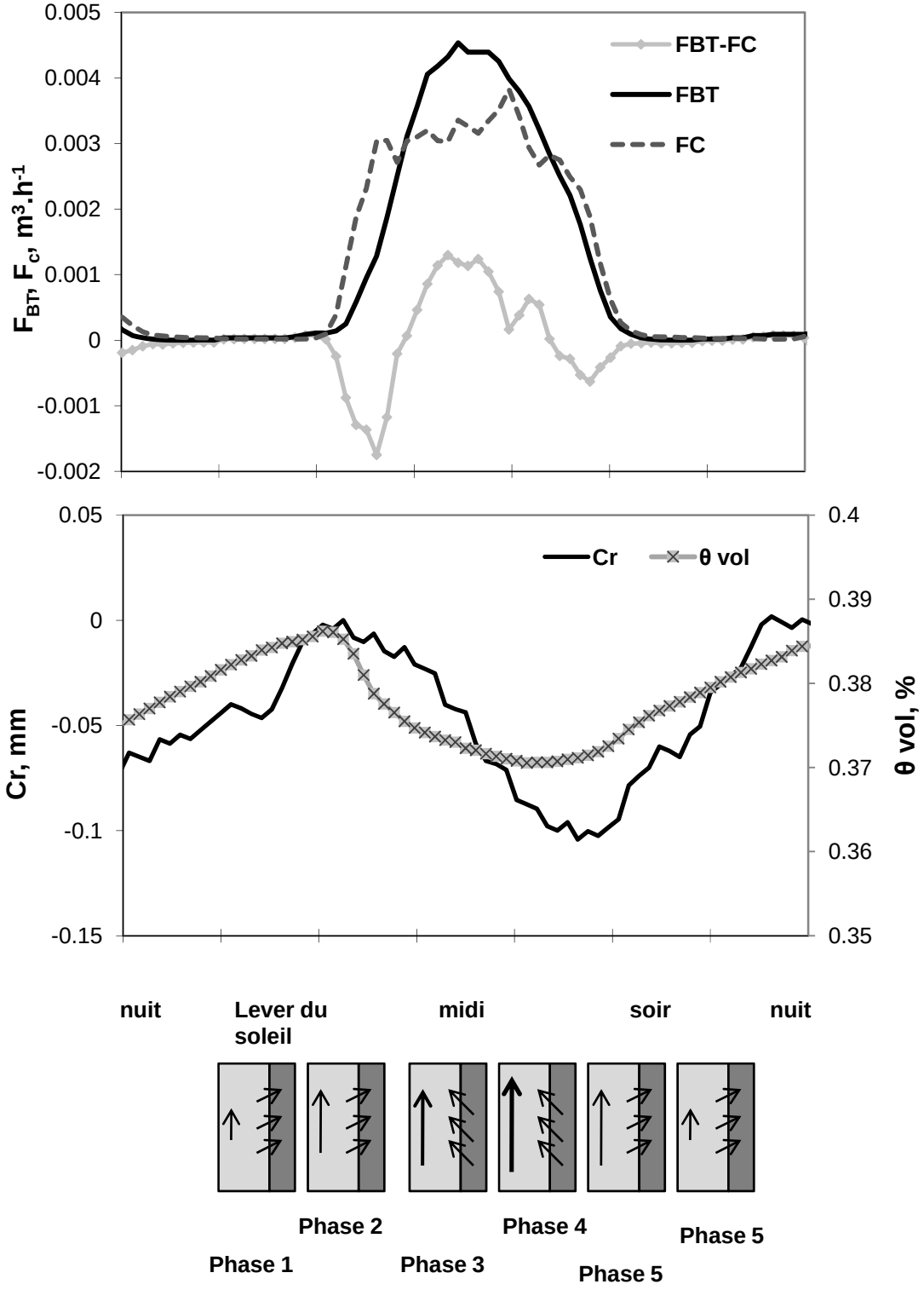


Figure I.2. *Illustration du fonctionnement du prélèvement d'eau dans les réservoirs. En haut: évolution des flux à la base du tronc F_{BT}, et dans la couronne F_C, et de la différence (F_{BT}-F_C) représentant le flux échangés avec les réservoirs du tronc. Au milieu: évolution de la circonférence du tronc, et de l'humidité du bois. En bas: illustration des phases, voir texte pour explications.Les données de flux, de circonférence et d'humidité ont été acquises en 2008 sur le site de Hesse : voir Chapitre II, paragraphes III et IV.*

III.3 Quantification des reservoirs

Comme dit précédemment, il est difficile de définir exactement quel réservoir participe aux variations journalières de circonférences. Il est donc important de mesurer les participations des autres réservoirs de manière indépendante. L'évaluation des différents compartiments de stockage est controversée. Certaines approches méthodologiques ne permettent pas de distinguer entre l'eau stockée qui serait disponible de celle qui ne l'est pas (notamment les prélèvements de carottes de bois et les mesures de contenu en eau en laboratoire). L'eau disponible est définie comme l'eau qui peut être prélevée selon les potentiels hydriques rencontrés en conditions naturelles, et qui contribue à la transpiration pendant la journée. Une méthodologie permettant de mesurer en continu et de manière non destructive l'évolution de la quantité d'eau stockée dans les arbres en conditions naturelles est préférable. La plus commune est de mesurer les flux entrants et sortants du compartiment à étudier et de les comparer.
En-dehors des variations de dimension, deux autres méthodes permettent de mesurer la contribution totale des réservoirs d'eau d'un arbre : 1) mesurer les flux à l'entrée et à la sortie (absorption racinaire et flux dans la couronne pour l'estimation des réservoirs tronc) et analyser la différence entre les deux ; 2) mesurer directement l'humidité du bois. Nous présenterons les résultats que nous avons obtenus par ces méthodes dans les chapitres III et IV.

De manière générale, la quantité d'eau stockée dépend de l'organe, du tissu considéré et surtout de la taille de l'arbre. Plus l'arbre sera grand, plus la quantité d'eau stockée et prélevée sera élevée. La quantité d'eau prélevée quotidiennement peut tout de même dépendre des facteurs climatiques. On observe une très grande variabilité de la quantité d'eau utilisée entre les espèces (Tableaux I.1, I.2 et I.3).
Zweifel et al. (2001) ont obtenu la même quantité d'eau prélevée dans les réservoirs par différence de flux et par mesure des variations de diamètre du tronc, pour *Picea abies* (de 0.5 à 5.1 l par jour). Par ailleurs, chez *Fagus sylvatica*, Steppe et al. (2004, 2007) ont trouvé une relation linéaire entre le décalage temporel entre le flux d'eau à la base du tronc et celui des branches d'un arbre et les variations de diamètre du tronc. Les arbres étudiés étant jeunes, en pot, avec un apport en eau optimal, les deux études ont considéré que l'eau prélevée dans le tronc ne l'était que dans les tissus élastiques (correspondant à un volume de 22 10^{-3} l). À l'opposé, Cermak et al. (2007) ont trouvé chez *Pseudotsuga menziesii* que la plus grande partie de l'eau prélevée était localisée dans le bois d'aubier et que les tissus élastiques ne représentaient que 14 % (en moyenne) de la participation totale des réservoirs du tronc (6 contre 40 l par jour, en moyenne). De même Brought et al. (1986) ont mesuré que seulement 5 % du changement de contenu en eau du tronc (dû à l'utilisation des réserves d'eau) sont attribuables aux tissus élastiques.

Pour les espèces tropicales, la participation journalière des réserves totales du tronc va de 3 l pour *Cordia alliodora* à 85 l pour *Anacardium excelsum* (Meinzer et al. 2004). Chez les conifères, le stockage d'eau chez *Pseudotsuga menziesii* a été mesuré à 40 l par jour (Cermak et al. 2007), 0.5 l

pour *Picea abies* (Zweifel et al. 2001) ou encore 0.16 l pour *Pinus sylvestris* (Zweifel et al. 2007). Enfin, chez les feuillus, Cermak et al. (1982) ont mesuré une participation de 10 à 31 l pour *Quercus pubescens* (voir Tableaux I.1, I.2 et I.3).
Les résultats des études précédentes présentées dans les tableaux sont synthétisés dans la figure I.3. Malgré la diversité d'espèces présentées, une relation lie la quantité d'eau prélevée dans les réserves du tronc de l'arbre au diamètre ou à la hauteur de l'arbre.

La participation de la couronne dans les échanges hydriques est soit très difficile à mesurer, soit incertaine : mesurable sur de jeunes arbres en pot en conditions contrôlées, elle est très difficile à extrapoler pour des peuplements âgés en milieu naturel. Elle peut être obtenue en extrapolant la mesure à l'échelle d'une feuille à l'ensemble de la couronne mais le changement d'échelle est périlleux. Il en résulte que peu de mesures sont disponibles.

La contribution de l'eau prélevée dans les réservoirs à la transpiration journalière est elle aussi très variable (Tableaux I.1, I.2 et I.3), allant de 1 % pour *Pinus sylvestris* (Verbeeck et al. 2007) à 50 % pour *Pseudotsuga menziesii* (Waring et Running, 1978) pour des arbres en conditions naturelles. Zweifel et al. (2001) ont observé que jusqu'à 65 % de la transpiration pouvait provenir des réserves d'eau pour de jeunes plants. Il est à noter que cette contribution hydrique est en moyenne non négligeable, la plupart des études montre une participation supérieure à 10 % de la transpiration. Cette contribution varie aussi beaucoup en fonction des conditions climatiques pour un même peuplement (Zweifel et al. 2001 ; Cermak et al. 2007). En effet, on peut observer figure I.4 qu'il n'y a pas de relation entre la contribution des réserves d'eau à la transpiration et la taille de l'arbre (diamètre du tronc et hauteur).

Malgré la sensibilité du hêtre à la sécheresse, et son importance écologique et économique, le fonctionnement de sa résistance aux contraintes climatiques et le rôle des réserves d'eau sont très peu étudiés, voire pas du tout en conditions naturelles. Ces questions font l'objet des chapitres III et IV.

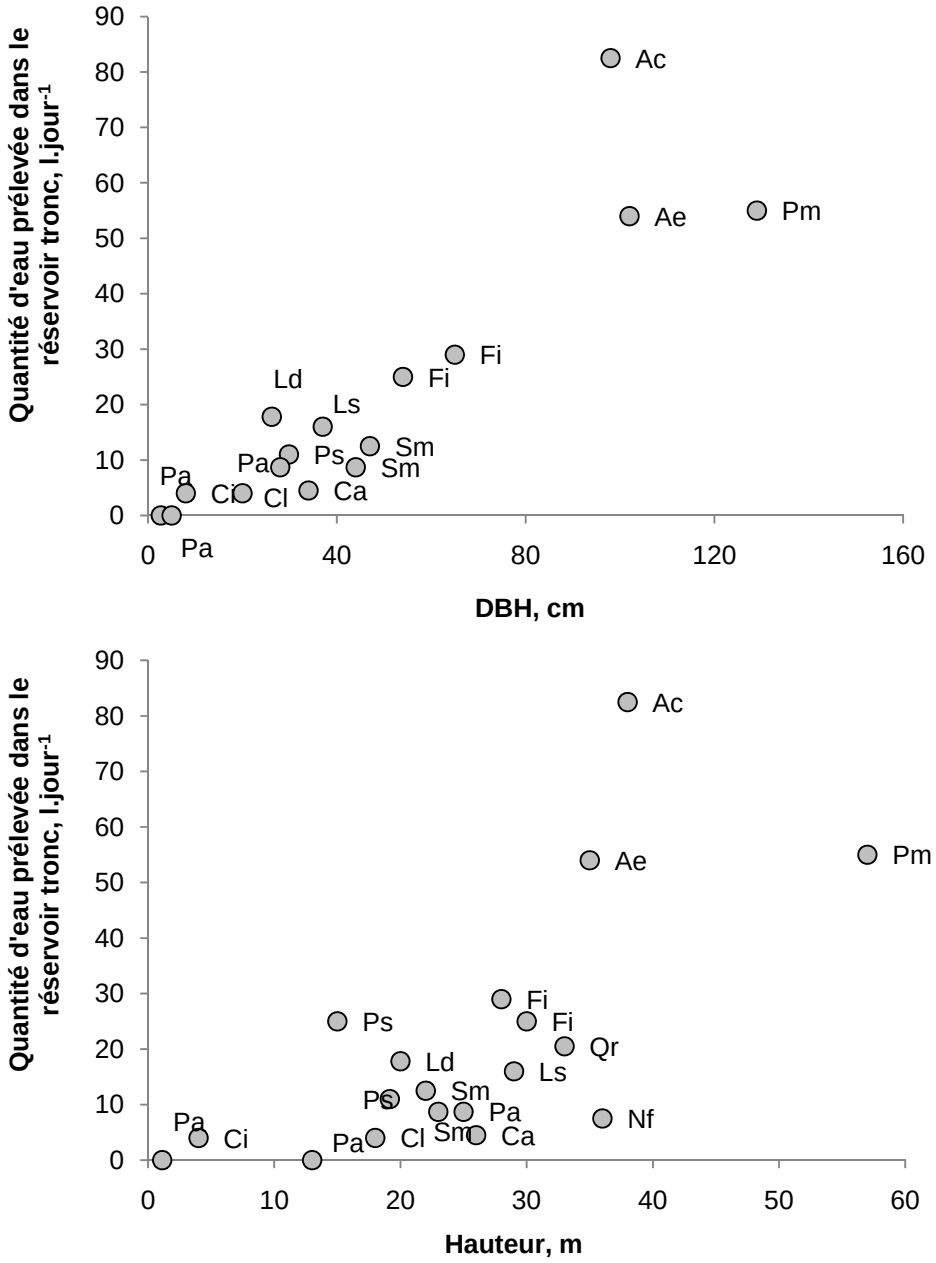


Figure I.3. *Relations entre la quantité d'eau prélevée quotidiennement dans les réservoirs du tronc et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH) ou la hauteur de l'arbre, pour différentes espèces (voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs).*

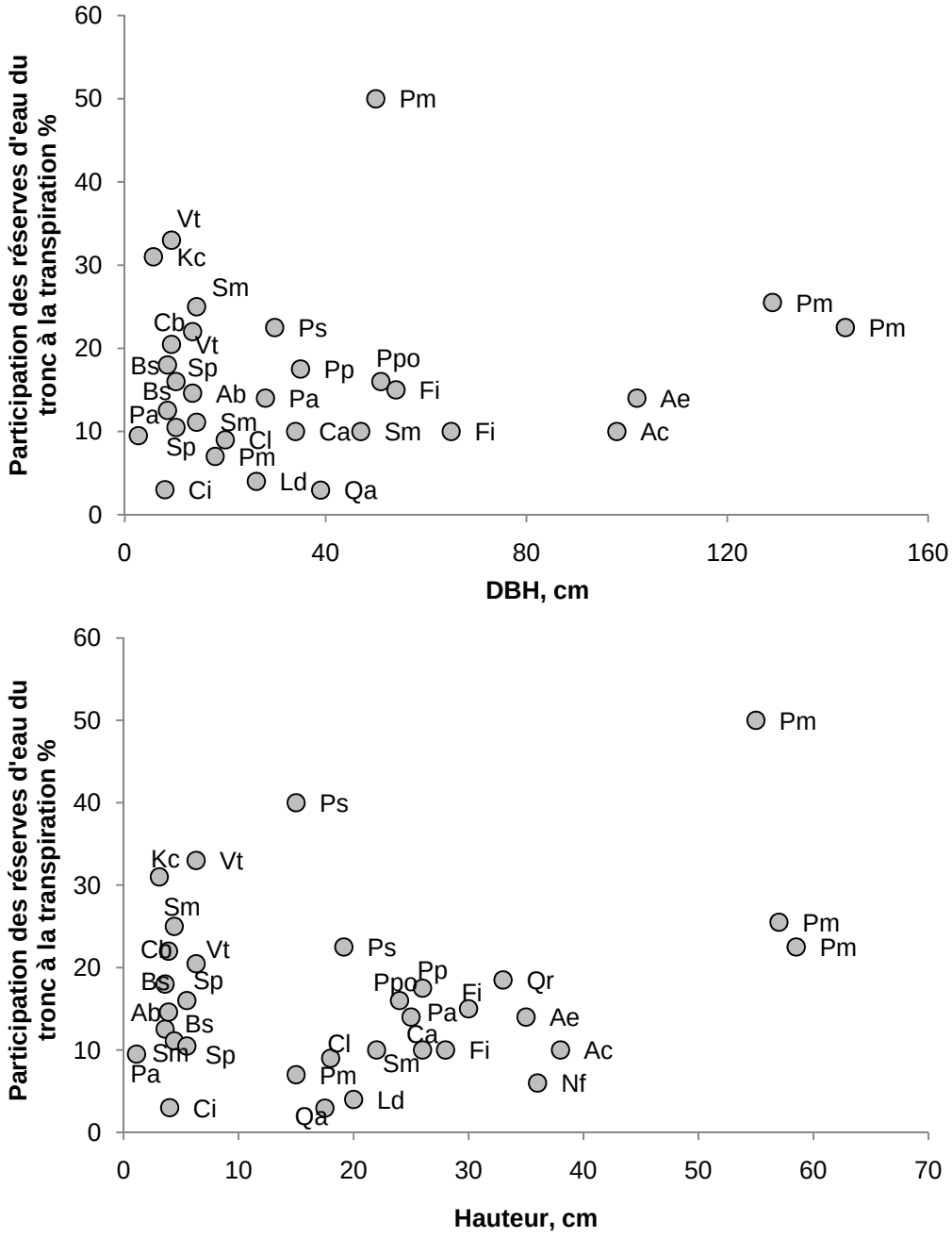


Figure I.4. *Relations entre la participation de la quantité d'eau prélevée quotidiennement dans les réservoirs du tronc à la transpiration journalière et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH) ou la hauteur de l'arbre, pour différentes espèces (voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs).*

IV Modélisation de l'architecture hydraulique d'un arbre

Les dynamiques du transport de l'eau dans les arbres ont été modélisées de multiples manières (Jarvis et al. 1981 ; Kumagai et al. 2001 ; Zweifel et al. 2001 ; Perämäki et al. 2001 et 2005 ; Hölttä et al. 2006 ; Steppe et al. 2006).

Certains modèles supposent une continuité physique entre le sol et l'atmosphère ; dans ce cas un modèle ne représentant qu'un flux vertical traversant les arbres est souvent suffisant (Van den Honert, 1948 ; Cowan, 1965 ; Medlyn et al. 2004 ; Dufrêne et al. 2005).

Cependant, comme vu précédemment, les réservoirs d'eau de l'arbre jouent un rôle important sur leur transpiration : afin de modéliser de façon réaliste les variations journalières des flux et des potentiels, la prise en compte des réservoirs d'eau est indispensable (e.g., Landsberg et al. 1976 ; Powel et Thorpe 1977 ; Waring et Running 1978 ; Edwards et al. 1986 ; Tyree 1988 ; Hunt et al. 1991 ; Phillips et al. 1997 ; Lhomme et al. 2001 ; Zweifel et al. 2001 ; Steppe et Lemeur 2004 ; Steppe et al. 2006). Ces modèles prenant en compte les réserves d'eau sont appelés « non-conservatifs ».

IV.1 Modélisation de l'arbre comme un milieu poreux

Plusieurs modèles poreux (Kumagai, 2001 ; Aumann et Ford, 2002 ; Chuang et al. 2006) considèrent le xylème comme un milieu poreux, qui obéit à la loi de Darcy. Chuang et al. (2006) ont ainsi réduit le xylème d'un conifère en un milieu poreux de par son assemblage de trachéides. Le contenu en eau du xylème y est une variable d'état, il représente le stockage dans l'arbre et le moteur des flux est la transpiration. L'intention de ce modèle est de simuler les flux d'eau dans l'arbre en isolant le système hydraulique des autres organes complexes (stomates, matrice sol-racines), plutôt que de simuler les flux dans chaque organe. Le flux d'eau ascendant dans le tronc est alors modélisé par la transpiration comme un terme puits auquel s'ajoute une diffusion axiale, qui représente en même temps le phénomène de stockage/déstockage. Ce modèle s'applique principalement aux conifères, les feuillus ayant une anatomie plus complexe et moins propice à la considération d'un xylème comme milieu poreux. Le modèle est essentiellement hydraulique et ne prend en compte aucune régulation stomatique ou contrainte hydrique du sol, ce qui ne permet pas d'évaluer sa robustesse dans le contexte d'un continuum.

IV.2 Modélisation par diffusion

Le contenu en eau du tronc varie radialement, le profil dépendant de l'espèce considérée (Granier et al. 2000b ; Spicer et Gartner, 1998 ; James et al. 2002; Domec et al. 2005)

Certains modèles ont pour but de représenter la distribution spatiale du potentiel hydrique dans une section de tronc ou de branche, schématisée par un disque central de bois entouré par un cercle de cellules vivantes.

Molz et Klepper (1972) ont proposé une théorie qui assume que les flux d'eau sont dirigés pas des différences de potentiel hydrique entre les niveaux de cellules adjacents aux tissus extensibles, latéralement. D'un point de vue mathématique cela mène à utiliser une cinétique de type diffusif pour la propagation des variations du contenu en eau dans des tissus supposés isotropiques et homogènes. Parlange (1975) a ensuite utilisé un coefficient de diffusion qui augmente avec le contenu en eau du médium. Panterne et al. (1998) ont finalement considéré un gradient différent dans chaque partie, même dans la zone élastique. Des équations de diffusion décrivent le mouvement dans le xylème (diffusion constante) et un lien entre contenu en eau et diamètre pour les tissus externes élastiques complètent le modèle. La principale limite de ces modèles est qu'ils ont été raisonnés uniquement dans une section radiale et qu'aucune piste n'est proposée pour le relier à un modèle complet, avec un flux axial dans la perspective d'un modèle de continuum. De plus, ce formalisme vient d'un souci de se rapprocher des phénomènes réels, mais un modèle de diffusion nécessiterait des bases physiologiques à l'échelle de la cellule pour être vraiment proche de la réalité, ce qui rendrait le modèle plus compliqué.

IV.3 Modélisation du fonctionnement des réservoirs à travers les variations de volume

Depuis quelques années, des modèles de flux sur des arbres individuels prennent en compte le lien entre le changement entre le stock d'eau du tronc et les variations journalières de diamètre (Zweifel et Häsler 2001 ; Zweifel et al. 2001 ; Génard et al. 2001). Steppe et al. (2005) a pris en compte ces aspects, avec l'incorporation du phénomène de croissance grâce aux équations de Lockhart, pour modéliser, en plus de la transpiration, les variations de circonférence des troncs (Génard et al. 2001). Perämäki et al. (2001) ont modélisé le flux de sève basés sur la connexion entre la tension de l'eau et le gonflement du diamètre du xylème, et ont montré une connexion forte entre la transpiration et les changements de diamètre du xylème (chez le Pin). Mais, si l'interaction entre le flux vertical et les réservoirs d'eau est bien prise en compte, il n'y a pas de régulation stomatique, ni de prise en compte de l'état hydrique du sol.

Notre choix dans ce travail s'est porté sur l'analogie électrique. Ce formalisme nous a semblé le plus approprié dans le cas d'un peuplement forestier pour étudier les interactions entre les facteurs physiques (sol et atmosphère) et le fonctionnement hydrique des arbres.

IV.4 L'analogie électrique

IV.4.a Définition

L'analogie électrique a été en premier décrite par Van den Honert (1948) et traduit le transfert de la sève à travers l'arbre à l'image d'un flux d'électricité dans un circuit électrique. La quantité analogue à la charge d'électrons est le volume d'eau. À la fois les flux d'électrons et d'eau sont des manifestations de la loi de conservation d'énergie, il y a donc un fondement physique à l'utilisation de l'analogie électrique pour modéliser les flux d'eau. L'analogie est utilisée pour étudier la circulation de l'eau à l'échelle de la plante entière : elle permet d'unifier l'expression des transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère et de facilement prendre en compte l'interdépendance des flux dans les différentes parties du système.

La résistance hydraulique est le rapport de la différence de potentiel hydrique aux bornes de l'élément et du flux d'eau qui le traverse (cf. figure I.5). Elle peut aussi être exprimée en terme de conductivité (inverse de la résistance).

La capacitance est définie comme le rapport entre la quantité d'eau libérée et le gradient de potentiel hydrique associé.

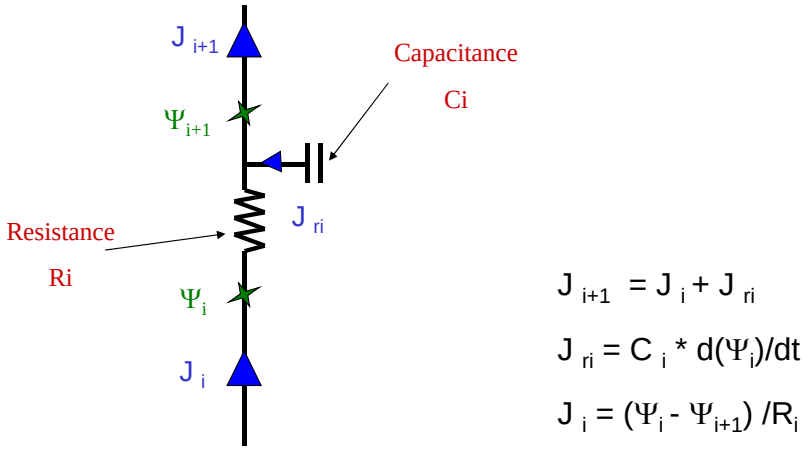


Figure I.5. *Formalisme et équations de l'analogie électrique selon Van den Honert (1948).*

Le trajet que suit le flux d'eau le long du continuum est assimilé à une série de résistances hydrauliques. Les résistances au transfert d'eau induisent des chutes de potentiel hydrique, et sont proportionnelles au flux tant que celui-ci est conservatif (absorption racinaire égale à la transpiration). L'apport d'eau est déterminé par le gradient de potentiel hydrique du sol vers les feuilles, et les résistances et capacitances qui caractérisent le passage de l'eau. La sève circule donc le long d'un gradient négatif de potentiel, gradient qui augmentera d'autant plus que les résistances seront élevées et les flux importants.

Les modèles diffèrent principalement selon leur degré de sophistication dans l'architecture de l'arbre, du plus simple comprenant une série de résistances (Cowan, 1965 ; Edwards et al. 1986), au plus sophistiqué faisant intervenir plusieurs résistances et capacitances (Landsberg, 1976 ; Hunt et al. 1991 ; Wronski et al. 1985 ; Phillips et al. 1997 ; Loustau et al. 1998 ; Cruiziat et al. 2002). Il est évident que l'analogie électrique de la loi d'Ohm est une simplification du processus gouvernant le transport d'eau dans les plantes (Katul et al. 2003; Chuang et al. 2006). Elle ne traduit effectivement pas réellement les mécanismes physiques mis en œuvre, et ne rend pas compte explicitement de l'anatomie du bois.

Cependant le formalisme ohmique est un modèle approprié et très utilisé pour caractériser les interactions entre les facteurs physiques du milieu (sol, atmosphère) et le fonctionnement hydrique des arbres.

IV.4.b Les résistances hydrauliques

La résistance totale d'un arbre (du sol aux feuilles) est définie comme le rapport de la différence entre potentiels au niveau du sol et potentiel foliaire en haut de la couronne sur la transpiration de l'arbre (Tr) :

$R_{tot} = (\Psi_{sol} - \Psi_{feuille}) / Tr$

Nous présenterons cette variable en $MPa.h.m^{-3}$.

Pour faciliter la comparaison des résultats entre les espèces, ou situations de milieu ou de peuplements, il est préférable d'utiliser une notion relative de la résistance, rapportée à la surface foliaire, ou d'aubier, sachant que ces deux surfaces sont liées (Whitehead et al. 1984 ; Pallardy, 1989) ou encore de sol.

Variation entre individus et espèces

Les variations intra et inter-spécifiques observées et la répartition des résistances hydrauliques entre compartiments dépendent de l'anatomie du xylème (surface conductrice, diamètre et densité des vaisseaux) (Becker et al. 1999), de la longueur du chemin (hauteur de l'arbre), du degré d'embranchement et de la morphologie des axes (longueur des entrenœuds). En effet, les résistances

ne dépendent pas seulement du nombre de vaisseaux fonctionnels par unité de surface dans le xylème mais aussi de la structure et de la taille des vaisseaux et conduits (Tyree et Ewers, 1991 ; Schultz et Matthews, 1993 ; Atkinson et Taylor, 1996 ; Steppe et Lemeur, 2007). Les vaisseaux de plus grand diamètre contribuent substantiellement plus que les petits vaisseaux à conduire les flux (Zimmerman 1983 ; Steppe et Lemeur, 2007).

La résistance totale absolue R_{tot} varie en fonction de la taille et âge de l'arbre (Tableaux I.1, I.2 et I.3). Une relation exponentielle décroissante a été obtenue entre le diamètre à la base du tronc (dbh) et R_{tot} (figure I.6). D'autres études ont aussi montré que la résistance totale de l'arbre dépend de sa hauteur (Mencuccini et Magnani, 2000 ; Zaehle, 2005; Sperry et al. 2008) et est proportionnelle au dbh (Mencuccini et Magnani, 2000 ; Mencuccini, 2002 ; Mencuccini, 2003).

Pour Fagus sylvatica, elle varie de 555.55 $MPa.h.m^{-3}$ (Magnani et Borghetti, 1995) à 51361 $MPa.h.m^{-3}$ (Steppe et al. 2008), pour des arbres de 35 et 2 ans respectivement.

La résistance totale rapportée à la surface foliaire R_{tot-s} va de 2.22 10^3 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ (*Melastoma malabathricum*, Becker et al. 1999) à 257.7 10^3 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ (*Pinus contorta*, Running 1980) (Tableau I.2). En moyenne, sur les espèces que nous avons sélectionnées, R_{tot-s} est plus élevée pour les conifères et pour les angiospermes tropicales que pour les angiospermes des milieux tempérés.

Goldstein et al. (1998) n'avaient observé aucune dépendance entre la résistance de la plante rapportée à la surface foliaire et la hauteur de l'arbre, comme nous avons pu le vérifier avec les données que nous avons trouvées dans la littérature (Tableau 1.2).

Les résistances rapportées à la surface d'aubier varient de 2.1 à 55.55 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ (Tableau I.3).

Variations temporelles

Les résistances hydrauliques peuvent aussi varier en fonction des conditions climatiques. L'étude de Domec et al. (2009), sur *Pinus taeda*, révèle que, dans les conditions naturelles, la résistance hydraulique de l'arbre, donc l'efficacité de conduction du xylème, est dynamique, reflétant un équilibre entre cavitation et remplissage des vaisseaux embolisés des racines, du tronc et des feuilles. Plusieurs études ont effectivement rapporté des variations à court terme de la conductivité hydraulique dans différentes parties de la plante (Zwieniecki et al. 2000 ; Broddrib et Holbrook, 2003 ; Bucci et al. 2003). Domec et al. (2009) ont associé le déclin de la conductivité hydraulique de l'arbre au cours de la saison aux variations de la disponibilité en eau dans le sol, comme rapporté précédemment (Magnani et Borghetti, 1995 ; Lu et al. 1996 ; Irvine et al. 1998 ; Addington et al. 2004 ; Aranda et al. 2005). Le dysfonctionnement hydraulique (embolie et cavitation) explique les variations intra-annuelles des résistances observées en conditions naturelles (Tyree et Dixon, 1986 ; Sperry et al. 1988 ; Tyree et Sperry, 1988 et 1989).

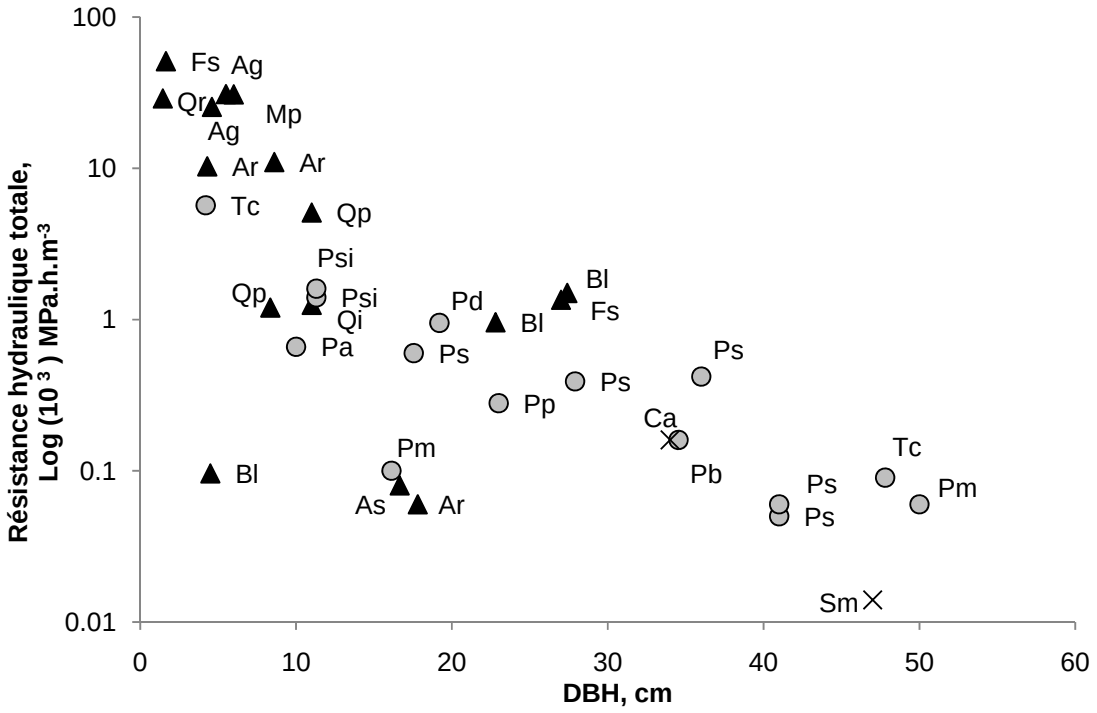


Figure I.6. *Relation entre la résistance hydrique totale de l'arbre et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH) pour différentes espèces (voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs).*

Segmentation de l'arbre en différentes résistances

La répartition des résistances entre les compartiments reste peu, mal ou pas étudiée pour beaucoup d'espèces (Brodribb et Holbrook, 2003). Or, comprendre la répartition des résistances entre les organes et leurs contributions respectives est une question importante pour comprendre leurs influences sur la transpiration. Il s'agit donc de pouvoir isoler l'emplacement des principales résistances.

La résistance aux flux du xylème a été beaucoup étudiée en laboratoire, sur des segments de bois, de racines, de tronc, de branches ou de pétioles. Ces mesures sont cependant difficilement transposables et comparables aux mesures in situ sur les arbres entiers. N'ayant que très peu de références avec des mesures in situ permettant de distinguer les différentes résistances des différents compartiments de l'arbre, nous avons tout de même réuni toutes les études sélectionnées, sans distinction de techniques.

A) Résistance du sol à la base des branches (racines+tronc)

Selon Aranda et al. (2005), chez *Fagus sylvatica*, la résistance hydraulique spécifique (rapportée à la surface foliaire) entre le sol et le tronc a une contribution majeure dans les variations de la résistance de la plante. Ils n'ont cependant pas pu distinguer les rôles des racines et du tronc. De même, selon

Magnani et Borghetti (1995), la résistance au flux du sol à la base des branches représente 1/2 à 2/3 de la résistance totale. Cependant, la résistance du tronc plus les branches ne représenterait que 11 % de la résistance totale pour *Pinus taeda* (Domec et al. 2009).

B) Résistance des racines

Des études ont montré que l'interface sol-racine représentait la principale résistance hydraulique (Running, 1980 ; Barataud et al. 1995 ; Bréda et al. 1995 ; Kolb et Sperry, 1999) en accord avec plusieurs études attribuant un rôle majeur aux racines quand le sol se dessèche (Steudle 2000 ; Tuzet et al. 2003). Tsuda et Tyree (1997) ont trouvé que les racines contribuaient à 66 % de la résistance totale pour *Acer saccharinum*. Roberts (1977) et Running (1980) et Moreshet et al. (1990) ont estimé que la résistance du système racinaire et celle de la partie hors sol de l'arbre étaient du même ordre de grandeur. Les racines contribuent pour 40 % en moyenne (de 27 à 52) pour de petits plants d'angiospermes et conifères en forêt tropicale (Becker et al. 1999). Cependant, Hellkvist (1974) a obtenu pour l'épicéa de Sitka une résistance racinaire de 20 % de la résistance totale.

C) Comparaison des résistances des racines et foliaires

Les deux composantes racines et feuilles peuvent représenter plus de 70 % de la résistance hydraulique totale de l'arbre (Cruiziat, Cochard et Ameglio 2002 ; Sack et al. 2003 ; Sack et Holbrook 2006). Domec et al. 2009 ont montré sur *Pinus taeda*, que la diminution saisonnière de la résistance totale est fortement influencée par les variations de la résistance hydraulique des racines et de celle des feuilles. Les feuilles jouent un rôle au début de la saison : elles représentent la majeure partie de la résistance pour la partie hors-sol (35 % de la résistance totale, et 75 % de la résistance de l'arbre au-dessus du sol). Plus tard dans la saison, alors que le sol se déssèche, l'augmentation de la résistance hydraulique de l'arbre est principalement dominée par celle des racines (de 61 à 46 % de la résistance totale).
Lu (1996) a observé une augmentation de la résistance totale attribuée à une augmentation de la résistance des racines et du tronc, tandis que les résistances des branches et feuilles restaient stables.

D) Résistances foliaires

Si la résistance des stomates à la diffusion de la vapeur d'eau en dehors de la feuille est généralement très supérieure à la résistance au mouvement de l'eau sous forme liquide à travers la plante (Cowan 1972), cette dernière contraint fortement les échanges gazeux de la plante par son influence sur l'efficacité du transfert de l'eau du sol vers les feuilles. La résistance des stomates et de la couche limite des feuilles détermine la transpiration pour un climat donné, tandis que la résistance à la phase liquide déterminera le potentiel foliaire pour cette valeur de transpiration (Cowan 1972 ; Sack et al.

2003). La résistance foliaire est très variable, et serait en moyenne plus élevée pour les conifères (Becker et al. 1999 ; Tyree et al. 1999 ; Brodribb et Holbrook, 2005 ; Sack et Holbrook, 2006), et plus faible pour les angiospermes des milieux tempérés et tropicaux (Becker et al. 1999 ; Tyree et al. 1999 ; Brodribb et Holbrook, 2005 ; Sack et al. 2003, 2005 ; Sack et Holbrook 2006).

Les feuilles peuvent représenter jusqu'à plus de la moitié de la résistance totale de la plante (Helkvist 1974 ; Granier et Claustres 1989 ; Tyree et al. 1993 a ; Yang et Tyree 1994 ; Cruiziat et al. 2002), et jusqu'à 90 % pour *Quercus* (Tyree et al. 1993b). Sack et al. (2003) ont cependant montré qu'elles contribuaient en moyenne à 30 % sur 34 espèces d'herbacées à forestières. Elles ne représenteraient que 25 % en moyenne (18-40) pour de petits plants d'angiospermes et conifères en forêt tropicale selon Becker et al. (1999).

Elles contribueraient de 30 à 50 % à R_{tot} pour *Fagus sylvatica* (Magnani et Borghetti 1995).

Enfin, Aranda et al. (2005) a trouvé pour *Fagus sylvatica* que la plus faible des résistances se trouvait dans le système des branches.

IV.4.c Prise en compte des capacitances hydrauliques

Comme vu précédemment, les réservoirs, et donc la capacitance, jouent un rôle important dans la régulation des flux hydriques et l'atténuation du stress hydrique, notamment dans le ralentissement des changements de potentiel dans le xylème (Cowan 1972 ; Phillips et al. 1997, 2004 ; Goldstein et al. 1998 ; Meinzer et al. 2004, 2009 ; Scholz et al. 2007 ; Hölttä et al. 2009). À travers leur impact sur les fluctuations de la tension dans le xylème, les capacitances peuvent permettre d'éviter l'embolie des vaisseaux causée par des pics de potentiel hydrique. Au-delà de son influence sur la dynamique des flux et potentiels, le stockage d'eau peut aussi affecter la régulation stomatique Il est donc important d'en tenir compte dans la construction d'un modèle de flux hydriques d'un peuplement forestier.

L'intégration d'une ou plusieurs capacitances permet donc d'améliorer les modèles résistifs (Landsberg, 1976 ; Powel et Thorpe, 1977 ; Hinckley et al. 1978 ; Jones et al. 1978 ; Waring et Running, 1978 ; Running, 1980 ; Wronski et al. 1985 ; Edwards et al. 1986 ; Hunt et Nobel, 1987 ; Tyree, 1988 ; Lhomme et al. 2001 ; Zweifel et al. 2001).

La valeur de la capacitance d'un organe est difficile à mesurer directement, elle peut être estimée grâce aux techniques d'évaluation de la participation des réservoirs citées ci-dessus (variations de circonférences, différence de flux, mesures de l'humidité).

Tout comme la quantité d'eau stockée dans les réservoirs, ou encore les résistances hydrauliques, les capacitances des différents organes varient beaucoup entre les espèces (Tableau I.1, I.2 et I.3). La taille de l'arbre est souvent le paramètre majeur déterminant la capacité de stockage d'eau : cette dernière augmente exponentiellement avec la hauteur de l'arbre (Nobel et Jordan, 1983 ; Goldstein et al. 1998) : nous avons obtenu une relation positive entre la capacitance (absolue, en $m^3.Mpa^{-1}$) du

tronc et le dbh (figure I.7). Les capacitances sont d'ailleurs parfois présentées rapportées au volume de tissu considéré, ou à la surface foliaire.

La capacitance du tronc C_t la plus élevée rapportée dans la littérature (Tableau I.1) est celle d'*Anacardium excelsum* 131.4 10^{-3} $m^3.MPa^{-1}$ (dbh = 98 cm ; Meinzer et al. 2004), la plus faible celle de *Fagus sylvatica* 63.9 10^{-9} $m^3.MPa^{-1}$ (dbh = 1.65 cm ; Steppe et al. 2008).

Rares sont les études permettant de comparer les capacitances des feuilles C_f et du tronc C_t, selon les études la capacitance foliaire a été observée comme étant plus élevée que celle du tronc (Steppe et al. 2008 ; Schulze et al. 1985) ou plus faible (Landsberg, 1976 ; Running, 1980 ; Zweifel et al. 2007).

Les quelques études concernant le hêtre évaluant les résistances hydrauliques sur des arbres adultes n'ont pas permis de distinguer tous les organes (Magnani et Borghetti 1995 ; Aranda et al. 2005) et n'ont pas couplé leur étude avec l'évaluation des réservoirs d'eau. De plus, ces deux études ont été réalisées respectivement dans la péninsule ibérique et en Italie. Bien que la taille des arbres étudiés soit similaire à celle de notre peuplement, les conditions géographiques ont pu fortement influencer les caractéristiques hydrauliques des arbres. Par ailleurs, les seules études couplant résistance hydraulique totale et capacitance ont été réalisées sur de jeunes plants en pot (Steppe et al. 2004). Afin de compléter nos connaissances concernant le fonctionnement hydraulique du hêtre, il était nécessaire d'obtenir un jeu de paramètres hydrauliques, sur des arbres adultes et propre au site. L'architecture que nous avons choisie est détaillée plus loin (Chapitre II), et les résultats que nous avons obtenus au Chapitre IV.

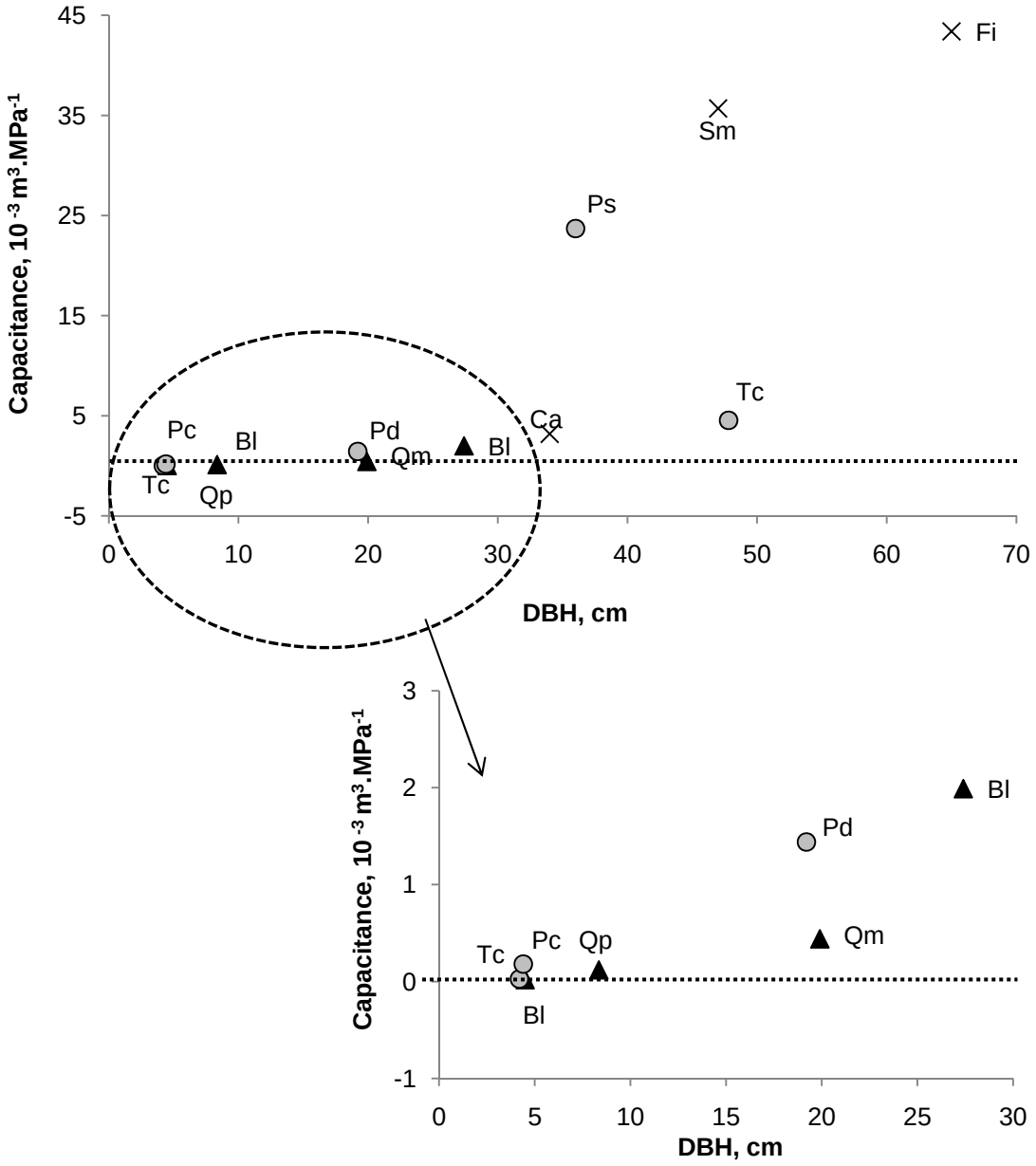


Figure I.7. *Relation entre la capacitance du tronc de l'arbre et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH) pour différentes espèces (voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs).*

V Modélisation des flux d'un peuplement forestier

L'estimation à court et long terme des flux d'eau et carbone entre les forêts, l'atmosphère et le sol est importante pour évaluer le rôle des surfaces boisées dans le cycle global du carbone et de l'eau. La prédiction des variations des bilans de carbone et d'eau des forêts par des modèles sont nécessaires pour répondre aux questions telles que les impacts des changements climatiques sur la production, la survie et l'utilisation de l'eau par les forêts (Gordon et Famiglietti 2004 ; Reichstein et al. 2007 ; Granier et al. 2007).

Depuis les débuts des travaux de modélisation, plusieurs types de modèles appliqués aux forêts sont apparus. Les modèles diffèrent, entre autre, selon leurs objectifs, l'échelle temporelle visée (de la demi heure au siècle), l'échelle spatiale (de l'arbre au peuplement), la modélisation du sol, de l'atmosphère et des échanges avec l'arbre ou encore la représentation de l'arbre d'un point de vue hydraulique (absente à très détaillée).

V.1 Les modèles à l'échelle du peuplement

Les PBM (process-based models) simulent précisément le fonctionnement de la canopée de la seconde à l'échelle de la journée (Caldwell et al. 1986 ; Leuning, 1995 ; Williams et al. 1996 ; Wang et Leuning, 1998). Plusieurs PBM fonctionnant à l'échelle du peuplement ont été construits pour simuler la photosynthèse de la canopée, la respiration du sol, le bilan énergétique et hydrique (Running et Gower, 1991 ; FORGRO : Kramer et Mohren, 1996 ; Kramer et al. 2002 ; Rasse et al. 2001 ; CANOAK, qui quantifie comment les variations d'environnement, la structure et le fonctionnement physiologique de la canopée affectent les échanges d'eau et de CO_2 d'une forêt à l'échelle de l'année : Baldocchi et al. 2002 ; MAESTRO utilisé pour calculer la transpiration de l'arbre à partir de mesures à l'échelle de la feuille : Medlyn, 2004 ; CASTANEA, centré sur la simulation des flux de carbone: Dufrêne et al. 2005 et Davi et al. 2006). Parmi eux, les modèles de continuum sol-plante-atmosphère (SPAC) sont axés sur l'étude les échanges d'énergie et d'eau au-dessus d'une surface de végétation (McMurtrie et al. 1992 ; Olioso et al. 1996 ; Williams et al. 1996 ; Wang et Leuning, 1998 ; Baldocchi et Wilson, 2001 ; Kumagai, 2001).

V.2 Représentation du peuplement

Le couvert peut être schématisé par un ensemble d'arbres, ou comme une seule entité : le feuillage, le tronc et les racines sont alors caractérisés comme ceux d'un arbre moyen du peuplement. Si le peuplement est hétérogène, et/ou lorsque l'étude nécessite de distinguer les arbres les uns par rapport aux autres (compétition entre espèces, par exemple, Simioni et al. 2000), les arbres peuvent être caractérisés individuellement (Wang et Jarvis, 1990 ; Bugmann, 1996). Cette représentation n'est pas nécessaire lorsque le peuplement est assez homogène.

Selon les objectifs du modèle, l'arbre peut être représenté très basiquement comme une seule couche (Peng et al. 2002 ; Running et Coughlan, 1998). Les trois types principaux d'organes (tronc, feuilles, racines) peuvent être distingués, amenant à des modèles multicouches (Baldocchi et Wilson, 2001 ; Mohren 1997 ; Dufrêne et al. 2005 ; Aber et Federer, 1992). Les racines et le feuillage peuvent être schématisés par une ou plusieurs couches (mono à multicouche, De Pury et Farquhar 1997). La représentation du système racinaire va dépendre aussi de celle du sol et de la précision avec laquelle est faite le bilan hydrique. Le désir et besoin de complexification de la représentation du peuplement a même mené à des constructions en 3D (Wang et Jarvis, 1990 ; Sinoquet et al. 2001).

V.3 Modélisation de la régulation stomatique et de la photosynthèse

Le modèle de photosynthèse basé sur la physiologie de la feuille par Farquhar et al. (1980), lié à un modèle de conductance stomatique (Jarvis 1976 ; Ball et al. 1987 ; Collatz et al. 1991), propose une base théorique pour intégrer spatialement les flux de la feuille à la canopée. En effet, la dépendance de conductance stomatique aux facteurs environnementaux a été tout d'abord décrite par des modèles semi-empiriques, comme l'approche de Jarvis (1976) qui relie la conductance à la température de la feuille, au rayonnement et aux potentiels hydriques dans le sol et la feuille. Ball et al. (1987) ont développé des relations entre la conductance stomatique, l'assimilation du CO2 et l'humidité de l'air en conditions d'eau du sol non limitante. Leuning (1995) a proposé une variante de cette relation en utilisant le déficit hydrique de l'air (VPD) à la place de l'humidité relative de l'air. Wang et Leuning (1998) ont à leur tour modifié le modèle de Leuning afin de prendre en compte des changements de contenu en eau du sol, mais leur fonction ne permettait pas de décrire la réponse des stomates pendant la journée à la demande climatique couplée à l'apport d'eau aux feuilles provenant du sol. Ces modèles se sont concentrés sur les processus à l'échelle de la feuille. Cependant, pour pouvoir prendre en compte tous les différents facteurs environnementaux et physiologiques contrôlant la conductance stomatique, les modèles de photosynthèse, respiration, bilan d'énergie foliaire et transport de l'eau du sol vers les feuilles doivent être intégrés aux modèles de stomates.

- Modèle SPAC

Les modèles SPAC diffèrent, entre autre, dans la représentation du système hydraulique de l'arbre, ou encore dans le type de contrôle des stomates sur les flux d'eau et de CO2. Certains mettent l'accent sur la physiologie de la plante (e.g. Leuning 1995) quand d'autres ont axé le modèle sur l'équilibre entre le sol, la plante et les processus atmosphériques affectant les flux (e.g. McMurtrie et al. 1992 ; Tardieu et Davies 1993 ; Williams et al. 1996 ; Dewar 2002). La plupart de ces modèles sont satisfaisants quand l'humidité du sol est optimale, ou du moins constante, mais peu prédisent correctement l'évolution de la conductance stomatique et des flux quand le contenu en eau du sol devient limitant (e.g. Calvet et al. 1998 ; Grant et al. 1999).

Nous pouvons supposer que les modèles ne pouvant traduire ce dynamisme (Leuning 1995 ; Grant et al. 1999) ne représentent pas correctement le couplage entre la conductance stomatique et le transport d'eau des racines vers les feuilles.

- Modèle développé par Tuzet et al. (2003, 2007)

Tuzet et al. (2003, 2007) ont développé un modèle de continuum SPAC combinant la modélisation du transfert des flux hydrique et d'énergie à celle de la photosynthèse et de la régulation stomatique. Utilisé pour des cultures jusque là, une partie de notre travail fut de le tester pour un peuplement forestier. Une description plus détaillée du modèle et de son adaptation au fonctionnement d'une hêtraie est faite dans le Chapitre II, les résultats étant synthétisés dans le Chapitre V.

Tableau I.1. *Synthèse des valeurs de quantité d'eau prélevée dans les réservoirs du tronc, de la contribution de cette quantité d'eau à la transpiration, des résistances (MPa.h.m^{-3}) et capacitances (m^3.MPa^{-1}) pour plusieurs espèces. La cinquième colonne renseigne l'organe (plante entière, tronc, tronc+couronne, couronne, racines) concerné par la résistance. Si rien n'est précisé, la capacitance est celle du tronc. Sinon, l'organe concerné est précisé dans la cinquième colonne suivi de l'indice C (Tronc, feuille, ou tissu élastique du tronc TET). La hauteur, le diamètre du tronc et la surface foliaire sont indiqués lorsque les données étaient disponibles.*

Espèces	Hauteur (m)	Dbh (cm)	Surface foliaire (m^2)	Organe considéré pour la résistance	Quantité d'eau prélevée dans les réservoirs tronc (l.jour^{-1})	Contribution à la transpiration (%)	Résistance (MPa.h.m^{-3})	Capacitance du tronc, sauf exception spécifiée (m^3.MPa^{-1})	Source
Acer campestre	6.3	-	4.55	Plante entière	-	-	350.2 *10^3	-	Kuppers 1984
Acer rubrum	-	4.3-8.6	-	Plante entière	-	-	11.0-10.3 *10^3	-	Sevanto et al. 2008
Acer rubrum	20	17.81	104.5	Tronc + couronne	-	-	0.06 *10^3	-	Yang et Tyree 1994
Acer saccharum	20	16.65	88.7	Tronc + couronne	-	-	0.08 *10^3	-	Yang et Tyree 1994
Alnus glutinosa	-	4.6-5.5	-	Plante entière	-	-	20.0 – 31.0 *10^3	-	Sevanto et al. 2008
Anacardium excelsum	38	98	-	Plante entière	65-100	10	0.004 *10^3	131.4*10^{-3}	Meinzer et al. 2004
Betula lenta	-	22.8-27.4	-	Plante entière	-	-	0.96- 1.5 *10^3	-	Sevanto et al. 2008
Betula lenta	-	27.4-4.5	-	Plante entière	-	-	0.096 – 7 *10^3	0.019 - 1.99 *10^{-3}	Daley et al. 2008
Carya illinoensis	4	8	43	Plante entière	4	3	-	-	Steinberg et al. 1990
Cordia alliodora	26	34	-	Plante entière	1-8	10	0.16*10^3	3.2 *10^{-3}	Meinzer et al. 2004
Fagus sylvatica	19 max	-	-	Plante entière	-	-	0.5-1.7 *10^3	-	Magnani et Borghetti 1995
Fagus sylvatica	-	-	-	TET $_{(C)}$	22 *10^{-3}	5	-	-	Steppe et al. 2004
Fagus sylvatica	1.5	1.65	-	Plante entière	-	-	50.8 -51.4 10^3	-	Steppe et al. 2008 [1]
			-	TET $_{(C)}$	-	-	-	0.06-1.1 *10^{-6}	
			-	Couronne $_{(C)}$	-	-	-	0.8-1.4 *10^{-6}	
Fagus sylvatica	-	27	-	Plante entière	-	-	1.1 - 1.6 *10^3	-	Sevanto et al. 2008
Ficus insipida	28	65	-	Plante entière	19-39	10	0.013*10^3	43.4*10^{-3}	Meinzer et al. 2004
Hilaria rigida	-	-	-	Plante entière	-	-	0.9 *10^3	0.0025 *10^{-3}	Hunt et Nobel 1987
Malus pumila	1	6	0.53	Tronc + couronne	-	-	11 *10^3	-	Landsberg et al. 1976 [2]
				Plante entière	-	-	30.9 *10^3	-	
				Tronc $_{(C)}$	-	-	-	0.35 *10^{-3}	
				Feuille $_{(C)}$	-	-	-	0.019*10^{-3}	
Nothofagus fusca	36	-	-	Tronc	5-10	4-8	-	-	Köstner et al. 1992
	11.38	10	37.2	Tronc $_{(C)}$	-	-	0.66 *10^3	-	

Picea abies	-	-	-	Couronne (C)	-	-	0.6 *10^3	-	Granier et al. Claustres 1989
Picea abies	1.12 – 1.18	2.69 – 2.92	-	TET (C)	3.5-4.3*10^{-3}	0-19	-	-	Zweifel et al. 2001
			-	Couronne (C)	21.7-37.8*10^{-3}	-	-	-	
			-	Plante entière	-	10 - 65	300 –340 *10^3	-	
Picea abies	13 - 28	5 - 16.2		TET (C)	0.5 – 5.1 *10^{-3}	5	-	-	Zweifel et Hasler. 2001
Pinus banksiana	15.3	34.54	57.75	Tronc + couronne	-	-	0.16 *10^3	-	Pothier et al. 1989
Pinus contorta	-	-	-	Tronc (C)	-	-	-	1-3 *10^{-3}	Edwards et Jarvis, 1982
Pinus contorta	4.5	4.4	2.32	Plante entière			4.8 *10^3	-	Running 1980 a
				Tronc (C)	-	-	-	0.180*10^{-3}	
				Feuille (C)	-	-	-	0.010*10^{-3}	
Pinus densiflora	16	19.2	-	Tronc	-	-	0.5 – 1.4 *10^3	1.44*10^{-3}	Kobayashi et Takana 2001
Pinus pinaster	26	35	-	Tronc (C)	-	12-25	-	-	Loustau et al. 1996
Pinus ponderosa	10 - 33	23 - 76	-	Plante entière	-	-	0.11 – 0.28 *10^3	-	Yoder et al. 1994
Pinus ponderosa	-	-	-	Tronc (C)	-	-	-	47 *10^{-3}	Domec et Gartner 2003
Pinus ponderosa	12 - 36	27 - 75	-	Tronc (C)	-	9-23	-	-	Phillips et al. 2003
Pinus radiata	-	-	-	Tronc (C)	-	-	-	1.5 – 2.1 *10^{-3}	Wronski et al. 1985
Picea sitchensis	11	11.3	25.5	Tronc + couronne	-	-	1.4 *10^3	-	Hellkvist et al. 1974
				Plante entière	-	-	1.6 *10^3	-	
Picea sitchensis	-	-	-	Tronc (C)	-	-	-	80-500 *10^{-3}	Edwards et Jarvis, 1982
Pinus sylvestris	-	-	-	Tronc (C)	-	-	-	500 *10^{-3}	Waring et al.1979
Pinus sylvestris	15	-	-	Tronc	20-30	30-50	-	-	Waring et al. 1979
Pinus sylvestris	24	41	84.27	Tronc + couronne	-	-	0.05 *10^3	-	Mencuccini et Grace 1996
				Plante entière	-	-	0.06 *10^3	-	
Pinus sylvestris	3.5 - 5	11.9 – 23.2	-	TET (C)	160 – 315 *10^{-3}	-	-	0.19 *10^{-3}	Zweifel et al. 2007
			-	Couronne (C)	350-441*10^{-3}	-	-	0.16 *10^{-3}	
			-	Plante entière	-	-	0.6 *10^3	-	
Pinus sylvestris	15.2 – 23.1	23.7 - 36	41.9 – 90.5	Plante entière	6-16	1- 44	0.23 – 0.5 *10^3	23.7 – 69 *10^{-3}	Verbeeck et al. 2007
Pinus sylvestris	-	-	-	Plante entière	-	-	6.6 *10^8	-	Hellkvist et al.1974
Pseudotsuga meziensii	55	50	256.86	Plante entière	-	50	0.06 *10^3	-	Waring et Running 1978
Pseudotsuga meziensii	14.2	16.12	45.5	Plante entière	-	-	0.1*10^3	-	Borghetti et Vendramin 1987
Pseudotsuga menziensii	15	18	-	Tronc (C)	-	7	-	-	Phillips et al. 2003
Pseudotsuga menziensii	57- 60	130-157	-	Tronc (C)	-	20-25	-	-	Phillips et al. 2003
Pseudotsuga	57	129	-	Tronc (C)	40-70	20-31	-	-	Cermak et al. 2007

meziensii.	-	-	-	TET (C)	6	-	-	-	
Quercus alba	10 - 25	23 - 55	-	Tronc (C)	-	1.5-4.4	-	-	Phillips et al. 2003
Quercus Ilex	6	11	-	Plante entière	-	-	0.7-1.8 $*10^3$	-	Tognetti et al. 1998
Quercus mongolica	16	19.9	-	Tronc (C)	-	-	-	$0.44*10^{-3}$	Kobayashi et Tanaka 2001
Quercus pubescens	3.5 - 4	7.2 – 9.5	-	TET (C)	140-307$*10^{-3}$	-	1.2 $*10^3$	0.12 $*10^{-3}$	Zweifel et al. 2007
	-	-	-	Couronne	369-491$*10^{-3}$	-	-	0.09 $*10^{-3}$	
Quercus pubescens	6	11	-	Plante entière	-	-	3.5 -6.7 $*10^3$	-	Tognetti et al. 1998
Quercus robur	33	-	-	Tronc	10-31	15-22	-	-	Cermak et al. 1982
Quercus robur	1.5	1.45	-	Tronc (C)	-	-	-	$0.7 -2.5*10^{-3}$	Steppe et al. 2008 [1]
	-	-	-	Couronne (C)	-	-	-	$2.0-3.3*10^{-3}$	
	-	-	-	Plante entière	-	-	27.8 – 30.2 $*10^3$	-	
Schefflera morototoni	22	47	-	Plante entière	7-18	10	0.014 $*10^3$	$35.7*10^{-3}$	Meinzer et al. 2004
Schefflera morototoni	-	-	-	Tronc	0.9	2.5	-	-	Tyree et al. 1991
Tilia vulgaris	-	4.8-5.4	-	Plante entière	-	-	92.5-70 $*10^3$	-	Sevanto et al. 2008
Tsuga canadensis	-	4.2 – 47.8	-	Plante entière	-	-	0.09-5.7 $*10^3$	4.55 - 0.027 $*10^{-3}$	Daley et al. 2008

[1] Variations entre début mai et fin août
[2] (exp1, 12-14h)

Tableau I.2. *Synthèse des valeurs de quantité d'eau prélevée dans les réservoirs du tronc, de la contribution de cette quantité d'eau à la transpiration, des résistances rapportées à une surface foliaire (MPa.h.m^2.m^{-3}) et capacitances rapportées à une* ***surface foliaire*** *(MPa.h.m^2.m^{-3}) pour plusieurs espèces. La cinquième colonne renseigne l'organe (plante entière, tronc, tronc+couronne, couronne, racines) concerné par la résistance. Si rien n'est précisé, la capacitance est celle du tronc. Sinon, l'organe concerné est précisé dans la cinquième colonne suivi de l'indice C (Tronc, feuille, ou tissu élastique du tronc TET). La hauteur, le diamètre du tronc et la surface foliaire sont indiqués lorsque les données étaient disponibles.*

Espèces	Hauteur m	Dbh cm	Leaf area m^2	Organe considéré	Quantité d'eau prélevée dans les réservoirs (l.jour^{-1})	Contribution à la transpiration (%)	Résistance (MPa.h.m^2.m^{-3}) *10^3	Capacitance m^3.m^{-2}.Mpa^{-1} sauf exceptions spécifiées	Source
Abies Alba	-	-	-	Plante entière	-	-	10.3 – 34.0	-	Lu 1992
Acer monspessulanum	-	-	-	Plante entière	-	-	25.77 – 154.32	-	Martinez et al. 2002 [1]
Acer rubrum	20	17.81	104.5	Feuille	-	-	3.47	-	Yang et Tyree 1994
Acer rubrum	20	17.81	104.5	Plante entière	-	-	2.78 – 8.33	-	Yang et Tyree 1994
Acer rubrum	-	-	-	Feuille $_{(C)}$	-	-	-	7.5 -12.5*10^{-6}	Sack et al. 2003
Acer saccharinum	0.2 – 1.2	0.2–1.4	-	Racine	-	-	5.72	-	Tsuda et Tyree 1997
			-	Tronc	-	-	1.789	-	
			-	Feuille+petiol	-	-	1.042	-	
				Plante entière	-	-	8.583	-	
Acer saccharum	-	-	-	Feuille $_{(C)}$	-	-	-	11 *10^{-6}	Sack et al. 2003
Acer saccharum	20	16.65	88.7	Feuille	-	-	6.69	-	Yang et Tyree 1994
				Plante entière	-	-	36.11 – 83.33	-	
Actinodaphne borneensis	0.4 – 1.3	-	-	Racine	-	-	2.36	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	3.30	-	
		-	-	Plante entière	-	-	6.30	-	
		-	-	Feuille	-	-	1.39	-	
Aegiphila lhotzkiana	-	-	-	Feuille $_{(C)}$	-	-	-	30.30 *10^{-6}	Hao et al. 2008
Agathis borneensis	0.3 – 1.2	-	-	Racine	-	-	1.86	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	2.14	-	
		-	-	Plante entière	-	-	4.28	-	
Agrostistachys longifolia	0.4 – 2.6	-	-	Racine	-	-	1.97	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	2.83	-	
		-	-	Plante entière	-	-	4.94	-	
		-	-	Feuille	-	-	0.92	-	
Anacardium excelsum	35	102	-	Tronc	54	14	-	-	Goldstein et al. 1998
	-	-	-	Plante entière	-	-	64.35	-	
Arbutus unedo	-	-	-	Plante entière	-	-	15.43 – 154.32	-	Martinez et al. 2002 [1]
Araucaria hunsteinii	0.3 – 0.8	-	-	Racine	-	-	1.55	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	1.86	-	
		-	-	Plante entière	-	-	4.47	-	
Betula alba	15	-	-	Plante entière	-	-	1.25	-	Cermak et al. 1980
Betula papyrifera	-	-	-	Feuille $_{(C)}$	-	-	-	15 – 24 *10^{-6}	Sack et al. 2003

Blepharocalyx salicifolius	3.6	8.5	-	Plante entière	-	18	18.83	-	Scholz et al. 2008
Caryocar brasiliense	3.9	13.5	-	Plante entière	-	22	24.69	-	Scholz et al. 2008
Caryocar brasiliense	3.9	13.5	-	Tronc, parenchyme et aubier	-	14.60	-	P 38 – A 40 $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Scholz et al. 2007
Cecropia longipes	18	20	-	Plante entière	4	9	10.8	-	Goldstein et al. 1998
Chassalia chartacea	0.5 – 1.9	-	-	Racine	-	-	3.39	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	4.86	-	
		-	-	Total	-	-	8.67	-	
		-	-	Feuille	-	-	1.74	-	
Chromolaena odorata	0.6 – 1.0	-	-	Racine	-	-	1.05	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	1.75	-	
		-	-	Total	-	-	2.78	-	
		-	-	Feuille	-	-	1.11	-	
Cistus albidus	-	-	-	Plante entière	-	-	12.80 – 38.58	-	Martinez et al. 2002 [1]
Cistus laurifolius	-	-	-	Plante entière	-	-	4.47 – 17.13	-	Martinez et al. 2002 [1]
Cordia alliodora	26	34	-	Feuille	1-8	10	47.84 – 67.90	$3.2*10^{-3}$ m^3 .MPa^{-1}	Meinzer et al. 2004
Eugenia bankensis	0.3 – 1.3	-	-	Racine	-	-	2.28	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	6.30	-	
		-	-	Plante entière	-	-	9.55	-	
Fagus sylvatica	14.7 - 16	10.4 - 16.8	-	Plante entière	-	-	6.39 – 10.55	-	Aranda et al. 2005 [2]
			-	Pétiole+feuil	-	-	1.67 - 3.19	-	
			-	Branches	-	-	1.583 – 0.833	-	
			-	Sol+rac+tronc	-	-	2.64 – 6.03	-	
Ficus insipida	30	54	-	Plante entière	25	15	5.25	-	Goldstein et al. 1998
Hedera helix	-	-	-	Feuille (C)	-	-	-	$11 *10^{-6}$	Sack et al. 2003
Heritiera albiflora	0.6 – 1.9	-	-	Racine	-	-	4.28	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	6.02	-	
		-	-	Total	-	-	10.69	-	
		-	-	Feuille	-	-	1.85	-	
Hymenaea stignocarpa	-	-	-	Feuille (C)	-	-	-	$3.78 *10^{-6}$	Hao et al. 2008
Kielmeyera coriaceae	3.1	5.7	-	Plante entière	-	31	7.25	-	Scholz et al. 2008
Kielmeyera coriaceae	3.1	5.7	-	Tronc, parenchyme et aubier	-	31	-	P 26 – A 105 $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Scholz et al. 2007
Ilex aquifolium	-	-	-	Plante entière	-	-	10.96 – 17.13	-	Martinez et al. 2002 [1]
Juniperus oxycedrus	-	-	-	Plante entière	-	-	19.29 – 77.16	-	Martinez et al. 2002 [1]
Larix decidua	20	26.2	-	Couronne (C)	16.2	-	-	$47*10^{-8}$ $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Schulze et al. 1985
Larix decidua	20	26.2	-	Tronc (C)	1.6	-	-	$0.04 *10^{-8}$ $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Schulze et al. 1985
Larix decidua	20	26.2	-	Plante entière	-	4	34.26	-	Schulze et al. 1985
		-	-	Racine	-	-	0.64	-	

Macaranga triloba	0. 3 - 1.2	-	-	Trc+cour	-	-	0.61	-	Becker et al. 1999
		-	-	Plante entière	-	-	1.25	-	
		-	-	Feuille	-	-	0.31	-	
Malus pumila	2.5	-	-	Plante entière	-	-	8.94	-	Landsberg et al. 1975
Malus pumila	1	6	0.53	Feuille (C)	-	-	-	$0.019*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$	Landsberg et al. 1976 [3]
				Tronc (C)	-	-	-	$0.35*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$	
				Plante entière	-	-	4.63 - 21.60	-	
Melastoma malabathricum	0.3 - 1.2	-	-	Racine	-	-	1.14	-	Becker et al. 1999
		-	-	Trc+cour	-	-	1.03	-	
		-	-	Plante entière	-	-	2.22	-	
		-	-	Feuille	-	-	0.50	-	
Miconia pohliana		-	-	Feuille (C)	-			$6.51*10^{-6}$	Hao et al. 2008
Myrsine guianensis		-	-	Feuille (C)	-	-	-	$8.82*10^{-6}$	Hao et al. 2008
Picea abies	11.38	10	37.2	Plante entière	-	-	50.92	-	Granier et Claustres 1989
Picea abies	25	28	-	Plante entière	8.7	14	42.74	63 $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Schulze et al 1985
Picea abies	-	-	-	Plante entière	-	-	5.1 – 69.4		Lu 1992
Pinus contorta	4.50	4.40	2.32	Tronc (C)	-	-	-	$0.180*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$	Running 1980
				Feuille (C)	-	-	-	$0.010*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$	
				Plante entière	-	-	27.8 - 257.7	-	
Pinus resinosa	-	-	-	Plante entière	-	-	16.67	-	Waggoner et Turner 1971
Pinus pinaster	12	-	-	Plante entière	-	-	12.61	-	Loustau et al. 1990
Pinus pinaster	24	-	-	Plante entière	-	-	15.28	-	Loustau et al. 1996
Picea sitchensis	11	11.30	25.50	Plante entière	-	-	58.6	-	Hellkvist et al. 1974
Pinus sylvestris	1.6 -24.2 (24)	6.8-32.2 (41 ?)	84.27	Tronc+cour	-	-	1.528 – 5.555	-	Mencuccini et Grace 1996
Pinus sylvestris	-	-	-	Plante entière	-	-	5.09 - 30.86	-	Lu 1992
Pinus sylvestris	15	-	-	Plante entière	-	-	4.17 – 8.05	-	Whitehead et al. 1984
Pinus sylvestris	16	-	-	Plante entière	-	-	6.11	-	Roberts 1977
Pinus taeda	14.1	-	-	Plante entière	-	-	18.83 – 25.77	-	Domec et al. 2009
		-	-	Feuille	-	-	5.55 – 8.49	-	
		-	-	Racine	-	-	10.96 – 15.43	-	
Quercus alba	-	-	-	Plante entière	-	-	10.03	-	Hinkcley et Bruckerhoff 1975
Quercus petraea	14.9 - 15.6	11.9-15.8	-	Plante entière	-	-	4.72 – 6.94	-	Aranda et al. 2005
			-	Pétiole+feuill	-	-	1.83 – 2.19	-	
			-	Branches	-	-	0.53 – 1.39	-	
			-	Sol+rac+tronc	-	-	2.22 – 3.33	-	
Quercus petraea	15	-	-	Plante entière	-	-	12.61	-	Bréda et al. 1993
Quercus robur		-	-	Plante entière	-	-	10.96	-	Cermak et al. 1980
Quercus rubra	3-7	-	-	Plante entière	-	-	10.28	-	Reich et Hinckley 1989

Quercus rubra	-	-	-	Feuille (C)	-	-	-	11 – 17 *10^{-6}	Sack et al. 2003
Schefflera macrocarpa	4.4	14.3	-	Plante entière	-	25	19.13		Scholz et al. 2008
Schefflera macrocarpa	4.4	14.3	-	Tronc, parenchyme et sapwood	-	11.11	-	P 25 - S 83 $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Scholz et al. 2007
Schefflera morototoni	22	47	-	Feuille	7-18	10	33.95 – 54.01	35.7*10^{-3} $m^3.MPa^{-1}$	Meinzer et al. 2004
Sclerolobium paniculatum	5.5	10.2	-	Plante entière	-	16	35.03		Scholz et al. 2008
Sclerolobium paniculatum	5.5	10.2	-	Tronc, parenchyme et sapwood	-	10.48	-	P 24- S 40 $kg.m^{-3}.Mpa^{-1}$	Scholz et al. 2007
Sorbus torminalis	-	-	-	Plante entière	-	-	30.86 – 22.07		Martinez et al. 2002 [1]
Styrax ferrugineus	-	-	-	Feuille (C)	-	-	-	7.98 *10^{-6}	Hao et al. 2008
Symplocos lanceolata	-	-	-	Feuille (C)	-	-	-	7.48 *10^{-6}	Hao et al. 2008
Vitis labrusca	-	-	-	Feuille (C)	-	-	-	34 *10^{-6}	Sack et al. 2003
Vochysia thyrsoidea	6.3	9.3	-	Plante entière	-	33	11.26	-	Scholz et al. 2008

[1] Augmentation des conditions de sècheresse.
[2] Augmentation de juillet à septembre.
[3] exp1, 12-14h

Tableau I.3. *Synthèse des valeurs de quantité d'eau prélevée dans les réservoirs du tronc, de la contribution de cette quantité d'eau à la transpiration, des résistances rapportées à une* ***surface d'aubier*** *(MPa.h.m^2.m^{-3}) et capacitances rapportées au volume de tissu considéré (MPa.h.m^2.m^{-3}) pour plusieurs espèces. La cinquième colonne renseigne l'organe (plante entière, tronc, tronc+couronne, couronne, racines) concerné par la résistance. Si rien n'est précisé, la capacitance est celle du tronc. Sinon, l'organe concerné est précisé dans la cinquième colonne suivi de l'indice C (Tronc, feuille, ou tissu élastique du tronc TET). La hauteur, le diamètre du tronc et la surface foliaire sont indiqués lorsque les données étaient disponibles.*

Espèces	Hauteur m	Dbh cm	Quantité d'eau prélevée dans les réservoirs (l.jour^{-1})	Contribution du réservoir tronc à la transpiration (sauf exceptions mentionnées) (%)	Résistance de la plante entière (MPa.h.m^2.m^{-3})	Capacitance du tronc (sauf exceptions mentionnées) (kg.m^{-3}.Mpa^{-1})	Source
Abies bommulleriana	-	-	-	-	4.17 – 14.03	-	Granier et al. 1989 [1]
Acer rubrum	-	4.3 - 8.6	-	-	30.86 – 34.72	-	Sevanto et al. 2008
Acer saccharum						20, 68 et 1020	Tyree et Yang 1990
Alnus glutinosa	-	4.6 - 5.5	-	-	39.7 – 46.3	-	Sevanto et al. 2008
Anacardium excelsum	38	98	-	-	2.78	300	Meinzer et al. 2003
Betula lenta	-	22.8- 27.4	-	-	34.7 – 55.55	-	Sevanto et al. 2008
Blepharocalyx salicifolius	3.6	8.5	-	12.54	-	Parenchyme : 24 Aubier: 75	Scholz et al. 2007
Caryocar brasiliense	3.9	13.5	-	14.60	-	P:38 - S:40	Scholz et al. 2007
Cordia alliodora	26	34	-	-	11	83	Meinzer et al. 2003
Fagus sylvatica		27	-	-	17.36- 21.36		Sevanto et al. 2008
Ficus insipida	28	65	-	-	3.89	255	Meinzer et al. 2003
Kielmeyera coriaceae	3.1	5.7	-	31	-	Parenchyme : 26 - Aubier: 105	Scholz et al. 2007
Larix decidua	20	26.2	17.8	4 (Plante entière)	-	47.04 (Plante entière)	Schulze et al 1985
Picea abies	11.38	10	-	-	7.28		Granier et Claustres 1989
Picea abies	25	28	8.7	14 (Plante entière)	-	63 (Plante entière)	Schulze et al 1985
Picea abies	12.6	-	-	-	3.3 - 100	-	Lu et al. 1996
Picea abies	-	-	-	-	5.14 – 25.72	-	Lu 1992 [1]
Picea abies	-	-	-	-	4.98 – 9.64	-	Granier et al. 1989
Pinus pinaster	-	-	-	-	3.86	-	Granier et al. 1989
Pinus pinaster	-	-	-	-	2.78	-	Loustau et Granier 1993
Pseudotsuga menziesii	-	-	-	-	-	48 - 54	Domec et Gartner 2001
Quercus petraea	14.80	11.25	-	-	3.86 – 15.43	-	Bréda et al. 1993
Quercus rubra	-	18.4 - 21.2	-	-	46.3 – 55.55	-	Sevanto et al. 2008
Schefflera macrocarpa	4.4	14.3	-	11.11	-	Parenchyme : 25 - Aubier: 83	Scholz et al. 2007
Schefflera morototoni	22	47	-	-	2.14	416	Meinzer et al. 2003
Sclerolobium paniculatum	5.5	10.2	-	10.48	-	Parenchyme : 24 - Aubier: 40	Scholz et al. 2007

Thuja occidentalis				6		17, 90 et 460	Tyree et Yang 1990
Tsuga canadensis						19, 220 et 400	Tyree et Yang 1990
Vochysia thyrsoidea	6.3	9.3	-	20.47	-	Parenchyme : 24 - Aubier:158	Scholz et al. 2007

[1] augmentation des conditions de sécheresse.

Tableau I.4. *Abréviations utilisées pour les figures I.3, I.4, I.6 et I.7.*

Ac	Acer campestre
Ar	Acer rubrum
As	Acer saccharum
Ab	Actinodaphne borneensis
Ag	Alnus glutinosa
Ae	Anacardium excelsum
Bl	Betula lenta
Bs	Blepharocalyx salicifolius
Ci	Carya illinoensis
Cb	Caryocar brasiliense
Cl	Cecropia longipes
Fs	Fagus sylvatica
Fi	Ficus insipida
Kc	Kielmeyera coriaceae
Ld	Larix decidua
Ls	Luehea seenannii
Mp	Malus pumila
Nf	Nothofagus fusca
Pa	Picea abies
Pp	Pinus pinaster
Ppo	Pinus ponderosa
Psi	Picea sitchensis
Ps	Pinus sylvestris
Pm	Pseudotsuga menziensii
Qa	Quercus alba
Qi	Quercus Ilex
Qr	Quercus robur
Sm	Schefflera macrocarpa
Sp	Sclerolobium paniculatum
Tc	Tsuga canadensis
Vt	Vochysia thyrsoidea

Chapitre II

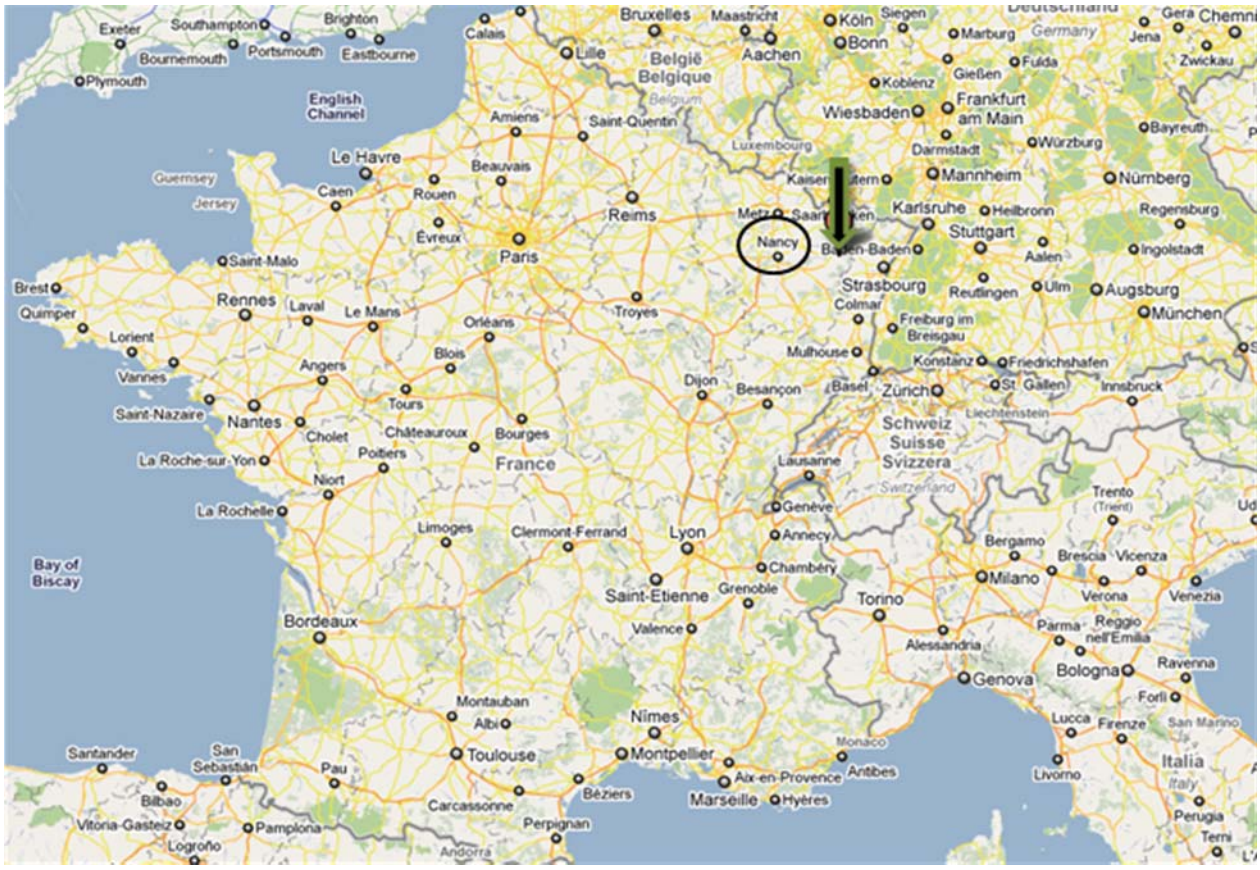
Chapitre II
Matériel et méthode

Nous avons focalisé notre étude sur trois années 2002, 2003 et 2008. Les conditions climatiques de ces années étant un facteur important nous leur avons consacré un chapitre. Puis, nous avons regroupé la présentation des différentes techniques (de mesure et de calcul) communes aux trois années, pour enfin présenter les techniques particulières utilisées uniquement lors de la campagne de mesure de 2008.

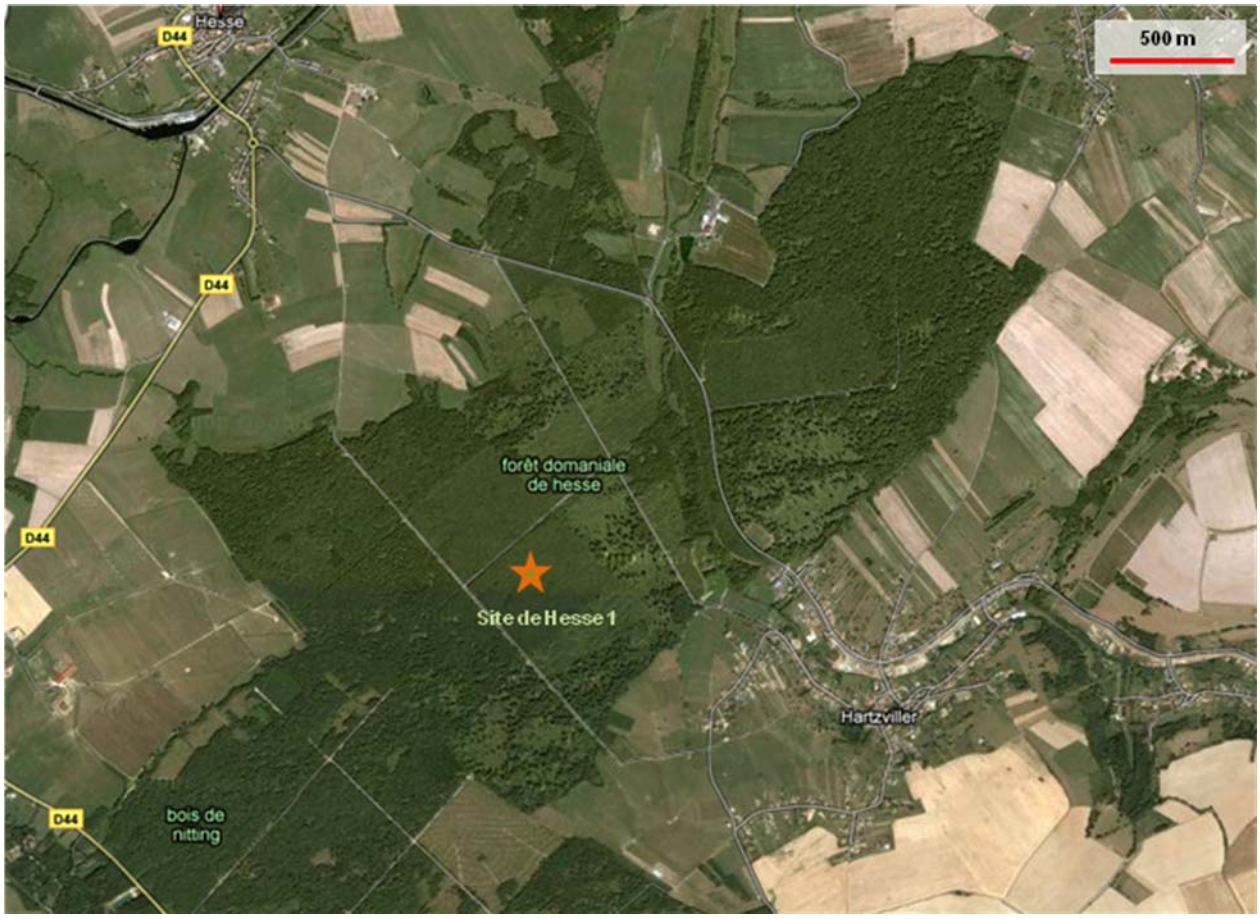
I Caractéristiques des trois années étudiées

I.1 Présentation du site de Hesse

La forêt de Hesse couvre une superficie de 485 ha ; elle est située en Moselle (France, 48°40'N, 7°05'E, altitude 300 m) à l'extrêmité du plateau lorrain, à proximité du massif vosgien (voir Carte II.1 et II.2). Les peuplements sont majoritairement des hêtraies (*Fagus sylvatica* L.), en mélange, les autres espèces étant *Carpinus betulus* L., *Betula pendula* (Roth), *Quercus petraea* (Matt.) et *Larix decidua* (Mill.). Le couvert étant fermé, la végétation sous la hêtraie est très éparse et sa contribution au bilan hydrique a été négligée dans cette étude.



Carte II.1. *Carte de France et localisation de Nancy ainsi que du site d'étude de Hesse.*



Carte II.2. *Carte de la forêt domaniale de Hesse, et localisation du site d'étude de Hesse.*

Deux sites ateliers sont situés au cœur d'un domaine expérimental de 65 ha, dans un peuplement homogène de hêtre. Celui de notre étude est le site de Hesse1 ; il correspond à une surface de 0.6 ha.

Ce perchis de hêtres issu d'une régénération naturelle avait une surface terrière de 21.6 m^2/ha en 2002 ; 25.4 m^2 ha^{-1} en 2003 et 23.4 m2 ha^{-1} en 2008.

Les arbres avaient en moyenne 36 (± 5) ans en 2002, donc 42 (± 5) ans en 2008.

Les hauteurs des arbres n'avaient été mesurées qu'en 1997, 2005 et 2010. Une éclaircie a été réalisée durant l'hiver 2004-2005. Nous avons calculé la hauteur moyenne des arbres dominants pour ces trois années, puis estimé les hauteurs du couvert en 2002, 2003 et 2008 par extrapolation (Tableau II.1).

La densité du peuplement était de 3186 tiges.ha^{-1} en 2002 et 2003 et 2617 tiges.ha^{-1} en 2008 (Tableaux II.2).

Le type de sol est intermédiaire entre un luvisol et un stagnic luvisol (Granier et al. 2000b). Le contenu en argile varie entre 25 à 35 % sur les 100 premiers cm de profondeur, puis atteint 40 % à 1 m de profondeur. La texture du sol est limoneuse à argileuse. La majorité de la biomasse racinaire se situe entre 0 et 40 cm de profondeur, au-dessus de l'horizon enrichi en argile, cependant, la présence de racines fines (diamètre <1 mm) a été observée jusqu'à 150 cm de profondeur (Peiffer 2005).

Tableau II.1. *Hauteur, circonférence et indice foliaire moyens des arbres du site de Hesse, pour les trois années étudiées.*

Classe de circonférence cm	2002	2003	2008
Hauteur moyenne des arbres dominants en m	15.4	15.6	16.3
LAI moyen en $m^2.m^{-2}$	7.7	7.7	8.7
Circonférence moyenne en cm.	26.6	27.5	29.5

Tableau II.2. *Inventaire du nombre d'arbre par tranche de circonférence, pour les trois années étudiées.*

Classe de circonférence cm	Nombre.ha^{-1} 2002	Nombre.ha^{-1} 2003	Nombre.ha^{-1} 2008
<20	1444	1393	1079
20-30	697	680	671
30-40	450	450	204
40-50	399	374	238
50-60	136	196	212
60-70	43	76	153
70-80	17	17	51
80-90	0	0	8
Total	3186	3186	2617

I.2 Climat des différentes années

I.2.a Matériel de mesures

La pièce maîtresse du dispositif expérimental est une tour de 22 m de hauteur sur laquelle est installé un poste météorologique automatique (pluviomètre (ARG 100, EM lmt, Sunderland, UK), pyranomètre pour la mesure du rayonnement global Rg inclus dans un bilanmètre aussi utilisé pour le

rayonnement net Rn (CNR1, KIPP & ZONEN, Delft, The Netherlands), thermomètre pour la température de l'air, anémomètre pour la vitesse du vent (Vector Instruments, UK), psychromètre ventilé pour l'humidité relative de l'air (INRA, France, with platinium Pt 100 temperature sensors) et un système de mesures des corrélations turbulentes (Eddy covariance).

Le flux de chaleur dans le sol est mesuré à l'aide de deux « heat fluxes plates » (REBS, Seattle, USA), enterrés horizontalement dans le sol à 5 cm de profondeur.

L'acquisition des données est faite avec une centrale de mesures Campbell CR7 (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) relevant les données toutes les 10 secondes, et calculant les moyennes sur 30 minutes.

La moyenne des précipitations annuelles à Hesse entre 1950 et 2003 est de 819 mm et la température moyenne de 8.9 °C.

L'été 2002 était proche des normales saisonnières de Lorraine pour la pluie et la température et sera donc prise comme année de référence.

I.2.b Comparaison des pluies

Le cumul des pluies était plus important en 2002 et en 2008 qu'en 2003, sur toute l'année (Tableau II.3) mais de manière encore plus marquée sur la saison de végétation : de début avril (DOY 190) à la fin du mois de septembre (DOY 275) il a atteint 495 mm en 2002, 416 mm en 2008 et 290 mm en 2003 (figure II.1).

Seulement quelques petits épisodes sont venus ponctuer l'été en 2003, mais étaient insuffisants pour éviter une sécheresse en août (68 mm en juillet, et 33 mm en août). Le décrochage entre les cumuls des pluies des différentes années se fait à partir du jour 210, c'est à dire fin juillet.

Tableau II.3. *Cumul des pluies, et température moyenne pour le site de Hesse, pour les trois années étudiées.*

	2002	2003	2008
Cumul pluie en mm	1158	820	904
Température moyenne en °C	10.5	9.0	10.0

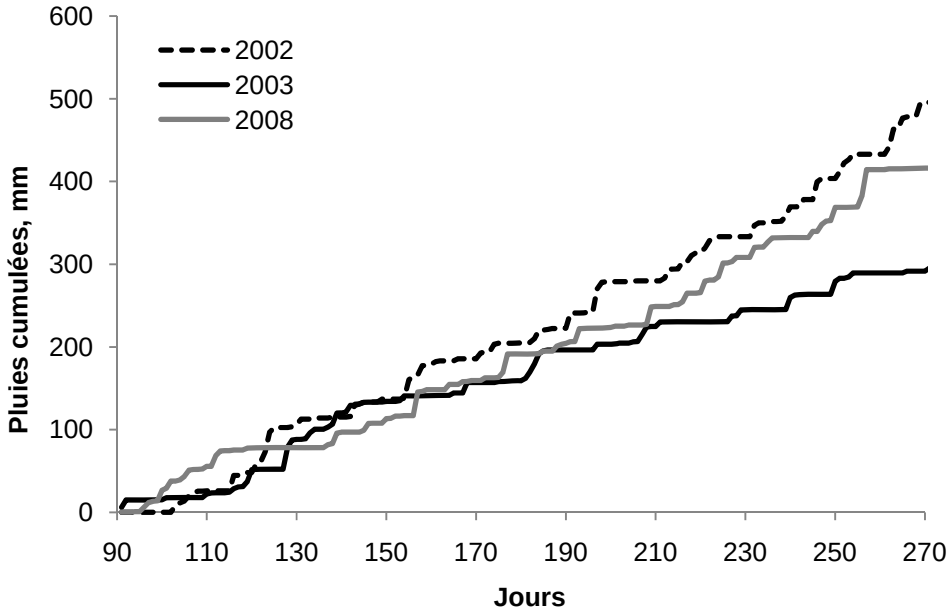


Figure II.1. *Cumul des pluies, pour les trois années étudiées.*

I.2.c Comparaison des températures

L'été de 2003 fut exceptionnellement chaud. Les températures moyennes de l'air étaient supérieures à la normale (période 1976-2002) pour tous les mois de mars à septembre (Bréda et al., 2004). Les températures étaient bien plus élevées en 2003 qu'en 2002 (en moyenne 2°C de plus en juillet, et 5°C en août), Figure II.2.

Une vague de chaleur de 14 jours fut particulièrement sévère avec une température moyenne autour de 30 °C (DOY 212 à 227, en août). Un écart de 4.9°C par rapport à la normale a été reporté par Bréda et al. (2006) pour le mois d'août.

Cette vague de chaleur du mois d'Août étant aussi caractérisée par de très faibles pluies, l'été 2003 apparaît ainsi exceptionnellement chaud et sec.

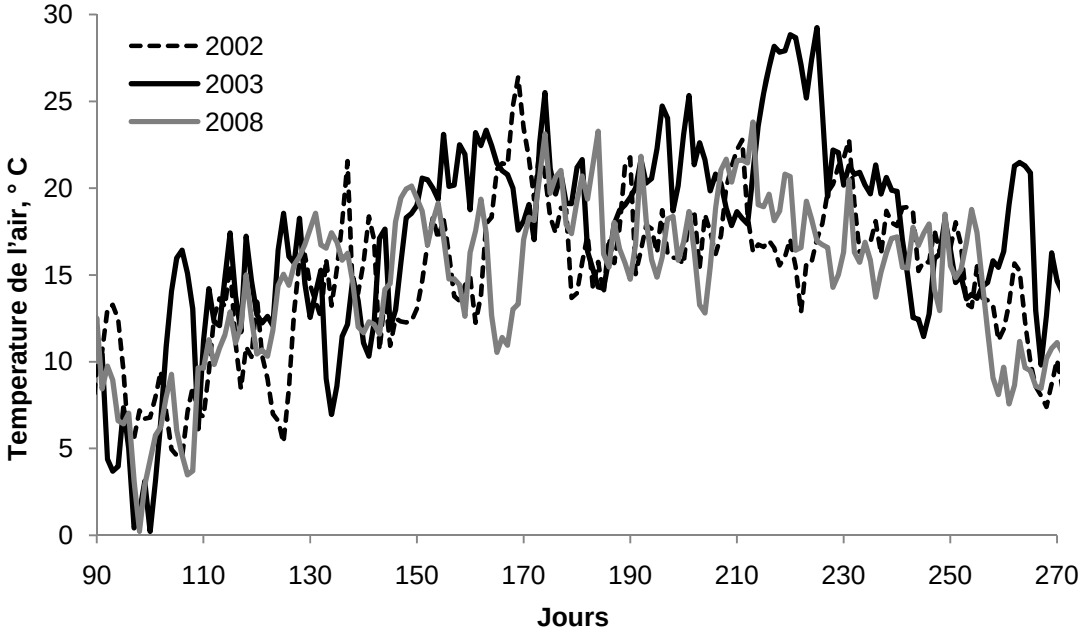


Figure II.2. *Evolution de la température moyenne journalière, pour les trois années étudiées.*

I.3 Sol

La réserve utile du sol (RU) est définie dans le volume prospecté par les racines comme la quantité totale d'eau disponible pour la végétation entre une valeur maximale appelée la capacité au champ et une valeur minimale, atteinte lorsque la tranche de sol considérée ne peut plus fournir d'eau à la végétation. La réserve en eau du sol évolue entre ces deux bornes en fonction des quantités d'eau arrivant au sol par la pluie et des quantités d'eau quittant le sol par drainage ou prélèvement par la végétation. La fraction relative de la réserve en eau utile est calculée selon l'équation :

$REW_j = (R_j - R_{min}) / (R_{max} - R_{min})$, R étant la réserve hydrique au jour j, R_{min} la teneur en eau minimale et R_{max} la teneur en eau à la capacité au champ, RU étant égal à $R_{max} - R_{min}$.

I.3.a Mesures de la réserve en eau du sol

En 2002 et 2003, un suivi automatique de la teneur en eau du sol a été réalisé au pas de temps horaire pour cinq différentes tranches de sol entre –10 et –120 cm (0-10 ; 10-30 ; 30-55 ; 55-80 et 80-120) au moyen de sondes TDR (= Time Domain Reflectometry) par le système TRASE (Soil Moisture Equipment Corp, Santa Barbara, USA). Pour les profondeurs 10, 30 et 55 cm, il y avait quatre

répétitions et deux à 80 et 120 cm. Les teneurs en eau sont exprimées par rapport au volume de sol (è).
Le système TRASE n'a malheureusement pas fonctionné en 2008.

I.3.b Estimation de REW par le modèle Biljou (Granier et al. 1999)

Biljou (Granier et al. 1999) est un modèle de bilan hydrique forestier. Il prend en compte, notamment, l'interception des précipitations par la canopée (qui entraîne des réductions des pluies au sol), l'écoulement le long des troncs et la transpiration du couvert et du sous-étage, selon les conditions climatiques et édaphiques. Il permet, entre autre, de calculer la réserve en eau du sol au pas de temps journalier. Nous avons choisi de considérer deux couches de sol : de 0 à 60 cm et de 60 à 120 cm de profondeur, sachant que ces deux horizons ne se comportent pas de la même manière ayant des contenus en argile différents.

Nous avons pu estimer le potentiel de base théorique ψbt des arbres à partir d'une relation le liant à REW (Peiffer et al. 2010). L'évolution du potentiel de base estimé (Peiffer et al. 2010) permet de représenter les différents niveaux de contrainte hydrique auxquels les arbres ont été soumis pendant la saison de végétation. Des travaux réalisés sur le chêne avaient déjà permis de montrer que le potentiel de base reflète le niveau de contrainte hydrique du sol (Bréda et al. 1995).

I.3.c Comparaison de l'état hydrique du sol selon les années

La réserve en eau relative dans le sol, REW, a été calculée pour les trois années 2002, 2003 et 2008 à partir du modèle Biljou (figure II.3).
Les évolutions de 2002 et 2008 sont similaires, bien qu'en 2008, le minima atteint soit plus faible qu'en 2002 (0.29 et 0.41 respectivement). En 2003, la diminution de la réserve en eau du sol commence plus tardivement que les deux autres années, mais très rapidement, les niveaux sont beaucoup plus faibles (à partir du jour 160). La valeur minimale est de 0.027 au jour 239. Alors qu'en 2002 et 2008, REW augmente à partir de début à mi-août, en 2003, elle continue de diminuer, et la réhumidification du sol commence très tard (à partir du jour 273, fin septembre).
Figure II.4, on observe les variations de l'humidité volumique, modélisée de 2002 à 2008, et mesurée en 2002 et 2003, pour deux tranches de sol : 0-60 cm et 60-120 cm.
Si en 2004 et 2005, l'horizon superficiel s'est fortement desséché, une différence apparaît pour l'horizon profond, qui est moins asséché. Pour l'horizon superficiel, l'humidité volumique n'est pas

descendue au-dessous de 25 % en 2002 et 20 % en 2008, contre 18% en 2003. Pour l'horizon profond, le minima était de 35 % en 2002 et 2008 et de 33 % en 2003.

Peiffer (2005) a montré que pour toutes les profondeurs de 10, 30, 55, 80 et 120 cm, les humidités mesurées étaient plus drastiques durant l'été 2003 qu'en 2002 (les différences entre les minimums d'humidité volumique des deux années, HV2002-HV2003 sont respectivement 6.2, 4.4, 4.3, 4.5, et 1.1%).

La diminution de l'humidité s'est manifestée plus rapidement pour les horizons de sol situés près de la surface. La tranche de sol 60-120 cm est touchée bien après les autres tranches. D'ailleurs, le profil racinaire (Peiffer 2005) montre que la densité de racines est plus faible en profondeur, correspondant à cette absorption différée.

En conclusion, nous dirons qu'en 2003, la sécheresse s'est installée progressivement et est restée importante de fin juillet (REW = 0.179 au JJ 205) à fin septembre (REW = 0.204 au JJ 276).

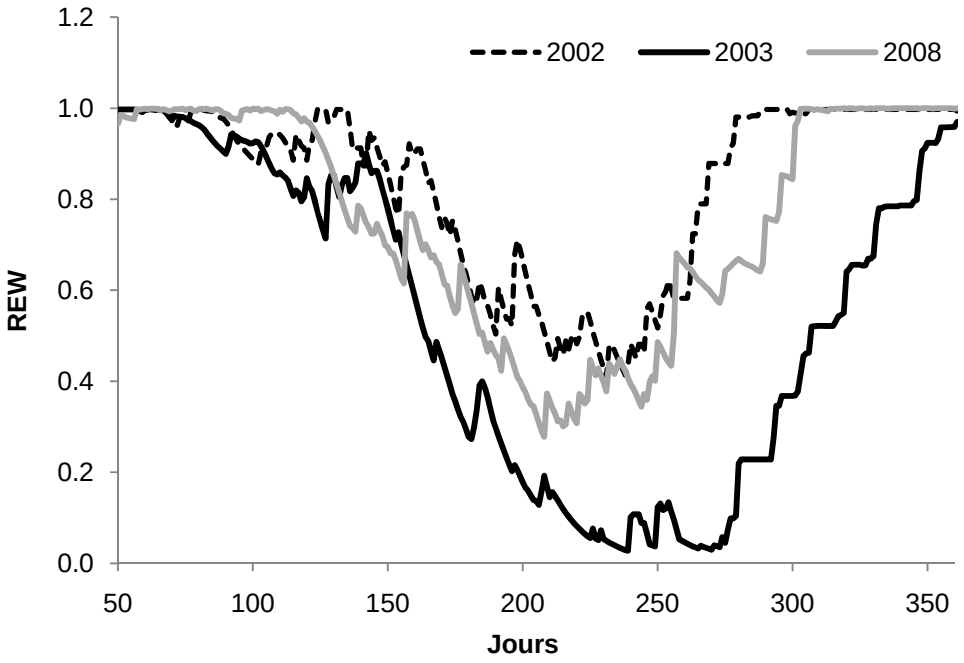


Figure II.3. *Evolution saisonnière de REW, calculée par le modèle Biljou, pour les trois années étudiées.*

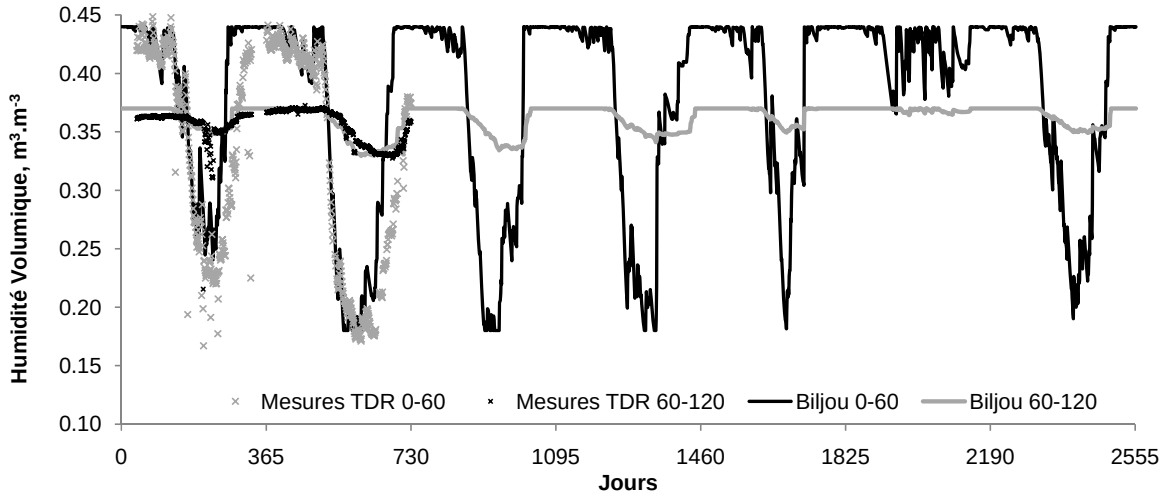


Figure II.4. *Evolution saisonnière de l'humidité volumique (HV), calculée par le modèle Biljou, de 2002 à 2008. Les mesures de l'humidité du sol par TDR sont présentées pour les années 2002 et 2003.*

I.4 Indice foliaire du couvert selon les différentes années.

On appelle « indice de surface foliaire » (en anglais LAI ou leaf area index) le nombre de m^2 de feuilles (une face) par m^2 de surface de sol. La méthode de mesure était indirecte, utilisant deux analyseurs de couvert LAI-2000 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) pour mesurer simultanément le rayonnement de référence et le rayonnement sous couvert (bande spectrale 300-490 nm). Le rayonnement au sol décroît de façon exponentielle lorsque l'indice foliaire augmente, selon la fonction de Beer-Lambert :

$$I = I_0 e^{-kLAI} \ , \qquad [1]$$

où I est le flux de rayonnement transmis, Io, le flux de rayonnement incident, et k le coefficient d'extinction de la lumière à travers le couvert (pris égal à 0.4, Granier et al. 2000 a et b).

La variation saisonnière du LAI est représentée sur la figure II.5. On observe que le débourrement des bourgeons, c'est-à-dire le début de formation des feuilles, se fait autour du jour 115. La fermeture totale du couvert est atteinte à partir du jour 125 environ. D'après Bréda et al. (2006), ce fut la première fois en 30 ans (depuis 1976, Aussenac 1978), qu'une réduction directe du LAI due à la sénescence précoce des feuilles, débutant vers le jour 220 en plein mois d'août, était observée alors que la chute des feuilles débute généralement vers octobre. Cette sénescence était certainement due à la sécheresse et aux fortes températures.

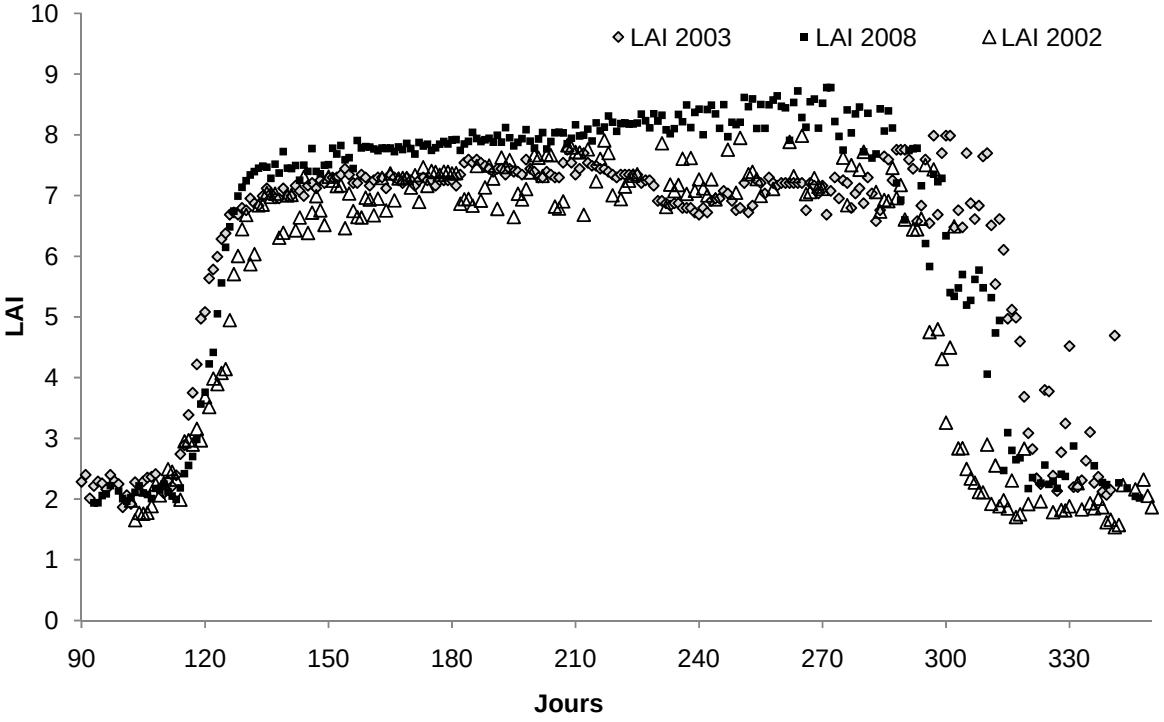


Figure II.5. *Evolution saisonnière du LAI pour les années 2002, 2003 et 2008.*

II Présentation des campagnes de mesure

II.1 Années 2002 et 2003

En 2002 et 2003, les données utilisées ne sont pas issues de campagnes de mesures particulières, mais du suivi saisonnier régulier sur le site de Hesse : les mesures de flux par la méthode des corrélations turbulentes, les flux de sève dans les troncs des arbres et les mesures automatiques de circonférences des troncs.

Les arbres sur lesquels les systèmes de mesure de flux de sève et de circonférence ont été placés ont été choisis afin d'avoir une bonne représentation des différentes classes d'arbres : ces arbres ont été choisis dans toutes les classes de diamètres pour le flux de sève (10 arbres) et les microdendromètres (10 arbres), la majorité des arbres ayant les deux types de capteurs (Tableau II.4).

Tableau II.4. *Circonférences maximales et minimales des classes de dominances, hauteur moyenne, densité et nombre d'arbres équipés de capteurs de flux et de dendromètres pour chacune des classes.*

Classe de dominance	Circonférence de la classe (mm)	Hauteur (m)	Densité du peuplement (arbre ha^{-1})	Nombres d'arbres équipés de capteurs de flux et dendromètres
Dominant	500-800	17.5	289	1
Codominant	350-500	15.0	612	6
Dominé	100-350	13.0	2297	3

Définition de périodes d'études en 2003

En se basant sur l'évolution de REW et la répartition des pluies en 2003, nous avons distingué trois périodes dans le but d'analyser l'évolution saisonnière des flux et des réserves d'eau : jours 155-170 (période1), 220-240 (période2) et 260-280 (période3). Pour comparer les deux années 2002 et 2003, nous avons utilisé les mêmes périodes pour les analyses en 2002.

II.2 Année 2008

La grande variabilité des valeurs de résistance hydraulique et de capacitance entre espèces (voir chapitre précédent), et selon les organes, nous a motivé pour obtenir un jeu de paramètres le plus complet possible, sur le peuplement étudié et choisi pour les simulations du modèle de Tuzet et al. (2003, 2007).
Nous avons mis en place en 2008 une campagne de mesure portant sur un nombre d'arbres plus réduit qu'en 2003 mais complète au niveau des variables mesurées, afin d'acquérir les principaux paramètres du fonctionnement hydraulique du hêtre à l'échelle de l'arbre à partir de la mesure des flux hydriques et des réserves d'eau des différents compartiments de l'arbre.

Un échafaudage de 18 m de haut était déjà en place à proximité de plusieurs hêtres. Nous avons choisi les arbres à étudier selon leur position par rapport à cet échafaudage et leur facilité d'accès : 2 arbres dominants (n°s 14 et 202) ont été sélectionnés (Tableau II.5).
Le schéma figure II.6 montre la disposition des arbres étudiés en 2008 et des différents capteurs de mesure que nous avions mis en place. Nous avons indiqué les trois arbres étudiés autour de l'échafaudage, ainsi que les quatre types de matériel installés dans les arbres, et le dispositif de mesure d'humidité du sol. Le détail de chacun des dispositifs utilisés est donné par la suite.

En parallèle aux mesures de flux de sève, nous avons utilisé trois méthodes de mesure et d'observation en continu de l'évolution journalière au pas de temps de 30 min du prélèvement et remplissage des réservoirs d'eau :

- le diamètre ou de la circonférence des organes
- l'humidité dans le tronc
- les flux entrants et sortants d'un même compartiment (e.g. le tronc).

Tableau II.5. *Caractéristiques des deux arbres étudiés en 2008.*

	Arbre 14	Arbre 202
Circonférence à la base du tronc, cm	62.5	75.7
Circonférence du tronc sous la couronne, cm	43.5	55.6
Hauteur de l'arbre, m	18	19
Hauteur du tronc, m	9	9.5
Hauteur des branches d'ombre, m	10	10
Hauteur des branches de lumières, m	17	17

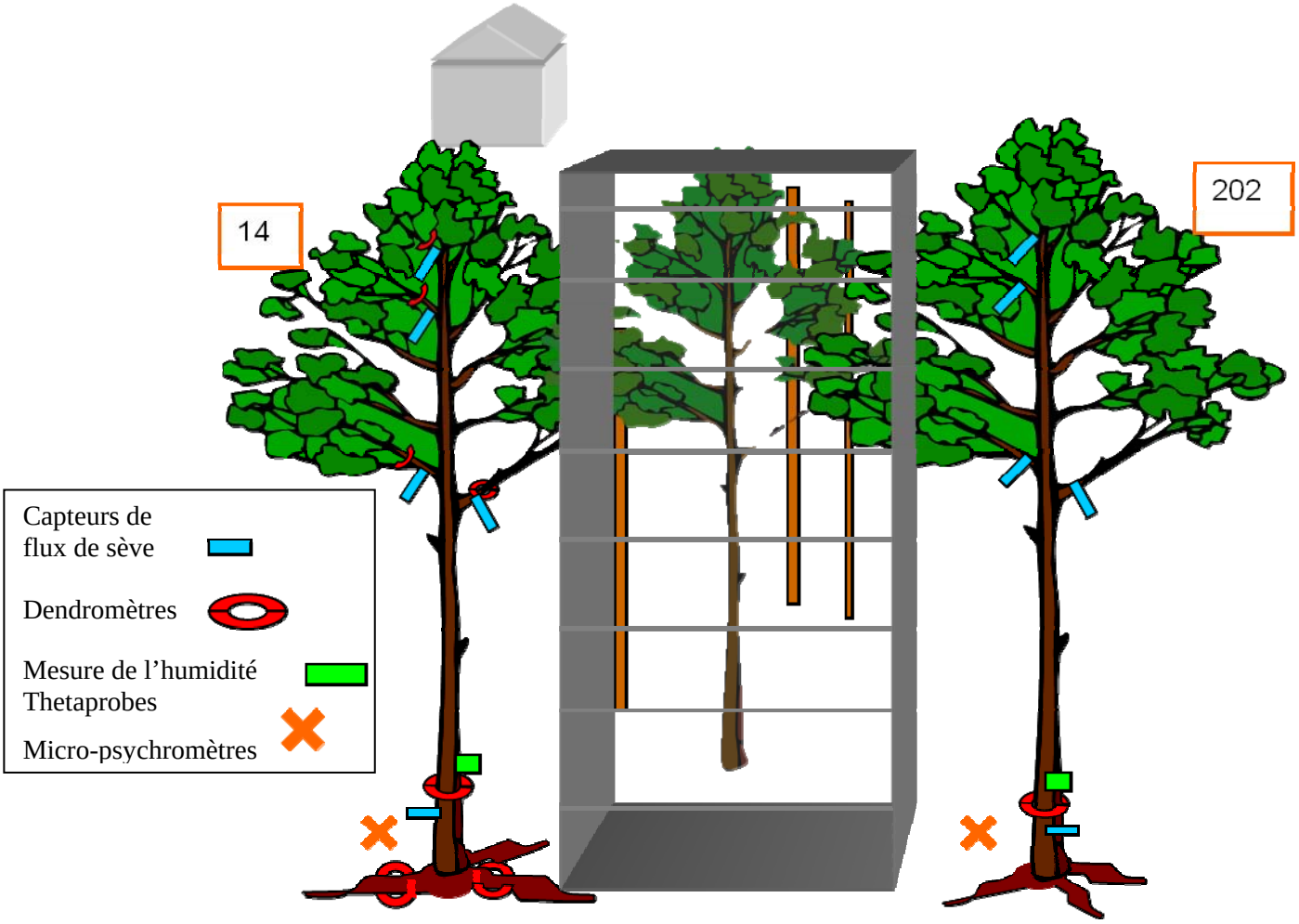


Figure II.6. *Schéma de la campagne de mesures réalisée en 2008, et représentation des différents dispositifs mis en place.*

III Mesures effectuées sur les trois années

III.1 Mesures des flux par corrélations turbulentes

III.1.a Matériel de mesures

Sur la parcelle d'étude est mise en œuvre la méthode des corrélations turbulentes pour mesurer les flux de masse et d'énergie échangés entre la forêt et l'atmosphère.

Un système de traitement des données permet d'obtenir les variables : les flux de CO_2, LE, le flux de chaleur latente qui correspond à l'énergie instantanée de chaleur latente consommée par l'évaporation, H, le flux de chaleur sensible qui correspond à l'énergie transportéepar convection. Les flux d'eau et de carbone sont mesurés à 23 m de haut. Les trois composantes de la vitesse du vent sont mesurées par un anémomètre sonique 3-D (Solent, model R2, Gill, UK). L'air est conduit de l'anémomètre sonique en haut de la tour à la hutte au sol par un tube PTFE de 30 m de long et 4 mm de diamètre. Les concentrations en vapeur d'eau et CO2 sont mesurées par un analyseur LI-6262 IRGA (Li-Cor, USA). Le logiciel Edisol (Moncrieff et al. 1997) est utilisé pour calculer les flux de chaleur sensible, de CO2 et d'eau, selon les recommandations faites par Aubinet et al. (2000).

L'acquisition des données est faite par une centrale de mesures Campbell CR7 (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) relevant les données toutes les 10 secondes, et calculant les moyennes sur 30 minutes.

Plus d'informations concernant les mesures de corrélations turbulentes sur le site de Hesse sont disponibles dans Granier et al. (2000b, 2008).

La zone mesurée, appelée foot-print, a une étendue de quelques dizaines d'ha, soit de l'ordre de grandeur de la surface des parcelles forestières environnantes.

III.1.b Estimation des flux des différentes années

Le rayonnement net Rn est estimé à partir des mesures de rayonnement.

La somme de l'énergie perdue par le couvert, par évaporation (LE) ou par transfert thermique de chaleur (H) (= H+LE) doit être égale à l'énergie reçue, correspondant à la différence entre le Rayonnement net (Rn) et le flux de chaleur dissipé dans le sol (G) et par la végétation (Q) (= Rn-G-Q).

La performance du système de mesure d'Eddy covariance est souvent évaluée en examinant la fermeture du bilan d'énergie. Une faiblesse de la méthode des corrélations turbulentes est le défaut de fermeture du bilan d'énergie, problème fréquent pour les couverts forestiers (Wilson et al. 2002). Peu d'études ont validé les estimations de flux net obtenues par la méthode des corrélations par des mesures indépendantes. Granier et al. (2008) et Ehman et al. (2002) ont montré qu'il existait des écarts significatifs entre l'estimation du flux net de carbone par la méthode des corrélations, et la somme des flux estimés par des mesures de croissance ou d'échanges gazeux.

Notre site d'étude n'échappe pas au problème, et ce pour les trois années étudiées.
La figure II.7 présente la relation entre le rayonnement net Rn, et la somme des flux (H+LE+G+Q) en 2002 et 2003, et (H+LE+G) en 2008, cumulées sur chaque journée (nous n'avons malheureusement pas de mesures de Q en 2008). Le bilan d'énergie n'est pas fermé : la régression entre Rn et la somme des flux montre un écart d'au moins 25% selon les années.
Si nous considérons que la mesure de Rn n'est pas surestimée, les mesures des autres flux doivent être suspectées. G, la conduction de chaleur dans le sol, est très faible et ne peut en être la cause. H, Q et/ou LE seraient donc sous-estimés.
Wilson et al. (2002) ont estimé les différentes composantes du bilan pour 22 sites du réseau FLUXNET, et ont observé une sous-estimation de 20 % de la somme (H+LE) par rapport à (Rn-G-Q), indépendamment des appareillages de mesures. Ce résultat suggère donc que, soit l'énergie disponible, soit les flux de chaleur ne sont pas correctement estimés. Plusieurs hypothèses sont avancées dans leur étude, et plus particulièrement l'hypothèse d'une sous-estimation des flux d'évapotranspiration. Plusieurs auteurs ont déjà tenté d'expliquer et de corriger ce biais (Lamaud et al. 2001 ; Gash et Kabat, 2003 ; Gash et Dolman, 2003 ; Van der Molen, 2004). Selon Lamaud et al. (2001), le manque de bouclage du bilan peut être en grande partie expliqué par une sous-estimation du stockage de chaleur dans la végétation Q. En 2002 et 2003, nous avons estimé Q à partir de trois thermocouples uniquement, deux insérés dans le tronc, et un dans les branches, alors qu'une estimation précise du flux nécessiterait peut-être un échantillonnage de mesures de température plus important.

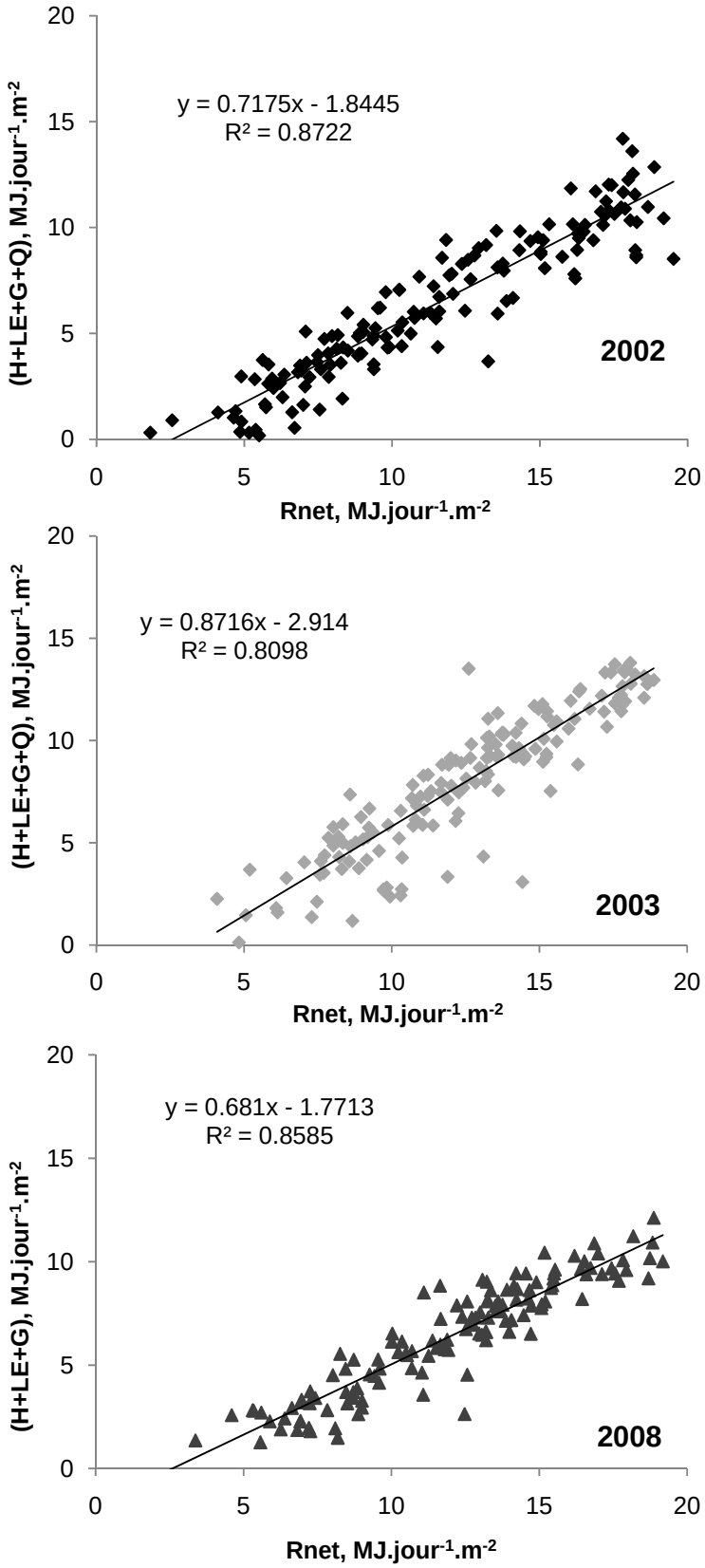


Figure II.7. *Relation entre le Rayonnement net (Rnet) et la somme des flux (H+LE+G+Q), cumulés par jour, pour les années 2002, 2003 et 2008.*

III.2 Flux d'eau

III.2.a Flux de sève

Principe de mesure.

La densité de flux de sève f_d dans les arbres a été mesurée par la technique de dissipation thermique (Granier, 1985) ; les capteurs sont placés dans le xylème juste sous le cambium et ont une longueur active de 20 mm. La densité de flux de sève (exprimée en $m^3.m^{-2}.s^{-1}$) mesurée par cette méthode correspond au flux de sève par unité de section de bois d'aubier. L'acquisition des données est faite avec une centrale de mesures Campbell CR7 (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) relevant les données toutes les 10 secondes, et calculant les moyennes sur 30 minutes.

Le calcul du flux de sève par arbre est basé sur la connaissance de la section transversale de bois d'aubier du tronc. Or, chez le hêtre, la distinction visuelle entre l'aubier et le duramen est impossible. D'après des mesures antérieures de densité de flux à différentes profondeurs sous le cambium, réalisées à Hesse et en Allemagne, un profil de décroissance de la densité relative de flux en fonction de la profondeur relative sous cambium a été obtenu (figure I.1). Nous avons obtenu sur ces données la relation suivante :

$$f_d / f_{dmax} = -1.0192\ x/R + 1.040 \qquad (r^2 = 0.66) \qquad [2]$$

où f_d est la densité de flux de sève, f_{dmax} est la densité de flux maximale, observée dans la partie la plus externe du bois, x est la profondeur sous le cambium à laquelle est mesurée f_d et R est le rayon du tronc de l'arbre.

Le flux de sève F par arbre est ensuite calculé en $m^3.s^{-1}$ selon l'expression :

$$F = \sum_i f_{d\,i} \times S_i \,, \qquad [3]$$

la surface d'aubier étant divisée en plusieurs anneaux de surface S, i étant l'indice de l'anneau, et f_{di} la densité de flux considérée dans l'anneau i calculée à partir de f_d mesurée à 20 mm sous le cambium et la relation [2].

Mesures de flux de sève en 2002 et 2003

La densité de flux a été mesurée en continu ces deux années à 1m30 dans le tronc de 10 arbres. La circonférence de ces arbres allait de 300 à 550 mm, couvrant ainsi la plupart de la distribution des tailles d'arbre dans le peuplement. Les dix arbres ont été sélectionnés au hasard parmi les classes de circonférences ayant la contribution la plus importante à la transpiration du peuplement (voir tableau

II.4). Ces trois classes représentent le statut de dominance des arbres : les arbres dominés (circonférence inférieure à 350 mm), les arbres codominants (circonférence entre 350 et 500 mm) et les arbres dominants (circonférence entre 500 et 800 mm). Un changement d'échelle permet de passer des mesures de flux de sève individuelles des arbres à une estimation du flux à l'échelle du peuplement T (Köstner et al. 1992 ; Granier et Bréda, 1996 ; Granier et al. 2000b) : la transpiration du peuplement est calculée en se basant sur les inventaires d'arbres.

T est calculé par la relation :

$$T = \sum_i F_{im} \times N_i \ , \qquad [4]$$

où i est l'indice de la classe d'arbre, F_{im} est le flux de sève moyen ($m^3.s^{-1}$) pour un arbre de la classe i, N est le nombre d'arbres de la classe i dans la parcelle. Nous obtenons un flux en $m^3.s^{-1}$ pour la parcelle, que l'on peut convertir en un flux par m^2 de sol en divisant par la surface de la parcelle, ($m^3.m^{-2}.s^{-1}$).

Nous avons défini une diminution relative pour l'année 2003 entre la période 1 et la période 2 comme égale à Dim° = $\frac{\overline{P1} - P2}{\overline{P1}}$, où $\overline{P1}$ est la moyenne du flux sur la période 1, pour chacune des classes. Nous avons calculé cette différence pour chaque jour de la période 2 pour chacune des classes.

Analyses statistiques

Nous avons testé s'il y avait des différences entre les trois périodes sélectionnées, pour T et Ftot et Dim° (pour chacune des classes) en utilisant un modèle de régression linéaire générale (GLM) dans SAS (SAS Institut, Cary, USA).

Mesures en 2008

Six capteurs de flux de sève ont été installés sur chacun des deux arbres dominants 14 et 202, à différents niveaux : à 1m30, à la base de la couronne vivante, deux sur des branches dans la partie supérieure de la couronne et deux sur des branches dans la partie inférieure de la couronne.

Pour calculer le flux à la base du tronc (F_{BT}), nous avons utilisé la procédure et la relation linéaire entre la densité de flux et la profondeur sous le cambium présentées ci-dessus.

Pour chaque arbre, nous avons déterminé la densité de flux des branches moyenne f_{dbr}. Pour intégrer l'hétérogénéité des flux parmi la couronne, due aux différentes expositions des branches, nous avons sélectionné deux branches dans la partie inférieure de la couronne, et deux branches dans la partie supérieure.

Nous avons utilisé les densités de flux mesurées dans les branches pour estimer le flux total dans la couronne vivante F_C.

Nous avons mesuré les diamètres des branches à leur base, avec un pied à coulisse, en effectuant systématiquement deux mesures perpendiculaires pour prendre en compte les éventuelles variations radiales. Nous avons considéré que toute la branche était conductrice. Cependant, les surfaces conductrices totales des branches obtenues étaient similaires à celles de la base du tronc, pour chaque arbre : 274.4 cm^2 contre 311 cm^2 pour la surface de la base du tronc, et 457 cm^2 contre 452.4 cm^2, respectivement pour les arbres 14 et 202.
Or, les densités de flux mesurées à la base du tronc sont plus faibles que les densités de flux dans les branches. Sachant que le flux à la base du tronc F_{BT} était estimé à partir d'une relation décroissante entre densité de flux et profondeur sous le cambium, toute la surface n'était donc pas conductrice. Par cette méthode, le flux total dans les branches était trop élevé par rapport à F_{BT} (environ trois fois plus élevé).
Nous avions donc conclu que la surface des branches n'était sûrement pas totalement conductrice, du moins pour les plus larges.
Lors du calcul des flux de sève individuels pour les quatre branches par arbre, nous avons cependant considéré que la branche était totalement conductrice. Cette approximation était motivée par le fait que le capteur inséré dans la branche était de la même longueur que le rayon de la branche. La variabilité de la densité de flux était donc prise en compte dans la mesure.

Afin d'estimer autrement le flux dans la couronne F_C, nous avons calculé un coefficient k, pour chaque jour, reliant la densité de flux moyenne mesurée dans les branches f_{db} au flux estimé dans la couronne vivante F_C. Partant de l'hypothèse que le cumul journalier de F_c est égal au cumul journalier de F_{BT} :

$$k = \sum_{jour} f_{dbr} \Big/ \sum_{jour} F_c = \sum_{jour} f_{dbr} \Big/ \sum_{jour} F_{BT} \qquad [5]$$

Nous avons ensuite utilisé les k journaliers pour calculer F_C par demi-heure : $F_C = f_{db} / k$
Les valeurs de k étaient différentes entre les deux arbres, relativement variables entre les jours, mais indépendantes des conditions climatiques (aucun relation trouvée entre k et l'ETP, ou le contenu en eau du sol).
En séparant la couronne vivante en deux couches, inférieure plus ombragée et supérieure plus éclairée, nous avons aussi calculé le flux total de la partie basse de la couronne : F_{bO} et le flux total des branches de la couche supérieure F_{bL} à partir des densités de flux moyennes des branches des couches correspondantes f_{dbO} et f_{dbL} et de k_2.

III.2.b Évapotranspiration à l'échelle du peuplement

Sur l'ensemble de la saison de végétation de 2002, et au début de 2003 (du jour 150 à 180), T était en moyenne supérieur à E (différence moyenne de 0.52 mm.jour^{-1}), alors qu'ils devraient théoriquement être égaux. En effet, en conditions non-limitantes, le volume d'eau prélevé dans les réserves d'eau de l'arbre est restitué au cours de la journée et la nuit. La quantité d'eau prélevée dans le sol sur la journée est donc égale à la quantité d'eau transpirée.

Cette différence systématique entre T et E, sous conditions en eau non limitante a été interprétée comme un biais entre les deux flux, lié au changement d'échelle pour T ou à la méthode de mesure de E.

Ce biais peut avoir plusieurs sources d'incertitudes et d'erreurs. Premièrement, E peut être sous-estimée, comme suspecté lors de l'étude du non-bouclage du bilan d'énergie. Deuxièmement, l'estimation de T peut être suspectée du fait que le changement d'échelle des flux individuels au peuplement est potentiellement sujet à des erreurs : (i) la variabilité azimutale du flux de sève, sachant que nous n'avions qu'un seul capteur de flux par arbre ; (ii) la relation entre Fd et la profondeur sous le cambium utilisée pour calculer le flux de sève total de l'arbre était basée sur des données assez dispersées ($r^2 = 0.66$) ; (iii) de l'arbre au peuplement, l'estimation de T est très sensible au poids donné à chaque arbre mesuré et à la taille de l'échantillonnage (Köstner et al. 1996, 1998 ; Leuzinger et al. 2005), encore plus lorsque la variabilité au sein d'une classe de dominance comme c'est le cas pour notre étude (voir plus loin, figures III.9 et III.10) ; (iv) l'échelle spatiale de mesures des flux E et T est différente (Oishi et al. 2008) : quelques dizaines d'hectares pour E, et 0.6 ha pour T. La surface exacte d'intégration à laquelle correspond la mesure des flux par la méthode des corrélations (footprint) peut varier en fonction de la hauteur de la mesure, de la rugosité de la surface, de la vitesse et de la direction du vent (Schmid, 2002). La variabilité temporelle du footprint peut expliquer des différences entre les deux mesures qui ne sont pas réalisées sur les mêmes surfaces. Cette variabilité pourrait venir de changement de vitesse et surtout de direction du vent. Or, nous n'avons trouvé aucun effet de la direction du vent sur les différences observées entre T et E qui auraient pu résulter donc de l'hétérogénéité du footprint (densité d'arbre, espèces d'arbre, LAI).

Nous nous sommes assurés aussi qu'aucun biais entre les deux flux n'était lié aux conditions d'humidité du feuillage, lors de pluies (figure II.8).

Nous avons estimé ce biais en utilisant la relation entre T et E construite avec les données de 2002 et du début de saison 2003 en période non limitante (jours 150 à 180). Nous avons utilisé une régression simple, et calculé la meilleure corrélation en forçant l'ordonnée à l'origine à zéro comme nous cherchions un coefficient de proportionnalité. E est égal à 0.804*T ($r^2 = 0.88$). Dans les analyses ultérieures, nous avons utilisé le flux E corrigé par ce biais (=E/0.804).

Dans le but d'illustrer l'évolution journalière générale des flux sous différentes contraintes environnementales, nous avons calculé la moyenne de T et E pour chaque demi-heure pour chaque période présentée précédemment.

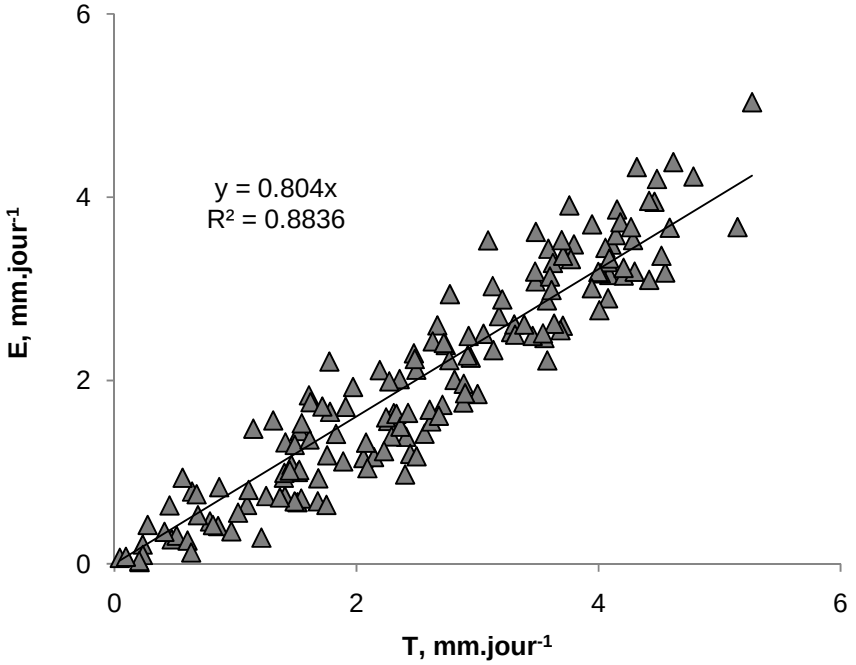


Figure II.8. *Relation entre le flux de sève à l'échelle de la parcelle T et l'évapotranspiration du couvert E, cumulés par jour, sur la saison entière de 2002 et des jours 150 à 180 de l'année 2003, dans le but de déterminer le biais existant entre les deux*

Analyses statistiques

L'influence du rayonnement global Rg et du déficit hydrique maximal par jour (vpd_{max}) sur E a été testé par la procédure NLIN dans SAS (SAS Institut, Cary, USA) en utilisant le modèle décrit dans Granier et al. (2000 a et b). Nous avons ensuite testé si les résidus de cette relation étaient corrélés à l'état hydrique du sol (REW), par un modèle de régression linéaire générale (GLM).

III.2.c Conductance du couvert

La conductance du flux de vapeur (gc) est estimée à partir des données climatiques et du flux LE mesuré par Eddy covariance, en utilisant l'équation proposée par Penman-Monteith (Gash et al. 1989). La conductance aérodynamique est estimée par :

$$g_a = \frac{k^2 u}{\ln\left[(z-d)/z_0\right]} \qquad [6]$$

u est la vitesse du vent à la hauteur *z* (m.s^{-1}), *z*0 est la surface de rugosité (0.1 h), *h* la hauteur moyenne (= 12.7 m), *d* est la hauteur de déplacement (= 0.75 h), k est la constante de von Karman.

Nous avons éliminé les données de nuit pour calculer la conductance, ainsi que les valeurs en début de matinée, et fin d'après-midi alors que le rayonnement, le vpd et les flux de sève étaient faibles et seraient alors fortement entachés d'erreurs.

Nous avons analysé gc en utilisant des fonctions multiplicatives (Jarvis, 1976 ; Stewart, 1988). Cette approche est maintenant largement utilisée (Dolman et Vandenburg, 1988 ; Granier et al. 2000 a et b). Les fonctions utilisées, développées précédemment par (Granier et al. 2000 a et b) sont :

$gc = f_1(REW) * f_2(Rg, vpd) * f_3(T_{air})$ [7]

$f_1(REW) = ((a + b*REW-((a + b* REW)^2-2.8*a*b* REW)^0.5)/1.4)$ [8]

$f_2(R,D) = (c*Rg/(d+e*Rg))*(f-g*\log(vpd))$ [9]

$f_3(T_{air}) = (h+i* T_{air}+j*T_{air}^2)$ [10]

Seules les heures sans pluies ont été utilisées pour ajuster les fonctions. Chaque fonction fut paramétrée séparément, puis pas à pas jusqu'au modèle complet.

III.3 Estimation des réservoirs échangeurs d'eau à partir des mesures de flux

Cette estimation est basée sur le calcul de la différence entre les flux entrant et sortant du réservoir considéré.

III.3.a À l'échelle du peuplement en 2002 et 2003

Nous avions à disposition le flux de sève total du peuplement T (calculé à partir des flux de sève dans les arbres) et l'évapotranspiration du couvert E (corrigée et mesurée par corrélations turbulentes).
La comparaison de ces deux flux nous permet d'évaluer la contribution de l'ensemble des réservoirs d'eau situés entre la base du tronc et les feuilles.
Nous avons calculé la participation de l'ensemble des réservoirs tronc, branches et feuilles (Re) comme étant la différence entre E et T. Quand Re est négatif, cela signifie que l'eau est prélevée dans les réservoirs, tandis que lorsqu'il est positif les réservoirs se remplissent. La capacité journalière de stockage d'eau est définie par la somme des Re calculés par demi-heure, quand T est inférieur à E ($\sum Re_p = \sum Re$, $Re < 0$) c'est à dire la quantité d'eau prélevée dans les réserves. $\sum Re_r$ est alors la quantité d'eau utilisée chaque jour pour remplir les réserves d'eau.
Dans le but de lisser les variations de T et E, nous avons calculé une moyenne mobile, sur trois demi-heure. À partir de ces flux lissés, nous avons extrait le nombre d'heure où T est inférieur à E ($N_{T<E}$).

Analyses statistiques

Nous avons testé s'il y avait des différences entre les trois périodes sélectionnées, pour $\sum Re$, $\sum Re_p$, $\sum Re_r$, et $N_{T<E}$ en utilisant un modèle de régression linéaire générale (GLM) dans SAS (SAS Institut, Cary, USA).

III.3.b À l'échelle de l'arbre en 2008

Nous avons estimé les contributions des réservoirs d'eau par différentes approches. A partir de la différence entre flux à la base du tronc F_{BT} et l'estimation du flux dans la couronne vivante $F_{C,}$ la quantité d'eau échangée avec les réserves d'eau contenues dans le tronc est égale à $W = (F_{BT}-F_C)$ (Goldstein et al. 1998 ; Meinzer et al. 2004).
Quand la différence (F_{BT}- F_C) est négative, cela signifie que l'eau est prélevée dans les réservoirs, tandis que lorsqu'elle est positive les réservoirs se remplissent. La capacité journalière de stockage

d'eau est définie par la somme des différences (F_{BT}- F_C) calculées par demi-heure, quand F_{BT} est inférieur au flux sortant :
$\sum W_p = \sum(F_{BT}- F_C)_{FBT<FC}$ c'est à dire le prélèvement journalier dans les réserves d'eau. $\sum W_r$ est la quantité d'eau utilisée par jour pour remplir les réserves.

III.4 Variation des circonférences

Les mesures de circonférences des organes apportent des informations sur l'utilisation de l'eau échangée par les tissus élastiques.

III.4.a Mesures

En 2002 et 2003 :

En 2003, la circonférence de 14 arbres de la parcelle a été mesurée en continu par des microdendromètres à bande, placés à 1.50 m de hauteur sur les troncs.
Ces microdendromètres sont fabriqués à l'INRA-Nancy à partir de capteurs de déplacements résistifs de 30 mm de course (résolution 0.01 mm), connectés à un pont de Wheastone. La saisie des informations est réalisée toutes les 10 secondes avec une centrale de mesures de Campbell Scientific (France) type 21X, qui calcule une valeur moyenne chaque 30 min. Les dendromètres à bande étaient isolés de la pluie et de l'écoulement de l'eau le long du tronc par des protections en plastique placées juste au-dessus, pour limiter les artefacts dues au gonflement et dégonflement de l'écorce par humidification extérieure du bois.

En 2008 :

Nous avons installé ces microdendromètres à 1.30 m sur les arbres 14 et 202, en suivant la même procédure qu'expliquée précédemment.
Des capteurs de déplacement radial de type LVDT (Transformateur Différentiel à Variation Linéaire) ont été positionnés sur deux branches d'ombre et deux branches de lumière sur l'arbre 14 (les mêmes branches que celles équipées de capteurs de flux de sève), ainsi que 2 capteurs LVDT sur des grosses racines.

III.4.b Estimation de l'eau échangée avec les tissus élastiques

Lorsque l'on mesure les variations de circonférence d'un arbre sur une année, plusieurs composantes sont mesurées.
Cependant, lorsqu'on mesure les variations de diamètre d'un tronc, des branches ou des racines, trois composantes interviennent : la croissance irréversible, la dilatation thermique, et les variations

journalières dues aux réserves hydriques qui sont utilisées le matin et durant la journée et reconstituées la nuit. Il s'agit donc de pouvoir identifier chacune de ces composantes avant de pouvoir estimer la participation du stockage d'eau des organes.

On observe principalement la croissance, irréversible, qui a une allure sigmoïde, avec notamment une phase importante de croissance en mai-juin. Mais on observe aussi un autre phénomène qui nous intéresse plus particulièrement : les échanges d'eau avec les tissus élastiques du tronc, illustrés par des alternances de gonflement et retrait journalières du tronc.
Pour pouvoir étudier les variations journalières dues uniquement à l'utilisation de cette l'eau, il faut pouvoir les distinguer de la croissance. Pour cela, nous utilisons une méthode proposée par Zweifel et al. (2000) ou Steppe et al. (2004). Nous obtenons une courbe de croissance en reliant les points maximums (de circonférence) de chaque jour atteints en fin de nuit. Nous construisons ensuite une régression linéaire entre chacun de ces points. En retranchant la croissance théorique à la valeur mesurée nous obtenons des résidus Cr (mm) au pas de temps semi-horaire. Pour chaque cycle, le maximum de contraction (MDS, maximm daily shrinkage) est déduit comme étant le minimum atteint par Cr pour chaque cycle. Les variations de température peuvent aussi contribuer au phénomène de contraction (Génard et al. 2001), cependant nous avons vérifié que ces variations étaient négligeables, comme reporté dans Zweifel et al. (2001) et Steppe et al. (2004).
La méthode de calcul est illustrée figure II.9.

DMNJ : Diamètre Minimum Journalier du tronc

DMXJ : Diamètre Maximum Journalier du tronc

PMJ : Prélèvement Maximum Journalier

Croissance : modélisée linéairement entre deux maximums consécutifs

RJ : Remplissage Journalier

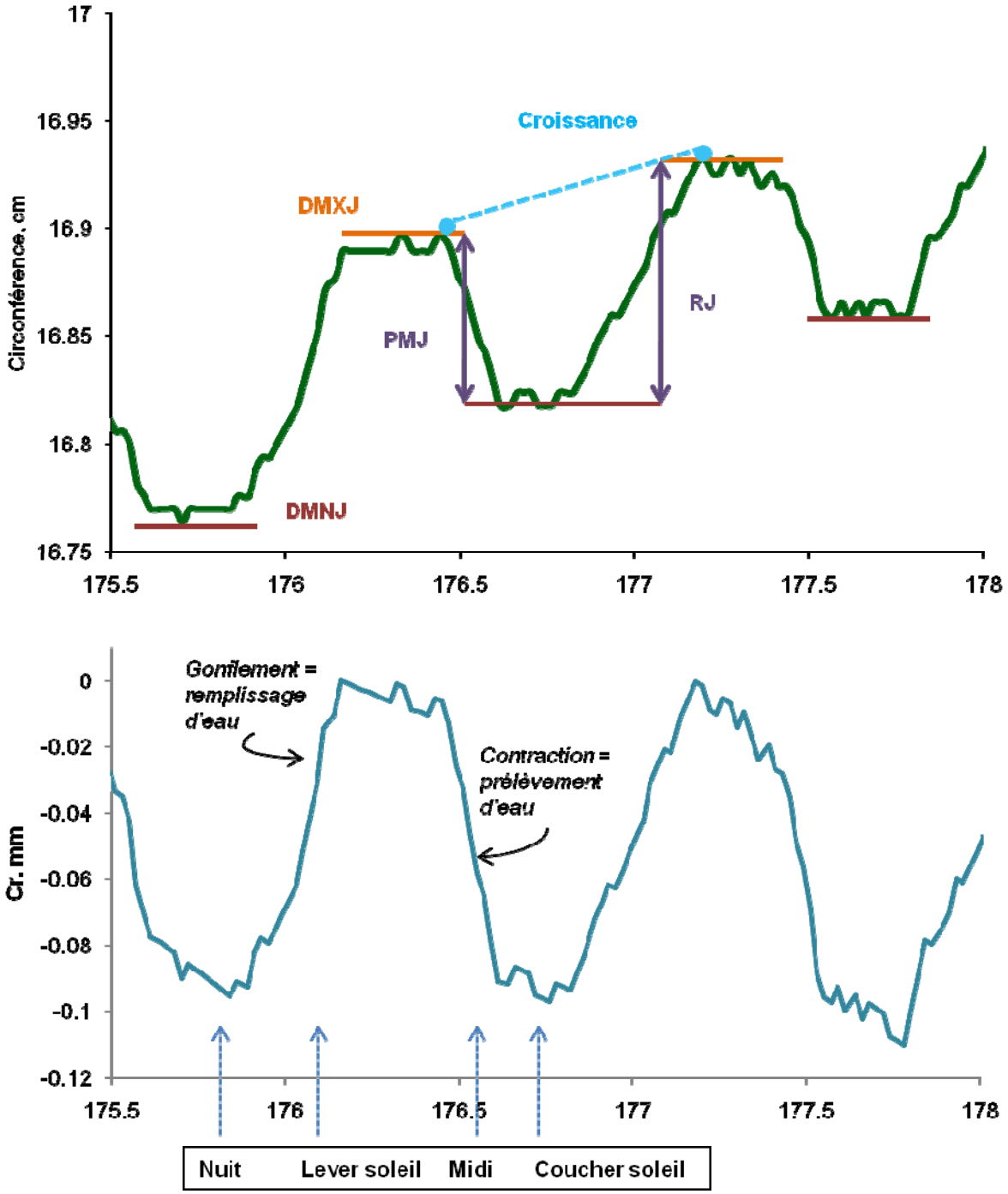


Figure II.9. En haut : *Schéma d'un cycle journalier de contraction-expansion du tronc, à partir de la circonférence mesurée, et en bas des résidus Cr obtenus après transformation (voir texte ci-dessus).*

Ces résidus Cr sont ensuite convertis en quantité d'eau échangée par demi-heure pour les tissus élastiques du tronc (Fr) en utilisant la relation basée sur Hölttä et al. (2006) :

$$\frac{\partial(m)}{\partial t} = \frac{\pi \rho l d}{2} \frac{\partial(d)}{\partial t} \qquad [11]$$

où d est le diamètre de l'organe (m), m la masse d'eau (g), l la longueur (m) et ρ la densité de l'eau ($g.m^{-3}$).

En 2008 :

Nous avons estimé la longueur des branches en utilisant une relation (calibrée pour le hêtre sur des arbres à Hesse) liant la longueur au diamètre de la branche reportée (Damesin et al. 2002).

Que ce soit pour les troncs ou les branches, nous avons comparé les volumes obtenus en utilisant la formule du volume d'un cylindre (sur laquelle est basée l'équation 11) à ceux obtenus par la formule du volume d'un cône. Comme nous n'avons pas mesuré les diamètres à la base réelle du tronc ou des branches, en tenant en compte de cela, les deux estimations donnaient des volumes très proches.

Le calcul des quantités d'eau échangées à partir des mesures de circonférence des racines est un peu différent sachant que nous n'avons pas de mesure des longueurs des racines. Cependant, nous savions que la biomasse totale des racines est similaire à celle des branches (A. Granier, comm. pers.). De plus, comme nous le présenterons dans le Chapitre IV, les variations de circonférence étaient similaires entre les branches et les racines. Nous avons donc considéré que les volumes d'eau prélevés dans les tissus élastiques des racines étaient de l'ordre de grandeur de ceux prélevés dans les tissus élastiques des branches.

En 2002 et 2003 :

Frstand est l'estimation du flux Fr à l'échelle du peuplement, calculé en suivant la même procédure que pour T.

IV Mesures spécifiquement réalisées en 2008.

IV.1 Humidité et du potentiel hydrique de l'eau dans le sol

Le système d'acquisition automatique relié au système de mesures d'humidité TRASE n'ayant pas fonctionné en 2008, nous n'avions que des mesures manuelles, hebdomadaires.
Nous avons utilisé un dispositif de mesure de l'humidité dans le sol par TDR (TRASE SYSTEM 6050X1, Soil Moisture Corp., Santa Barbara, USA). Des guides d'ondes en acier inoxydable de différentes longueurs sont implantées dans le sol. Par cette méthode, nous obtenons une humidité volumique supposée moyenne sur la tranche de sol correspondante à la longueur de la tige.
Trois paires de tiges de 20 cm et trois paires de 40 cm de longueur ont été placées à environ 1 m de chacun des arbres étudiés. Nous avons aussi utilisé des tiges TDR réparties autour de l'échafaudage (3 batteries de 15, 30, 45 et 60 cm de profondeur) qui sont habituellement utilisées pour un suivi saisonnier.

Les potentiels hydriques dans le sol ont été mesurés à différentes profondeurs en utilisant des micropsychromètres (Wescor inc. USA) à effet Peltier. Nous avons disposé deux groupes de ces sondes, aux profondeurs 20, 40, 60, 90 et 120 cm, à proximité des deux arbres dominants 14 et 202. Les capteurs étaient fixés au bout de tubes en PVC, insérés dans le sol verticalement après un forage préalable de trous dans le sol.

IV.2 Potentiel hydrique dans l'arbre

L'évolution de l'état hydrique des arbres du peuplement a été appréhendée tout le long de la saison de végétation de 2008 par des mesures de potentiel hydrique foliaire au moyen d'une chambre à pression. Le potentiel hydrique est une grandeur thermodynamique qui caractérise l'état énergétique de l'eau dans un milieu hydraté. Il est défini comme le travail qu'il faut fournir à une unité de masse d'eau pour l'amener de l'état d'eau liée à l'état d'eau libre, ceci à température constante et à pression atmosphérique ambiante.
Il est mesuré à l'aide d'une chambre à pression (Skye) selon la méthode de Scholander et al. (1965).
En fin de nuit, les stomates sont fermés et le potentiel hydrique est proche du potentiel d'équilibre qui s'établit entre le sol et la plante. Il s'agit du potentiel hydrique de base, utilisé couramment comme une estimation du potentiel hydrique du sol dans l'horizon le plus humide du système racinaire (Bréda et al. 1995).

Des mesures des potentiels de base et de minimum (midi solaire) foliaires ont été réalisées sur les arbres proches de l'échafaudage, à 13 et 17 m, sur des feuilles d'ombre et de lumière. Les journées choisies pour effectuer des potentiels minimums devaient être ensoleillées, et assez espacées dans le temps pour que le dessèchement du sol soit assez marqué et répercuté sur le potentiel de base.
Nous avons aussi réalisé sur les mêmes arbres des mesures de potentiel hydrique de xylème, aux mêmes hauteurs que pour les potentiels foliaires (13 et 17 m). Pour le mesurer, une petite branche portant des feuilles est enfermée dans un sac en plastique recouvert de papier d'aluminium afin de stopper leur transpiration et de limiter la température, au minimum 2 heures avant la mesure. En stoppant la transpiration, le potentiel des feuilles s'équilibre avec celui du xylème de la branche où elles sont insérées (Schultz et Matthews 1993), nous permettant ainsi d'avoir avec la chambre à pression une mesure du potentiel hydrique du xylème.
Les potentiels hydriques étaient mesurés sur au minimum trois rameaux différents par arbre, portant chacun 1 à 3 feuilles. Les mesures étaient réalisées rapidement après excision des feuilles. Les mesures furent ensuite corrigées en tenant en compte la chute du potentiel hydrostatique (0.01 $Mpa.m^{-1}$).

IV.3 Développement d'une nouvelle méthode de mesure d'humidité dans le bois

Nous cherchions à suivre les variations d'humidité dans le bois, lors de notre campagne de mesure en 2008. La méthode de carottage étant trop destructive pour un suivi sur toute la saison, nous avons testé d'autres méthodes.

IV.3.a Mesures au laboratoire

La première technique que nous avons mise en œuvre était la méthode TDR, qui mesure le temps de propagation d'une onde dans un milieu solide et de le relier à son contenu en eau.
Nous avons raccourci les guides d'ondes (5 cm de long, 3mm de diamètre) afin qu'ils soient moins invasifs (Wullschleger, Hanson et Todd, 1996).
L'appareil de mesure (TDR TRASE SYSTEM 6050X1, Soil Moisture Corp., Santa Barbara, USA) est paramétré pour fonctionner dans le sol avec des tiges de 15 cm de long au minimum. Il nous a donc fallu faire un calibrage pour trouver une relation entre l'humidité du bois et le temps de propagation de l'onde pour nos guides d'ondes.
Pour cela, nous avons utilisé des tronçons de bois frais de hêtres afin d'avoir des échantillons de 10 cm de diamètre et 20 cm de longueur au minimum.

Les guides d'ondes de TDR ont été insérés après perçage dans les échantillons que nous avons laissé sécher à l'air pendant plusieurs semaines, puis à l'étuve à 50°C pour la fin du dessèchement.
A chaque mesure les échantillons ont été pesés afin d'avoir leur humidité globale pendant toute la durée de dessèchement. La teneur en eau θ de l'échantillon au temps t est calculée à partir de son poids au temps t et de son poids sec (Pt) : $\theta = (Pt - Psec)/Psec$.
De même, l'humidité volumique est calculée par : $\theta_{vol} = (Pt - Psec)/Volume$.
Le problème majeur que nous avons rencontré a été la mesure du temps de propagation : les tiges étant très courtes, le temps de propagation était très court, et la fenêtre graphique n'avait une résolution temporelle que de 1 ns, alors que pour avoir une précision suffisante, il aurait fallu une résolution temporelle de 0.1 ns.
Pour plus de précisions, voir l'Annexe 1.

Nous avons donc cherché à développer une autre méthode : l'utilisation de sondes d'humidité Thetaprobe (ML2X, Delta-T Devices Ltd Cambridge, UK), matériel qui transforme l'impédance électrique liée à l'humidité du milieu en une tension. Cet équipement permet en outre d'être relié à une centrale d'acquisition (Campbell) et de nous fournir automatiquement des valeurs à la demi-heure. Une phase de calibrage basée sur les principes précédents était aussi nécessaire.
Parmi les échantillons sélectionnés, trois ont été ré-humidifiés, afin d'avoir un calibrage sur l'ensemble de la gamme d'humidité possible, celle que nous avions pour les échantillons frais n'étant pas forcément maximale. Nous les avons placés dans des récipients en verre, hermétiques, soumis à une dépression afin de faciliter l'évacuation de l'air et donc la ré-humidification.
Parallèlement, nous avons placé sur huit des échantillons des sondes micropsychrométriques (Wescor etc.) pour mesurer le potentiel hydrique du bois. Il y avait deux sondes par échantillon, à 2 et 4 cm de profondeur. Nous mesurions simultanément le poids, la tension de la Thetaprobe et les potentiels hydriques plusieurs fois par semaine.
Les sondes étant très sensibles aux gradients thermiques, nous les disposions après chaque étape de dessèchement dans une boîte en polyuréthane (avec des parois de 20 cm d'épaisseur), fermée et donc isolante, permettant de réduire voire d'annuler ces gradients thermiques.
Malheureusement, nous avons observé une forte variabilité entre échantillons dans la relation potentiel hydrique/teneur en eau. Il semblerait qu'il y ait eu une forte hétérogénéité interne dans la répartition de l'humidité du bois. D'une part la Thetaprobe et les sondes psychrométriques n'étaient pas insérées au même endroit ; d'autre part l'humidité mesurée par le poids est intégrative tandis que la mesure des potentiels est locale.
Nous avons cherché à évaluer la variabilité interne de l'humidité en fonction du temps de dessèchement de nos échantillons, lors de notre dernière campagne de calibrage, en passant les 4 échantillons dans un scanner (voir Annexe 2 pour plus de détails).

Les relations obtenues sont :

$\theta_{vol} = -0.518*(U)^2 + 1.335*(U) - 0.261.$ $(r^2 = 0.75)$ [12]

$\psi_{theta} = -2.155/(1+\exp((U-0.655)/0.022))).$ $(r^2 = 0.86)$ [13]

θ_{vol} étant l'humidité volumique, ψ_{theta} le potentiel hydrique et U la tension mesurée par la thetaprobe.

Pour plus de détails, se reporter en Annexe 3, au papier « *Joint measurements of water content and water potential in wood of trees using Thetaprobe device* ».

Nous avons estimé la quantité d'eau stockée dans le tronc à partir des mesures d'humidité dans le tronc par la thetaprobe. La quantité d'eau prélevée dans les réserves sur une journée $\sum W_{ptheta}$ est estimée à partir de la différence entre l'humidité volumique minimum et maximum mesurées, et le volume du tronc :

$\Sigma Wdtheta_i = (\theta vol_max_i - \theta vol_min_i)*V$ [14]

Avec i, le jour considéré, θvol_max_i est l'humidité volumique maximale mesurée au jour i, θvol_min_i est l'humidité volumique minimale du jour i et V est le volume du tronc (m^3).

IV.3.b Mesures réalisées in situ

Début juillet 2008, deux Thetaprobes ont été placées à 1.50 m dans le tronc des arbres 14 et 202. Les sondes Thetaprobe ont été connectées à une centrale de mesure (CR7, Campbell scientific, Inc., Logan, UT, USA). Nous avons ensuite déduit l'humidité du bois et son potentiel hydrique à partir des relations calibrées au laboratoire.

V Présentation du modèle hydraulique

L'architecture que nous avons utilisée pour calculer les caractéristiques hydrauliques (résistances et capacitances) à partir des mesures effectuées en 2008 est présentée figure II.10.

V.1 Résistances hydrauliques

Nous avons calculé les résistances hydrauliques à partir de l'analogie électrique.
Au lieu d'utiliser Ψ_{sol}, le potentiel de base Ψ_b a été pris comme un substitut, supposé mieux représenter l'état hydrique du sol perçu par les arbres.

Nous supposons qu'à midi, quand le flux de sève est maximal et plutôt stable, le contenu en eau des organes est minimum et varie peu. Pour éviter les effets des échanges de flux des réservoirs nous avons donc utilisé une moyenne des flux de sève entre 11h et 13h pour calculer les résistances, heures auxquelles les effets des réservoirs sont les plus faibles, avec les potentiels mesurés en milieu de journée décrits plus haut.

La résistance hydraulique totale, du sol jusqu'aux feuilles (en $MPa.h.m^{-3}$), est souvent calculée comme :

$$R_{tot} = (\Psi_b - \Psi_{fl}) / F_{BT} \qquad [15]$$

où Ψ_{fl} est le potentiel hydrique des feuilles de la partie supérieures de la couronne, F_{BT} est le flux de sève à la base du tronc.

Nous avons ensuite décomposé cette résistance hydraulique afin d'obtenir les résistances des différents compartiments.

Étant donné l'hétérogénéité des branches dans la couronne, et donc des potentiels de xylème mesurés (voir figure IV.1), nous avons décidé d'utiliser une moyenne de tous les potentiels de xylème des branches sans distinction de hauteur de mesures, $\Psi_{X,}$ pour calculer les résistances du tronc et de la couronne (Granier et Claustres, 1989).

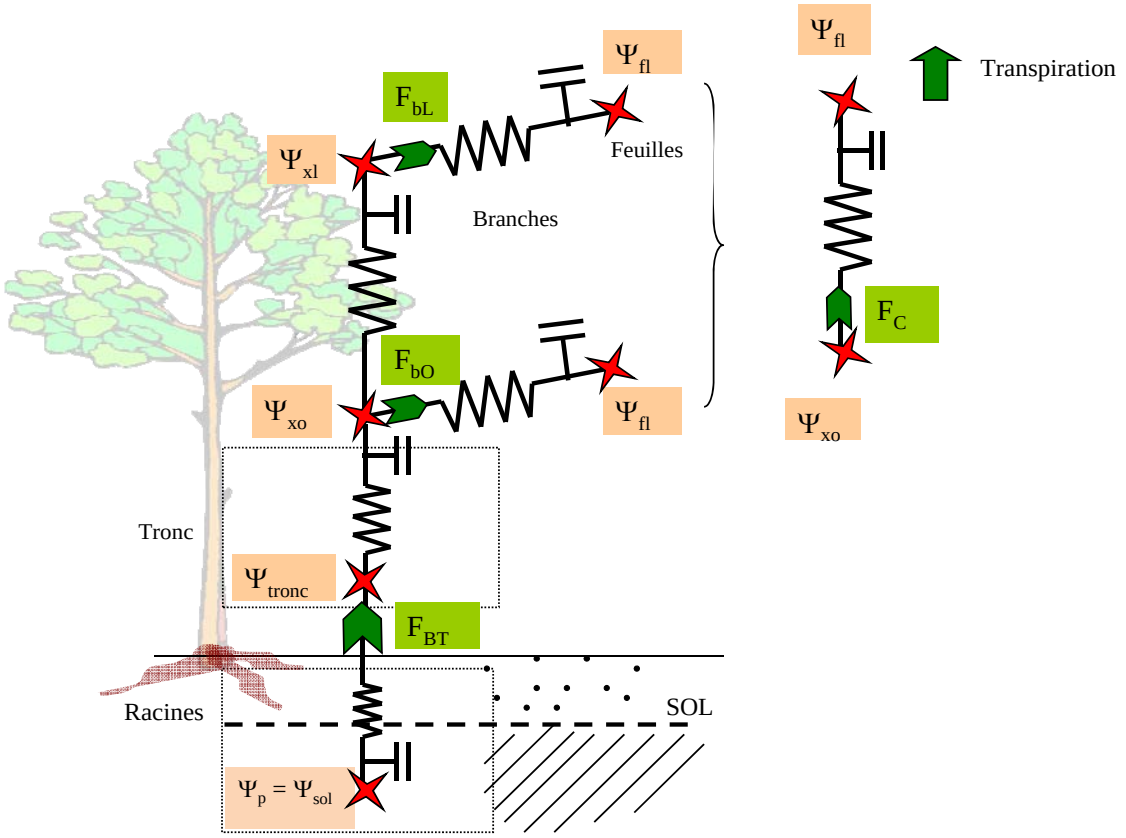


Figure II.10. *Schéma du formalisme électrique utilisé pour calculer les différentes composantes hydrauliques d'un arbre moyen (résistances et capacitances). Voir texte pour les significations des abréviations.*

* R_{racine} est la résistance aux flux entre le sol et la base du tronc :

$$R_{racine} = (\Psi_b - \Psi_{tronc})/F_{BT} \qquad [16]$$

Ψ_{tronc} est le potentiel du tronc estimé à midi à partir des mesures de thetaprobe, au moyen de la relation [15]

* R_{tronc} est la résistance hydraulique entre la base du tronc et la base de la couronne vivante:

$$R_{tronc} = (\Psi_{tronc} - \Psi_X)/F_{BT} \qquad [17]$$

Ψ_X est le potentiel de xylème moyen de la couronne

* La résistance hydraulique du sol jusqu'au tronc est calculée à partir du gradient de potentiel mesuré entre le sol et celui du xylème dans la couronne:

$$R_{sol\text{-}tronc} = R_{tronc} + R_{racine} = (\Psi_b - \Psi_X)/F_{BT} \qquad [18]$$

* La résistance foliaire est calculée à partir de la différence de potentiel entre le xylème de la branche et celui de la feuille, ce pour les feuilles de la couche supérieure et celles de la couche inférieure.

R_{brO_tot} est la résistance des branches d'ombre :

$$R_{brO_Tot} = (\Psi_{xo} - \Psi_{fo})/ F_{bO} \qquad [19]$$

R_{brL_Tot} est celle des branches de lumière :

$$R_{brL_Tot} = (\Psi_{xl} - \Psi_{fl})/ F_{bL} \qquad [20]$$

La résistance hydraulique du houppier complet est estimée par:

$$R_C = (\Psi_{xo} - \Psi_{fl})/F_C \qquad [21]$$

Une deuxième méthode de calcul de la résistance totale (R_{tot2}) est d'utiliser la somme de R_C et $R_{sol\text{-}tronc}$.

Les résistances relatives, rapportées à la surface foliaire et à la surface d'aubier, ont aussi été calculées (en $MPa.h.m^2.m^{-3}$).

Nous avons estimé la surface d'aubier comme étant la surface totale du tronc à 1m30, comme l'a suggéré Bartelink et al. (1997), du fait de la présence de vaisseaux conducteurs sur toute la surface de bois.

La surface foliaire totale a été estimée à partir d'une relation liant le diamètre d'une branche à la surface foliaire qu'elle porte (I.Vinckler, communications personnelles), et des mesures de diamètre des branches que nous avions faites sur chaque arbre (voir paragraphe II.3.a de ce chapitre).

V.2 Capacitances

La capacitance du xylème de l'arbre, c'est-à-dire tronc plus branches, (en $m^3.MPa^{-1}$), est estimée en divisant la quantité d'eau prélevée dans la journée dans les réservoirs par le gradient de potentiels associé entre le sol et la base des branches :

$$C_t = \Sigma\, (F_{BT}\text{-}F_C)_{FBT<FC} / (\Psi_b\text{-}\Psi_{TX}) \qquad [22]$$

où Ψ_{TX} est le potentiel du tronc moyen, calculé à partir de Ψ_{XL}, Ψ_{XO} et Ψ_{tronc}.

La capacitance des feuilles (C_f) a été estimée en utilisant une courbe pression-volume reliant le contenu en eau relatif des feuilles à la pression qu'elles subissent pour des feuilles de hêtre (Taylor et Dobson, 1989). Ainsi, pour un gradient journalier (Ψ_p-Ψ_L) imposé sur les feuilles, nous pouvons déduire la quantité d'eau prélevée (en calculant le poids vert total des feuilles de nos arbres à partir de la relation présentée figure II.11), et ainsi la capacitance C_f.

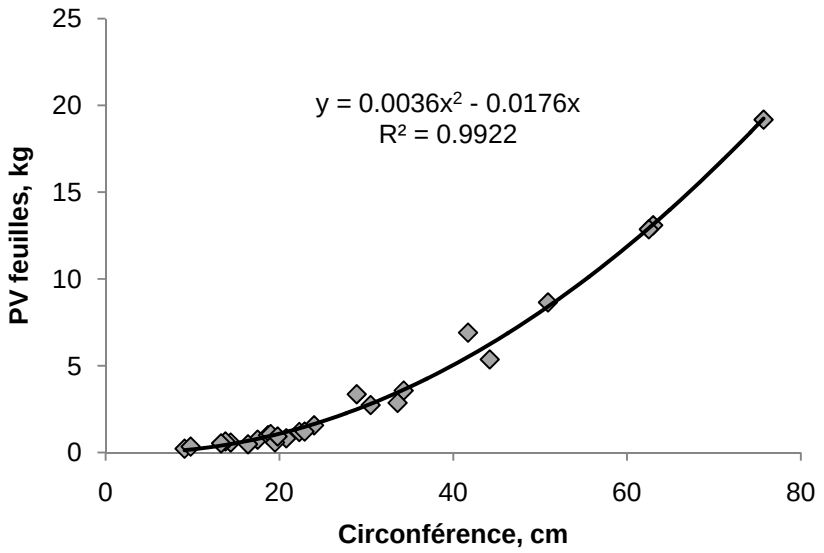


Figure II.11. *Relation entre la circonférence du tronc mesurée à 1m30 et le poids vert total des feuilles porté par l'arbre (LeGoff, communications personnelles).*

Les capacitances relatives ont aussi été calculées ($m^3.m^{-3}.MPa$), rapportées au volume de tissu considéré (volume du tronc pour C_t, et volume de feuille pour C_f).

VI Utilisation et test d'un modèle : Tuzet et al. (2003, 2007)

VI.1 Principes les plus importants du modèle de Tuzet et al. (2003, 2007)

Le modèle développé par Tuzet et al. (2003, 2007) permet de simuler conjointement les flux d'énergie, d'eau et de carbone à l'échelle du couvert.

La simulation des flux d'eau (prélèvement d'eau dans le sol, transpiration et échanges d'eau avec les réservoirs) est couplée à celle de la conductance stomatique, des potentiels hydriques (du sol aux feuilles), et donc de l'humidité de chacun des compartiments ainsi que leur capacité de stockage d'eau, et ce à un pas de temps semi-horaire.

Cowan (1977) fut le premier à montrer combien il était important de développer des modèles couplant les échanges gazeux au niveau des feuilles au transport de l'eau pour représenter le continuum sol-plante-atmosphère. Les facteurs contrôlant l'ouverture ou la fermeture des stomates ont été présentés en détail ci-dessus. Cependant, il restait à intégrer cette régulation dans un modèle à l'échelle du peuplement. Les modèles actuels mettant l'accent sur les processus à l'échelle foliaire sont cependant déficients pour la simulation de la transpiration et de la conductance quand l'eau dans le sol devient très limitante (cf Chapitre I, Leuning, 1995).

Le but recherché par Tuzet et al. (2003) lors de la création de leur modèle était : (1) de pouvoir rendre compte de tous les facteurs qui contrôlent la conductance stomatique, même à l'échelle cellulaire ; (2) de coupler cette régulation à la description des flux d'eau et de carbone dans le SPAC.

L'architecture hydraulique de l'arbre est basée sur l'analogie électrique (Chapitre II).

Pour une présentation complète du modèle, voir les études de Tuzet et al. (2003 et 2007).

VI.1.a Modélisation de la régulation stomatique

Ce modèle diffère des autres modèle SPAC dans la manière dont la conductance stomatique est paramétrée, et par l'utilisation d'une résolution dynamique des équations des flux d'eau pour calculer le prélèvement d'eau par les racines.

La paramétrisation des contrôles physiologiques de la conductance stomatique est une variante du modèle Ball-Berry (Ball et al. 1987 ; Leuning, 1995). Il a été modifié pour inclure la réponse des stomates au potentiel hydrique foliaire par une fonction empirique décrivant leur sensibilité (pour plus de détails sur la fonction, voir Tuzet et al. 2003). Inclure le potentiel foliaire dans le modèle décrivant le fonctionnement des stomates était pertinent sachant que les stomates régulent la transpiration dans le but d'éviter la cavitation dans le xylème (Tyree et Sperry, 1988 ; Jones et Sutherland, 1991 ; Sperry,

2000) et que la conductance stomatique est largement influencée par le potentiel hydrique au niveau des sites d'évaporation (Leuning et al.,2003).

La conductance stomatique dépend du rayonnement, de la température et de la concentration intercellulaire en CO_2 (via la photosynthèse) et du potentiel hydrique foliaire, qui est à son tour est fonction du potentiel hydrique du sol, du flux d'eau traversant la plante et des résistances hydrauliques du xylème. Cette approche assure donc un couplage complet entre la conductance stomatique, les flux d'eau, et les échanges de CO_2 ente les feuilles et l'atmosphère.

La quantité d'eau transpirée est déterminée par la demande climatique, la disponibilité en eau dans le sol, le prélèvement de cette eau par les racines, les résistances hydrauliques de la plante ainsi que les capacitances (Jones, 1978 ; Meinzer et al. 2002). L'ajout de capacitance au modèle (Tuzet et Perrier, 2007) a permis d'observer l'effet qu'a l'action des réserves d'eau sur la régulation stomatique. Le potentiel hydrique dans les cavités stomatiques diminue moins, sous l'effet d'un dessèchement du sol, grâce à l'apport d'eau des réservoirs au flux de transpiration ; la conductance des stomates au CO_2 montre aussi une diminution plus lente.

VI.1.b Description du fonctionnement du sol

Beaucoup de modèles qui décrivent la dépendance entre la conductance stomatique et l'humidité du sol sont basés sur une analogie de résistance électrique pour le transport d'eau du sol aux racines (Tardieu et Davies, 1993 ; Olioso et al. 1996 ; Williams et al. 1996). La résistance hydraulique aux flux d'eau dans le sol varie beaucoup avec le contenu en eau du sol.

Le contenu en eau du sol, donc la résistance hydraulique, varie fortement avec la distance entre la surface de la racine et l'eau du sol, lorsque celui-ci se dessèche (Cowan, 1965). La distribution spatiale de l'humidité change aussi au cours de la journée. La dynamique du flux d'eau vers les racines ne sera pas correctement représentée si une humidité moyenne du sol est utilisée pour calculer la résistance hydraulique du sol.

Dans ce travail, plutôt que d'utiliser des résistances hydrauliques, le prélèvement d'eau par les racines est calculé dynamiquement en résolvant les équations de Richards (Gardner, 1960) à chaque intervalle de temps. Le flux d'eau vers les racines est modélisé en considérant que le sol est homogène, en utilisant une géométrie cylindrique classique et le concept de volume effectif de sol par unité de longueur de racine. Décrire la distribution de l'eau près des racines est particulièrement important quand le sol se dessèche, en raison de la relation non-linéaire entre l'humidité et la conductivité hydraulique du sol. La résistance au transport d'eau du sol vers les racines est alors affectée. Elle varie journalièrement en fonction du flux du sol vers les racines alors que le sol se dessèche. Le potentiel de l'eau dans le sol, Ψs, varie au cours de la journée en fonction de la distance à la racine et de la demande climatique. Cette méthode permet de bien prendre en compte la dynamique de l'assèchement du sol qui n'est pas homogène autour du manchon racinaire.

VI.2 Adaptation du modèle à un couvert forestier

Le modèle utilisé intègre les bases physiques et biologiques des interactions entre les facteurs de l'environnement et le fonctionnement du couvert végétal et peut ainsi être utilisé pour différents types de couverts végétaux. Il a été testé et validé pour des cultures, type maïs ou blé, montrant de bons résultats en cas de sècheresse avancée du sol (Tuzet et al. 2003 et 2007). Notre objectif était de tester le modèle face aux données pour un couvert forestier, plus particulièrement celui de Hesse.
Le peuplement est considéré comme un arbre moyen, dont le houppier représente l'ensemble du couvert forestier. Les processus de photosynthèse et de transpiration sont alors simulés sur l'ensemble du couvert.
Le modèle sol-plante-atmosphère comprend quatre couches : deux horizons pour le sol, une couche correspondant à la zone des troncs, et une autre pour le houppier, comprenant chacun une capacitance et une résistance hydraulique propre. Une description plus précise de l'architecture hydraulique du modèle est présentée figure II.12 et tableau II.6, ainsi que dans Tuzet et Perrier (2007).

Les évolutions journalières du potentiel hydrique des feuilles, de l'absorption de l'eau par les racines, de la transpiration de la canopée et de l'utilisation des réserves d'eau dans les compartiments sont simulées par le modèle en utilisant des variables climatiques (vent, pluie, rayonnement net et rayonnement global, la température de l'air et l'humidité relative), le contenu en eau du sol et les caractéristiques du sol et de la canopée.

Les flux, contenus en eau et quantités associées sont exprimées par unité de m^2 de sol.

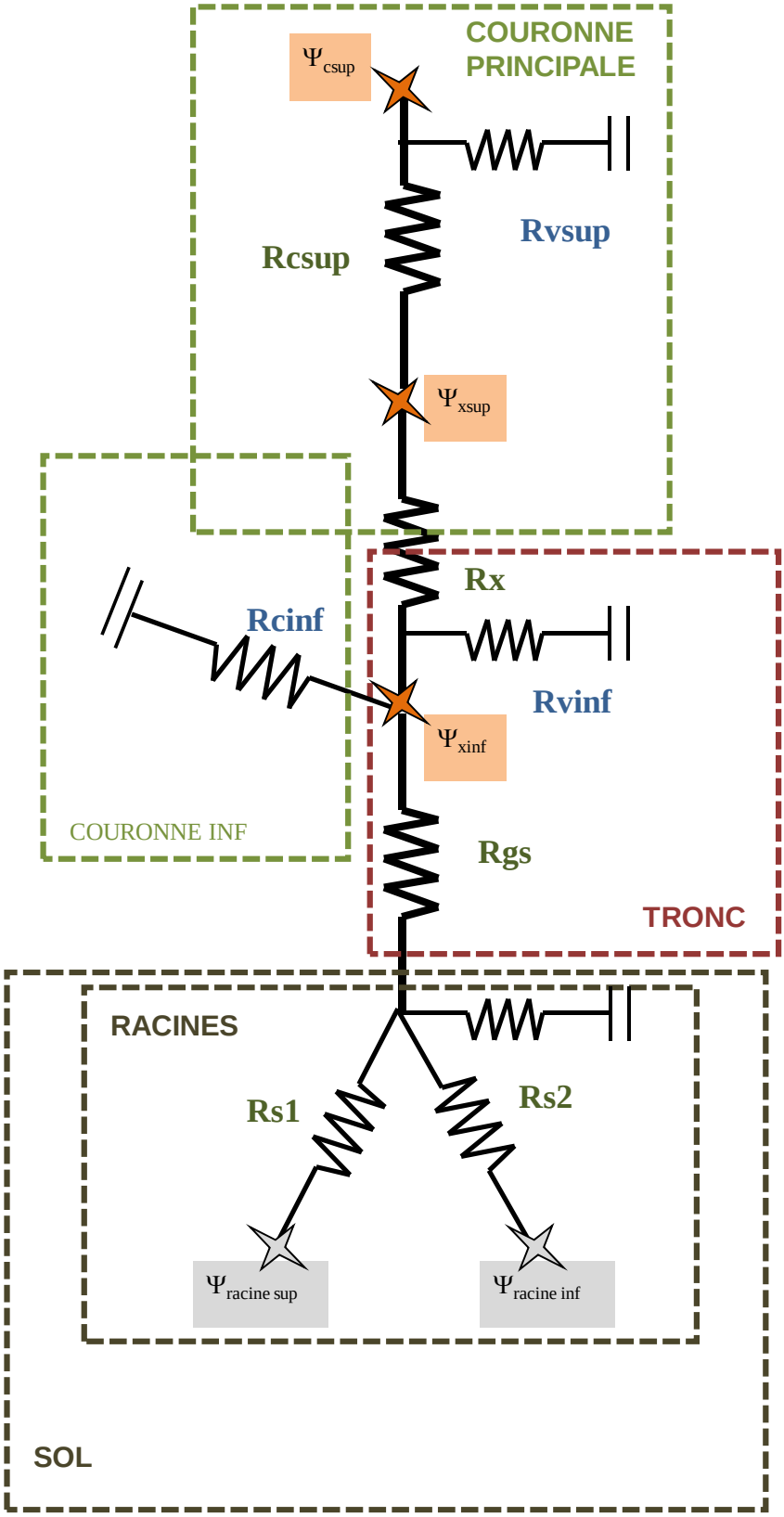


Figure II.12. *Schéma du formalisme électrique utilisé dans le modèle développé par A.Tuzet. Les encadrés bleus représentent les réservoirs d'eau. La signification des différentes résistances est donnée dans le tableau II.6.*

Tableau II.6. *Signification et valeurs des résistances présentées Figure II.12, en MPa.m^3.m^{-2}.s.*

MPa.m^3.m^{-2}.s	Résistances hydrauliques	Signification
Rvinf	2.0 10^7	Résistance radiale du bois dans le tronc (reliant le réservoir tronc au xylème)
Rvsup	1.0 10^7	Résistance des tissus feuille (reliant le réservoir feuille au xylème)
Rx	0.8 10^7	Environ 50% de la résistance xylème tronc
Rgs	1.0 10^7	Environ 50% de la résistance xylème tronc auxquels s'ajoutent une partie de la résistance des grosses racines
Rcinf	1.2 10^7	Résistance reliant au tronc les quelques feuilles de la couche tronc (négligeables)
Rcsup	0.8 10^7	Résistance qui relie les tissus des feuilles à la cavité stomatique
Rgs	1.0 10^7	Résistance hydraulique du xylème
Rs1	0.5 10^7	Résistance racinaire de la couche supérieure
Rs2	1.5 10^7	Résistance racinaire de la couche inférieure

VI.3 Validation du modèle à Hesse

Nous avons souhaité confronter les simulations du modèle à des flux mesurés sur le site de Hesse. Une partie des paramètres et variables d'entrées (climat et caractéristiques des plantes, lorsque ceux-ci étaient mesurables) ont été mesurés sur ce site. Le jeu de données des paramètres a été obtenu indépendamment du jeu de données utilisé pour la validation.
Les paramètres non disponibles sur le site ont été extraits de la littérature. Les différents paramètres utilisés sont présentés tableau II.7.

Comme présentées précédemment dans ce chapitre, les données climatiques nécessaires et des mesures de transpiration et flux de sève étaient disponibles en 2002, 2003 et 2008, ainsi que des mesures de contenu en eau du sol (2002 et 2003), et de potentiels hydriques foliaires (2003 et 2008).
Les variables météorologiques, mesurées au pas de temps semi-horaire, sont le rayonnement global, le rayonnement net, la température de l'air et du sol, l'humidité relative de l'air, les précipitations et la vitesse du vent.
Nous avons estimé une résistance totale moyenne (à partir de nos deux arbres), ainsi que les capacitances foliaires et de tronc, rapportées à une unité de surface de sol (en utilisant comme facteur

de proportion la surface terrière totale du peuplement en $m^2.ha^{-1}$). Les résultats associés sont discutés dans le Chapitre V.

Tableau II.7. *Signification et valeurs des principaux paramètres utilisés pour les simulations du modèle concernant le site de Hesse.*

Grandeur	Valeur	Unité
Hauteur de référence	22	m
Albédo	0.14	SU
Hauteur des troncs	8.0	m
Surface des branches (et tronc)	2.0	$m^2.m^{-2}$ de sol
Epaisseur des couches de sol couche sup	0.6	m
Epaisseur des couches de sol couche inf	0.8	m
Potentiel à saturation de la couche de sol supérieure	$-3.3\ 10^{-3}$	MPa
Potentiel à saturation de la couche de sol inférieure	$-5.98\ 10^{-3}$	MPa
Conductivité à saturation de la couche de sol supérieure	$42.0\ 10^{-6}$	$s^{-1}.m^2$
Conductivité à saturation de la couche de sol inférieure	$30.4\ 10^{-6}$	$s^{-1}.m^2$
Coefficient b des relations de la couche de sol supérieure [1]	7.0	SU
Coefficient b des relations de la couche de sol inférieure [1]	14.95	SU
Potentiel initial feuille tronc racine	$-5.0\ 10^{-3}$	MPa
Teneur en eau volumique du sol à saturation, couche supérieure	0.45	SU
Teneur en eau volumique du sol à saturation, couche inférieure	0.40	SU
Longueur des racines couche sup	$0.9\ 10^{3}$	m
Longueur des racines couche inf	$0.15\ 10^{3}$	m
Rayon des racines fines	$0.25\ 10^{-3}$	m

[1] Voir Relations 4(a) et 4(b), Tuzet et al. (2003)

VII Tableau des différents symboles utilisés

Symboles	Unités	Description
E	$mm.h^{-1}$	Transpiration du couvert mesuré par Eddy covariance
H	$W.m^{-2}$	Flux de chaleur sensible mesuré par Eddy covariance au dessus du couvert
gc	$cm.s^{-1}$	Conductance du couvert
LAI	$m^2.m^{-2}$	Indice foliaire
vpd	HPa	Déficit hydrique de l'air
Rg	$W.m^{-2}$	Rayonnement global
REW	SU	Réserve en eau du sol
Cr	mm	Variations de la circonférence des organes dues uniquement aux échanges d'eau avec les tissus élastiques
MDS	mm	Maximum de contraction des organes observé au cours d'un cycle
Fr	$m^3.h^{-1}$	Flux d'eau échangé avec les tissus élastiques à l'échelle de l'arbre individuel
Frstand	$mm.jour^{-1}$	Flux d'eau échangé avec les tissus élastiques à l'échelle du peuplement
f_d	$m^3.m^{-2}.s^{-1}$	Densité de flux de sève
f_{db}	$m^3.m^{-2}.s^{-1}$	Densité de flux de sève dans les branches
f_{dbl}	$m^3.m^{-2}.s^{-1}$	Densité de flux de sève dans les branches de la couche supérieure
f_{dbo}	$m^3.m^{-2}.s^{-1}$	Densité de flux de sève dans les branches de la couche inférieure
F	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève à la base du tronc, chapitre III
F_{BT}	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève à la base du tronc, chapitre IV
F_{cv}	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève total dans la couronne
F_{bo}	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève total des branches de la couche inférieure
F_{bl}	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève total des branches de la couche supérieure
T	$mm.h^{-1}$	Flux de sève total du peuplement
Fmin	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève total minimale au cours de la saison
Fmax	$m^3.\ s^{-1}$	Flux de sève total maximale au cours de la saison
Dim°		Diminution relative des flux en 2003
$N_{T<E}$	Heures	Durée de la phase de prélèvement de l'eau
Re	$mm.h^{-1}$	=(T-E), est la quantité d'eau échangée avec les réserves, à l'échelle du peuplement
ΣRe	$mm.jour^{-1}$	Cumul journalier de la quantité d'eau échangée avec les réserves à l'échelle du peuplement

Symboles	Unités	Description
ΣRep	$mm.jour^{-1}$	Cumul journalier de la quantité d'eau prélevée dans les réserves à l'échelle du peuplement
ΣRer	$mm.jour^{-1}$	Cumul de la quantité d'eau utilisée pour remplir les réserves à l'échelle du peuplement
W	$mm.h^{-1}$	$=(F_{BT}-F_{CV})$, est la quantité d'eau échangée avec les réserves, à l'échelle de l'arbre
ΣW	$mm.jour^{-1}$	Cumul journalier de la quantité d'eau échangée avec les réserves à l'échelle de l'arbre
ΣWp	$mm.jour^{-1}$	Cumul journalier de la quantité d'eau prélevée dans les réserves à l'échelle de l'arbre
ΣWr	$mm.jour^{-1}$	Cumul de la quantité d'eau utilisée pour remplir les réserves à l'échelle de l'arbre
$\Sigma Wptheta$	$mm.jour^{-1}$	
Ψ_b	MPa	Potentiel de base
ψ_{bt}	MPa	Potentiel de base théorique
Ψ_{XO}	MPa	Potentiel hydrique du xylème mesuré dans les branches de la couche inférieure
Ψ_{XL}	MPa	Potentiel hydrique du xylème mesuré dans les branches de la couche supérieure
Ψ_{fo}	MPa	Potentiel foliaire minimum mesuré dans les feuilles de la couche inférieure
Ψ_{fl}	MPa	Potentiel foliaire minimum mesuré dans les feuilles de la couche supérieure
ψ_{sol}	MPa	Potentiel hydrique mesuré dans le sol
Ψ_{tronc}	MPa	Potentiel mesuré dans le tronc avec la thetaprobe
θvol	$m^3\ m^{-3}$	Humidité volumique mesurée dans le tronc
R_{tot} , R_{tot2}	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique totale
R_{tot_sf}, R_{tot_sa}	$MPa.h.m^2.m^{-3}$	Résistance hydraulique totale, rapportée à la surface foliaire et d'aubier.
R_{tronc}	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique du tronc
$R_{sol\text{-}tronc}$	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique des racines et du tronc
$R_{bo\text{-}m}$	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique d'une branche moyenne de la couche inférieure de la couronne
$R_{bl\text{-}m}$	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique d'une branche moyenne de la couche supérieure de la couronne
R_{boTot}	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique totale de la couche inférieure de la couronne
R_{blTot}	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance hydraulique totale de la couche supérieure de la couronne
R_c	$MPa.h.m^{-3}$	Résistance totale de la couronne
C_t	$m^3\ MPa^{-1}$	Capacitance du tronc
C_f	$m^3\ MPa^{-1}$	Capacitance des feuilles
C_{t_v}	$m^3\ .m^{-3}.\ MPa^{-1}$	Capacitance volumique du tronc
C_{f_v}	$m^3\ .m^{-3}.MPa^{-1}$	Capacitance volumique des feuilles

Chapitre III

Chapitre III
Réponse d'une hêtraie à la sécheresse : impacts sur les flux hydriques et contribution des réservoirs d'eau échangeable

L'impact de la sécheresse et canicule de 2003 sur la transpiration des forêts européennes a été étudié par plusieurs auteurs (Leuzinger et al. 2005 ; Bréda et al. 2006 ; Granier et al. 2007 ; Reichstein et al. 2007 ; Zweifel et al. 2007). Dans la hêtraie de Hesse (France), Granier et al. (2007) ont observé une réduction significative de la transpiration dès la fin juin. Plus largement, au travers du réseau de suivi FLUXNET composé de tours de mesure par corrélations turbulentes, les flux de CO_2 et H_2O sont disponibles sur 200 sites sur 10 ans (Baldocchi et al. 2001 ; Reichstein et al. 2007). Ayant mis en évidence que les flux de masse des différents écosystèmes étudiés sont plus sensibles au déficit hydrique du sol qu'aux effets de la température, Reichstein et al. (2007) concluent que la biosphère avait perçu l'année 2003 comme une sècheresse plus qu'une canicule.

Les flux d'eau et de carbone, à l'échelle de l'arbre ou du peuplement, sont fortement influencés par le déficit hydrique dans le sol. Des épisodes de sècheresse induisent souvent une diminution de la productivité primaire nette (Law et al. 2002 ; Hoff et Rambal 2003 ; Ciais et al. 2005 ; Granier et al. 2007). Différentes stratégies de résistance, tolérance ou évitement du stress hydrique ont été mises en évidence (Bréda et al. 1993 a et b ; Raftoyannis et Radoglou 2002 ; Leuzinger et al. 2005 ; Zweifel et al. 2007 ; Gartner et al. 2009), caractérisées par des ajustements structurels ou physiologiques. La régulation stomatique, et la capacité de l'arbre à constituer et utiliser des réserves d'eau internes, sont parmi les processus les plus notables. Cette dernière propriété reste la moins étudiée.
Les tissus élastiques des différents organes (racines, tronc, branches et feuilles) ainsi que le bois d'aubier des troncs, branches et racines, peuvent être des compartiments de stockage d'eau plus ou moins importants, selon l'espèce et la taille de l'arbre (Cermak et al. 1998, 2007 ; Domec et al. 2006 ; Scholz et al. 2008). Comme vu précédemment dans le chapitre consacré au fonctionnement des réservoirs hydriques, l'importance relative des tissus élastiques et des réserves d'eau dans le bois d'aubier varie aussi d'une espèce et d'un arbre à l'autre selon l'âge (Waring et Running 1978 ; Zweifel et al. 2001 ; Cermak et al. 2007). La contribution relative des réserves d'eau, tout type confondu, à la transpiration journalière peut varier de 2 % à 65 % (Waring et Running 1978 ; Zweifel et al. 2001 ; Meinzer et al. 2004 ; Scholz et al. 2008). Cette contribution va dépendre des conditions climatiques et notamment du déficit en eau du sol : les réserves hydriques sont d'autant plus sollicitées que le sol se dessèche (Hinckley et Bruckerhoff 1975 ; Borchert et al. 1994 ; Goldstein et al. 1998).

Les gestionnaires forestiers ont des interrogations sur la réponse du hêtre au déficit hydrique, cette espèce étant considérée sensible à la sécheresse, son habitat étant généralement les milieux tempérés et humides (Epron et Dreyer 1993 ; Magnani et Borghetti 1995 ; Backes et Leuschner 2000 ; Cochard et al. 2001). Ainsi, elle pourrait être particulièrement vulnérable aux futurs changements climatiques.
Des études concernant l'effet de la sécheresse du sol sur la transpiration chez le hêtre, mesurée par le flux de sève (T), ou par le flux de vapeur ou évapotranspiration réelle (E) ont été réalisées par plusieurs auteurs en conditions naturelles (Irvine et al. 1998 ; Granier et al. 2000b ; Barbour et al. 2005 ; Zapater 2009 ; Peiffer et al. 2010). Ces études ont mis en évidence une réponse rapide et prononcée du hêtre au déficit hydrique, sans connaître précisément la contribution des réservoirs internes d'eau à la transpiration de l'arbre.
Notre étude a pour objet l'analyse du fonctionnement de ces réservoirs hydriques et leur quantification, dans une hêtraie placée sous contraintes climatiques et édaphiques. L'exceptionnelle sécheresse de 2003 fut en effet l'opportunité de caractériser l'impact du déficit hydrique du sol sur les flux d'eau à l'échelle de l'arbre et du peuplement et d'estimer la contribution des différents réservoirs à la transpiration, en conditions non limitantes (année 2002) et en situation de sécheresse édaphique (2003).

Nous avons analysé les flux de sève à l'échelle de l'arbre ainsi qu'à celle de la parcelle (T) que nous avons comparés à l'évapotranspiration du couvert E. La différence entre les flux T et E nous a permis d'estimer les variations de l'eau stockée dans l'arbre. Dans cette étude, nous n'avons pu évaluer que le comportement de l'ensemble des réservoirs hydriques, sans distinction possible entre le tronc, les racines et la couronne. Les variations de circonférence des troncs nous ont également renseignés sur le niveau de stress hydrique subi par les arbres, au travers de la perte d'eau provenant des tissus vivants élastiques.

I Influence du climat sur la transpiration du couvert

L'année 2002 sera considérée dans toute cette étude comme représentant une année de référence, sans limitation en eau. A l'inverse, l'année 2003 est caractérisée par une pluviométrie beaucoup plus faible et des températures plus élevées qu'en 2002 (figure III.1). En conséquence, la réserve en eau du sol diminue beaucoup plus en 2003 qu'en 2002.

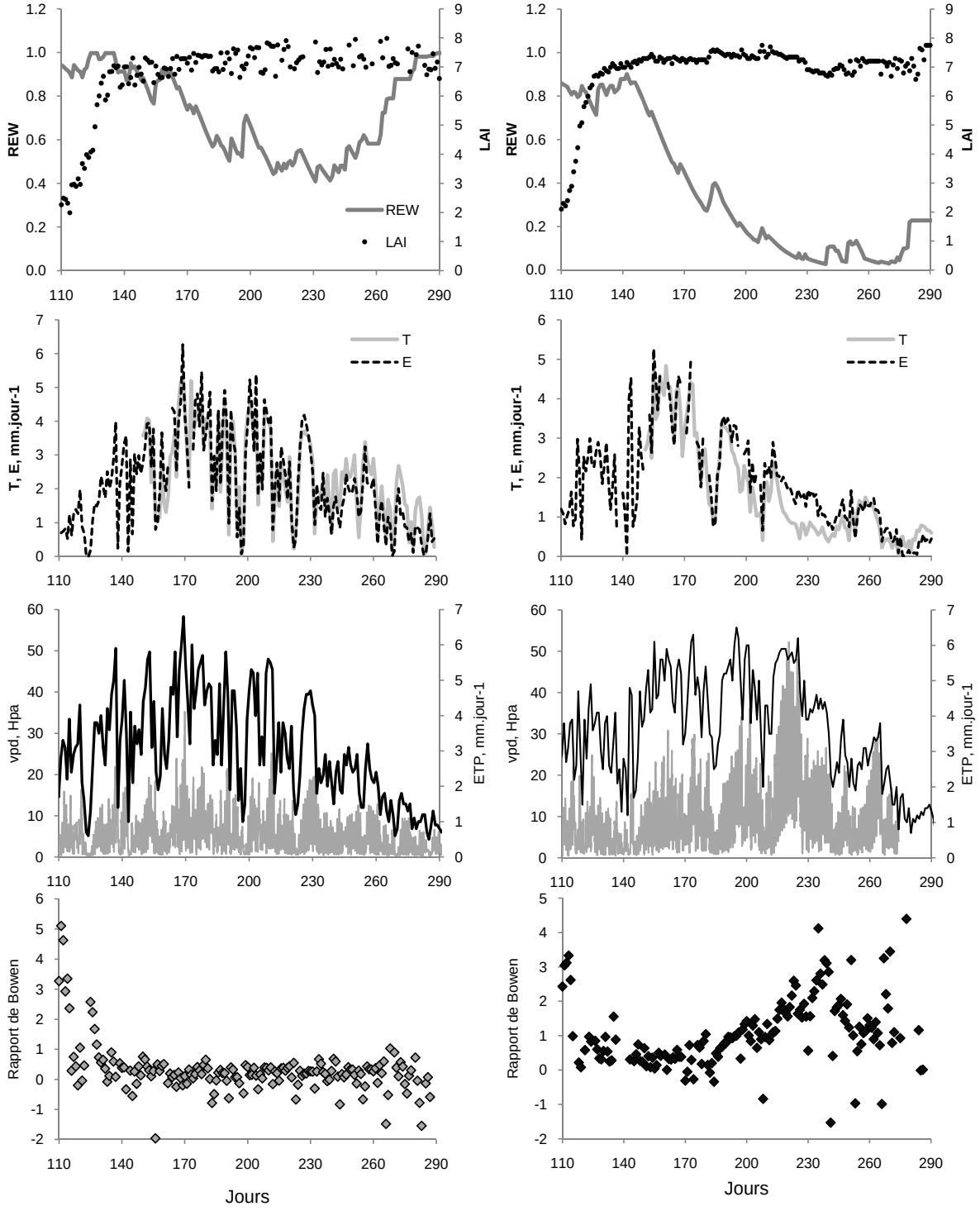


Figure III.1. *Indice foliaire (LAI), réserve hydrique relative dans le sol (REW), évapotranspiration mesurée par corrélations turbulentes E et flux de sève du peuplement T, déficit hydrique de l'air (vpd) et évapotranspiration potentielle ETP, et rapport de Bowen pour les deux années 2002 et 2003.*

I.1 Evolution de rapport de Bowen

Le rapport de Bowen représente la répartition de l'énergie reçue par le couvert entre le flux de chaleur sensible (H) et le flux de chaleur latente (LE), proportionnel à l'évapotranspiration ; il est égal à H/LE (figure III.1).

En 2002, le rapport varie entre 1 et -1, jusqu'au jour 260, puis devient plus dispersé, chutant jusqu'à -2. La demande climatique, illustrée par le déficit de pression partielle de vapeur d'eau dans l'air (vpd) et l'évapotranspiration potentielle ETP, est sensiblement constante est reste élevée tandis que l'approvisionnement en eau du sol est non limitant, puis diminue à partir du jour 230 jusqu'à la fin de la saison.

En 2003 l'évolution et l'importance relative des deux flux H et LE s'inverse au cours du temps. A mesure que l'été avance et que la sécheresse devient plus forte, l'utilisation d'énergie disponible sous forme de flux de chaleur sensible (H) devient plus importante, car l'évapotranspiration diminue à cause de la fermeture stomatique. Ainsi, H/LE augmente, lorsque la sécheresse progresse. La sénescence précoce des feuilles à partir du jour 220 se traduit aussi par une augmentation du flux de chaleur sensible. En l'absence de stress hydrique, le rapport de Bowen est en moyenne proche de 0.5, c'est-à-dire que le flux de chaleur latente est à peu près égal au double du flux de chaleur sensible. Quand le contenu du sol diminue pendant l'été, ce rapport augmente jusqu'à 3, en raison de la fermeture des stomates, face à une demande évaporative croissante. Le vpd est élevé, ainsi que l'ETP. Ainsi, la demande climatique et l'état hydrique du sol sont à l'origine de l'évolution des flux de chaleur sensible et de chaleur latente et de l'importance relative de chacun.

I.2 Evolution de la transpiration, à travers E, T et ETP

Les variations sur la saison de la transpiration du couvert sont dues à celles de la demande climatique. En 2002, et jusqu'au jour 190 en 2003, les variations de LE et ETP sont similaires. La demande climatique reste élevée tout le long des deux années.

Néanmoins, on observe en 2003 un décrochement de LE par rapport à ETP à partir du jour 190 (figure III.1). LE diminue pendant l'été, puis réaugmente légèrement après les épisodes pluvieux. Cependant, on observe un décalage temporel entre les pluies et l'augmentation des flux. La relation entre E et le rayonnement global Rg ou le déficit hydrique maximal journalier vpdmax en 2002 sont fortes (r^2 = 0.86 et 0.72) ; il n'y a pas de relation entre E et REW (figure III.2). En 2003, les relations entre E et Rg ou vpdmax sont plus dispersées qu'en 2002. Par contre, E diminue significativement avec REW (r^2 = 0.66).

La fonction proposée par Granier et al. (2000 a et b), prenant en compte le rayonnement global moyen Rg et le déficit hydrique de l'air maximal journalier vpdmax explique fortement les variations saisonnières de E ($p<0.0001$). Les résidus issus de cette relation sont positivement corrélés avec REW

($p<0.0001$; $r^2 = 0.75$). La même analyse faite pour 2002 n'a montré aucune relation entre les résidus et REW ($p = 0.93$).

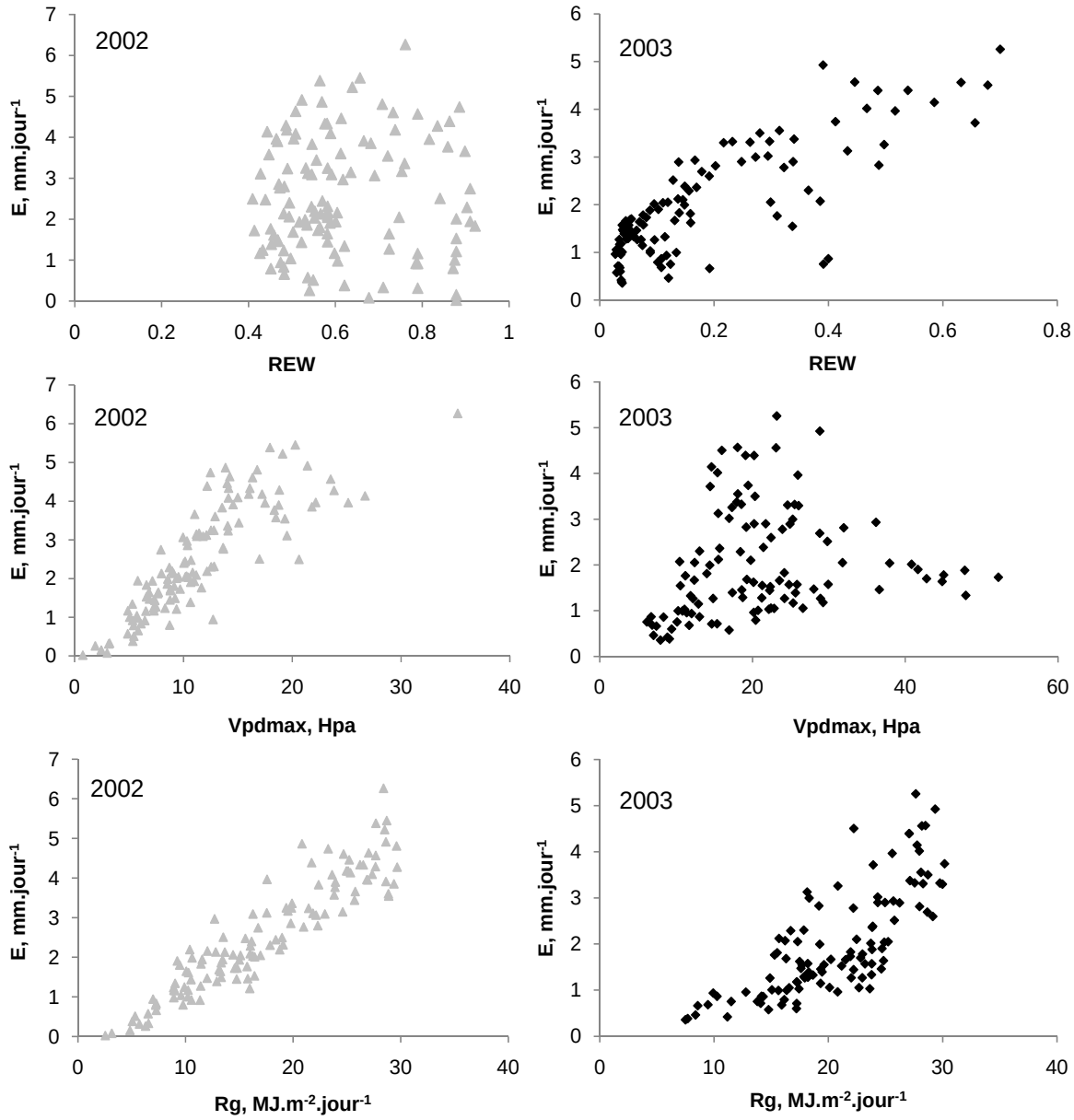


Figure III.2. *Relations entre l'évapotranspiration E et le contenu relatif en eau du sol REW, le déficit hydrique maximal journalier vpdmax, et le rayonnement global Rg, cumulé par jour, pour les deux années 2002 et 2003.*

I.3 Evolution de la conductance du couvert pour la vapeur d'eau

Les contrôles environnementaux et physiologiques de l'évapotranspiration du couvert peuvent aussi être analysés avec la conductance du couvert.

En conditions non limitantes, la conductance du couvert varie principalement avec le rayonnement et le vpd. En période de sècheresse, la meilleure corrélation est trouvée avec REW (r^2 = 0.82) (tableau III.1).

Prendre en compte des effets du rayonnement global et du vpd améliore l'ajustement (r^2 = 0.87). Par contre, la température de l'air n'améliore que très peu l'ajustement.

Tableau III.1. *Paramètres obtenus pour les modèles de conductance, et r^2 des différents ajustements. La relation entre gc et Rg et vpd est représentée par le numéro 1, le 2 est la relation avec REW. Le modèle total comprend aussi la température de l'air.*

Paramètres des modèles	1	1+2	1+2+3
a	1.22	1.14	0.01
b	2.60	3.20	0.04
c		0.14	0.5
d		-624	19.77
e		-1.75	0.06
f		-38.73	0.34
g		-7.3	0.07
h			9.18
i			6.75
j			-0.12
r^2	**0.82**	**0.87**	**0.88**

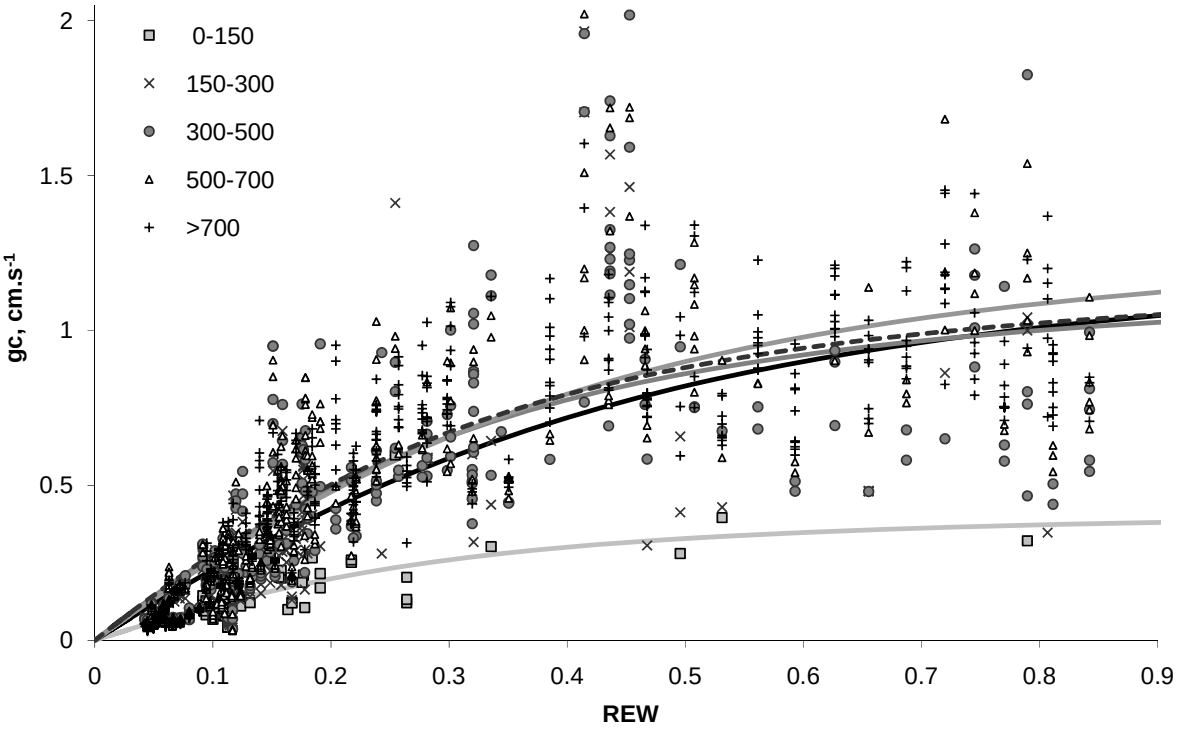


Figure III.3. *Relations entre la conductance du couvert gc et le contenu relatif en eau du sol REW, en distinguant cinq classes selon le rayonnement global Rg. Les relations ajustées pour chacune des classes sont présentées dans le Chapitre II, paragraphe III.2.c.*

Nous avons séparé la conductance du couvert selon cinq classes de rayonnement global, puis avons ajusté l'équation 8 pour chacune d'entre elles. Seule la relation pour le rayonnement de 0 à 150 $W.m^{-2}$ est différente des autres, qui sont, elles, toutes similaires (figure III.3). Ainsi, lorsque le rayonnement global est supérieur à 150 $W.m^{-2}$, la conductance de couvert n'augmente plus. Sur le même site, en 1996, Granier et al. (2000b) avaient obtenu une meilleure relation que la nôtre, ce qui pourrait s'expliquer par une canopée plus ouverte (une éclaircie ayant été faite en 1995). Bréda et al. (2006) ont trouvé aussi que lorsque REW diminuait en dessous de 0.1, la conductance ne montrait plus qu'une sensibilité très faible au vpd, probablement car les stomates étaient totalement fermés.

Comme Granier et al. (2000b), nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la conductance de couvert et la température de l'air. Ceci est probablement dû à la forte corrélation entre la température et le vpd (r^2 =0.86), même si nous suspectons que de fortes températures ont un effet sur les stomates. Bréda et al. (2006) ont suggéré que les effets de la sécheresse de 2003 furent amplifiés par ces fortes températures.

➔ En 2002, la transpiration, ainsi que le flux de chaleur sensible H, varient principalement en fonction de la demande climatique. En 2003, le déficit hydrique a significativement et fortement réduit la transpiration et la conductance du couvert.

II Diminution des flux hydriques, de l'arbre au peuplement avec la sécheresse

II.1 Diminution de la transpiration du couvert

Les tendances des deux flux, T et E, sont similaires au cours de la saison, en 2002 et en 2003 (figure III.1). De juin à juillet 2003, alors que le contenu en eau du sol était encore élevé, les flux n'ont diminué que faiblement. Puis, alors que le contenu en eau du sol a fortement diminué, les flux de sève diminuent aussi jusqu'à la fin août. Ces variations confirment bien l'effet négatif de la contrainte hydrique sur la régulation de la transpiration chez le hêtre, comme observé précédemment (Leuzinger et al. 2005 ; Bréda et al. 2006 ; Granier et al. 2007, 2008).

Nous avions défini trios périodes sur la saison 2003, afin de caractériser l'effet de la sécheresse sur les flux hydriques du peuplement, la période 1 étant représentative d'une période non-limitante, la période 2 a été choisie au plus fort de la sécheresse, la période 3 représente la fin de la saison, après une réhumidification du sol (voir § II.1.a). Les valeurs moyennes de T pour la période 1 en 2002 et 2003 n'étaient pas différentes (figure III.4). Cependant, la diminution de T entre les périodes 1 à 3 est plus importante en 2003 qu'en 2002 ($p < 0.0001$) : T était réduit de 35 % en 2002 et 80 % en 2003.

L'évolution du flux de sève T et de la transpiration E est concordante avec les conditions extrêmes rencontrées pendant l'été en 2003 : le potentiel de base estimé est descendu en dessous de -2 MPa au milieu du mois d'août, alors qu'il n'avait atteint qu'une valeur de -0.24 MPa à la même date en 2002. Des potentiels si bas n'ont pas été rapportés dans la littérature précédemment pour des hêtres adultes (Bréda et al. 2006 ; Peiffer et al. 2010). De plus, une diminution inhabituelle du LAI d'environ 1.0 $m^2.m^{-2}$ a été observée au mois d'août (jour 212, Bréda et al. 2006), qui contribua probablement aussi à la diminution de la transpiration.

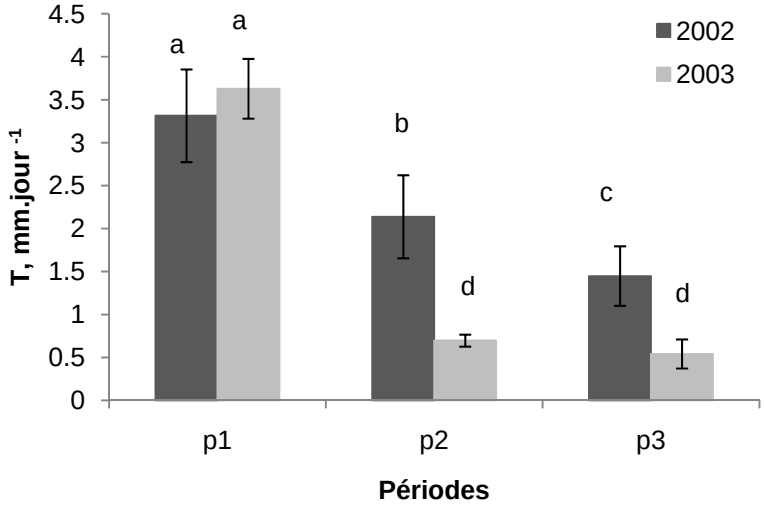


Figure III.4. *Valeurs moyennes du flux T pour les trois périodes (voir texte) pour les deux années 2002 et 2003. Les écarts standards à la moyenne sont présentés aussi. Les lettres différentes indiquent des différences significatives.*

II.2 Effet de la sécheresse sur la variabilité des flux entre classes d'arbres : évolution saisonnière

Tous les effets statuts social, période, statut*période, année*période et statut*année sur les flux totaux des trois classes (Ftot) sont significatifs.

Au cours de l'année 2002 et au début de la saison de 2003 (période 1), le flux d'eau total des arbres dominés était plus élevé que celui des deux autres classes de dominance (figures III.5 et III.6), le nombre d'arbres de cette classe étant bien plus important que dans les deux autres (tableau II.4), le flux de sève des arbres codominants étant lui-même plus élevé que celui des arbres dominants. Il est à noter aussi que la diminution entre la période 1 et la période 2 était significativement plus marquée en 2003 qu'en 2002 pour toutes les classes.

En 2003, entre les jours 150 à 200, la contribution respective des trois classes d'arbres au flux T était de 25 %, 35 % et 40 % respectivement pour les arbres dominants, codominants et dominés. Alors que les flux diminuent lorsque la sécheresse progresse, les différences entre les classes se réduisent, et les valeurs des flux sont significativement similaires pour les périodes 2 et 3 (figures III.6 et III.7).

A partir de l'analyse de la diminution moyenne des flux Dim° (voir Chapitre II, paragraphe III.2.a) nous avons mis en évidence que les arbres dominés avaient vu leurs flux diminuer en 2003 de façon significativement plus importante que les arbres dominants et codominants entre la période 1 et 2 ($p = 0.0002$).

Il n'y a pas de différence significative entre les périodes 2 et 3 pour les trois classes.

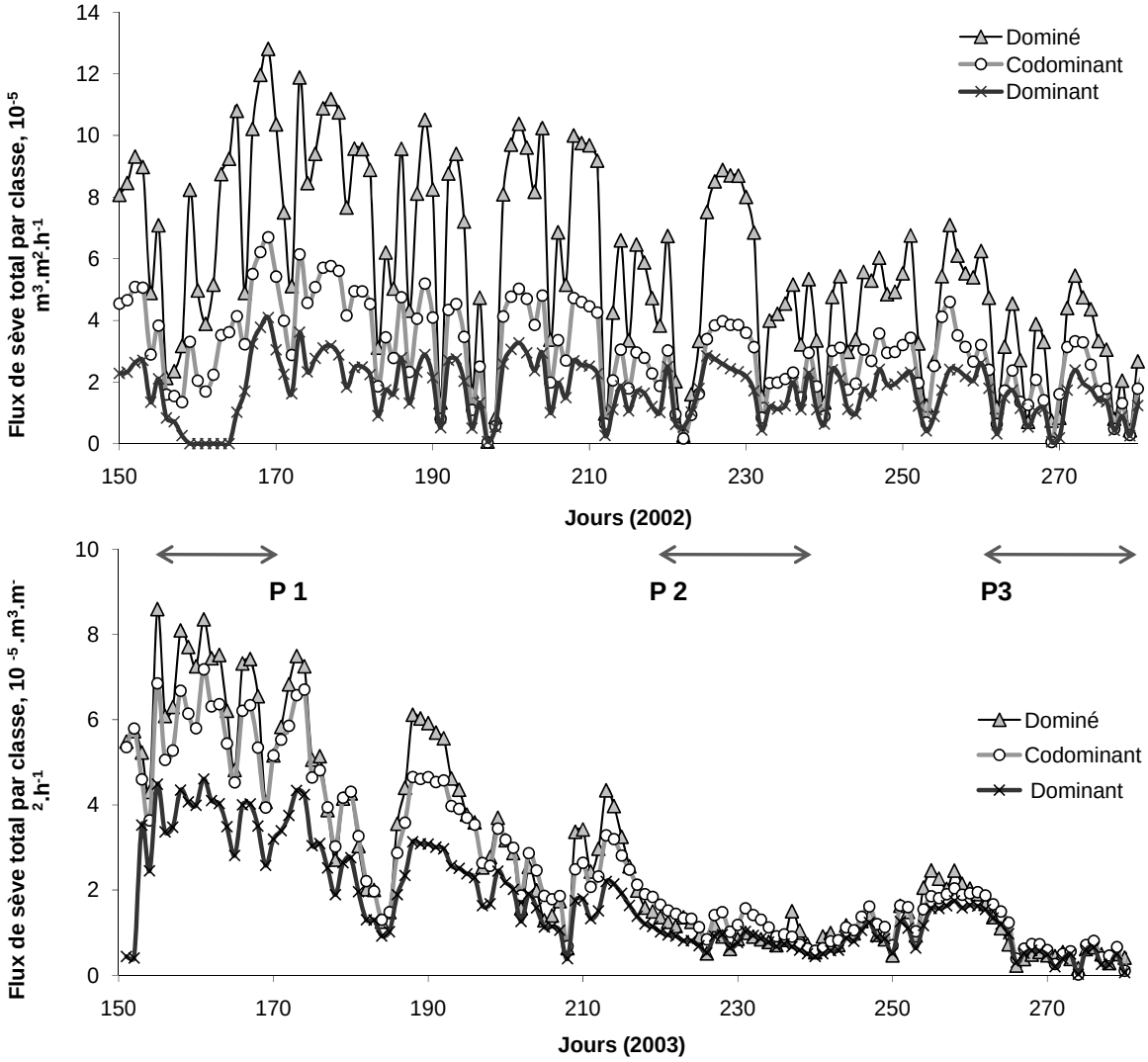


Figure III.5. *Valeurs journalières des flux de sève totaux par classe de dominance, pour les deux années 2002 et 2003.*

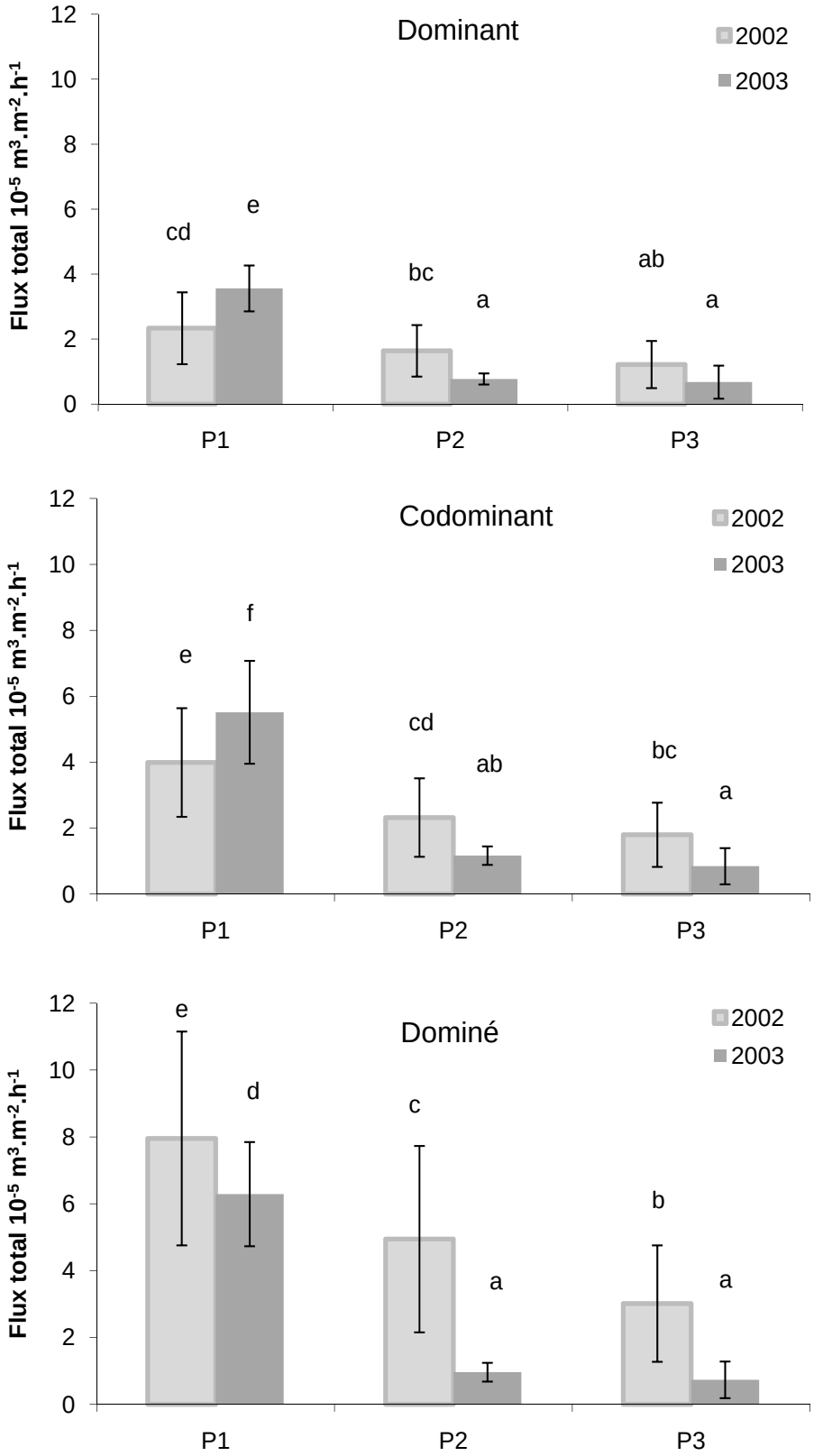


Figure III.6. *Valeurs moyennes sur les trois périodes (voir texte) des flux de sève totaux par classe de dominance, pour les deux années 2002 et 2003. Les écarts standards à la moyenne sont présentés aussi. Des lettres différentes indiquent des différences significatives.*

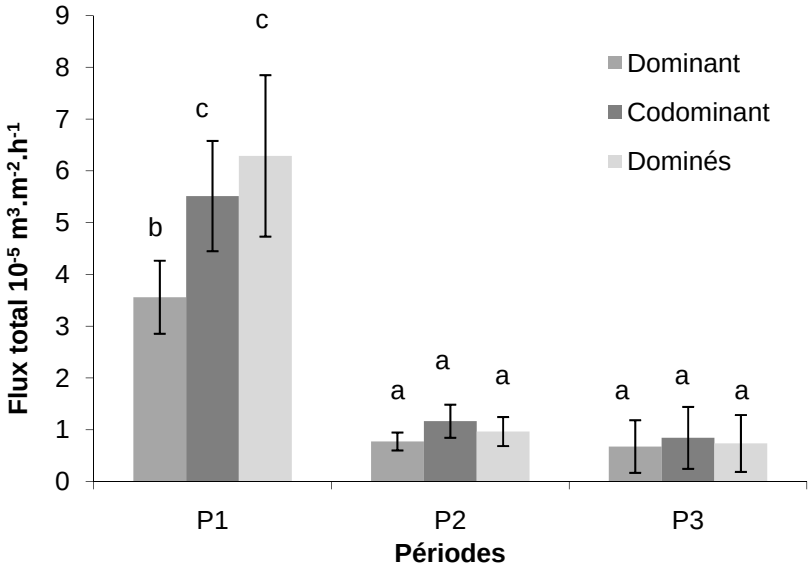


Figure III.7. *Valeurs moyennes sur les trois périodes (voir texte) des flux de sève totaux par classe de dominance, pour l'année 2003. Les écarts standards à la moyenne sont présentés aussi. Les lettres différentes indiquent des différences significatives.*

II.3 Evolution journalière de E et T

Des jours 166 à 237, la contrainte hydrique est croissante (ψ_{bt} de -0.16 à -1.71 MPa). E est toujours assez bruitée, alors que T présente une évolution plus lissée. La durée du cycle journalier de T est allongée avec la progression de la sécheresse (Fig. III.8). Figure III.9, on observe que les deux flux diminuent en parallèle lors de période sèche, et augmentent dans les mêmes proportions lors d'une pluie. Leuzinger et al. (2005) n'avaient observé que des changements de valeurs absolues des flux avec la sécheresse de 2003, contrairement à nos résultats et à ceux de Gartner et al. (2009) qui avaient aussi observé que le cycle journalier des flux était affecté.

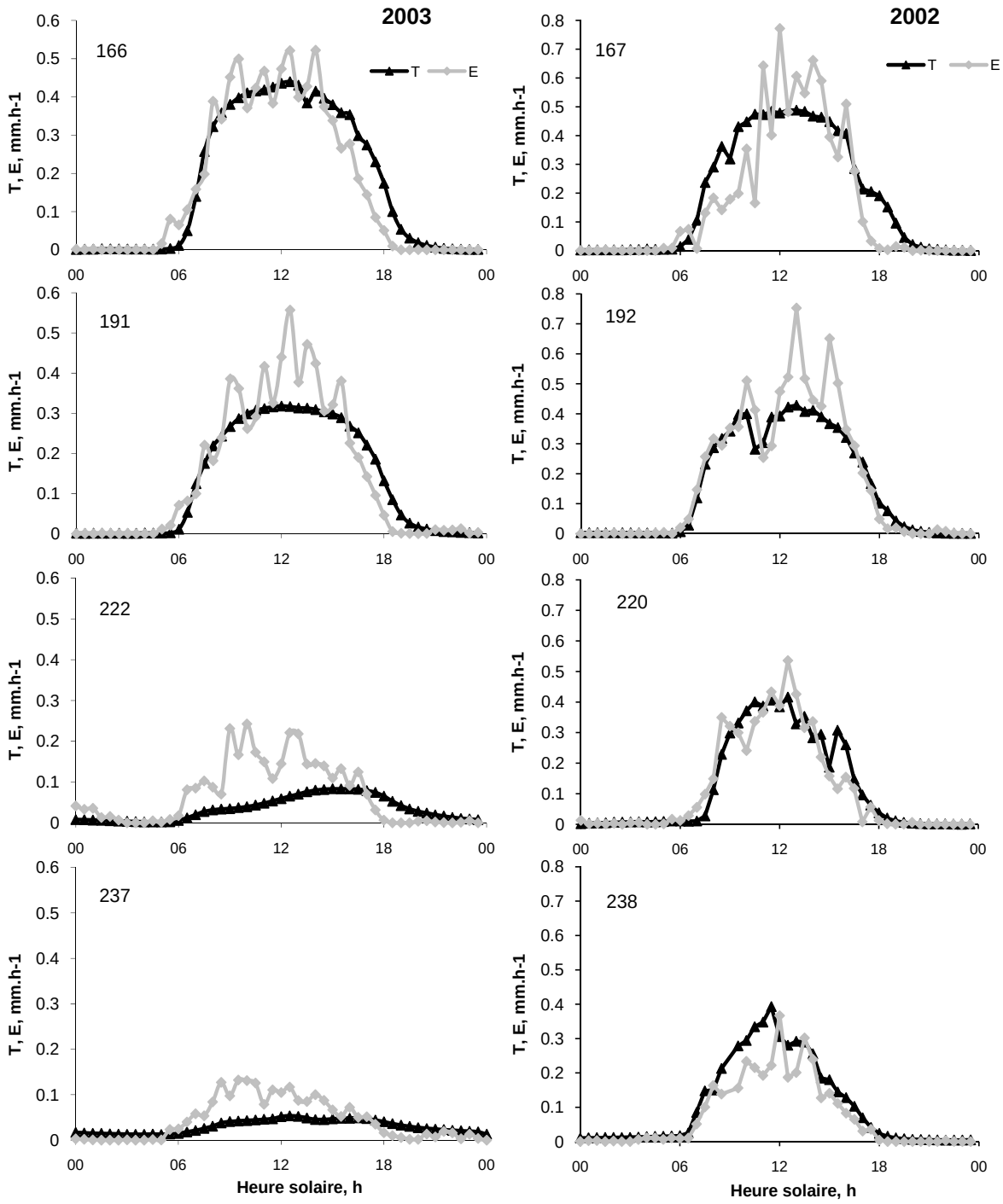


Figure III.8. *Variations journalières de la transpiration E (corrigée, voir texte) et du flux de sève à l'échelle du peuplement T, pour quatre jours en 2003 (à gauche) et 2002 (à droite).*

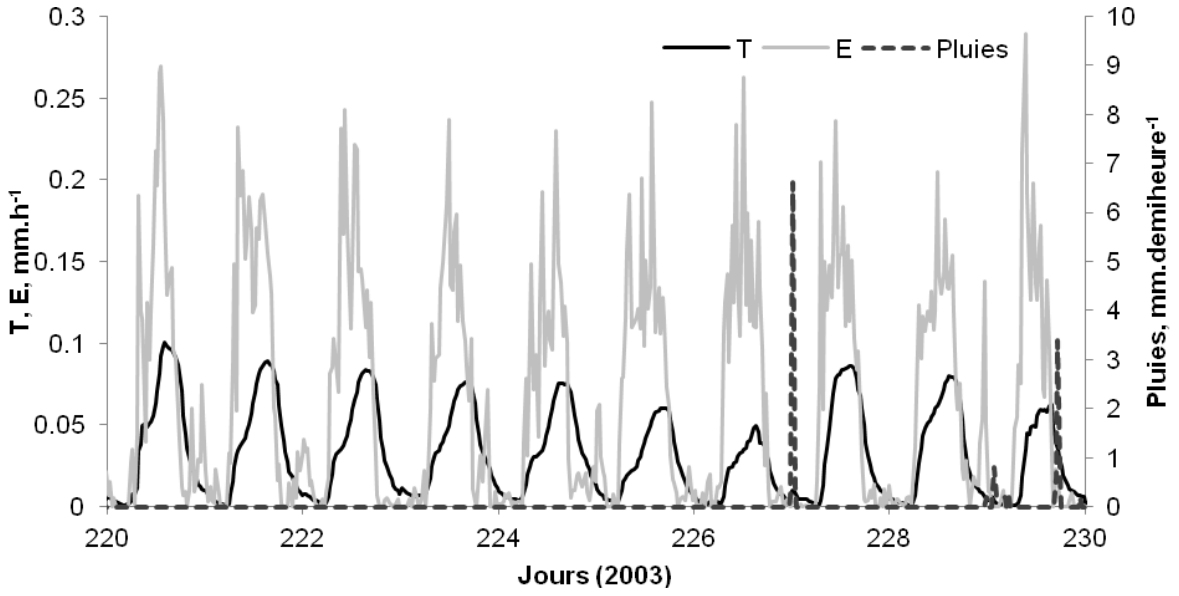


Figure III.9. *Variations journalières de la transpiration E (corrigée, voir texte) et du flux de sève T, pour dix jours consécutifs en 2003 au plus fort de la sécheresse. Les pluies sont indiquées aussi.*

II.4 Variabilité inter-arbres du flux de sève

Les densités de flux de sève Fd et les flux totaux F des dix arbres équipés de capteurs sont présentés figure III.10 (pour 2002) et III.11 (pour 2003). Les deux jours de 2002 ont été choisis en début et milieu de saison (REW : 0.82 et 0.43). En 2003, trois jours ont été choisis avec des déficits hydriques croissants (REW : 0.47, 0.28 et 0.03) et un jour pendant la période de réhumidification du sol à la fin de la saison (jour 260, REW = 0.05). Les valeurs des flux et densités sont très proches pour les jours 167 en 2002 et 166 en 2003.

Il existe une large variabilité pour Fd et F entre individus en conditions non limitantes. Cette large variabilité est due au statut de dominance et aux conditions microclimatiques locales (Granier et al. 2000), et à la dimension de l'arbre pour F.

Les valeurs de Fd et F les plus élevées sont atteintes pour les arbres dominants et codominants, quelque soit le contenu en eau du sol (Granier et al. 2000b). En 2003, les flux et densités de flux diminuent faiblement du jour 166 au jour 191. Au jour 237, après 7 jours consécutifs sans pluies, les flux atteignent les niveaux les plus faibles de toute la saison (figure III.11). Le flux de sève des arbres dominants a diminué de 3.5 10^{-3} $m^3.h^{-1}$ au maximum de la journée (au jour 166) à 1 10^{-3} $m^3.h^{-1}$ (au jour 237), tandis que les arbres dominés ont vu leurs flux diminuer de 2 à 0.001 10^{-3} $m^3.h^{-1}$. Ils sont aussi beaucoup plus faibles que les flux pour le jour 237 de l'année 2002 (figure III.10). Enfin, des pluies

conséquentes permettent une augmentation des flux de sève de toutes les classes d'arbres (jour 260, 2003). Pendant la période la plus sèche, quelques pluies, insuffisantes pour permettre une augmentation significative de REW, provoquent de rapides et temporaires augmentations du flux de sève pendant un ou deux jours. Leuzinger et al. (2005) ont reporté précédemment ce phénomène pour le hêtre, dans toutes les classes. Ce fut aussi observé par Saugier et al. (1997) sur le Pin gris, ou par Nadezhdina et al. (2008) pour le chêne liège.

Par ailleurs, la variabilité des flux de sève entre les arbres augmente avec la sécheresse. Le coefficient de variation est de 30 % au jour 155, et atteint 53 % au jour 240.

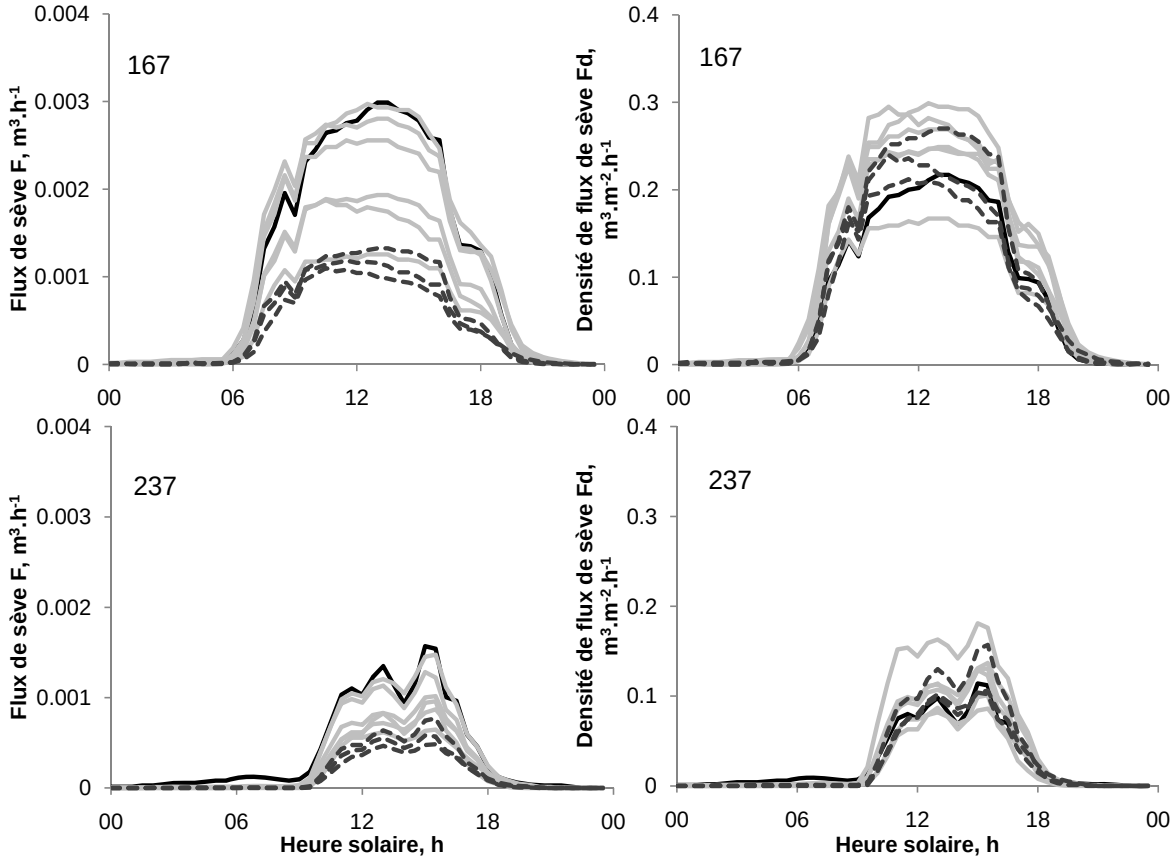


Figure III.10. *Variations journalières des flux de sève pour les dix arbres étudiés, pour deux jours en 2002 (16 Juin et 25 Août, REW = 0.816 et 0.426). La courbe noire pleine représente l'arbre dominant, les lignes grises les arbres codominants et les lignes pointillées les arbres dominés.*

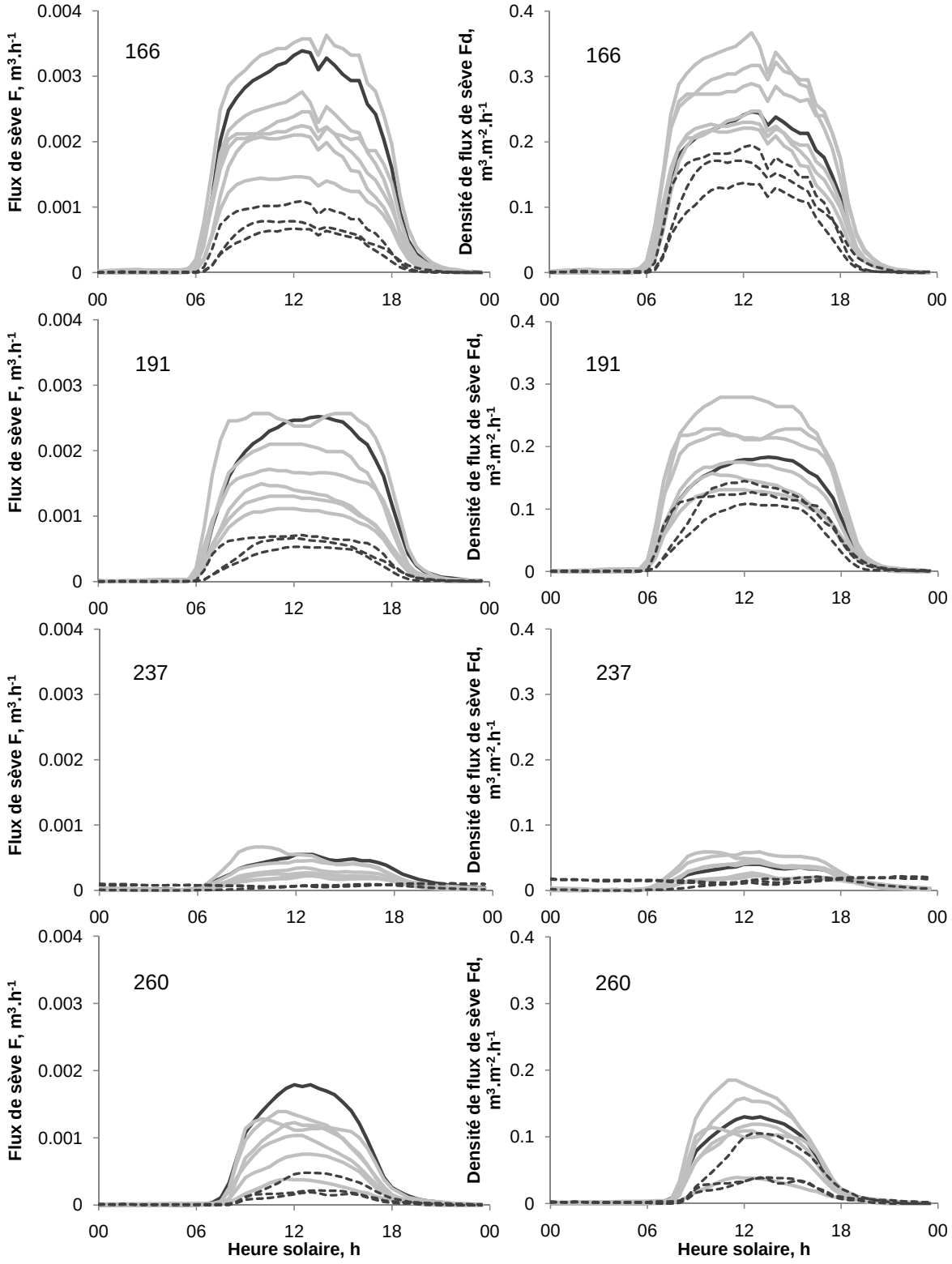


Figure III.11. *Variations journalières des flux de sève pour les dix arbres étudiés, pour cinq jours en 2003 (15 Juin, 10 Juillet, 10 Août, 25 Août et 17 Septembre; REW = 0.467, 0.280, 0.070, 0.031 et 0.046). La courbe noire pleine représente l'arbre dominant, les lignes grises les arbres codominants et les lignes pointillées les arbres dominés.*

➔ De l'échelle individuelle à celle du couvert, et de la saison saisonnière à l'évolution sur la journée, la sécheresse a induit une forte perturbation des flux. Cette diminution est cependant beaucoup plus marquée sur les arbres dominés que pour les deux autres classes.

La diminution prononcée du flux de sève et de la transpiration concorde avec les résultats d'études précédentes. Leuzinger et al. (2005) ont observé dans le centre de l'Europe que le flux de sève de *Carpinus betulus* et *Fagus sylvatica* avait diminué de 50 et 40% respectivement, tandis que Gartner et al. (2009) ont relevé une diminution de 80 % du flux de *Betula pendula* et *Picea abies*, dans le sud de l'Autriche. Une exception fut observée pour *Quercus petraea*, dont la transpiration fut à peine réduite pendant l'été 2003 dans le centre de l'Europe (15 %) (Leuzinger et al. 2005).

III Fonctionnement hydrique des tissus élastiques

III.1 En conditions hydriques optimales

Les variations journalières de circonférence des tissus élastiques (Cr) présentent une dynamique similaire pour les trois arbres étudiés en 2002 et jusqu'au jour 190 en 2003 (figure III.12 et figure III.13), avec toutefois une amplitude supérieure pour l'arbre dominant.
Nous avons observé trois périodes distinctes de variations de la circonférence pendant la saison de 2003 : i) la première correspond au début de l'été, avec de fortes variations radiales sans contrainte hydrique. Ces variations sont associées à la tension dans le xylème causée par la transpiration (Perämäki et al. 2005) ; ii) la seconde période correspond à la diminution de contenu en eau du sol (à partir du jour 185), alors que les variations de diamètre deviennent plus faibles ; iii) la troisième période est caractérisée par une diminution constante du volume du tronc pendant la journée avec un remplissage seulement partiel voire nul des tissus élastiques pendant la nuit.

Durant les première et deuxième périodes, la quantité d'eau prélevée dans les tissus élastiques est égale à cette restituée au cours de chaque cycle. De grandes variations d'une journée à l'autre sont observables pour les arbres dominants et codominants : les contractions sont plus marquées pendant les journées ensoleillées à forte demande climatique que lors des journées couvertes ; une relation linéaire positive lie le maximum journalier de contraction et le vpd ($p = 0.0018$; r^2 de 0.40 à 0.46 pour les trois arbres, figure III.14) comme observé par Intrigliolo et al. (2006) sur le prunier.
La contribution des tissus élastiques à la transpiration en conditions non limitantes (2002 et début de 2003) représente au maximum 2%, ce qui est plus faible que les valeurs trouvées dans d'autres études sur le hêtre (Steppe et al. 2004) ou sur d'autres espèces (voir Tableaux I.1, I.2 et I.3). Les différences de valeurs entre nos résultats et ceux de Steppe et al. (2004) sont probablement dues à la différence d'âge des arbres (leurs arbres étaient plus jeunes : 2 ans), à des différences de quantité d'eau transpirée ou encore au fait qu'ils ont travaillé en conditions contrôlées et non en conditions naturelles. Les différences avec les autres espèces proviennent très probablement du volume relatif de tissus élastiques (Zweifel et al. 2007 ; Cermak et al. 2007 ; voir Tableau I.1).

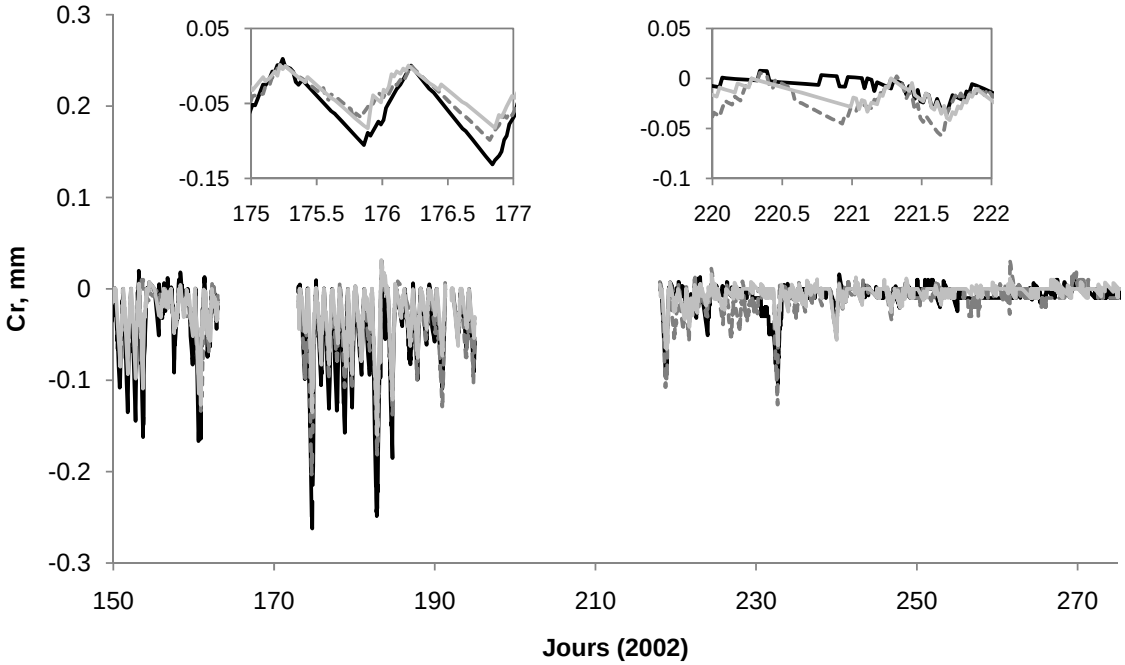


Figure III.12. *Variations des résidus Cr (voir texte) obtenus à partir des mesures de variation des circonférences, pour trois arbres (dominant courbe noire, codominant courbe grise pointillée et dominé courbe grise claire), pour l'année 2002.*

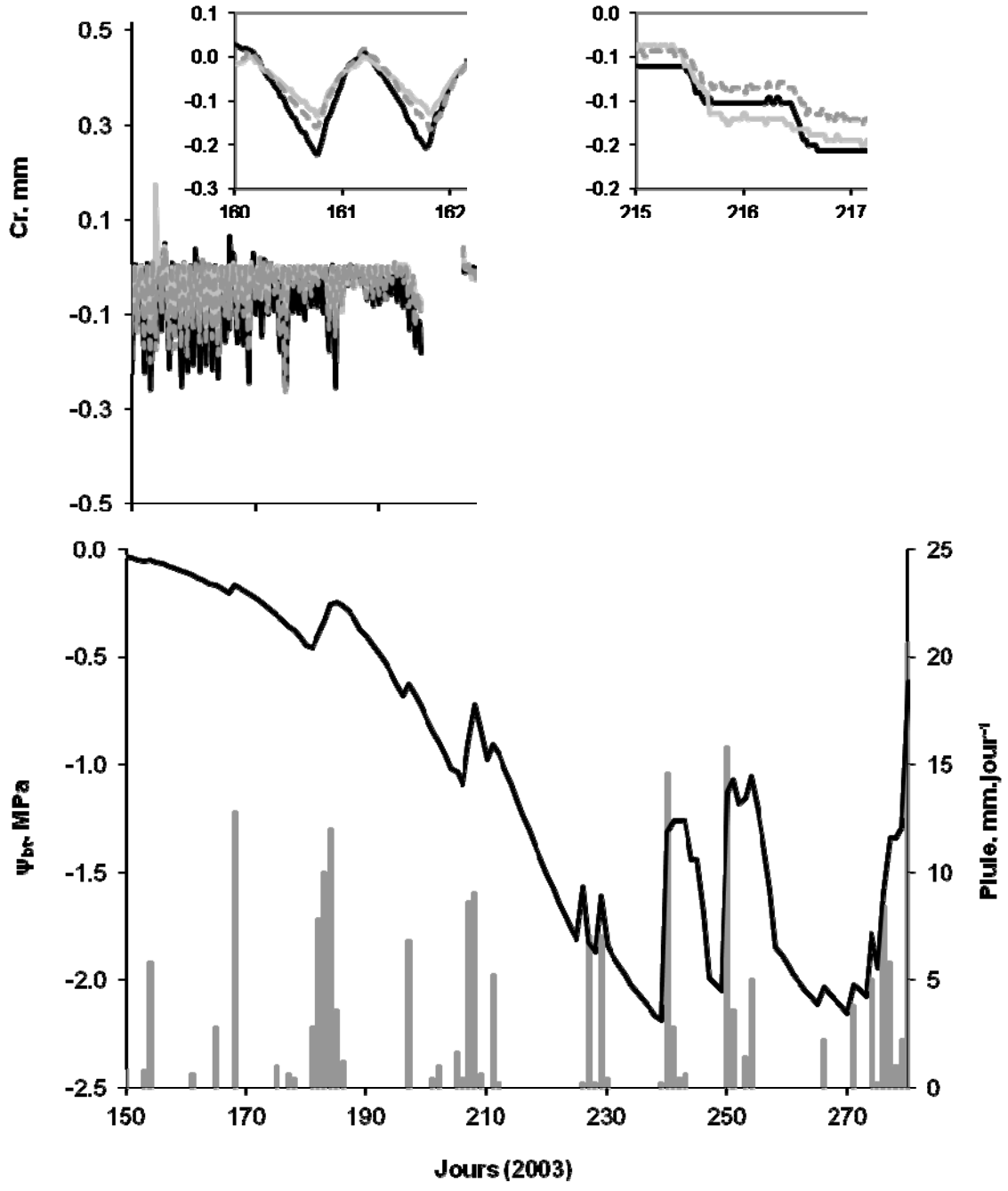


Figure III.13. *Variations des résidus Cr (voir texte) calculés à partir des mesures de circonférences pour trois arbres (dominant courbe noire, codominant courbe grise pointillée et dominé courbe grise claire). En dessous, potentiel de base estimé et précipitations en mm par jour.*

III.2 En période de sécheresse

En 2003, entre début août et fin septembre, les réservoirs élastiques des arbres ne se remplissent plus entièrement pendant la nuit (figure III.13). Après le jour 210, trois périodes distinctes de contraction durant environ 10 jours se succèdent. Chaque phase se termine par un remplissage permis par des pluies (7 mm au jour 227, 14.6 mm au jour 240 et 15.8 puis 20.6 mm aux jours 250 et 280). Pendant chacune des périodes de contraction, ψb diminue en dessous de -1.0 MPa, jusqu'à un minimum de -2.2 MPa. La contraction est maximale à cette période, comparée aux contractions journalières du début de saison ou en 2002, allant de 0.38 à 0.48 mm, selon l'arbre considéré. La contraction maximale atteinte en 2002 était plus faible qu'en 2003 (0.1 mm au maximum, 0.05 mm en moyenne).

Une contraction du tronc si longue sur la durée pendant des périodes sèches peut être expliquée par des tensions croissantes dans les vaisseaux du xylème (Hinckley et Bruckerhoff 1975 ; Daudet et al. 2005; Zweifel et al. 2006).

Ces périodes illustrent un effet clairement négatif de la sécheresse du sol sur l'évolution des circonférences, appuyée par une diminution de la capacité des tissus élastiques du tronc à la contribution à la transpiration.

Les relations de la circonférence minimum journalière avec le vpd et REW montrent que les contractions dépendent fortement des facteurs climatiques. En 2003, une relation croissante existe entre la circonférence minimale et le vpd (figure III.14).

La relation entre la circonférence minimum journalière et REW met en évidence plusieurs phases : après une première phase stable, une légère diminution accompagne celle de REW (entre 0.4 et 0.2) ; lorsque REW est inférieur à 0.2 le maximum de contraction journalier augmente du fait de la contraction longue durée observée figure III.13.

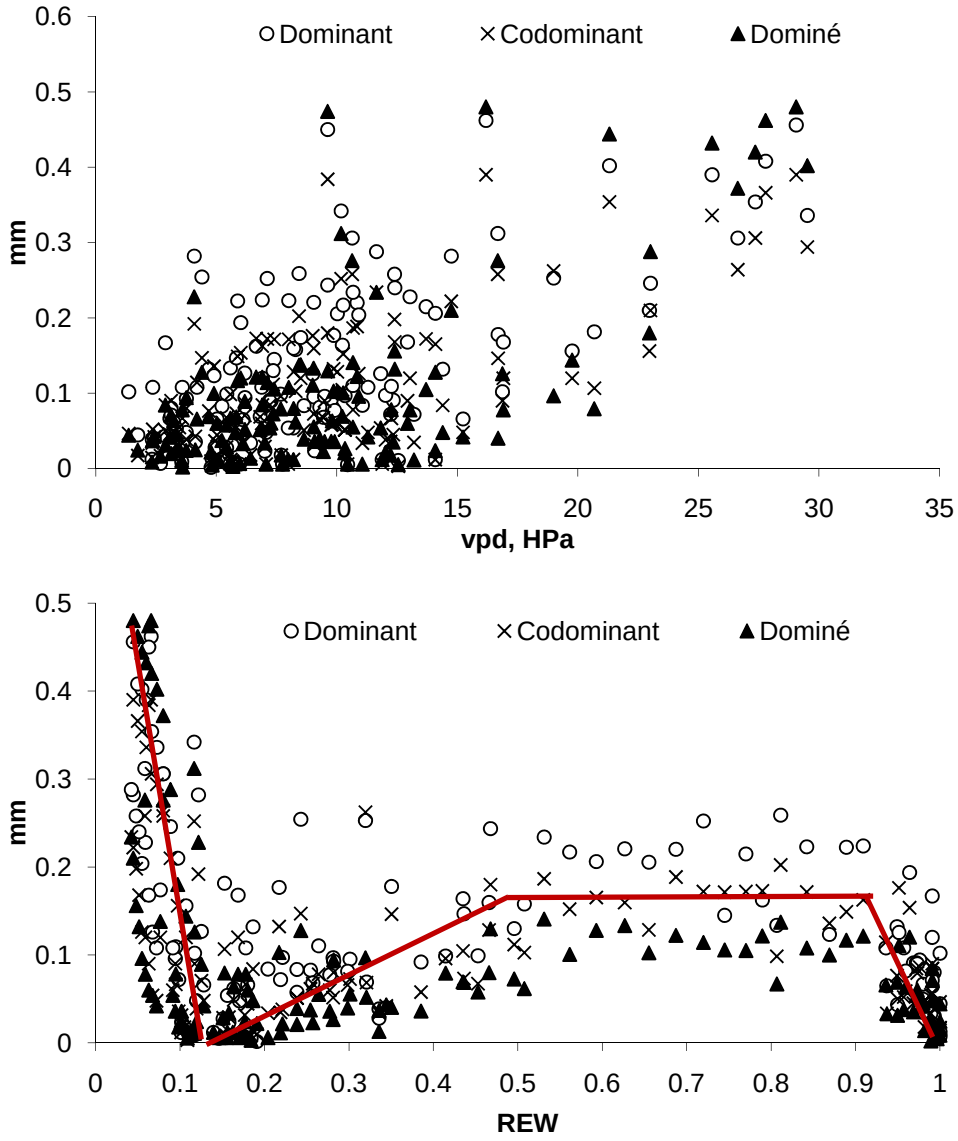


Figure III.14. *Variations de la circonférence minimum journalière en fonction du déficit hydrique de l'air moyen (vpd) et de la réserve en eau du sol (REW).*

Quatre périodes de deux journées successives à forte demande transpiratoire ont été choisies pour illustrer l'évolution journalière des flux Fr échangés entre les tissus élastiques et le flux de sève (figure III.15). Au jour 166, l'eau des tissus élastiques est prélevée en matinée et pendant l'après-midi, puis ils se réhydratent à partir de 18h et pendant toute la nuit. Le volume d'eau prélevé est de 0.20, 0.08 et 0.04 l pour les arbres dominant, codominant et dominé. Au jour 191, le cycle journalier commence par une phase de remplissage avant le prélèvement, celui-ci est de 0.03, 0.006 et 0.016 L pour les mêmes arbres. Puis, une première période de contraction sans restitution nocturne totale intervient au le jour 222 ; en effet, on observe que pendant la nuit entre les jours 222 et 223, le remplissage est trois fois plus faible que la quantité d'eau prélevée le jour pour l'arbre dominant, voire absent pour les deux autres arbres. De plus, le prélèvement commence seulement vers midi, plus tard

que pendant les journées en conditions non limitantes. La quantité d'eau utilisée est alors de 0.02, 0.008 et 0.003 L. Enfin, pour les jours 237 et 238, correspondant à la deuxième période de forte sècheresse, le cycle est identique au précédent.
La valeur moyenne de Fr pour l'arbre dominant est deux fois plus élevée que pour l'arbre codominant et quatre fois plus que l'arbre dominé (tableau III.2). Les quantités d'eau prélevées et restituées sont presque égales. La valeur maximale de Fr varie entre de 0. 28 et 0.1 L/cycle (pour le dominant et le dominé). La contribution journalière de l'eau prélevée dans les tissus élastiques représente ainsi une proportion faible de la transpiration journalière.

Alors que les tissus élastiques sont continuellement vidés, la quantité d'eau prélevée sur un cycle (approximativement un jour) diminue à mesure que la sécheresse avance. Le flux échangé avec les tissus élastiques à l'échelle du peuplement, Frstand, diminue de 0.009 $mm.jour^{-1}$ au jour 166 à 0.002 $mm.jour^{-1}$ au jour 238 (tableau III.3). Pendant cette période, ψb diminue aussi de -0.16 à -1.76 MPa, alors que l'évapotranspiration potentielle ETP reste élevée et similaire pendant les cinq jours du jour jour 166 à 238 (entre 4.2 et 5.8 $mm.jour^{-1}$). Le flux Fr de l'arbre dominant est plus élevé que celui des deux autres.
Ainsi, même si les tissus élastiques constituent des réservoirs actifs tout au long de la saison, le volume d'eau échangé reste très faible. Sur une période de 13 jours de contraction continue des troncs, le volume d'eau prélevé correspondait à 0.49 L pour un arbre dominant, soit 0.085 mm à l'échelle du peuplement, pour une transpiration de 42 mm.

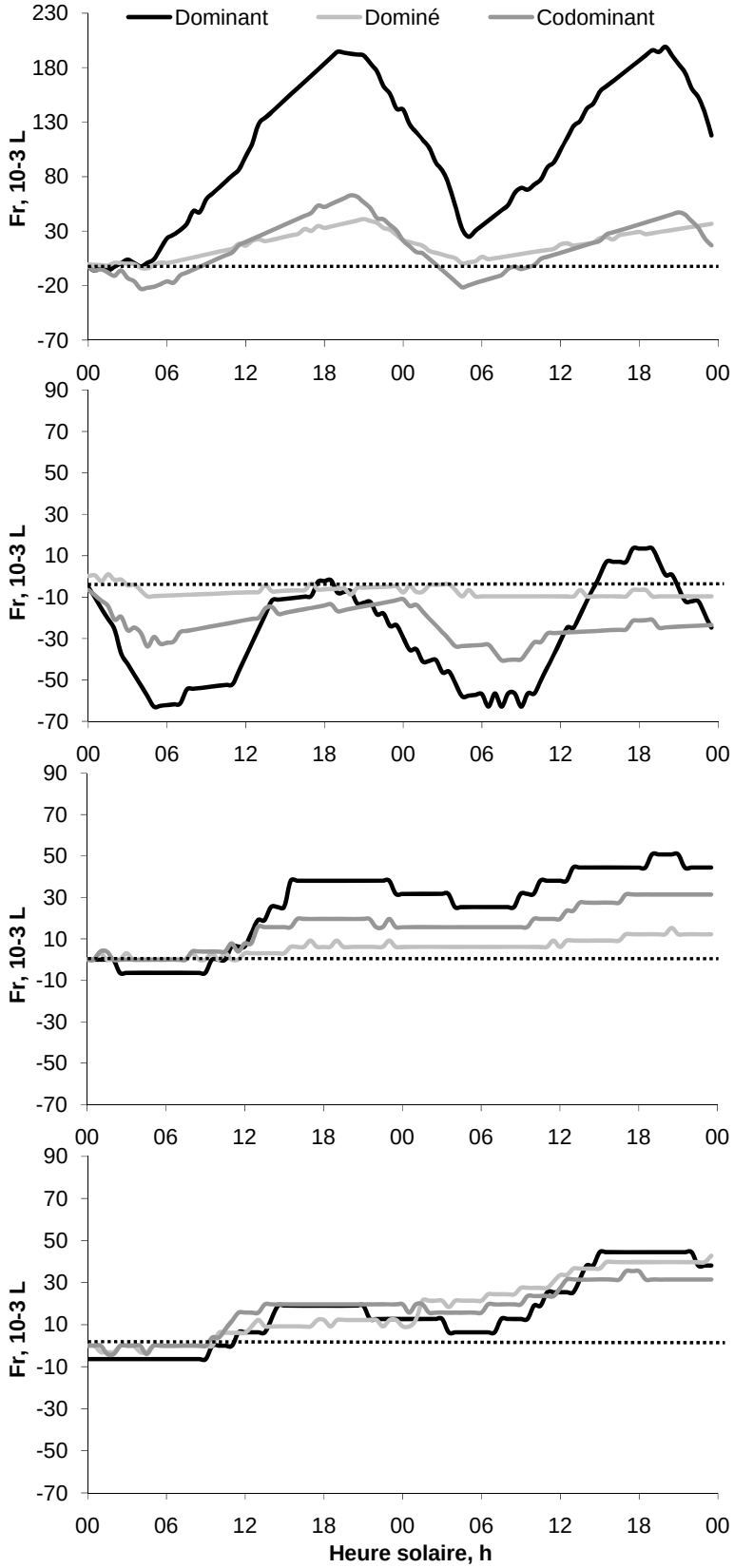


Figure III.15. *Variations du flux d'eau cumulé (en L) échangé par les tissus élastiques du tronc (Fr), pour trois arbres (dominant courbe noire, codominant courbe grise et dominé courbe grise claire), pour trois périodes des deux jours successifs, en condition ensoleillée et de sècheresse croissante (15-16 Juin, 10-11 Juillet, 10-11 et 25-26 Août).*

Tableau III.2. *Estimation de l'eau échangée par les tissus élastiques du tronc (Fr) pour trois arbres (FrD, Frc et Frd pour le dominant, codominant et dominé, respectivement), en 10^{-3} litres par cycle (voir texte). Les valeurs positives correspondent au remplissage des réservoirs, et les valeurs négatives au prélèvement d'eau. Entre parenthèses : durée des cycles en heures.*

		F_{rD}	F_rc	F_rd
Maximum	Prélèvement	-281 (10.5)	-168.5 (13.5)	-104 (7.75)
	Remplissage	283 (13.5)	170.2 (8.25)	73.5 (9.5)
Moyenne	Prélèvement	-20	-10	-5.3
	Remplissage	19	9.6	5

Les pluies ont eu un impact positif sur les tissus élastiques pendant la période sèche, comme observé sur la figure III.16, permettant un remplissage total ou partiel des tissus. Ce phénomène a été précédemment rapporté pour d'autres espèces (Downes et al. 1999 ; Tardiff et al. 2001 ; Bouriaud et al. 2005 ; Steppe et al. 2006 ; Deslauriers et al. 2007). Ces tissus réagissent rapidement à la réhumidification du sol (Zweifel et Häsler 2001).

Au plus fort de la sécheresse (jours 214 à 231) T et E diminuent de 0.25 et 0.30 $mm.h^{-1}$ à moins de 0.08 et 0.18 $mm.h^{-1}$ (figure III.16). Jusqu'au jour 227, on observe bien que le cumul de Frstand augmente de manière continue. Deux pluies aux jours 227 et 229 entraînent un remplissage rapide des tissus élastiques et une augmentation de T et E.

Tableau III.3. *Fr cumulé par jour (flux d'eau échangée par les tissus élastiques du tronc) pendant la phase de prélèmenet, pour les trois arbres cités précédemment (en 10-3 litres), Frstand journalier cumulé et ÓRep (quantité d'eau échangée par tous les réservoirs confondus pendant la phase de prélèvement en mm.jour-1), pour cinq jours 15 Juin, 10 Juillet, 10 et 25 et 26 Août. Øb est le potentiel de base estimé (Peiffer et al. 2010). ETP est l'évapotranspiration potentielle. Entre parenthèses: proportions de Fr au flux de sève à l'échelle de l'arbre en %, et proportion de Frstand et Órep à E à l'échelle du peuplement, en %.*

Jour	ETP ($mm.jour^{-1}$)	Ψ_b (MPa)	F_rd	F_rc	F_rs	F_{rstand} ($mm.jour^{-1}$)	Re_d ($mm.jour^{-1}$)
166	5.3	-0.16	196.1 (0.6)	83.02 (0.3)	40.7 (0.4)	0.0094 (0.23)	-0.19 (10)
191	5.4	-0.43	31.8 (0.13)	6.11 (0.03)	15.7 (0.2)	0.0095 (0.27)	-0.32 (19)
222	5.8	-1.54	19.1 (0.5)	7.8 (1.2)	3.1 (1.2)	0.0055 (0.34)	- 0.98 (54)
237	4.2	-1.71	31.8 (1.3)	15.7 (1.3)	18.3 (8.2)	0.0040 (0.37)	- 0.54 (40)
238	4.4	-1.76	59.5 (0.8)	13.5 (0.8)	3 (0.7)	0.0025 (0.24)	- 0.7 (51)

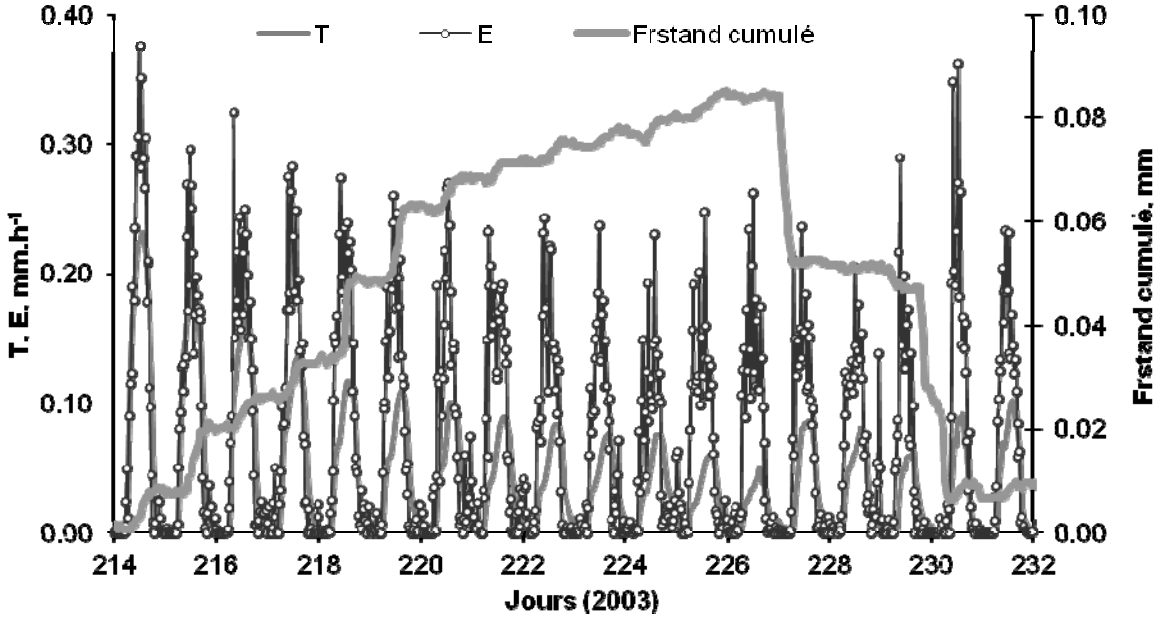


Figure III.16. *Flux de sève total (T), transpiration corrigée (E) et flux échangé avec les tissus élastiques cumulé à l'échelle du peuplement (Frstand) du 2 au 19 Août.*

➔ Les tissus élastiques sont des réservoirs à faible capacité de stockage, et jouent un rôle mineur dans le bilan hydrique total de l'arbre ; malgré cela ils peuvent contribuer à éviter une régulation précoce et forte de la transpiration (Steppe et Lemeur, 2004 ; Cermak et al. 2007) particulièrement dans des conditions de sècheresse comme observées en 2003. La contraction du tronc est aussi un indicateur sensible du stress subi par les arbres.

IV Caractérisation de la contribution de l'ensemble des réservoirs en conditions optimales et de sècheresse à l'échelle du peuplement

IV.1 Evolution temporelle des flux T et E, et analyse du schéma des échanges réserves de la partie aérienne des arbres

Les effets du prélèvement d'eau dans les réserves (tronc, branches et feuilles, sans distinction de compartiment) peuvent être observés lorsque la transpiration augmente le matin avant le flux de sève à la base du tronc (Phillips et al. 1997 ; Goldstein et al. 1998 ; Perämäki et al. 2001). Nous avons testé la corrélation entre T et E en introduisant un décalage croissant (de 30 à 60 min) mais sans amélioration notable de la relation. Nous pouvons donc conclure que si un décalage temporel existe entre les deux flux, il serait inférieur à 30 minutes. Nos mesures avaient effectivement une résolution temporelle trop faible pour mettre en évidence ce phénomène. L'évaporation de la rosée déposée sur les feuilles au début de la matinée a pu aussi cacher ce décalage. Granier et al. (2000b) n'avaient aussi trouvé aucun décalage significatif entre T et E dans ce même peuplement. Cependant, un décalage supérieur à 30 minutes peut être observé certains jours.

Nous avons analysé les variations journalières de E et T pour étudier les échanges d'eau entre le flux de sève et les réservoirs hydriques (Goldstein et al. 1998 ; Meinzer et al. 2004).

Les variations des flux moyennés sur les trois périodes permettent de généraliser les comportements des flux. Chaque jour, E diminue avant T en fin de journée, ce dernier restant positif alors que la transpiration cesse. L'augmentation des flux le matin peut différer aussi (figure III.17).

La sécheresse du sol a un impact sur l'utilisation des réserves d'eau au cours de la journée : la durée de la phase de prélèvement de l'eau dans les tissus des arbres ($N_{T<E}$) est significativement plus élevée pendant la période 2 (de 9.9 h à 13.7 h en moyenne) que pendant les deux autres périodes (figure III.18).

De manière générale, E est plus élevé que T au milieu de la journée en raison de la participation des réservoirs, tandis que le soir et la nuit on observe le remplissage des réserves hydriques utilisées, comme d'autres études ont pu l'observer (Goldstein et al. 1998 ; Meinzer et al. 2004).

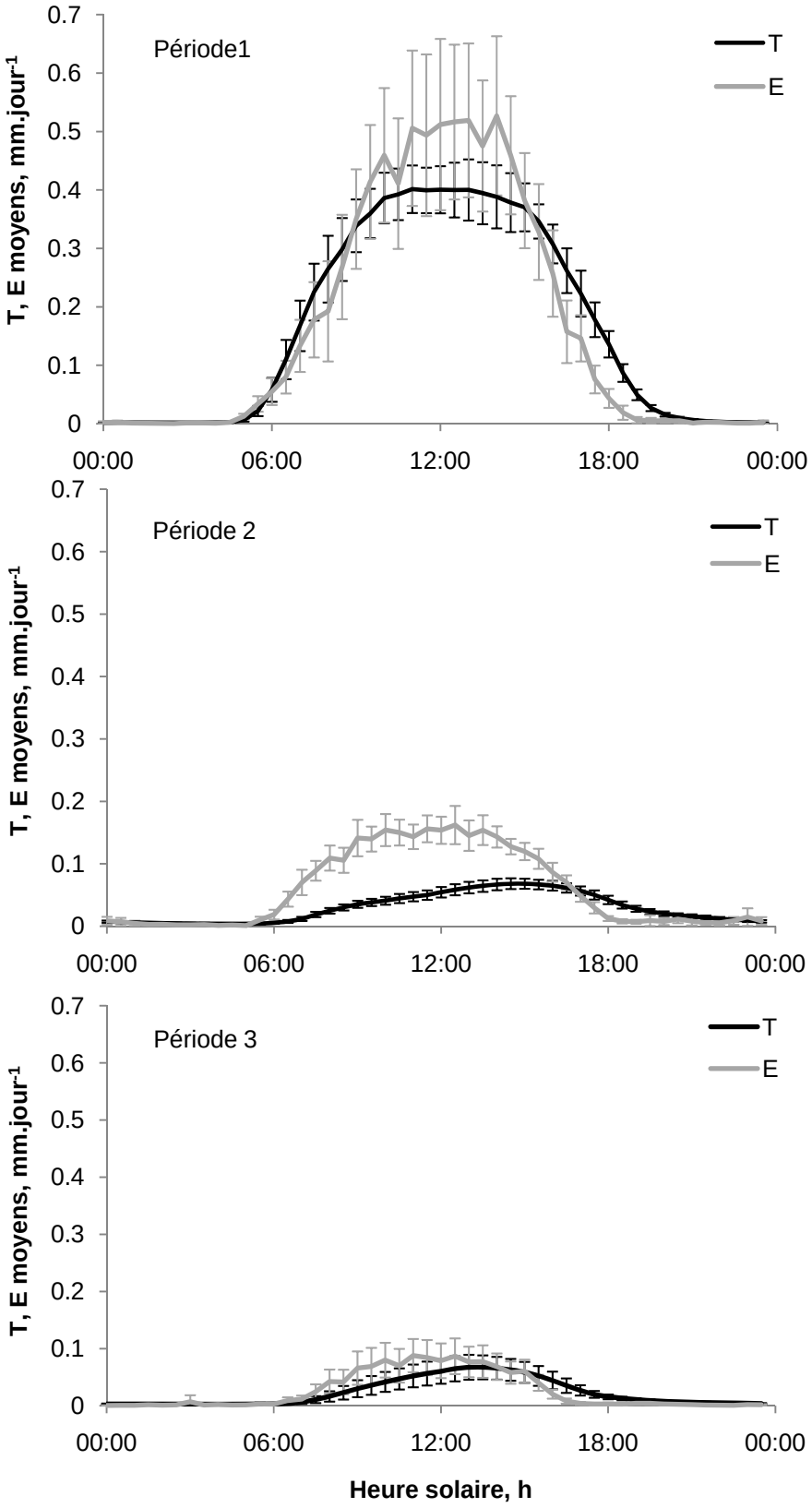


Figure III.17. *Variations journalières du flux de vapeur corrigé (voir texte) E (courbe grise) et du flux de sève à l'échelle du peuplement T (courbe noire), moyennés sur les trois périodes en 2003 (voir texte). L'erreur standard de la moyenne est aussi présentée.*

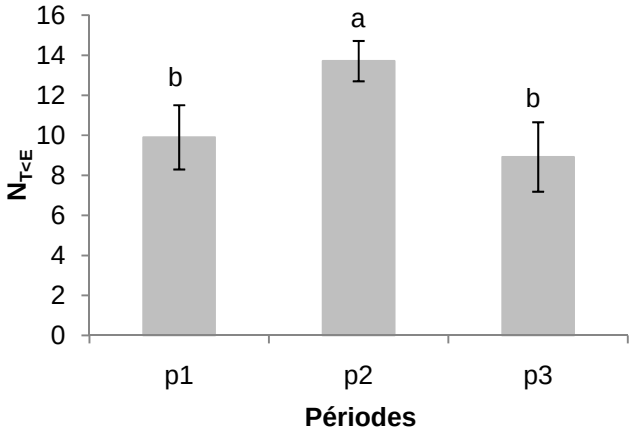


Figure III.18. *Nombre d'heures où T est inférieur à E (phase de prélèvement d'eau dans les réserves) sur les trois périodes (voir texte), en 2003. Les écarts standards à la moyenne sont présentés aussi. Les lettres différentes indiquent des différences significatives.*

IV.2 Détermination de la quantité d'eau échangée avec les réserves de la partie aérienne

En 2002, le cumul journalier de Re, ΣRe (= Σ(T-E)) varie autour de zéro (de 1 à -1 mm.jour^{-1}, figure III.19) sans tendance particulière jusqu'au jour 230, suivi d'une augmentation alors que ΣRe reste alors toujours positif.

En 2003, ΣRe varie fortement pendant la saison de végétation. Après une diminution importante, quelques pluies aux jours 227, 229, 240 et 250 provoquent un remplissage marqué des réserves. Au jour 252, ΣRe était de nouveau positif. Cependant, une seconde période de sècheresse, plus courte, entraîne une nouvelle diminution de ΣRe (figure III.20).

ΣRe suit les mêmes variations saisonnières que REW avant le jour 230 ($p < 0.0001$), le remplissage nocturne des réservoirs se réduisant dès que REW diminue en dessous de 0.2. A partir du jour 230, plusieurs épisodes de pluie permettent aux réservoirs de se remplir, alors que nous n'observons qu'une faible réhydratation du sol, REW restant toujours en dessous de 0.2 et quasiment aucune augmentation des flux T et E (figure III.20). Du jour 230 à la fin de la saison, la relation entre ΣRe et REW est aussi significative ($p = 0.007$).

Bien que REW n'augmente pas, la fin de la saison, en période 3, est relativement humide, avecquelques pluies (49 mm sur 21 jours). Le flux de sève (T) ne montre pas d'augmentation significative non plus (figure III.4). Cependant la forte diminution du prélèvement d'eau, à la suite d'un remplissage important des réservoirs, suggère que l'eau des pluies a été utilisée directement pour le remplissage des réservoirs internes vidés, et non pour la transpiration. L'origine du mécanisme pourrait être un gradient de potentiel à l'intérieur du xylème, dû au prélèvement extrême pendant la sècheresse.

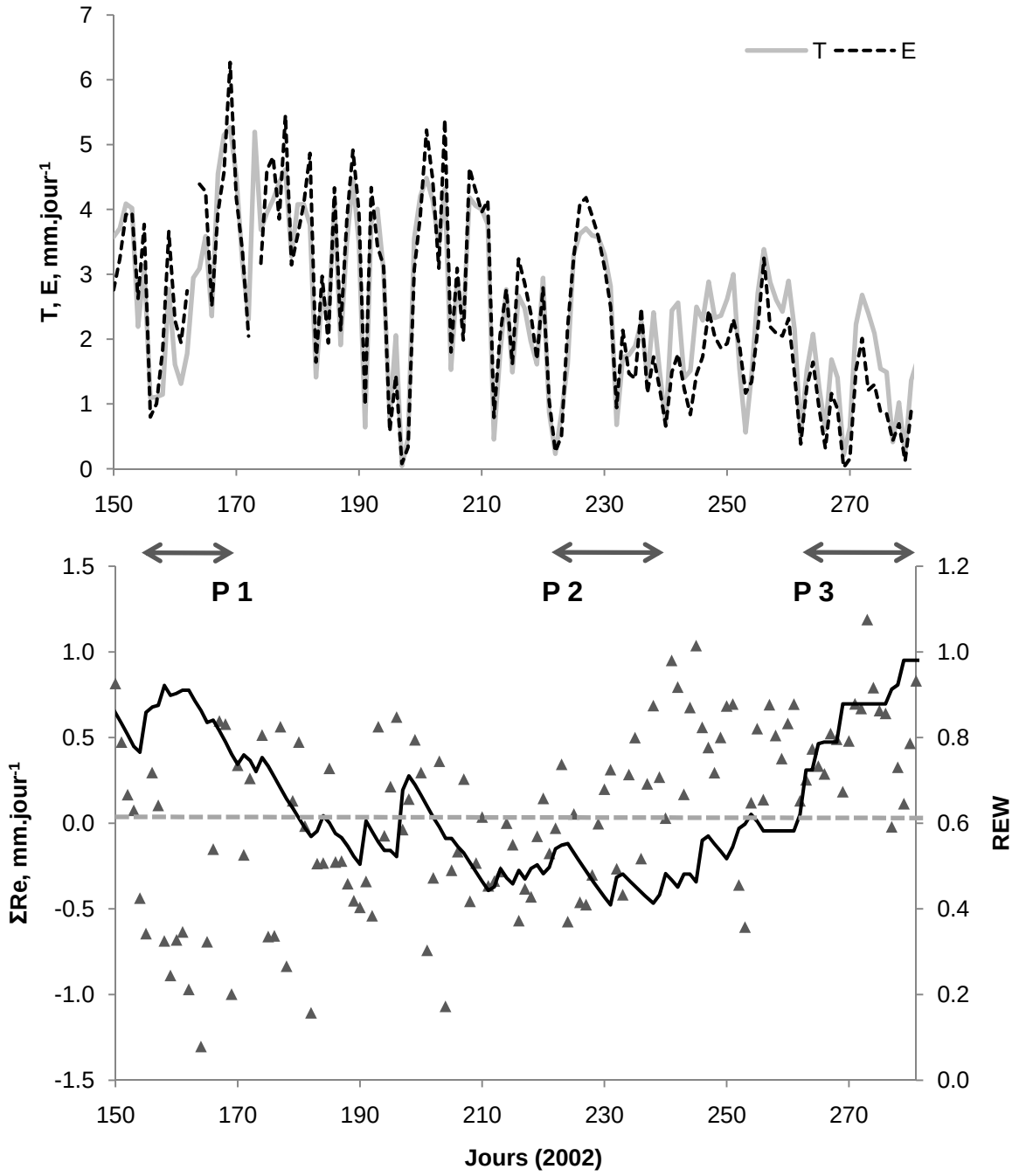


Figure III.19. *En haut: variations saisonnières des flux E et T ; en bas: variations de ÓRe (=T-E, cumulée sur la journée; triangles) et de REW (courbe noire), pour l'année 2002.*

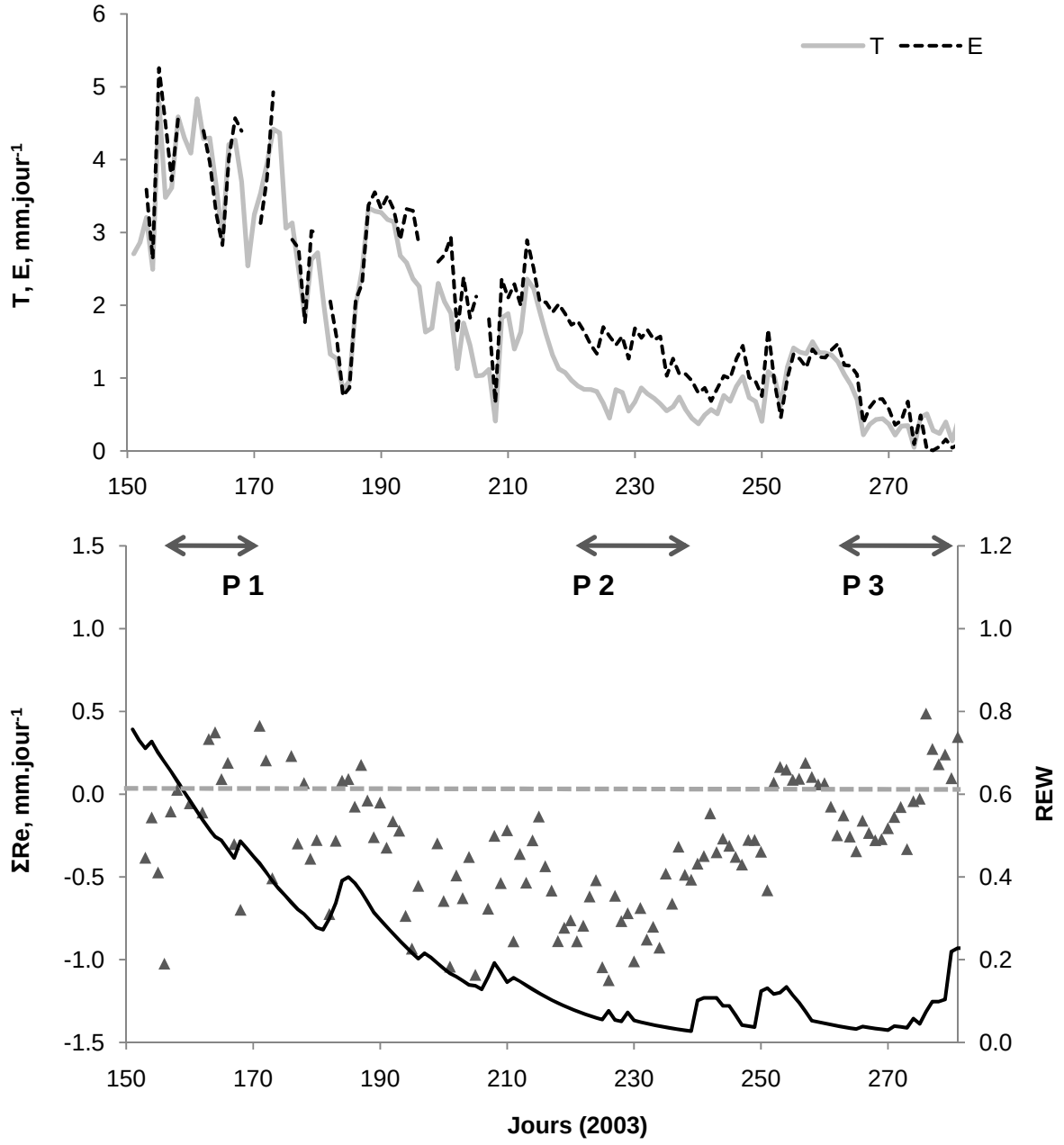


Figure III.20. *En haut: variations saisonnières des flux E et T; en bas: variations de ÓRe (=T-E, cumulée sur la journée; triangles) et de REW (courbe noire), pour l'année 2003.*

ΣRe est similaire pour la période 1 en 2002 et 2003 ($p<0.0001$; figure III.21). De la période 1 à la plus sèche (période 2), ΣRe diminue fortement et significativement, le maximum de prélèvement des réserves est atteint au jour 226 (2.2 mm). Pour la période 3 en 2002, ΣRe est plus élevé que pour les deux périodes antérieures ($p<0.0001$) indiquant un remplissage des réserves important en fin de saison, phénomène complètement absent à la fin de 2003.

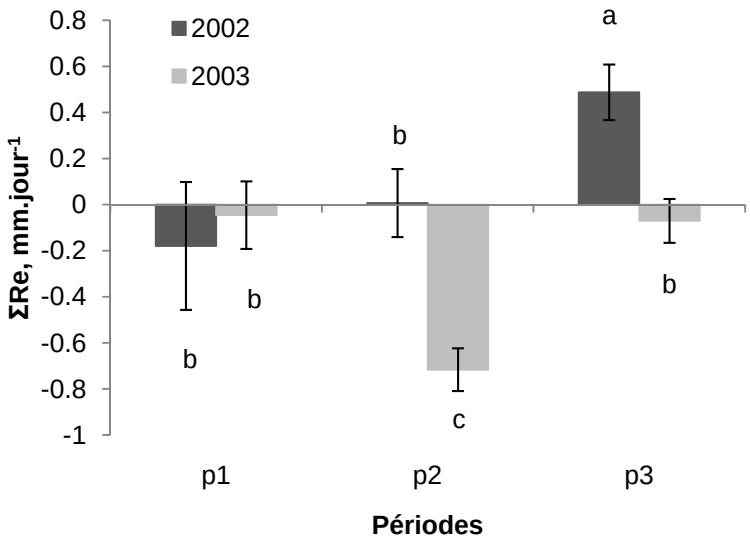


Figure III.21. *Valeurs moyennes de ÓRe (=T-E, cumulée sur la journée) pour les trois périodes, en 2002 et 2003. Les écarts standards à la moyenne sont aussi présentés. Les lettres différentes indiquent des différences significatives.*

La quantité d'eau prélevée chaque jour dans les réserves des parties aériennes des arbres est notée ΣRep. Cette quantité d'eau est fonction des conditions climatiques. En 2002, une relation positive lie ΣRep au déficit hydrique de l'air maximum (vpd_{max}) et à la quantité quotidienne d'eau transpirée (figure III.22). La relation avec REW est très dispersée. Pour 2003 (figure III.23), la relation entre ΣRep et vpd_{max} est similaire à celle de 2002, mais celle avec la transpiration journalière est beaucoup plus dispersée, suggérant un décrochage entre la quantité d'eau des réserves nécessaire au maintien de la transpiration et le niveau de cette transpiration. La relation avec le contenu en eau du sol n'est pas linéaire, mais rappelle la cinétique de prélèvement observée pour la contraction des troncs (figure III.14) avec une augmentation du prélèvement avec celle de sécheresse puis une forte diminution de la quantité prélevée aux REW les plus faibles.

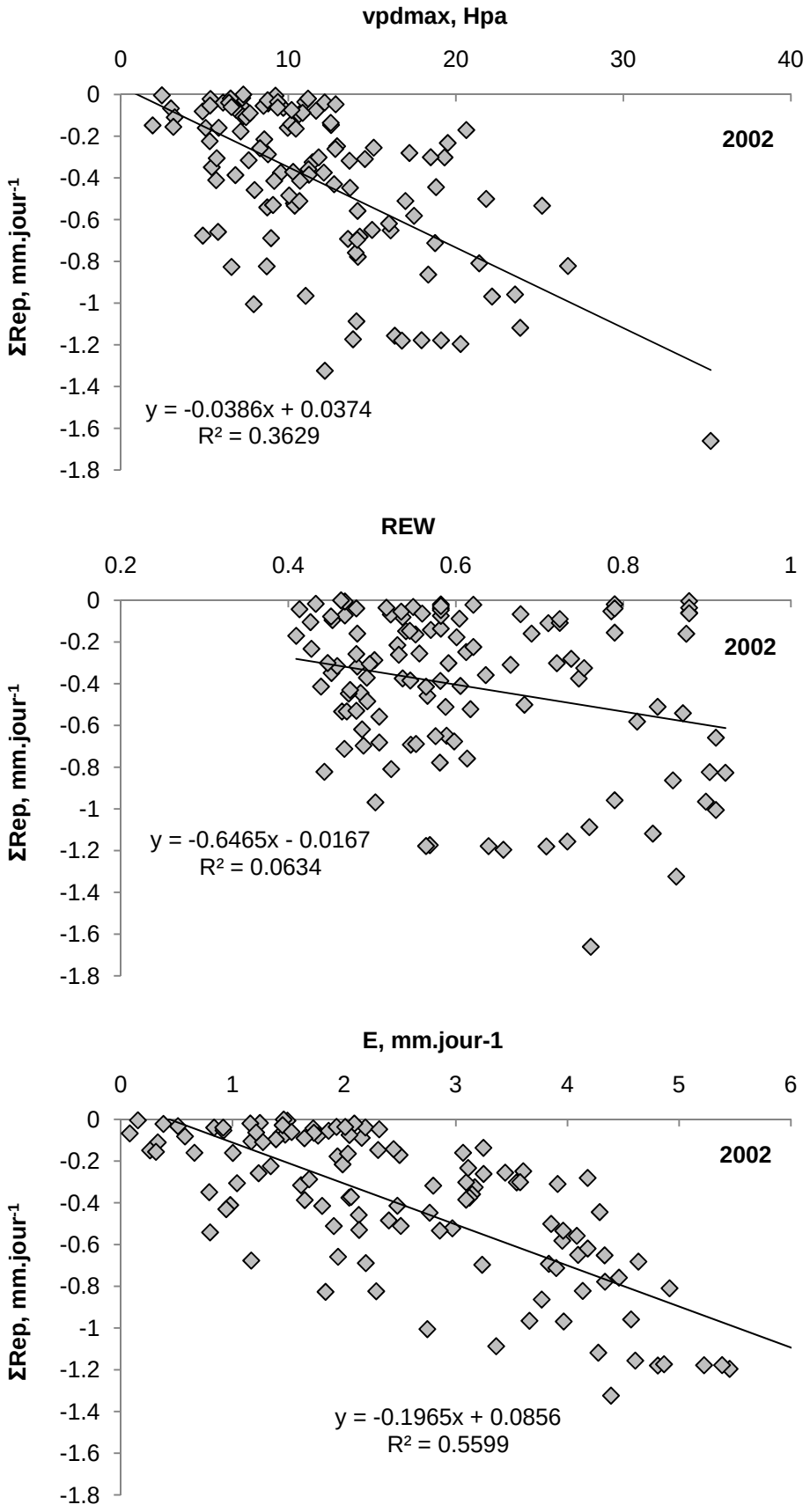


Figure III.22. *Relations entre ÓRep (=T-E, avec E > T) et le déficit de saturation de l'air maximal journalier (vpd max), REW et la quantité d'eau transpirée par jour, pour l'année 2002.*

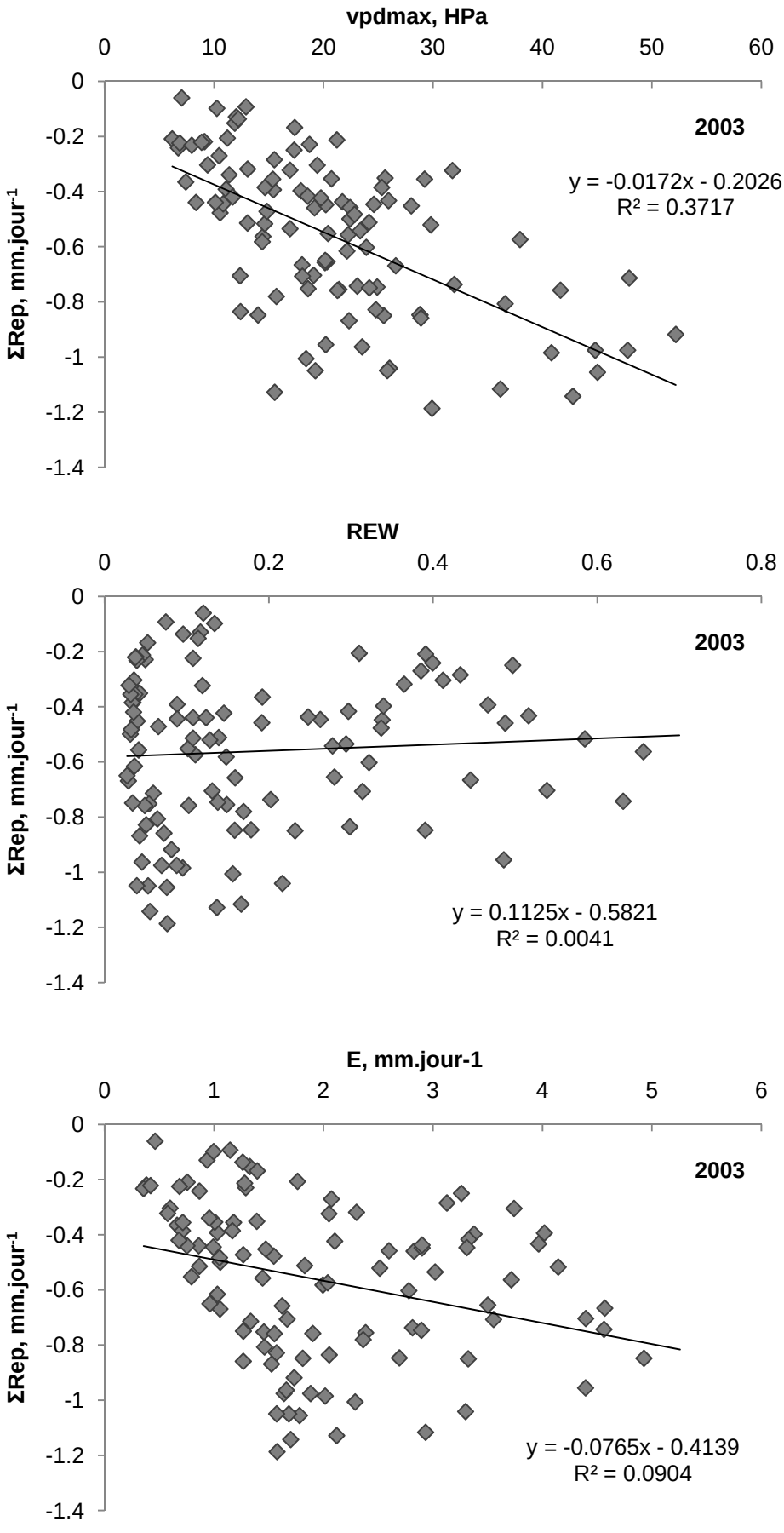


Figure III.23. *Relations entre ÓRep (=T-E, E > T) et le déficit de saturation de l'air maximal journalier (vpd max), REW et la quantité d'eau transpirée par jour, pour l'année 2003.*

En 2002, jusqu'au jour 250, les volumes d'eau prélevés puis restitués aux réservoirs étaient similaires (figure III.24), indiquant qu'aucun déficit hydrique ne s'était développé dans les tissus ($p = 0.16$ et 0.91 pour les périodes 1 et 2) (figure III.25). À partir du jour 250, le prélèvement d'eau devient plus faible, ce qui concorde avec une réhumidification de fin de saison ($p < 0.0001$). Le prélèvement d'eau dans les réservoirs diminue le long de la saison, et une légère réduction du remplissage des réserves est observable en période 2, avant que ΣRep n'atteigne de nouveau sa valeur initiale (figure III.24).

En 2003, le phénomène était bien différent qu'en 2002 : une perte progressive d'eau des arbres apparaît clairement (fig III.20 et III.24). Ce déficit est dû à un remplissage incomplet des réservoirs (fig III.24), le prélèvement restant relativement constant jusqu'au jour 230. Après ce jour, la déshydratation des arbres diminue, et le remplissage se fait à mesure que le sol se réhydrate. Si le prélèvement journalier, ΣRep, au début de 2003 était plus faible qu'en 2002, il est plus important en 2003 pendant la période sèche (période 2) (figure III.25). Après le jour 200, même après une diminution en fin de saison, ΣRep reste plus élevé en 2003. ΣRer, la quantité d'eau remplie dans les réservoirs, suit une évolution contraire : elle diminue significativement de la période 1 à 2 et 3 en 2003, et reste plus faible qu'en 2002 toute la saison. Si le prélèvement est similaire au remplissage pour les périodes 1 et 3 en 2003 ($p = 0.18$ et 0.10), il est significativement plus élevé pendant la période 2 ($p < 0.0001$). Cermak et Nadezhdina (1998) ont observé pour *Picea abies* qu'au cours d'une sécheresse prolongée, l'eau était extraite de plus en plus profondément dans l'aubier, par rapport à une période sans limitation hydrique.

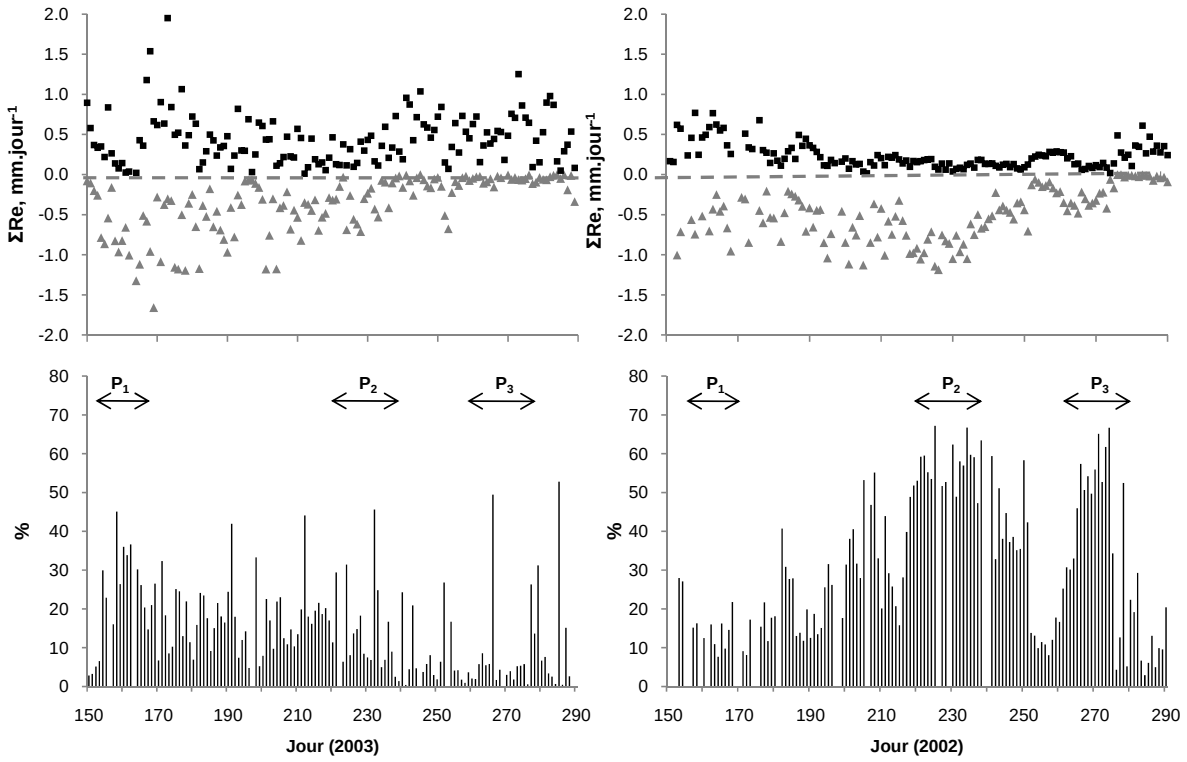


Figure III.24. *Variations saisonnières de ÓRe (=T-E, cumulée sur la journée) en distinguant la phase de prélèvement ($ÓRe_p$, E > T) de la phase de remplissage ($ÓRe_r$, E < T), en 2002 et 2003; En dessous contribution de $ÓRe_p$ à la transpiration journalière E.*

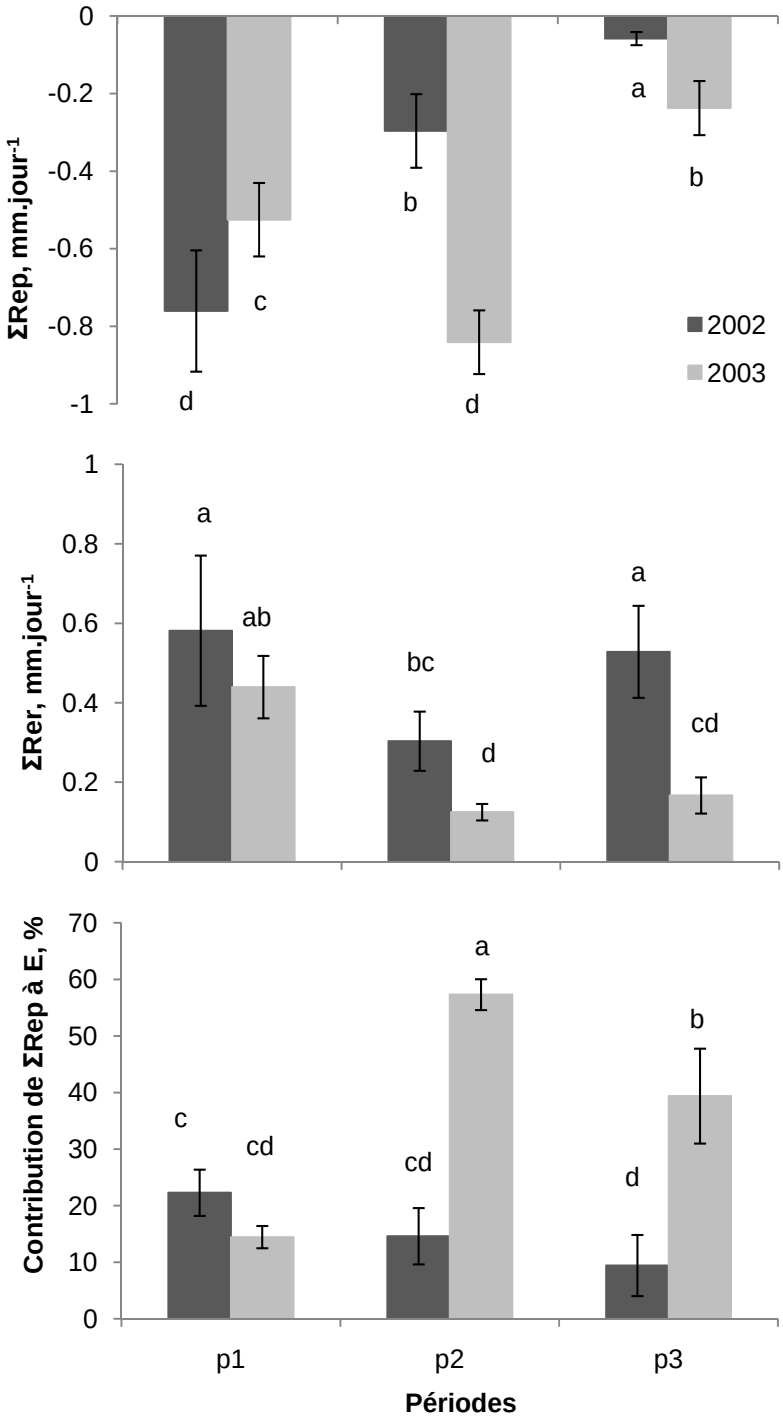


Figure III.25. *Valeurs moyennes de ÓRep (quantité d'eau prélevée quotidiennement dans les réserves) et ÓRer (quantité d'eau utilisée pour remplir quotidiennement les réserves), et en bas de la contribution de ÓRep à E (cumulée par jour) sur les trois périodes (voir texte) en 2002 et 2003. Les écarts standards à la moyenne sont présentés aussi. Les lettres différentes indiquent des différences significatives.*

Les valeurs présentées de ΣRep dans le tableau (III.2) montrent que le prélèvement dans les tissus élastiques est très faible par rapport à la quantité d'eau totale libérée par l'ensemble des réservoirs pour les cinq jours présentés. Cermak et Nadezhdina (1998) avaient observé que l'eau stockée dans les tissus élastiques était plus rapidement remplacée lors de phases de réhydratation, tandis que les réservoirs plus profonds, dans le bois d'aubier, restaient presque totalement vidés sur le long terme et se réhydrataient plus lentement. La figure III.26 montre que les deux types de réservoirs ont réagi aussi fortement à la sécheresse mais aussi à la réhydratation.

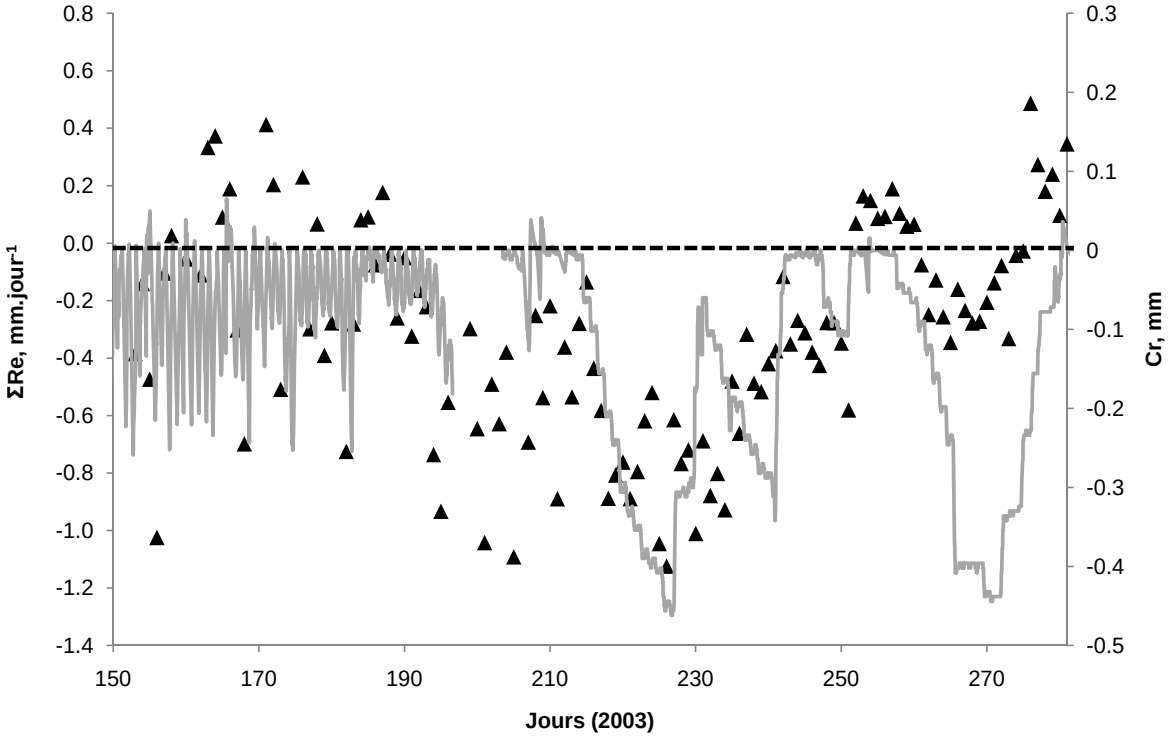


Figure III.26. *Evolution de ÓRe et des résidus Cr pour un arbre dominant pour l'année 2003.*

L'augmentation de la durée de prélèvement dans les réserves hydriques dans la journée, d'autant plus marquée du fait que la quantité d'eau prélevée était plus élevée que le remplissage sur une journée au pic de la sécheresse, concorde avec les contractions continues des tissus élastiques observées à partir du jour 210. De plus, le jour où le diamètre des arbres était le plus faible, et celui où ΣRe (-1.2 mm.jour $^{-1}$) est le plus négatif, coïncident au jour 226.

IV.3 Contribution des réserves d'eau de la partie aérienne des arbres à la transpiration

La contribution à la transpiration de Frstand est très faible, d'autant plus faible par rapport à la participation de ΣRep à E pour les cinq jours présentés tableau III.2. La contribution de ΣRep à la transpiration augmente fortement avec la sécheresse : de 9.8 % au jour 166 à 53 % au jour 222. En 2002, la contribution journalière relative des réserves d'eau à la transpiration variait de 1 à 50 %, selon les conditions climatiques (15.7 % en moyenne) (figure III.24). Cette large variabilité est expliquée par les variations de la demande climatique. À notre connaissance, aucune étude concernant le hêtre n'avait fourni ces résultats. Néanmoins, cette contribution des réserves d'eau échangeables et sa variabilité restent du même ordre de grandeur que celles reportées pour les autres espèces (voir Tableaux I.1, I.2 et I.3). Nos résultats confirment que pour le hêtre, les réservoirs d'eau jouent un rôle majeur dans la régulation de la transpiration, même en conditions non limitantes.

En 2003, la contribution des réservoirs avait des valeurs similaires à 2002 du jour 150 à 190. Mais pendant la période 2, elle a dépassé 50 % de E, jusqu'à 67 % au jour 225. Ainsi, la contribution de ΣRep à E était très significativement plus élevée en 2003 qu'en 2002 pour les périodes 2 et 3 (figure III.25). Elle a augmenté de 57.3 % en moyenne au pic de sècheresse en 2003 (période 2), tandis qu'elle n'était que de 14.6 % pour la même période en 2002. Evidemment, en conditions hydriques non limitantes, la quantité d'eau transpirée était plus élevée, sachant que la transpiration a été sévèrement diminuée lors de la sécheresse par la fermeture des stomates (figures III.19 et III.20).

D'autres études ont mis en évidence une contribution majeure des réserves d'eau dans le bois d'aubier dans des conditions de sècheresse (Loustau et al. 1996 ; Cermak et Nadezdhina 1998). Cependant, la contribution maximale que nous avons mise en évidence ici est plus élevée que dans les études précédentes (Tableaux I.1, I.2 et I.3). La contribution la plus élevée pour des arbres adultes a été observée chez le pin sylvestre (les réservoirs bois du tronc contribuant à 50 % à la transpiration, en période de sècheresse, Waring et Running 1978), et sur de jeunes plants de *Picea abies* (plants en pot de 6 ans, la totalité des réservoirs « tronc plus couronne » participant jusqu'à 65 % de la transpiration, Zweifel et al. (2001). La contribution très élevée des réserves hydriques que nous avons observée au pic de la sécheresse peut s'expliquer d'une part par l'intensité de cette sécheresse, mais aussi par la prise en compte de l'ensemble des réservoirs de la partie aérienne des arbres, et non uniquement le tronc contrairement à Waring et Running (1978).

Cette importante quantité d'eau utilisée comme support à la transpiration pourrait provenir de vaisseaux embolisés. Cermak et al. (2007) et Höltta et al. (2009) suggèrent dans leurs études que l'embolie joue un rôle important dans les échanges d'eau. Selon Cochard et al. (1999) et Lemoine et al. (2002), aux potentiels hydriques aussi faibles que ceux atteints en 2003, la perte de conductivité dans les branches du hêtre serait très importante (de 35 à 100 %). Ainsi, en plus de l'eau provenant de la contraction des conduits du xylème (Irvine et Grace 1997 ; Perämäki et al. 2001 ; Scholz et al.

2007), des mouvements de l'eau par capillarité (Zimmerman 1983), de la déshydratation de cellules vivantes (voir Chapitre I, paragraphe III.2), l'embolie pourrait apporter de l'eau additionnelle lors des stress hydriques.

➔ **L'analyse de l'évolution de la quantité d'eau prélevée et restituée des tissus élastiques du tronc d'une part, et de l'ensemble des réservoirs aériens d'autre part, montre que le prélèvement d'eau dans les réservoirs d'eau échangeable augmente avec la sécheresse du sol (figure III.27), mais aussi que leur remplissage diminue à partir d'un seuil de REW voisin de 0.3. Le phénomène est identique pour l'eau prélevée dans les tissus élastiques, ou utilisée pour les remplir. La participation des réserves d'eau à la transpiration était importante, permettant probablement aux arbres de maintenir un niveau minimum de transpiration alors que le sol était fortement desséché. Cependant, ce prélèvement important peut aussi signifier une embolie généralisée des vaisseaux.**

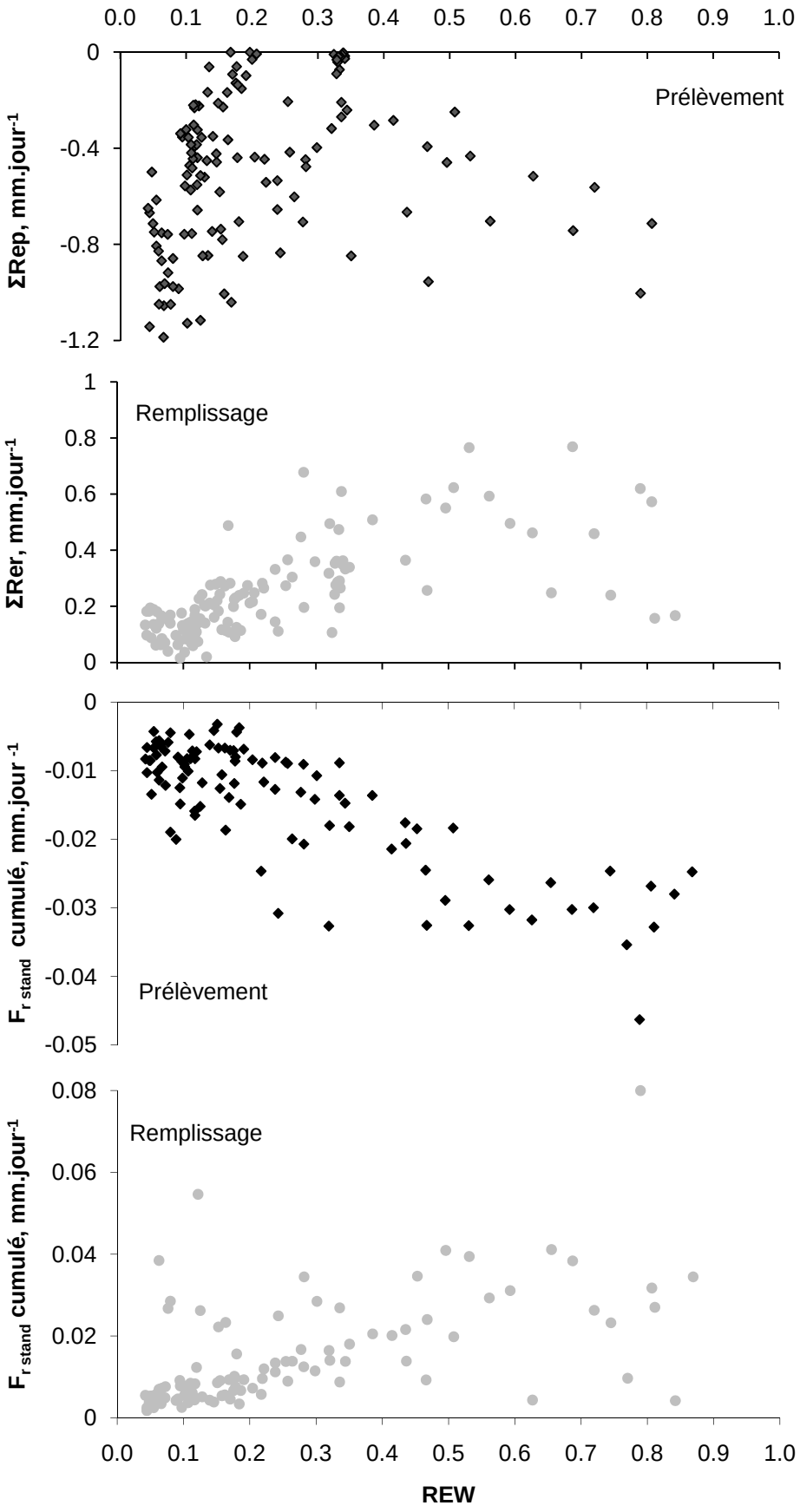


Figure III.27. *Relations entre ÓRep, ÓRer, et Frstand (cumulé en distinguant les phases de prélèvement et de remplissage) avec REW.*

V Conclusion

L'analyse des données acquises pendant l'été 2003 sur le site de Hesse, en Moselle, nous a permis d'étudier de nombreux aspects de la réponse du couvert à une forte contrainte hydrique. La réponse forte du hêtre au climat et à la sécheresse est claire d'après les résultats de notre analyse.

La phénologie et la demande climatique sont les principales variables et contraintes à l'origine de l'évolution des flux de chaleur sensible et de chaleur latente et de leur importance relative en conditions non limitantes (année 2002).

A demande climatique similaire, la transpiration diminue fortement au cours de la sécheresse de 2003. T et E ont diminué de 80 % de juin à août en 2003, tandis qu'en 2002, année au climat moyen, la transpiration ne diminue que de 35 %.

Il existe une forte variabilité au sein du peuplement entre les classes d'arbre. La sécheresse a induit une très forte diminution des flux, d'intensité différente selon les classes ; les arbres dominés ont vu leur flux réduire significativement plus que les dominants et les codominants.

En 2002 et au début de la saison de 2003, les tissus se contractent puis se regonflent chaque jour et retournent à leur état d'équilibre à la fin de chaque cycle. A mesure que la sécheresse augmente, les tissus se rétractent mais ne se remplissent plus. On observe alors une diminution continue de la circonférence des arbres sur trois périodes entrecoupées de pluies significatives permettant un remplissage total ou partiel des tissus. La quantité d'eau prélevée par jour est alors très faible mais le phénomène reste exceptionnel.

Au début de l'été, quand l'eau du sol n'est pas limitante, la participation relative des réservoirs à la transpiration a varié entre 1 à 50 % (15.7 % en moyenne). A mesure que la sécheresse a augmenté, le prélèvement d'eau dans les réserves a augmenté lui aussi, alors que leur remplissage nocturne a été fortement réduit. Au plus fort de la sécheresse (période 2) la participation des réservoirs a atteint 67 % de la transpiration (57.3 % en moyenne). Le support des réserves d'eau, autres que les tissus élastiques, est majoritaire et très important.

Leuschner et al. (2001) ont montré que *Fagus sylvatica* était une espèce très sensible à la sécheresse, et ont mis en évidence des effets importants sur tous les organes (feuilles, tronc et racines). Nous pouvions nous demander si le hêtre a atteint son seuil de mortalité en 2003 à Hesse. Seules une chute des feuilles précoce en août, au plus fort de la sécheresse, une croissance ralentie et une réduction du stockage des hydrates de carbone ont été observées (Bréda et al. 2006), avec une mortalité et un dépérissement très limités.

Le hêtre semble ainsi montrer une certaine plasticité face à la sécheresse (Leuschner et al. 2005), qui peut être reliée à cet apport supplémentaire et important d'eau provenant de certains tissus.

La contribution des réservoirs peut être une stratégie efficace des arbres pour survivre en cas de conditions extrêmes de sécheresse (Meinzer et al. 2009).

Chapitre IV

Chapitre IV
Caractéristiques et fonctionnement de l'appareil hydraulique du hêtre

Le fonctionnement hydraulique des arbres, plus complexe que celui des plantes herbacées, a fait l'objet de nombreuses études (Granier et Claustres 1989 ; Bréda et al. 1993 a et b ; Goldstein et al. 1998 ; Sack et al. 2003 ; Cermak et al. 2007 ; Scholz et al. 2007) et modèles décrivant de multiples manières l'architecture hydraulique des arbres (Molz et Klepper 1972 ; Edwards et al. 1986 ; Génard et al. 2001 ; Lhomme et al. 2001 ; Williams et al. 2001 ; Zweifel et al. 2001 ; Chuang et al. 2006).

Il a été montré que le flux d'eau traversant la plante (le long du continuum sol-plante-atmosphère) dépend principalement de la demande climatique et de l'eau disponible dans le sol (Jarvis 1976 ; Sandford et Jarvis 1986 ; Stewart 1988 ; Shuttleworth 1989 ; Levitt et al. 1995 ; Granier et al. 2000 a et b). Mais il dépend aussi des caractéristiques et des propriétés internes de l'arbre.

Les organes peuvent agir notamment comme des compartiments de stockage et d'échanges réversibles d'eau (troncs, branches, racines et feuilles). Comme nous l'avons vu dans les chapitres I et III, les réserves internes d'eau dans les tissus élastiques et non élastiques peuvent avoir un rôle important de support de la transpiration des arbres à l'échelle de la journée et de la saison (Ladefoged 1963 ; Hinckley et Bruckerhoff, 1975 ; Waring et Running 1978 ; Waring et al. 1979 ; Cermak et al. 1976, 1982).

Les conséquences des échanges d'eau avec les réserves sont (i) des décalages temporels entre la transpiration au niveau des feuilles et l'absorption de l'eau par les racines (Schulze et al. 1985 ; Goldstein et al. 1998 ; Steppe et al. 2002 ; Steppe et Lemeur 2004) ; (ii) la contraction et le gonflement journalier des organes (Herzog et al. 1995 ; Tatarinov et Cermak 1999 ; Zweifel et al. 2000 ; Zweifel et Häsler 2001 ; Steppe et al. 2004). La contribution des réserves internes à la transpiration dépend de l'espèce, des organes considérés et des conditions climatiques. Elle peut varier de 2 à 50 % de l'eau transpirée sur une journée (voir Tableaux I.1, I.2 et I.3, et chapitre I).

Malgré l'importance que peuvent avoir les compartiments de stockage d'eau dans la régulation de la transpiration, peu d'informations existent sur leur contribution journalière chez le hêtre. Certaines études ont été réalisées sur de jeunes plants, mais les estimations quantitatives de l'utilisation de l'eau pour les arbres plus âgés à partir de mesures faites sur de jeunes arbres en pot sont rarement réalistes. Ce qui n'est pas étonnant sachant que ces études sont conduites sous des conditions ne reproduisant pas correctement le climat et surtout la structure du peuplement forestier (Wullschleger et al. 1998).

Lors du chapitre précédent, nous n'avions pu estimer les réserves d'eau des organes aériens qu'à l'échelle du peuplement et sans distinction des différents organes, excepté pour la participation des tissus élastiques.

Nous avons décidé de réaliser une campagne de mesures en 2008 dans le but d'obtenir simultanément toutes les variables impliquées dans les flux d'eau de l'arbre des racines aux feuilles : les potentiels hydriques foliaires et des branches, les fluctuations journalières de diamètre du tronc et des branches, la transpiration, le flux de sève à la base du tronc et dans les branches, et le contenu en eau du tronc.
Les flux d'eau et échanges avec les réserves peuvent être modélisés selon l'analogie électrique, présentée dans le chapitre I. Les deux approches, expérimentale et modélisatrice, peuvent être utilisées et combinées pour comprendre précisément le rôle des réserves d'eau de l'arbre dans la régulation du flux d'eau à travers les racines, le tronc, les branches et les feuilles. A partir de ces mesures, nous avons pu estimer les résistances hydrauliques et les capacitances dans différents compartiments de l'arbre (voir schéma Chapitre II, paragraphe IV).

I Evolution et gradient de potentiels hydriques au sein de l'arbre

Pour les deux arbres étudiés (dominants), les potentiels hydriques étaient de plus en plus négatifs des racines vers les feuilles (figure IV.1).

I.1 Niveaux et évolution des potentiels hydriques sur la saison

Les variations saisonnières étaient similaires pour les deux arbres. La hiérarchie et les ordres de grandeur des potentiels hydriques sont concordants avec les résultats trouvés par Aranda et al. (2005) et Lemoine (2000) sur *Fagus sylvatica*.
Les potentiels hydriques foliaires minimum des feuilles d'ombre et de lumière étaient plus stables que ceux du xylème des branches, qui présentent des variations plus marquées (figure IV.1).
Les potentiels hydriques foliaires entre branches d'ombre et de lumière montrent des différences marquées tout le long de la saison, tandis que les potentiels hydriques de xylème étaient plus proches entre branches d'ombre et de lumière.
Le potentiel hydriques de xylème estimé à la base du tronc à partir des mesures d'humidité était clairement différent de celui mesuré à la base des branches ; noter que peu d'études mesurent le potentiel à la base du tronc (Génard et al. 2001 ; Peramaki et al. 2001 ; Fisher et al. 2006 ; Scholz et al. 2007).

Le potentiel hydrique du sol a diminué à partir de la fin juillet, à presque toutes les profondeurs au voisinage des deux arbres, excepté à 1.2 m pour l'arbre 14 (figure IV.2). Les variations des potentiels hydriques du sol étaient sensiblement différentes entre les deux arbres bien qu'ils ne soient distants que de 10 m. L'horizon profond (-1.2 m) était le plus humide à proximité de l'arbre 14, alors qu'il y avait peu de différences entre -0.2 et -0.9 m de profondeur près de l'arbre 202. En moyenne, les potentiels près de l'arbre 202 étaient plus faibles que ceux près de l'arbre 14, indiquant une différence de contenu en eau, et donc probablement de prélèvement d'eau dans le sol entre les deux arbres. En effet, l'arbre 202 est plus gros que le 14 (circonférence à la base du tronc de 75.7 et 62.5 cm respectivement pour les arbres 202 et 14) ; sa transpiration et donc le prélèvement d'eau dans le sol étaient probablement plus élevés que pour l'arbre 14 (figures IV.7 et IV.8). Par ailleurs, bien que le potentiel hydrique du sol ait un peu diminué, le potentiel de base était resté stable. Le potentiel de base était proche du potentiel hydrique du sol à la profondeur 1.2 m pour l'arbre 14. Bréda et al. (1993a) avaient aussi observé pour le chêne que le potentiel de base était proche et positivement corrélé à celui de la couche du sol la plus humide. Cependant, le potentiel de base était plus élevé que les potentiels

hydriques du sol pour l'arbre 202 quelles que soient les profondeurs. L'horizon le plus humide en équilibre avec le potentiel de base serait alors en dessous de 1.2 m. Il est très probable que l'arbre 202 ait extrait de l'eau plus profondément que le 14.

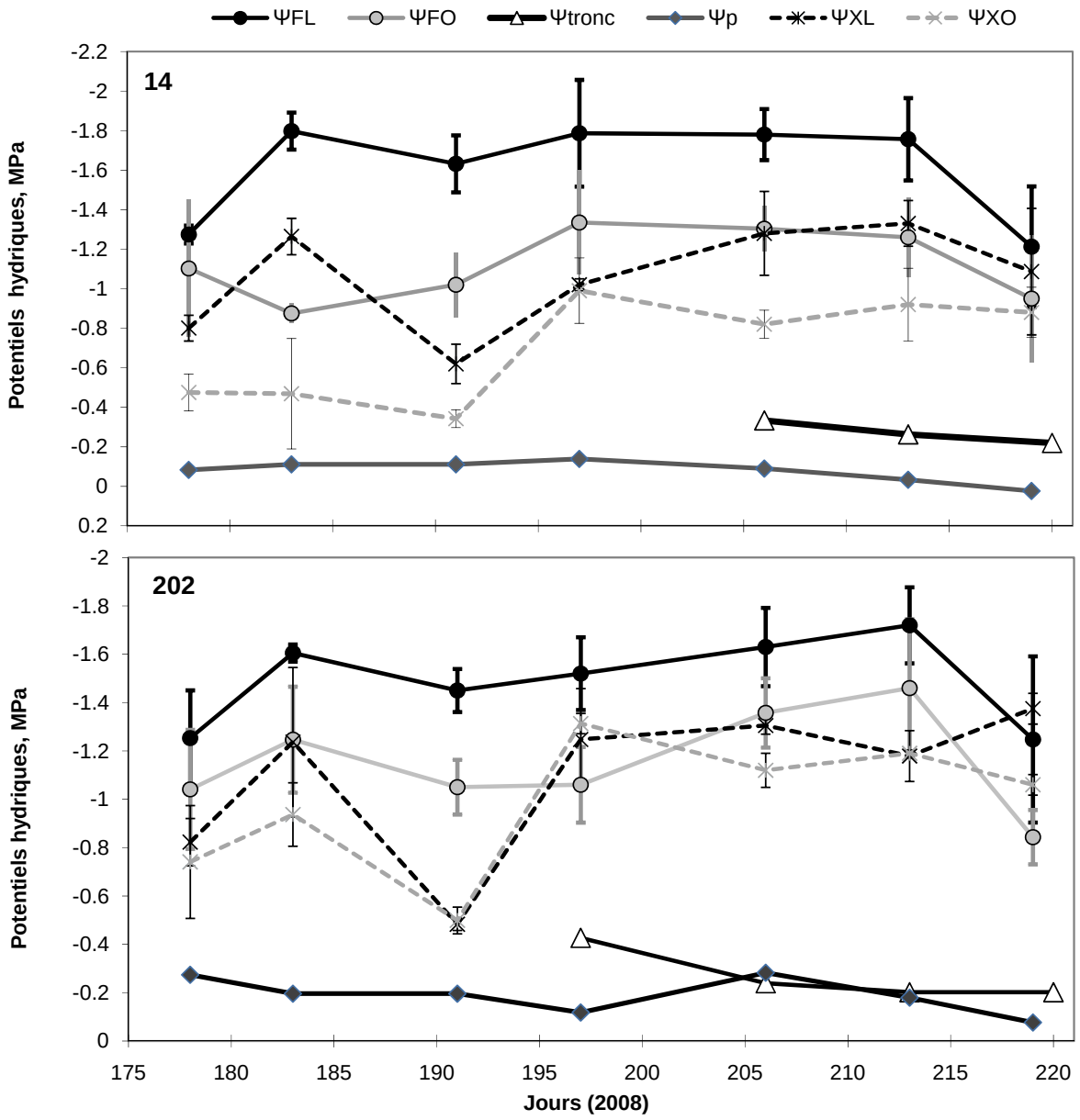


Figure IV.1. *Variations des potentiels hydriques: potentiel de base ψp, potentiel minimum foliaire (ψFL et ψFO) des couches supérieure et inférieure de la couronne, potentiel du xylème (ψXL et ψXO) et potentiel du tronc estimé à partir des mesures avec les sondes thetaprobe (ψtronc). En haut pour l'arbre 14, en bas l'arbre 202.*

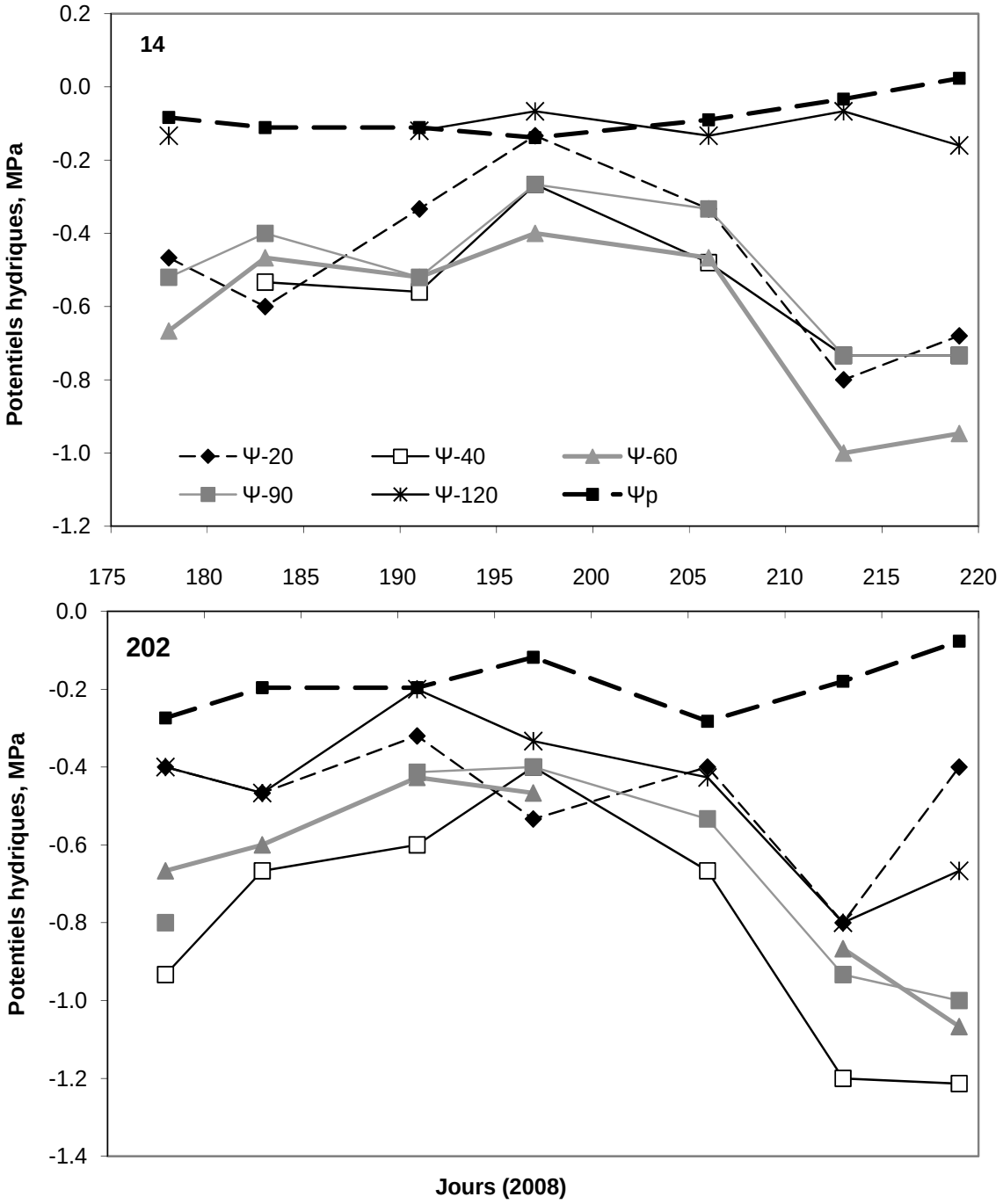


Figure IV.2. *Variations des potentiels hydriques du sol aux profondeurs 20, 40, 60, 90 et 120 cm, ainsi que celles du potentiel de base ψp. En haut pour l'arbre 14, en bas l'arbre 202.*

I.2 Evolution des gradients de potentiel hydrique

Le gradient de potentiel hydrique entre le xylème des branches et les feuilles (figure IV.3) était en moyenne de 0.4 MPa pour la partie supérieure du houppier et de 0.7 MPa pour la partie inférieure ; d'autres études rapportent les mêmes ordres de grandeur (Tyree et al. 1993a ; Yang et Tyree 1993 ; Comstock 2000 ; Domec et al. 2005 et 2006).Ce gradient de potentiel hydrique diminue sensiblement avec le dessèchement du sol pour l'arbre 14.

Les variations que nous obtenons pour l'arbre 202 pourraient être dues à des incertitudes liées aux mesures des potentiels.

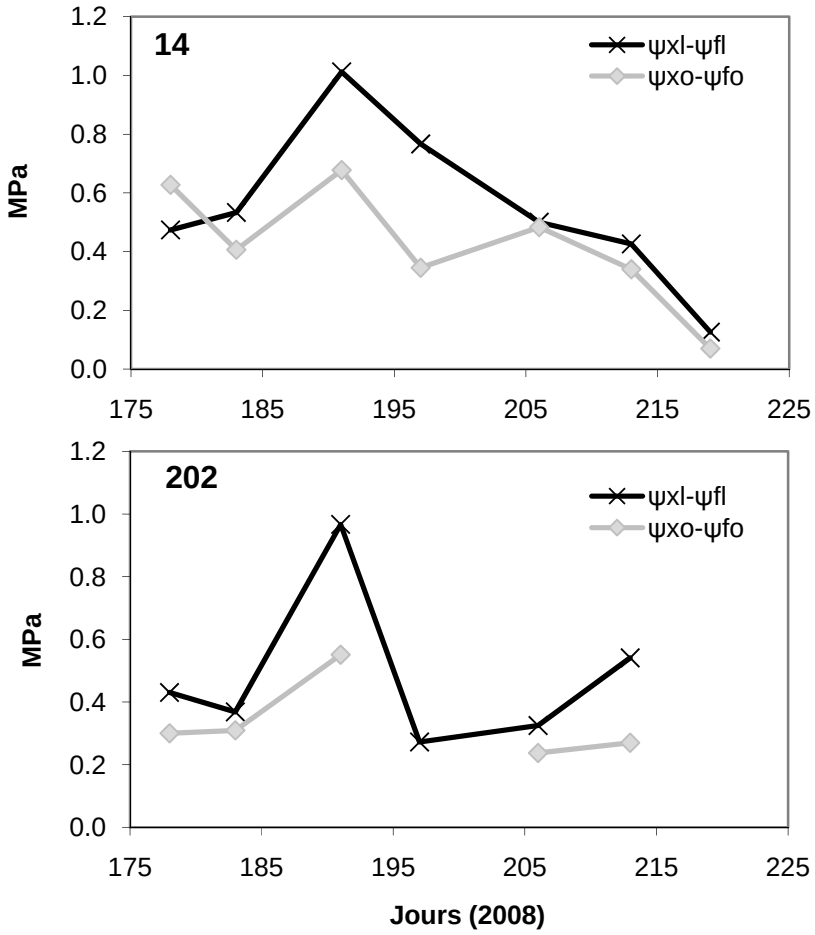


Figure IV.3. *Variations des différences de potentiels hydriques entre xylème et feuilles pour les branches d'ombre et de lumière. En haut pour l'arbre 14, en bas l'arbre 202.*

Le gradient de potentiel hydrique du xylème entre les niveaux supérieur et inférieur variait de 0.01 à 0.3 MPa (figure IV.4), avec une forte variation temporelle, plus particulièrement pour l'arbre 202. Ce gradient de potentiel hydrique était plus faible que celui des potentiels hydriques foliaires. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse que nous avions faite concernant le niveau intermédiaire des

branches, mi-lumière mi-ombre, la majorité des branches était à moitié éclairée directement, à moitié à l'ombre. Cependant, cet état intermédiaire ne se traduit pas dans les potentiels foliaires, peut-être du fait de nos sélections des différentes feuilles, malgré les nombreuses répétitions que nous avions faites. Ainsi, comme nous l'avions annoncé dans le chapitre II, nous utiliserons par la suite une valeur moyenne des potentiels de xylème de la couronne pour effectuer les calculs de résistances et capacitances.

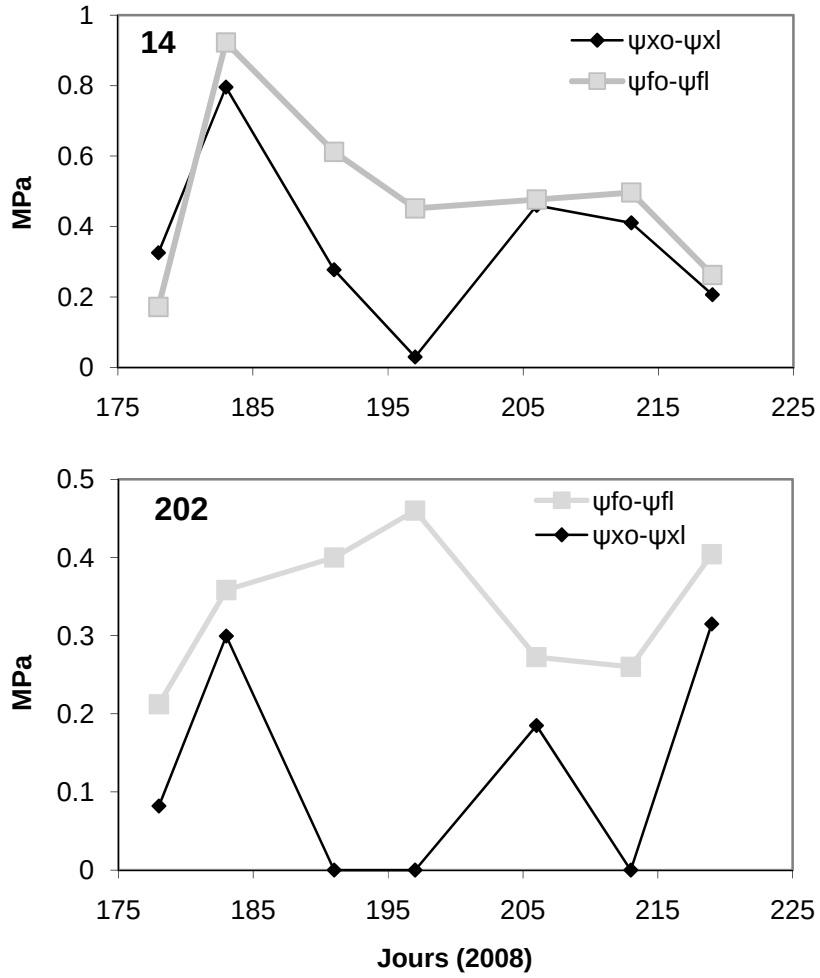


Figure IV.4. *Variations des différences de potentiels hydriques entre les deux couches de la couronne, inférieures et supérieures, pour le xylème et les feuilles, en MPa. En haut pour l'arbre 14, en bas l'arbre 202.*

II Variabilité des flux dans l'arbre, de la base du tronc aux branches

II.1 Evolution saisonnière des flux

A l'échelle de la saison, l'évapotranspiration du couvert E (mesurée par corrélations turbulentes) montrait une légère diminution à partir du jour 190 jusqu'au jour 205 environ (figure IV.5). Cette diminution est observable sur les flux à la base du tronc F_{BT} dans la couronne F_C de l'arbre 14, mais était plus limitée pour l'arbre 202.

Cependant, compte-tenu de la faible diminution du contenu en eau du sol, les deux arbres étudiés n'ont probablement pas subi de stress dû à un manque d'alimentation en eau au cours de la saison 2008.

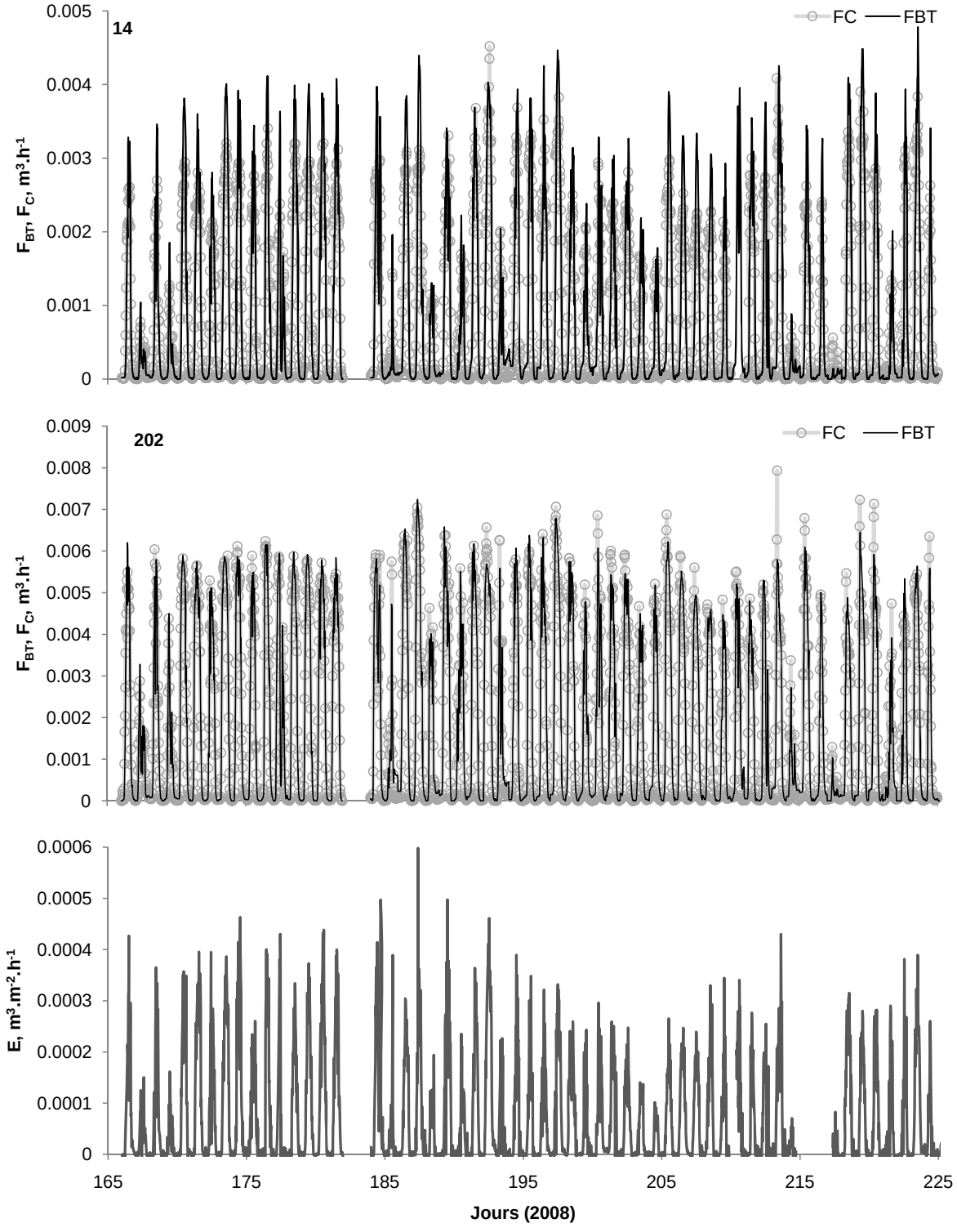


Figure IV.5. *Variations des flux à la base du tronc FBT et dans la couronne FC, en haut pour l'arbre 14, en bas l'arbre 202. En bas, évapotranspiration réelle mesurée au dessus du couvert par les corrélations turbulentes.*

II.2 Variabilité des flux au sein de la couronne

Pour chaque arbre, les valeurs des densités de flux de sève étaient similaires entre toutes les branches ; on observe en particulier étonnamment peu de différences entre les branches de la couches supérieure et inférieure de chaque couronne (figure IV.6). Cette observation a été aussi rapportée par Burgess et Dawson (2008).

Cependant les variations des flux au cours de la journée présentent des allures différentes entre les branches, ces variations semblent ainsi de leur orientation que de leur hauteur dans la couronne. Ces différences sont beaucoup plus marquées pour les jours ensoleillés (197) que les jours nuageux (199). Dans les deux arbres, le flux de sève augmentait le matin d'abord dans les branches orientées sud-ouest de la partie supérieure, l'augmentation la plus tardive étant observé dans les branches inférieures.

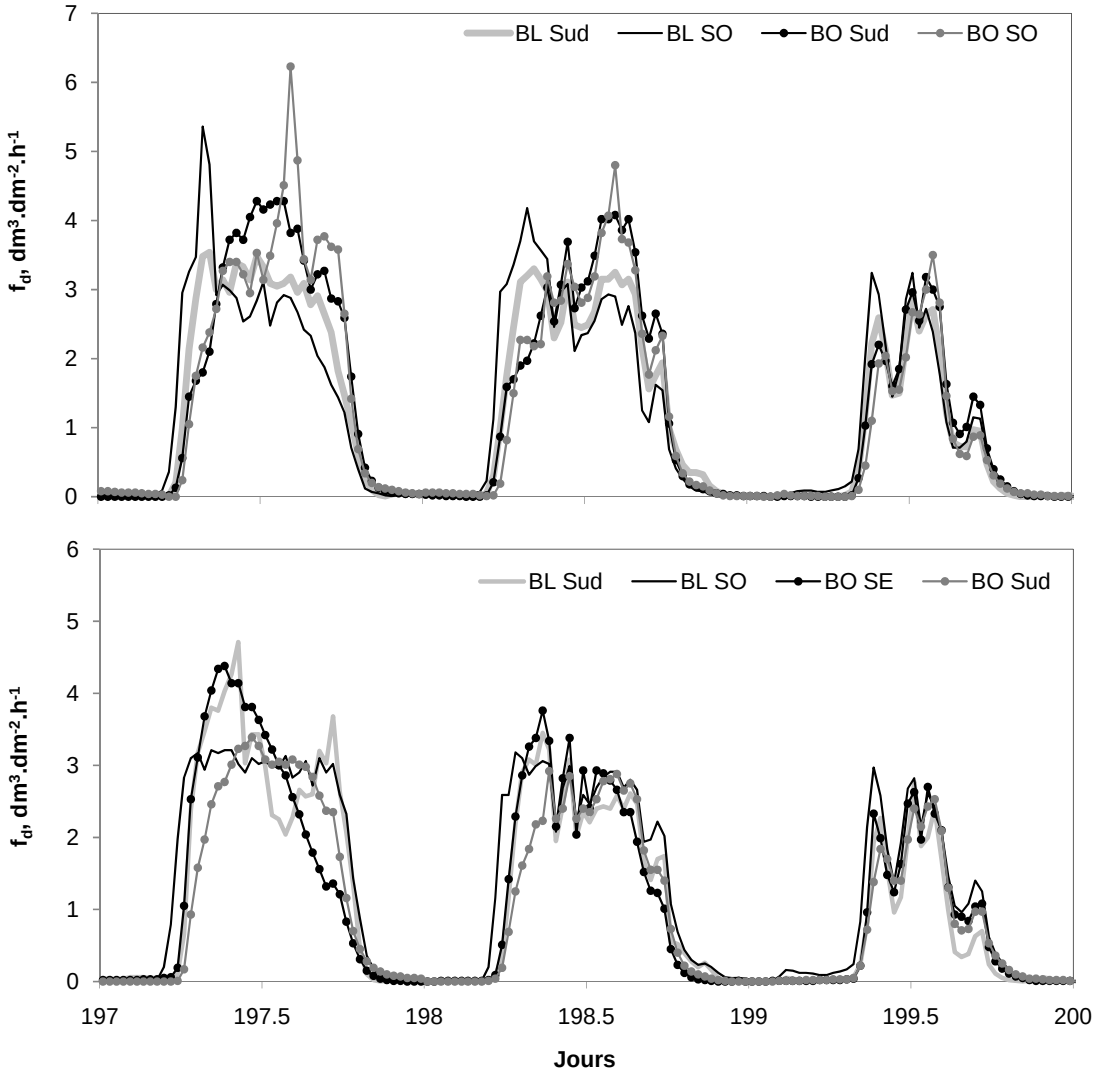


Figure IV.6. *Variations des densités de flux de sève mesurées dans quatre branches, pour trois journées, en haut pour l'arbre 14, en bas l'arbre 202. L'abréviation BL correspond à branche de la couche supérieure, et BO à branche de la couche inférieure. Les annotations à côté indiquent leur orientation cardinale.*

Les variations des flux de sève dans les branches, de F_{BT} et F_C pour les deux arbres sont présentées pour trois journées consécutives, dont une ensoleillée (197) et deux nuageuses (198 et 199) sur les figures IV.7 et IV.8. Les flux de sève montrent des différences un peu plus marquées entre les branches que les densités de flux, directement dues aux différences de surfaces conductrices. Le flux de sève le plus élevé était celui de la branche sud-ouest de la partie supérieure pour l'arbre 14, et celui de la branche sud-est de la couche inférieure pour l'arbre 202. Tous les flux de sève des branches augmentaient plus tôt le matin que le flux à la base du tronc. Comme les densités de flux, les flux de sève dans chaque branche présentent des évolutions journalières assez différentes de celle du rayonnement global, surtout en conditions ensoleillées (jour 197), avec une forte variabilité entre branches. Comme pour les densités de flux, lors des journées nuageuses (jour 199) les flux étaient plus proches, probablement du fait du rayonnement plus homogène de la couronne.

Etant donné la forte hétérogénéité des évolutions des flux dans les branches, une bonne sélection des branches était importante pour estimer correctement le flux total (de la couronne). Comme vu précédemment, la couronne n'était pas aisément séparable en deux niveaux, lumière et ombre, la majorité des branches présentaient un statut intermédiaire, selon l'angle du rayonnement direct pendant la journée. Nous avions choisi des branches dans les parties supérieure et inférieure de la couronne, même si les branches sélectionnées n'avaient pas des différences de statut très marqués (ombre vs. lumière). Nous supposons que cette sélection nous a permis de minimiser les biais dans l'estimation de F_C. En effet, les variations des flux F_{BT} et F_C étaient très proches et de celles de Rg (figures IV.7 et IV.8) ; il semblerait donc que F_C intègre bien le comportement moyen des branches dans la couronne.

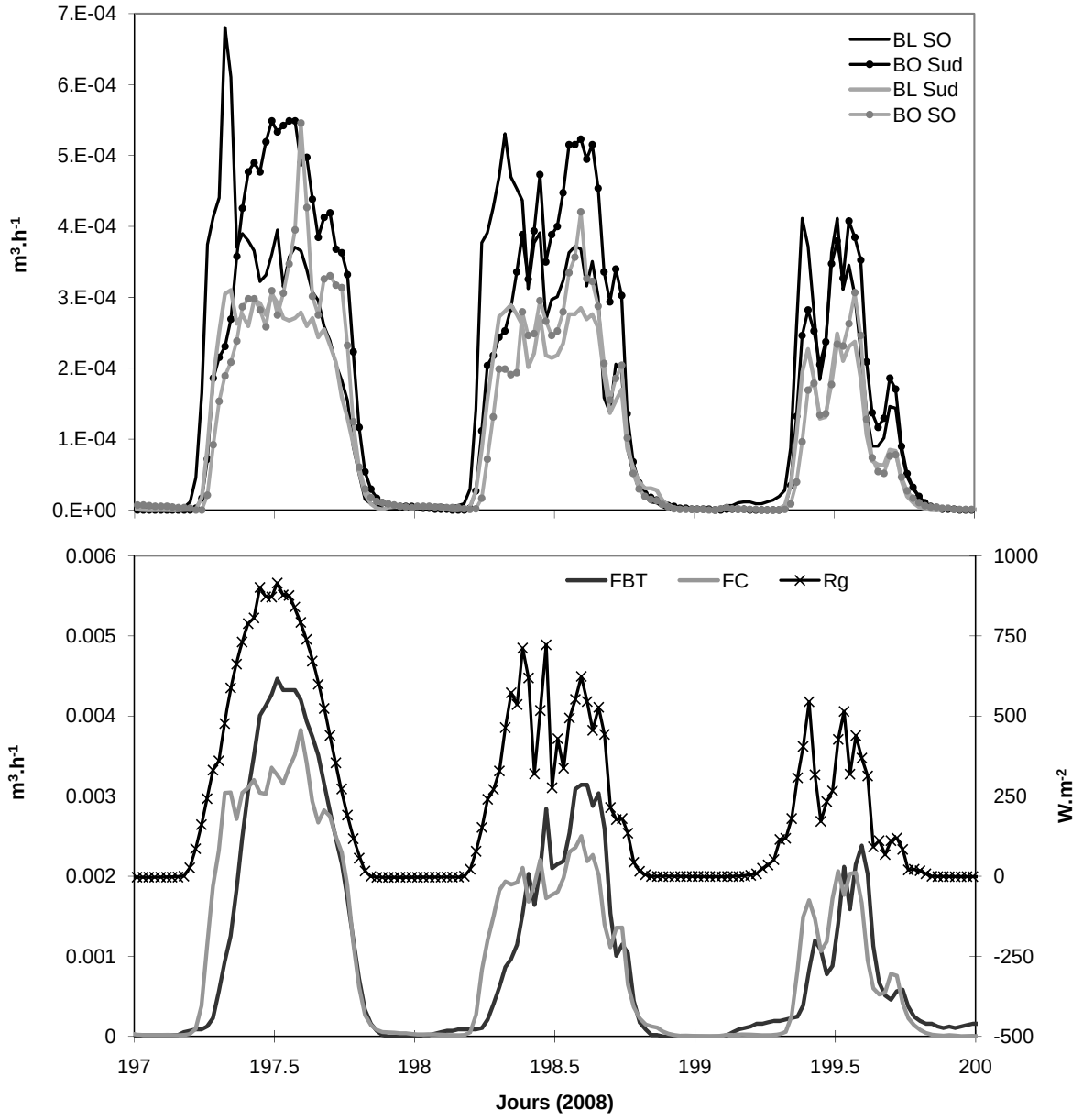


Figure IV.7. *Variations des flux de sève mesurés dans quatre branches, F_C et F_{BT}, pour trois jours, pour l'arbre 14. L'abréviation BL correspond à branche de la couche supérieure, et BO à branche de la couche inférieure. Les annotations à côté indiquent leur orientation cardinale.*

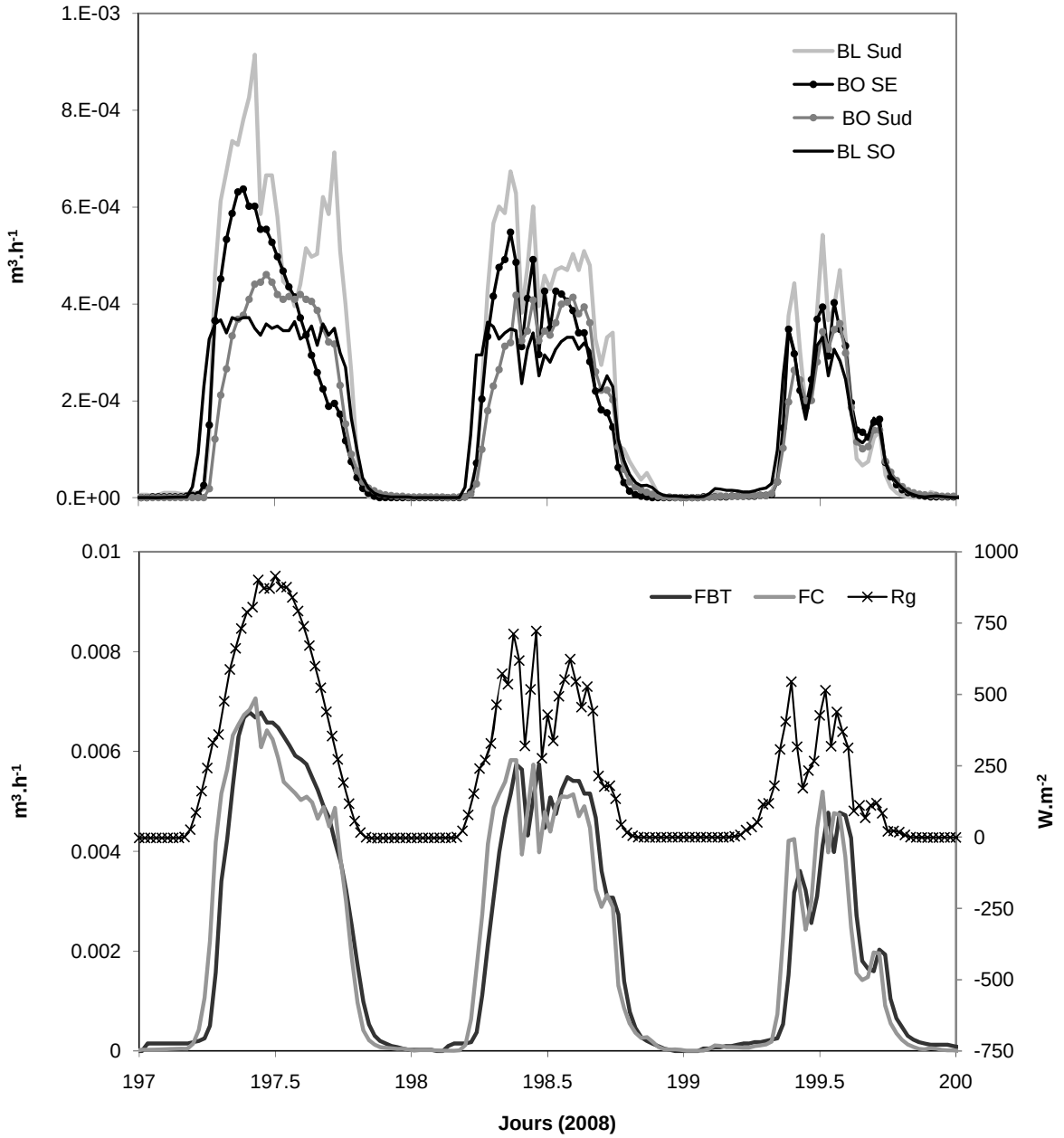


Figure IV.8. *Variations des flux de sève mesurés dans quatre branches, F_C et F_{BT}, pour trois jours, pour l'arbre 202. L'abréviation BL correspond à branche de la couche supérieure, et BO à branche de la couche inférieure. Les annotations à côté indiquent leur orientation cardinale.*

III Les résistances hydrauliques

Les résistances hydrauliques présentent des variations temporelles importantes (figure IV.9). Ces résistances sont en général plus élevées pour l'arbre 14 que pour le 202 (tableaux IV.1 et IV.2) ; ceci est lié à une différence de dimension entre les deux arbres étudiés : plus l'arbre est de petite dimension, plus la résistance hydraulique est forte (voir Chapitre I, paragraphe IV.4).

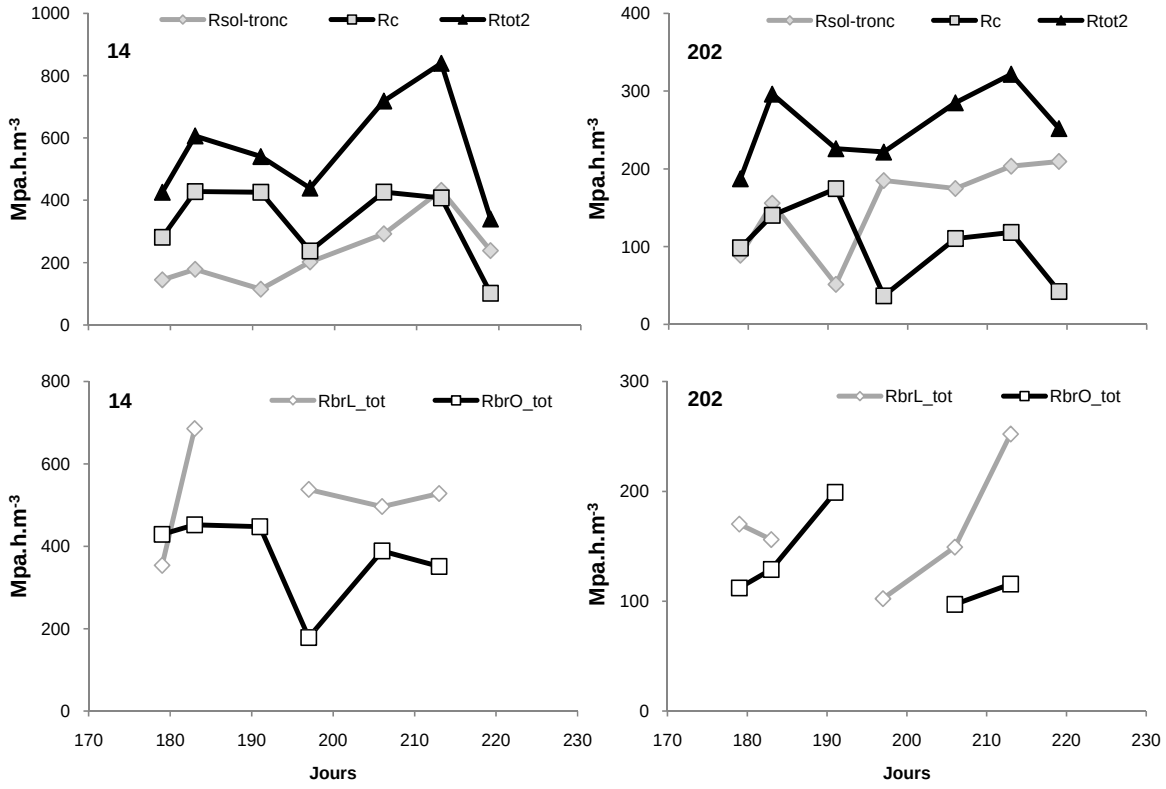


Figure IV.9. *Variations des résistances hydrauliques, pour les arbres14 et 202.*

Tableau IV.1. *Résistances hydrauliques pour les différents compartiments, pour l'arbre 14, en MPa.h.m^{-3}, ou relative en %. SD : écart-type ; CV : coefficient de variation (%).*
R_{tronc}, R_{racine} et R_c sont les résistances du tronc, des racines et de la couronne, respectivement.
$R_{sol-tronc}$ est la résistance combinant les racines plus le tronc.
R_{tot} et R_{tot2} sont les résistances totales, calculées comme décrit dans le paragraphe V.1 du Chapitre II.
R_{brL_tot} et R_{brO_tot} sont les résistances totales respectivement des couches supérieure et inférieure de la couronne. R_{brL_m} et R_{brO_m} sont les résistances moyennes pour une branche respectivement dans les couches supérieure et inférieure de la couronne.

MPa.h.m^{-3}	R_{tot}	R_{tot2}	$R_{sol-tronc}$	R_c
Moyenne	441.6	558.7	228.8	329.8
SD	140.5	176.5	107.0	127.3
CV	31.8	31.6	46.8	38.6
n	7	7	7	7

% de R_{tot2}	$R_{sol-tronc}$	R_c
Moyenne	41.8	58.2
SD	16.1	16.1
CV	38.5	27.6
n	7	7

MPa.h.m^{-3}	R_{brL_tot}	R_{brO_tot}	R_{brL_m}	R_{brO_m}
Moyenne	520.4	374.6	1565.9	1271.3
SD	118.3	103.4	409.1	331.0
CV	22.7	27.6	26.1	26.04
n	5	6	6	6

	R_{tronc} MPa.h.m^{-3}	R_{racine} MPa.h.m^{-3}	R_{tronc}% R_{tot2}	R_{racine}% R_{tot2}	R_{tronc} % $R_{sol-tronc}$	R_{racine} % $R_{sol-tronc}$
Moyenne	244.9	75.8	41.2	12.8	75.9	24.1
Ec	84.6	17.7	12.1	3.2	3.3	3.3
Cv	34.5	23.3	29.2	25.0	4.3	13.7
n	3	3	3	3	3	3

Tableau IV.2. *Résistances hydrauliques pour les différents compartiments, pour l'arbre 202, en MPa.h.m-3, ou relative en %. SD : écart-type ; CV : coefficient de variation (%).*
R_{tronc}, R_{racine} et R_c sont les résistances du tronc, des racines et de la couronne, respectivement. $R_{sol-tronc}$ est la résistance combinant les racines plus le tronc.
R_{tot} et R_{tot2} sont les résistances totales, calculées comme décrit dans le paragraphe V.1 du Chapitre II.
R_{brL_tot} et R_{brO_tot} sont les résistances totales respectivement des couches supérieure et inférieure de la couronne. R_{brL_m} et R_{brO_m} sont les résistances moyennes pour une branche respectivement dans les couches supérieure et inférieure de la couronne.

$MPa.h.m^{-3}$	R_{tot}	R_{tot2}	$R_{sol-tronc}$	R_c
Moyenne	234.4	255.7	152.7	103.0
SD	43.9	43.1	60.1	49.8
CV	18.7	16.8	39.3	48.4
n	7	7	7	7

% de R_{tot2}	$R_{sol-tronc}$	R_c
Moyenne	59.2	40.8
SD	21.2	21.2
CV	35.8	51.8
n	7	7

$MPa.h.m^{-3}$	R_{brL_tot}	R_{brO_tot}	R_{brL_m}	R_{brO_m}
Moyenne	166.04	130.6	1755.1	582.1
SD	54.4	40	532.7	122.8
CV	32.8	30.6	30.3	21.1
n	5	5	5	4

	R_{tronc} $MPa.h.m^{-3}$	R_{racine} $MPa.h.m^{-3}$	R_{tronc} % R_{tot2}	R_{racine} % R_{tot2}	R_{tronc} % $R_{sol-tronc}$	R_{racine} % $R_{sol-tronc}$
Moyenne	173.7	25.6	65.7	10.9	86.7	13.3
SD	33.5	22.5	8.6	5.5	12.4	12.4
CV	19.3	88.0	13.2	50	14.3	93.3
n	3	3	3	3	3	3

III.1 Variations de la résistance hydraulique totale

Comme nous l'avons vu précédemment dans le chapitre I de synthèse, les résistances hydrauliques sont variables entre et au sein des espèces (Tableaux I.1, I.2 et I.3, Figure I.6) principalement selon l'anatomie du bois, les dimensions de l'arbre, le degré d'embolie.

Les résistances hydrauliques totales des arbres R_{tot2} sont en moyenne de 255.7 et 558.7 MPa.h.m^{-3} pour les arbres 202 et 14 respectivement (tableaux IV.1 et IV.2). Ces valeurs sont de l'ordre de grandeur des valeurs trouvées sur le hêtre précédemment : 555.55 MPa.h.m^{-3} pour des arbres de 35 ans par Magnani et Borghetti (1995). Steppe et al. (2004) avaient trouvé une résistance hydraulique bien plus forte (51361 MPa.h.m^{-3}) du fait de la petite dimension des hêtres étudiés (2 ans).

Nous avions obtenu des valeurs légèrement différentes de la résistance hydraulique totale entre les deux méthodes de calcul (R_{tot} et R_{tot2}) (cf. paragraphe V.1, Chapitre II). R_{tot} est en moyenne égal à 79 et 92 % de R_{tot2} pour les arbres 14 et 202. Même afin d'obtenir une résistance totale, nous pensons qu'il est important de distinguer les deux résistances R_{tronc} et R_C, donc que R_{tot2} est plus réaliste que R_{tot}.

III.2 Répartition des résistances hydrauliques entre les différents organes

III.2.a Les compartiments couronne et tronc+sol

$R_{sol\text{-}tronc}$, qui représente la résistance hydraulique entre les racines et la base des branches est sensiblement plus élevée que R_c (couronne) pour l'arbre 202, mais plus faible pour l'arbre 14. En moyenne $R_{sol\text{-}tronc}$ représente une proportion plus élevée que R_c à la résistance hydraulique totale pour l'arbre 202 (59.2 et 40.8 %), mais plus faible pour l'arbre 14 (41.8 et 58.2 %) (Tableaux IV.1 et IV.2). Ainsi, nous obtenons, pour les deux arbres, des valeurs proches de 50 % pour la résistance hydraulique de la couronne et 50 % pour la partie tronc + racines. Magnani et Borghetti (1995) ont obtenu des estimations identiques chez le hêtre, tout comme Granier et Claustres (1989) chez *Picea abies*, ou Yang et Tyree (1994) chez *Acer saccharum.*

Les résistances hydrauliques varient aussi au cours du temps : de façon générale, elles augmentent lorsque le sol se dessèche (Aranda et al. 2005, Magnani et Borghetti, 1995).

III.2.b Résistances hydrauliques dans les branches

Pour les deux arbres, les résistances hydrauliques moyennes ou totales des branches supérieures ($R_{brL-tot}$ et R_{brL-m}) sont plus élevées que celles des branches de la couche inférieure ($R_{brO-tot}$ et R_{brO-m}). Les résistances hydrauliques au sein de la couronne sont assez variables, ainsi qu'entre les couronnes des deux arbres. Cette variabilité explique l'hétérogénéité des potentiels foliaires et de xylème. Les résistances moyennes pour les branches sont bien plus élevées (d'environ 5 à 10 fois plus grandes) que celles du tronc.

III.2.c Résistance hydraulique des racines

L'incapacité à mesurer le potentiel dans le tronc autrement qu'en mesurant le potentiel de xylème des branches est un verrou de nombreuses études (Magnani et Borghetti 1995 ; Aranda et al. 2005), ne permettant pas de distinguer les rôles respectifs des racines et du tronc. L'interface sol-racines a été rapportée comme étant la résistance principale du continuum sol-plante-atmosphère (Running 1980 ; Barataud et al. 1995 ; Bréda et al. 1995 ; Kolb et Sperry 1999).

Notre étude montre que les résistances hydrauliques des racines (dont celle de l'interface sol-racine) sont plus faibles que celles du tronc et de la couronne (Tableaux IV.1 et IV.2), comme observé précédemment par Helkvist et al. (1974).

Toutefois, notre estimation de potentiel hydrique à la base du tronc est pourrait être entachée d'erreurs dues à la relation entre la tension mesurée par la sonde Thetaprobe et le potentiel hydrique (voir Chapitre II paragraphe IV.3, et Annexe 3), la valeur de R_{racine} est donc sujet à des incertitudes.

III.2.d Les résistances hydrauliques relatives

Les résistances hydrauliques rapportées à la surface foliaire (R_{tot-sf}, R_{c-sf}, $R_{tronc-sf}$) des deux arbres (Tableau IV.3) sont de l'ordre de grandeur de celles rapportées dans d'autres études (voir Tableau I.2). Elles sont cependant plus élevées (environ deux fois) que celles obtenues sur *Fagus sylvatica* par Aranda et al. (2005). Ceci peut être expliqué par les techniques de mesure utilisées qui étaient très différentes (particulièrement pour l'estimation de la transpiration de la couronne, dans leur étude mesurée à l'échelle foliaire, avec le problème du changement d'échelle).

De même, les résistances hydrauliques totales rapportées à la surface d'aubier (R_{tot-sa}), sont de l'ordre de grandeur de celles rassemblées dans le Tableau I.3 (11.6 et 17.4 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ respectivement pour les arbres 202 et 14). R_{tot-sf} et R_{tot-sa} sont un peu plus faibles pour l'arbre le plus grand (arbre 202), bien que nous avions pu voir que les résistances relatives ne devraient pas dépendre de la dimension de l'arbre.

Tableau IV.3. *Résistances hydrauliques rapportées aux surfaces foliaires et de bois d'aubier, pour les deux arbres 14 et 202.*

$MPa.h.m^3.m^{-2}$	R_{tot-sf}	R_{tot-sa}	R_{c-sf}	$R_{tronc-sf}$
A14	$36.5*10^3$	17.4	$21.5*10^3$	$16.6*10^3$
A202	$27.9*10^3$	11.6	$11.2*10^3$	$14.9*10^3$

Pour conclure, nous dirons que nous avons rencontré plusieurs problèmes lors de l'estimation des résistances hydrauliques. Ils sont directement liés à la forte variabilité des potentiels foliaires et de xylème. Cependant, la répartition et les valeurs des différentes résistances que nous avons obtenues sont tout à fait cohérentes avec ce qui a été observé lors d'études précédentes.

➔ **La couronne de l'arbre a une résistance hydraulique du même ordre de grandeur que celle du tronc tandis que les racines n'ont qu'une participation faible à la résistance totale en condition de bonne alimentation en eau.**

IV Estimation de la participation des réservoirs hydriques et contribution à la transpiration.

IV.1 Variations de volume des organes et échanges d'eau avec les tissus élastiques des organes ligneux.

IV.1.a Variation de la circonférence

Chaque organe étudié ici (tronc, racines et branches) montre des variations journalières de dimension marquées. Au début de la journée, une première phase de contraction commence tandis que la transpiration augmente, ce qui correspond aux mouvements d'eau des tissus élastiques vers le xylème. Leurs circonférences ont diminué continuellement pendant la matinée, avec un minimum atteint en début d'après midi. Puis, la circonférence a augmenté alors que la transpiration diminuait (remplissage des tissus), jusqu'à atteindre un maximum à la fin de la nuit (figure IV.10). La diminution de circonférence matinale est plus ou moins simultanée entre les organes, débutant entre 6h00 et 7h00.

Nous n'avons trouvé aucun déphasage significatif entre la contraction du tronc, des branches et des racines. Cependant, certaines études ont rapporté que les tissus seraient déshydratés dans le même ordre que leur distance aux feuilles (Herzog et al. 1995 ; Zweifel et al. 2000 ; Zweifel et al. 2001 ; Zweifel et Hasler 2001) : la transpiration au niveau des feuilles créerait une vague péristaltique de contraction le long du tronc, des feuilles aux racines (Wronski et al. 1985 ; Wullschleger et al. 1998 ; Perämäki et al. 2001).

En ce qui concerne la phase de récupération hydrique, nous observons bien un déphasage plus marqué entre les variations de diamètre du tronc, des branches et des racines : le gonflement des tissus commençait en premier dans les branches (vers 15h environ), suivi de celui des racines (environ 16h) et enfin celui du tronc (entre 17h et 20h). Cermak et al. (2007) ont aussi reporté d'importants décalages temporels pour le remplissage des tissus élastiques des différents organes. Les compartiments les plus proches des sites où l'eau est transpirée dans la couronne sont remplis en premier, excepté pour les racines.

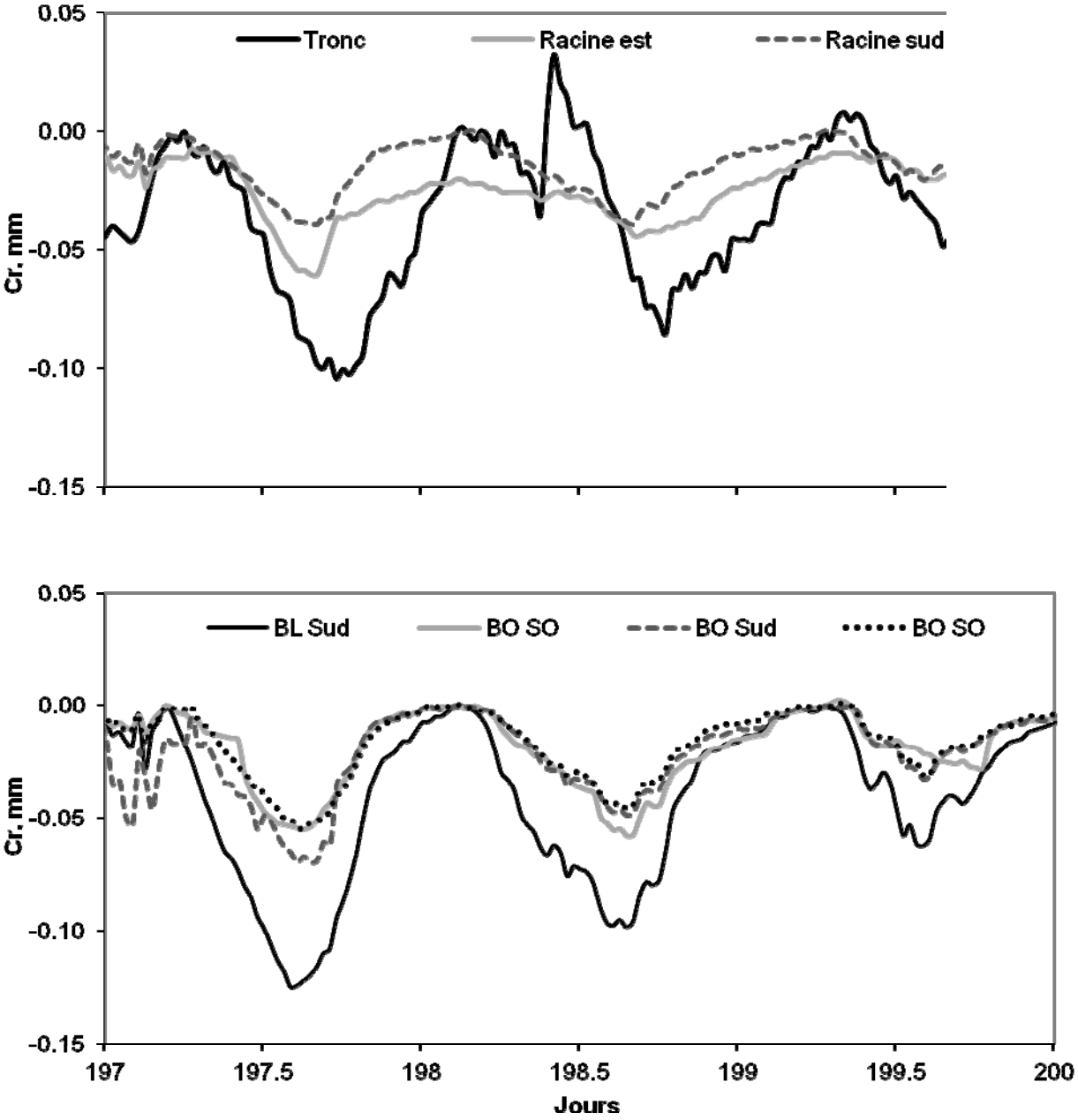


Figure IV.10. *Variations corrigées de la circonférence (Cr, voir Chapitre II), pour les différents organes (quatre branches, deux racines et le tronc) de l'arbre 14.*

IV.1.b Volume d'eau échangé avec les tissus élastiques

La contraction maximale a atteint 0.16 mm pour la branche nord de la partie supérieure de la couronne, 0.08 mm pour les trois autres branches et les racines. La contraction maximale du tronc était de 0.30 mm.

Le volume d'eau libéré par jour par les tissus élastiques était en moyenne de 2. 10^{-4} m^3 pour le tronc, et 4. 10^{-6} m^3 pour une branche. Rapporté à la totalité des branches du houppier, la quantité d'eau libérée était de 8. 10^{-5} m^3. Comme nous l'avions expliqué dans le Chapitre II (paragraphe III.4.b), nous avons estimé que la quantité d'eau totale prélevée dans les tissus élastiques des racines était similaire à celle prélevée dans les tissus élastiques des branches (sommée sur la totalité de la couronne), sachant que les variations de circonférence journalière sont similaires entre les branches et les racines, et que la biomasse racinaire est équivalente à celle des branches (A.Granier, comm.pers.). Le volume d'eau total extrait des tissus élastiques de l'arbre est d'environ 3.5 10^{-4} m^3 et n'excédait jamais 2 % de la transpiration de l'arbre. La contribution de ces tissus varie beaucoup selon les espèces et la dimension de l'arbre (Tableaux I.1, I.2 et I.3). Les observations de Sevanto et al. (2002) montrent le faible rôle que jouent les tissus élastiques comme compartiment de stockage d'eau dans le tronc pour *Pinus sylvestris*. Cependant, ces tissus peuvent contribuer dans des proportions plus significatives à la transpiration : de 5% pour de jeunes plants de hêtre (Steppe et al. 2004) à 19% pour *Picea abies* (Zweifel et al. 2001).

IV.2 Réserves d'eau échangeables dans le tronc : prise en compte de tous les réservoirs

IV.2.a Décalage temporel entre les flux à la base du tronc et dans la couronne

Nous revenons sur les figures IV.7 et 8 pour une étude des flux F_{BT} et F_C sous l'angle de l'utilisation des réserves hydriques.

Le décalage entre le début de la transpiration et celui du flux de sève à la base du tronc a été attribué à l'utilisation de l'eau stockée dans les différents compartiments stockant de l'eau (Schulze et al. 1985 ; Steinberg et al. 1990 ; Goldstein et al. 1998 ; Perämäki et al. 2001 ; Zweifel et Häsler 2001 ; Steppe et Lemeur 2004).Comme nous avons pu le mettre en évidence sur nos données, lors de certains jours, l'eau transpirée au début de la matinée est initialement prélevée dans les réservoirs du tronc : le flux F_C augmente sensiblement plus tôt le matin que F_{BT}. Lors des baisses brutales de la transpiration (par exemple lors des importants passages nuageux au jour 199), la diminution de F_{BT} était plus tardive que celle de F_C. Le phénomène inverse se produit vers 11h, lorsque la transpiration augmente à nouveau, suivie par l'augmentation du flux F_{BT}. On peut ainsi observer une participation des réservoirs même lors des fluctuations des flux au cours de la journée.

Cependant, nous n'avons trouvé aucun décalage temporel constant statistiquement significatif sur la saison entre F_{BT} et F_C. La détermination du déphasage en matinée entre les deux flux n'a pas été possible, probablement du fait du pas de temps des mesures (30 min). Cependant, une analyse jour par jour révèle que le décalage variait entre les jours de 0 à 2 heures. Loustau et al. (1996) avait également trouvé un déphasage variable, sur *Pinus pinaster*.

De nombreux auteurs ont observé des décalages de l'ordre de plusieurs minutes à plusieurs heures, pour une large diversité d'espèces (Hinckley et Bruckerhoff 1975 ; Cermák et al. 1982, 1984 ; Schulze et al. 1985 ; Berbigier 1996 ; Loustau et al. 1996 ; Phillips et al. 1996 ; Goldstein et al. 1998 ; Zweifel et Häsler 2001).

IV.2.b Evolution journalière de l'utilisation des réserves d'eau du tronc

Nous avons estimé la quantité totale d'eau échangée dans le tronc des arbres (tissus élastiques plus réserves d'eau du xylème) à partir de la différence entre les flux à la base du tronc F_{BT} et le flux traversant la couronne F_C ($W = F_{BT}-F_C$).

Les valeurs négatives représentent un prélèvement d'eau, les valeurs positives un remplissage des réservoirs (figure IV.11). Malgré des variations à court terme qui peuvent être assez importantes, deux périodes contrastées de vidage et remplissage des réserves d'eau sont observables pour les cinq jours présentés. W a atteint son minimum entre 7 et 10 h en moyenne, puis augmentait alors que le prélèvement d'eau diminuait. Puis le remplissage des tissus commençait, jusqu'à atteindre un maximum vers 13h. Cette phase qui se prolonge le reste de la journée et de la nuit est plus lente que la phase de prélèvement et dure plus longtemps. Plusieurs études ont observé des évolutions similaires concernant l'utilisation de l'eau du tronc (Goldstein et al. 1998 ; Zweifel et al. 2001 a et b ; Meinzer et al. 2004 ; Cermak et al. 2007). Lors de conditions fluctuantes (comme des variations de rayonnement), l'eau peut être alternativement prélevée ou utilisée pour remplir les réserves à l'échelle horaire pendant la journée. Pendant les jours 196 et 199, les variations de W étaient marquées, dues aux conditions nuageuses, dont l'influence était déjà visible sur les flux (figure IV.7 et IV.8).

Sur toute la saison, la relation entre F_{BT} et F_C (à l'échelle semi-horaire) met d'ailleurs en évidence deux phases différentes selon la période dans la journée : 1) durant la matinée avant 10 h, F_C est plus élevé que F_{BT} ($F_C = 1.17*F_{BT}$, $r^2= 0.72$ et $F_C = 1.078*F_{BT}$, $r^2= 0.92$, pour les arbres 14 et 202 respectivement), 2) durant le reste de la journée, F_{BT} est plus élevé que F_C ($F_C = 0.78*F_{BT}$, $r^2= 0.92$ et $F_C = 0.94*F_{BT}$, $r^2= 0.95$, pour les arbres 14 et 202 respectivement).

Le maximum de prélèvement était atteint dans la matinée avant 10 h, et pouvant représenter 100 % de la transpiration à ce moment. Le tronc a libéré jusqu'à 0.0017 m^3 en une heure, pour un flux de sève à la base du tronc de 0.0013 $m^3\ h^{-1}$ (pour $F_C = 0.0030\ m^3\ h^{-1}$), soit 130 % de F_{BT} et 57% de F_C. Zweifel et al. (2001) ont observé sur *Picea abies* une contribution instantanée du réservoir tronc à la transpiration atteignant 75 % lors de matinées de journées ensoleillées.

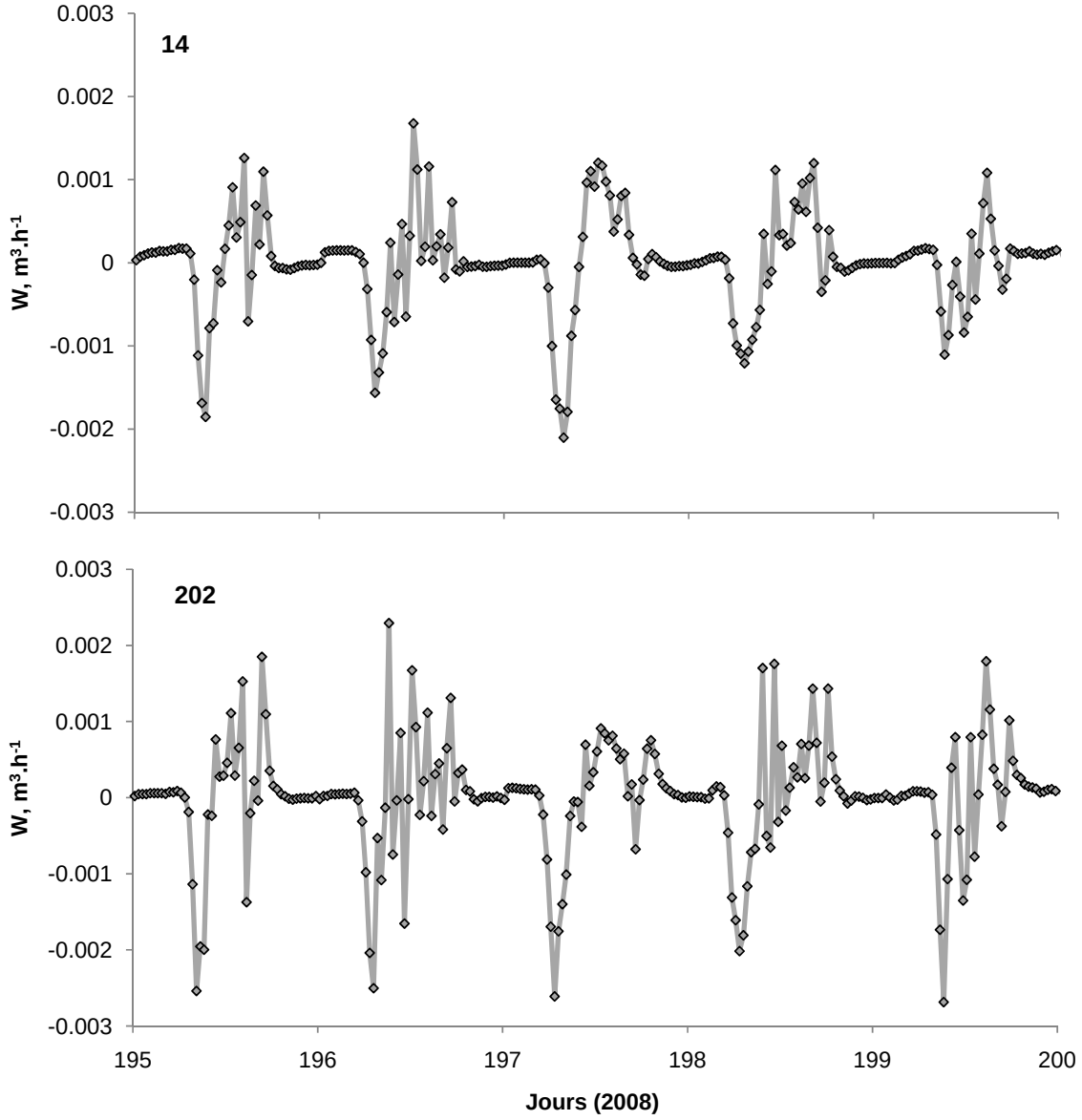


Figure IV.11. *Variations de W = (F_{BT}-F_C), pour les deux arbres 14 et 202, pour cinq jours consécutifs (195 à 199).*

IV.2.c Evolution saisonnière et contribution des réserves hydriques à la transpiration, calculée à partir de la différence des flux de sève

L'évolution de la quantité d'eau prélevée ΣWp (figure IV.12) montre une augmentation au cours de la saison, marquée pour l'arbre 202 et un peu moins pour l'arbre 14.

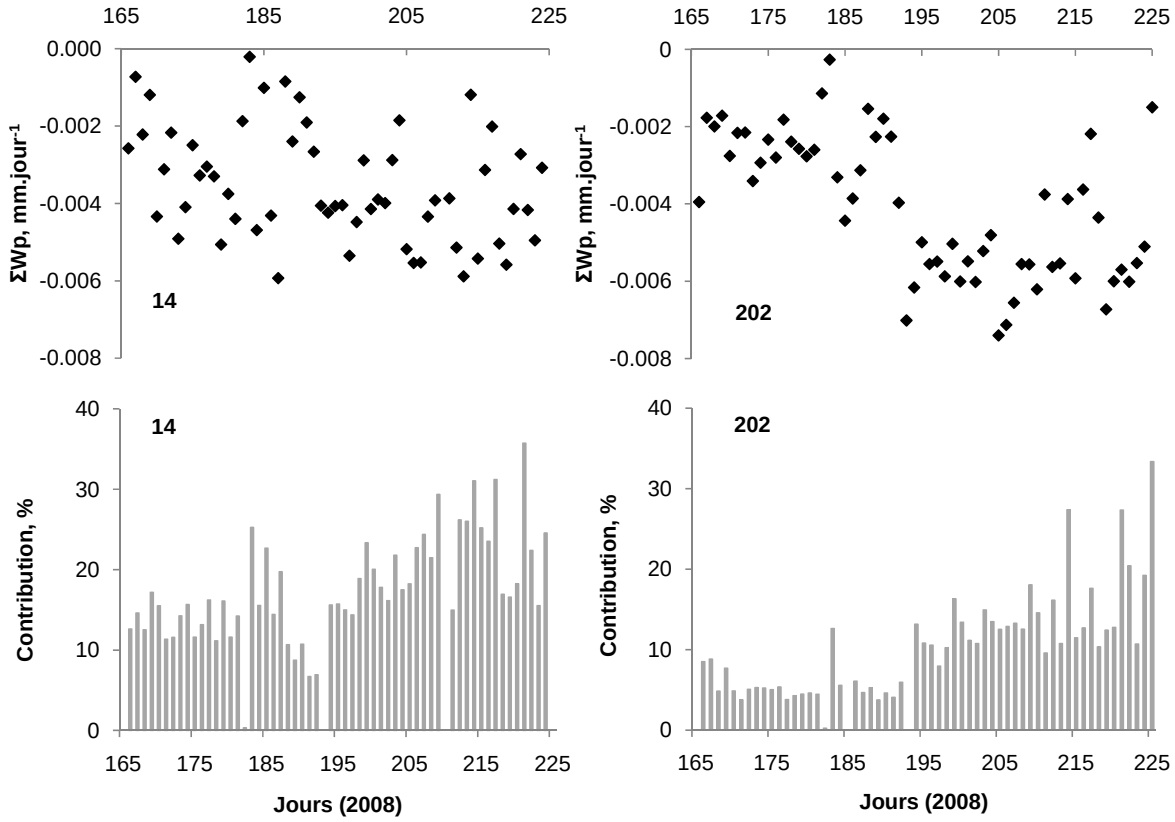


Figure IV.12. *Variations de ΣWp = Σ(F_{BT}-F_{CV}), pour les deux arbres 14 et 202, et contribution relative de ΣWp aux flux F_{BT} cumulés par jour.*

ΣWp est positivement corrélé à la quantité d'eau transpirée sur la journée (figure IV.13) ($p < 0.00001$ pour l'arbre 14, et $p=0.06$ pour l'arbre 202). La relation pour l'arbre 202 est plus dispersée. Ceci peut être expliqué par l'augmentation de ΣW observée figure IV.12 alors qu'aucune augmentation des flux n'était observée (figure IV.5).

Le maximum d'eau échangée avec les réserves du tronc pendant une journée est comparable pour les deux arbres : 0.0074 m^3 pour l'arbre 202, et 0.0078 m^3 pour l'arbre 14. La moyenne du volume d'eau prélevée par jour était de 0.0042 et 0.0036 m^3 ces arbres. Cette différence peut notamment s'expliquer par la taille des arbres, le volume du tronc de l'arbre 202 étant plus important que celui de l'arbre 14 (respectivement 0.60 m^3 et 0.37 m^3 pour les arbres 202 et 14). Ce volume d'eau échangé quotidiennement représente au maximum 33 % et 36 %, et en moyenne 9.5 et 16.6 % de la transpiration, respectivement, pour les arbres 202 et 14.

Plusieurs études ont montré que le bois d'aubier était la source majeure d'eau échangeable sur la saison (Waring et Running 1978 ; Waring, Whitehead et Jarvis 1979) ou à l'échelle de la journée (Lo Gullo et Salleo, 1992 ; Loustau et al. 1996 ; Meinzer et al. 2003 ; Cermák et al. 2007 ; Scholz et al. 2007 ; Sperry et al. 2008). Nos estimations de la quantité d'eau prélevée par jour et la contribution à la

transpiration qu'elle représente sont concordantes avec les valeurs obtenues dans les autres études, comme vu précédemment dans le chapitre I (Tableaux I.1, I.2 et I.3). Ces proportions varient très largement, de 1 % (*Pinus sylvestris*, Verbeeck et al. 2007) à 65 % (*Picea abies*, Zweifel et al. 2001).

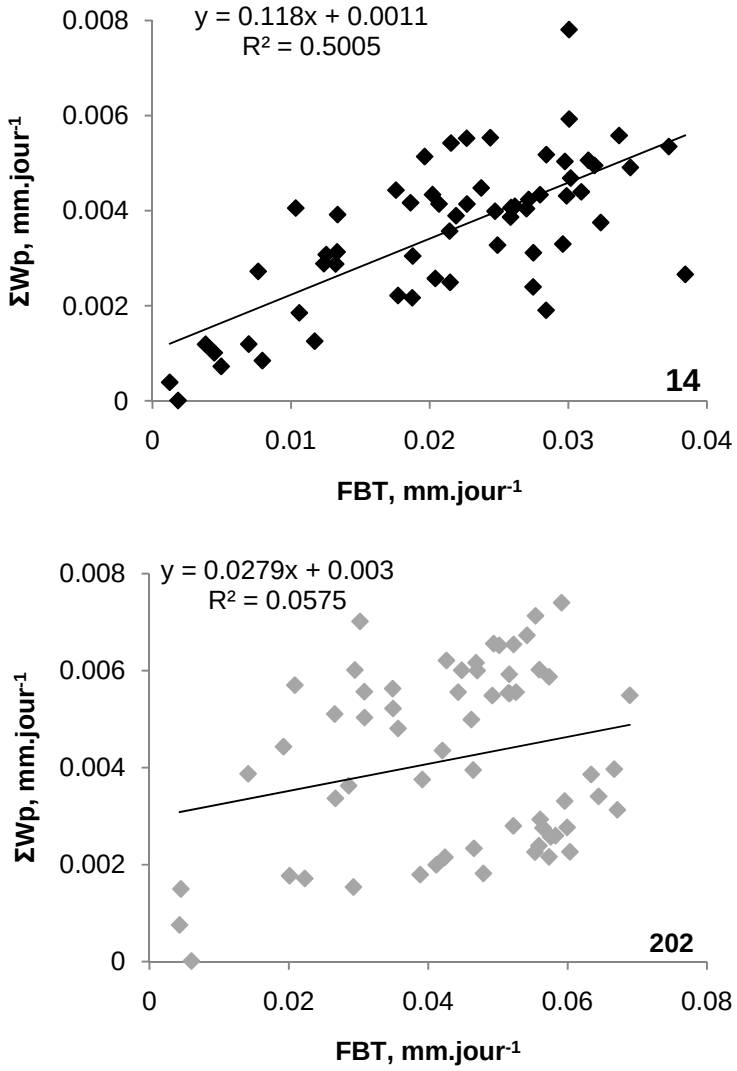


Figure IV.13. *Relation entre $\Sigma Wp = \Sigma(F_{BT}\text{-}F_C)_{FBT<FC}$ et le cumul journalier de F_{BT}, pour les arbres 14 et 202.*

IV.2.d Evaluation des réserves d'eau du tronc à partir de la mesure d'humidité par la sonde Thetaprobe

L'humidité volumique du bois a varié entre 0.38 et 0.42 (figure IV.14). Son maximum était atteint tôt le matin, et son minimum était observé entre 12h et 16 h. Pour comparer les résultats présentés ci-dessus à l'humidité volumique du bois, nous avons cumulé W ($=F_{BT}\text{-}F_C$) pour chaque journée (ΣW).

On observe que la diminution matinale de l'humidité volumique obtenue pas des deux méthodes était simultanée, tandis que son augmentation l'après-midi était plus tardive quand elle était mesurée avec la sonde Thetaprobe. Ce retard peut être expliqué par le fait que le flux F_C prend en compte une partie de la base des branches et de la partie haute du tronc, dont le remplissage des réservoirs pourrait être plus précoce que celui de la base du tronc où est faite la mesure d'humidité.

Nous avons obtenu des estimations significativement proches de la quantité d'eau prélevée sur une journée dans les réservoirs du tronc en utilisant les deux approches, malgré certaines différences journalières (figure IV.15) (p=0.003 et 0.007 pour l'arbre 14 et 202 respectivement).

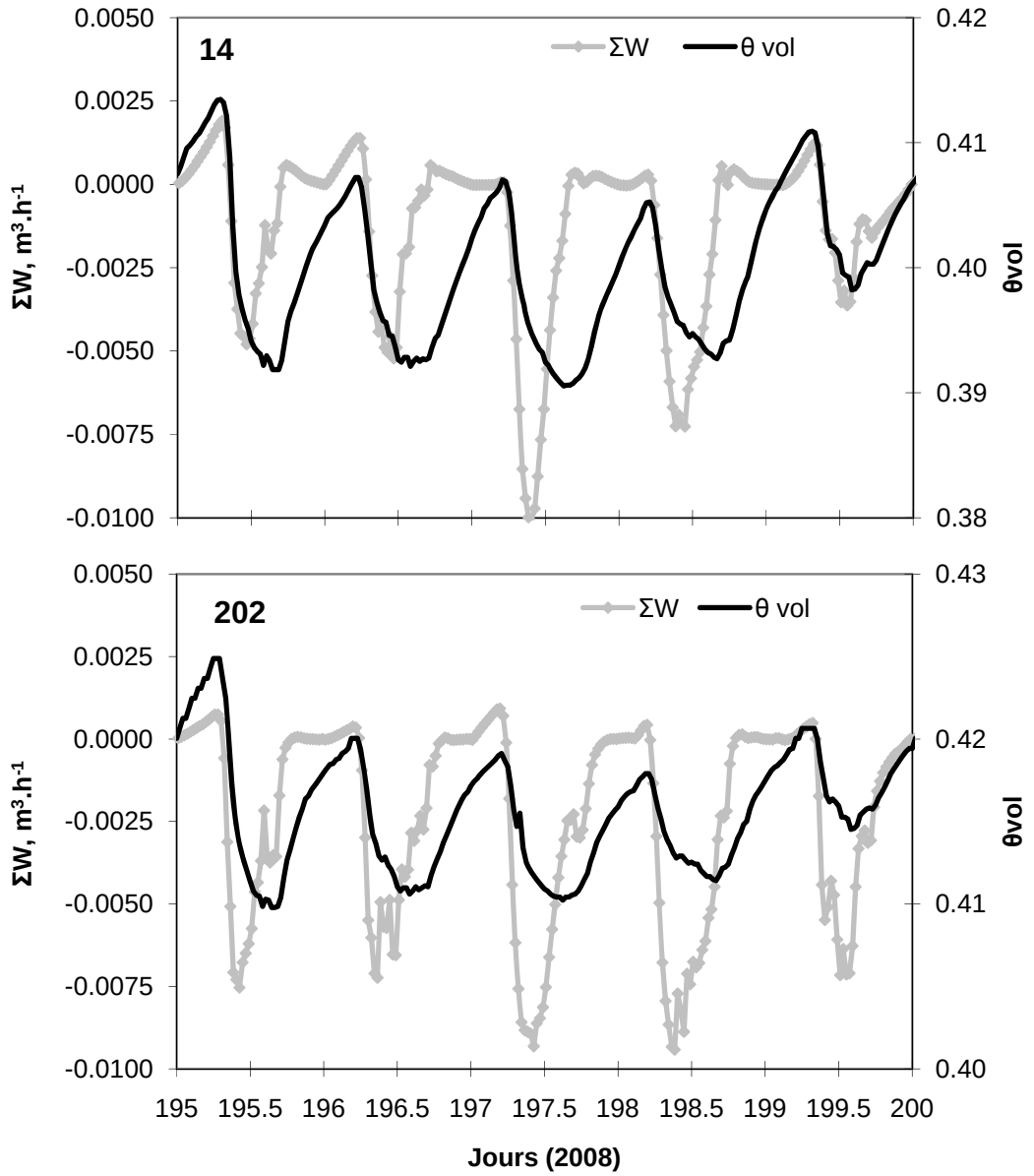


Figure IV.14. *Variations de ΣW (voir texte) et de l'humidité volumique du bois θvol (mesurée par la sonde Thetaprobe), pour les arbres 14 et 202.*

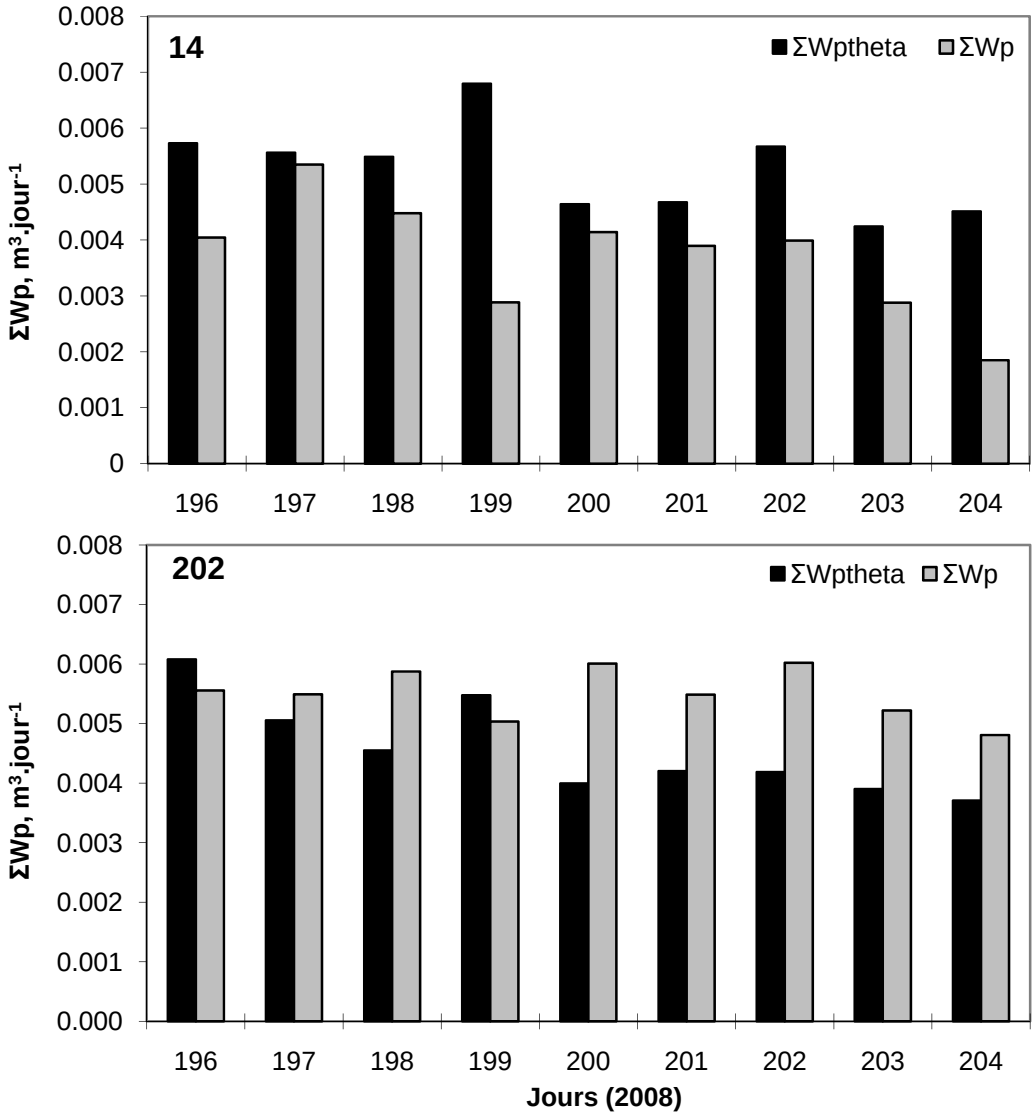


Figure IV.15. *Variations de ΣWp et ΣWptheta, pour les arbres 14 et 202, sur 9 jours.*

La sonde Thetaprobe semble ainsi une méthode très prometteuse pour la mesure de l'humidité volumique du bois et donc pour l'estimation de la capacité de stockage d'eau dans le tronc, à l'échelle horaire et journalière. Cette méthode est beaucoup moins lourde à mettre en œuvre que la comparaison des flux de sève à deux niveaux. En effet, cette dernière nécessite un dispositif de mesures plus important, notamment pour les mesures de flux dans les branches pour l'estimation de F_C et celle-ci est aussi probablement plus imprécise, du fait des multiples erreurs lors des changements d'échelle.

IV.3 Comparaison des différentes approches de détermination des réservoirs hydriques

Alors que la transpiration débutait au niveau des feuilles, les réserves d'eau étaient prélevées, d'abord dans les branches puis dans le tronc, avec aucun délai apparent entre l'eau provenant des tissus élastiques du tronc et l'eau stockée dans les autres tissus du tronc.

La contraction du tronc était synchrone à la diminution de W et à celle de l'humidité volumique du bois (figure IV.16 et IV17). Cette absence de décalage entre les changements de contenu en eau du bois et du diamètre du tronc peut être due à une faible résistance hydraulique radiale entre les compartiments de stockage (tissus élastiques et eau capillaire) et avec les vaisseaux conducteurs du xylème comme l'ont suggéré Génard et al. (2001) et Steppe et al. (2004).

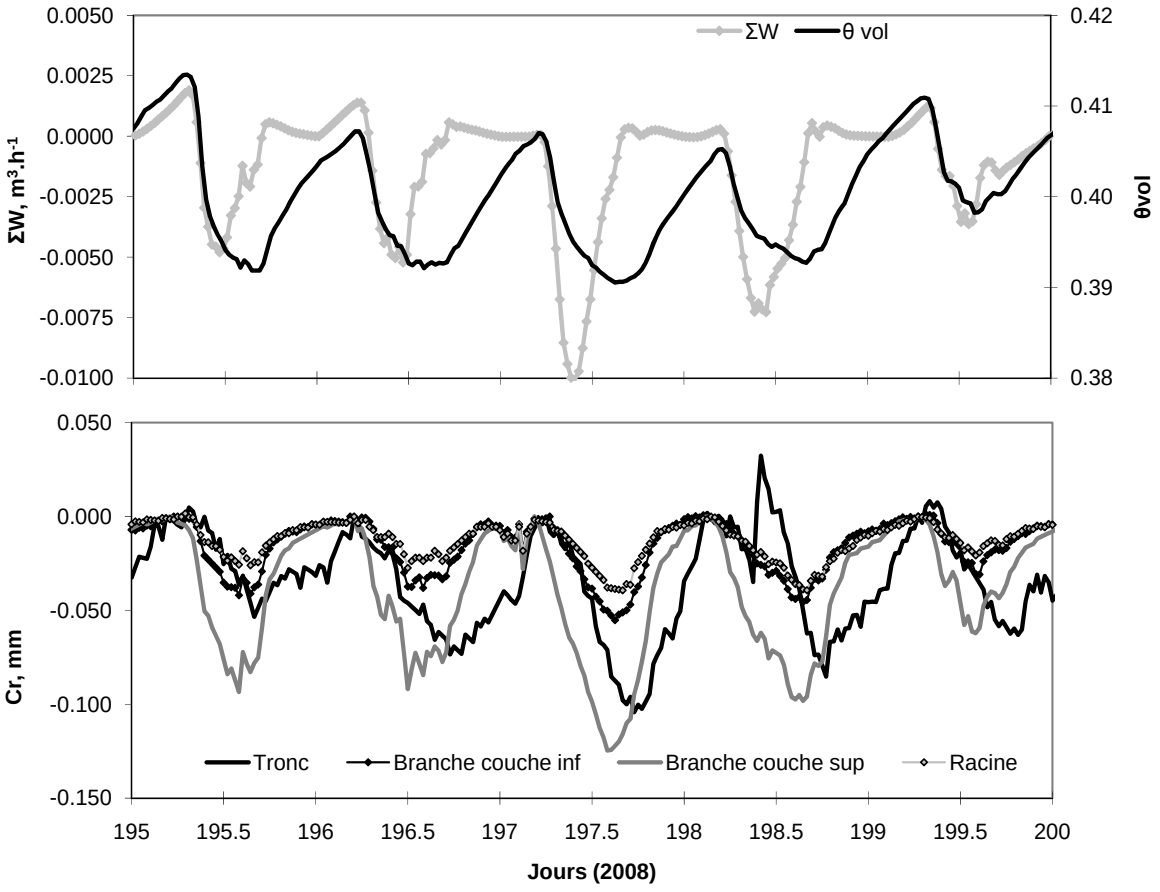


Figure IV.16. *En haut, variations de W et de l'humidité volumique du bois θvol, en bas variations de circonférences du tronc, de deux branches et d'une racine pour l'arbre 14.*

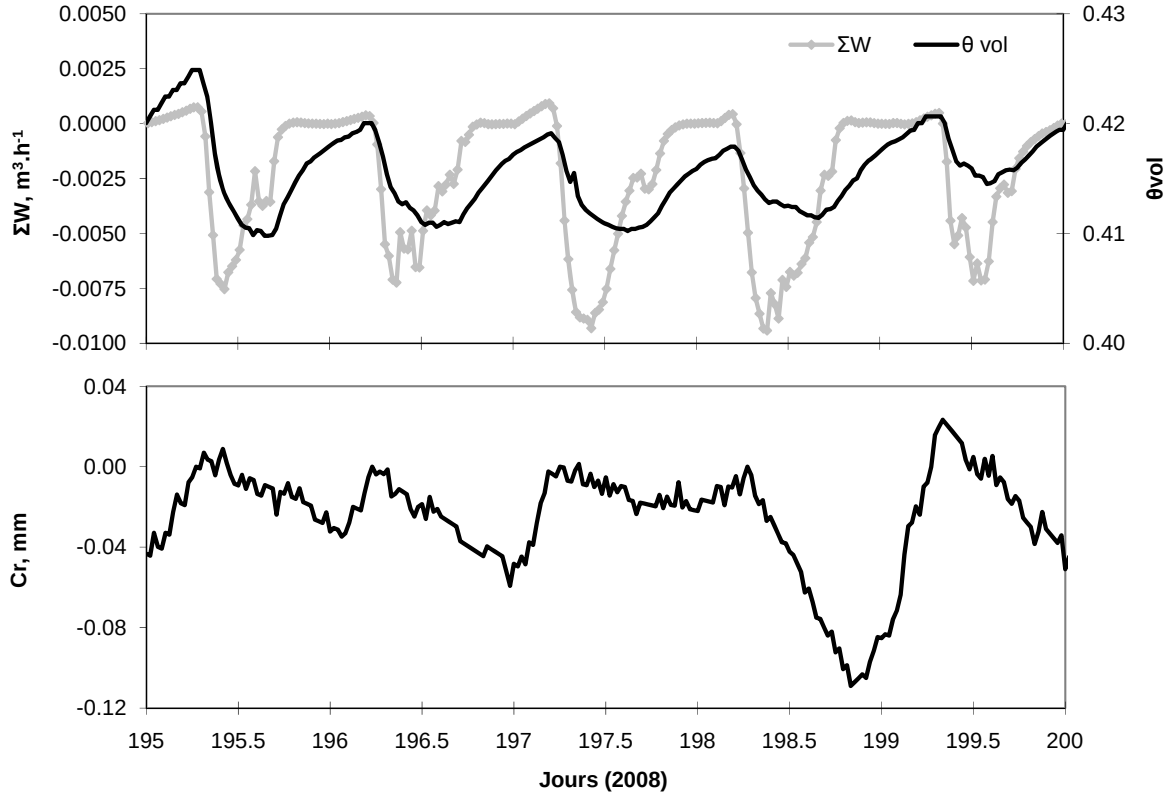


Figure IV.17. *En haut, variations de W et de l'humidité volumique du bois θvol, en bas variations de circonférences du tronc, pour l'arbre 202.*

Cependant, les tissus élastiques du tronc se sont remplis plus tard que les autres réservoirs.

Les cumuls journaliers pour les différents réservoirs et les cinq jours présentés précédemment (197 à 199) sont synthétisés dans les figures IV.18 et IV.19. Comme vu précédemment, ΣWp et ΣWptheta sont significativement égaux.

La contribution totale des réserves du tronc est au moins 20 fois plus élevée que celle des tissus élastiques. Ces derniers sont donc pour le hêtre des réservoirs à très faible capacité comparée aux autres réserves d'eau. Cette participation relative est cohérente avec celle de Cermak et al. (2007) qui l'avaient estimée de 5 à 20 %.

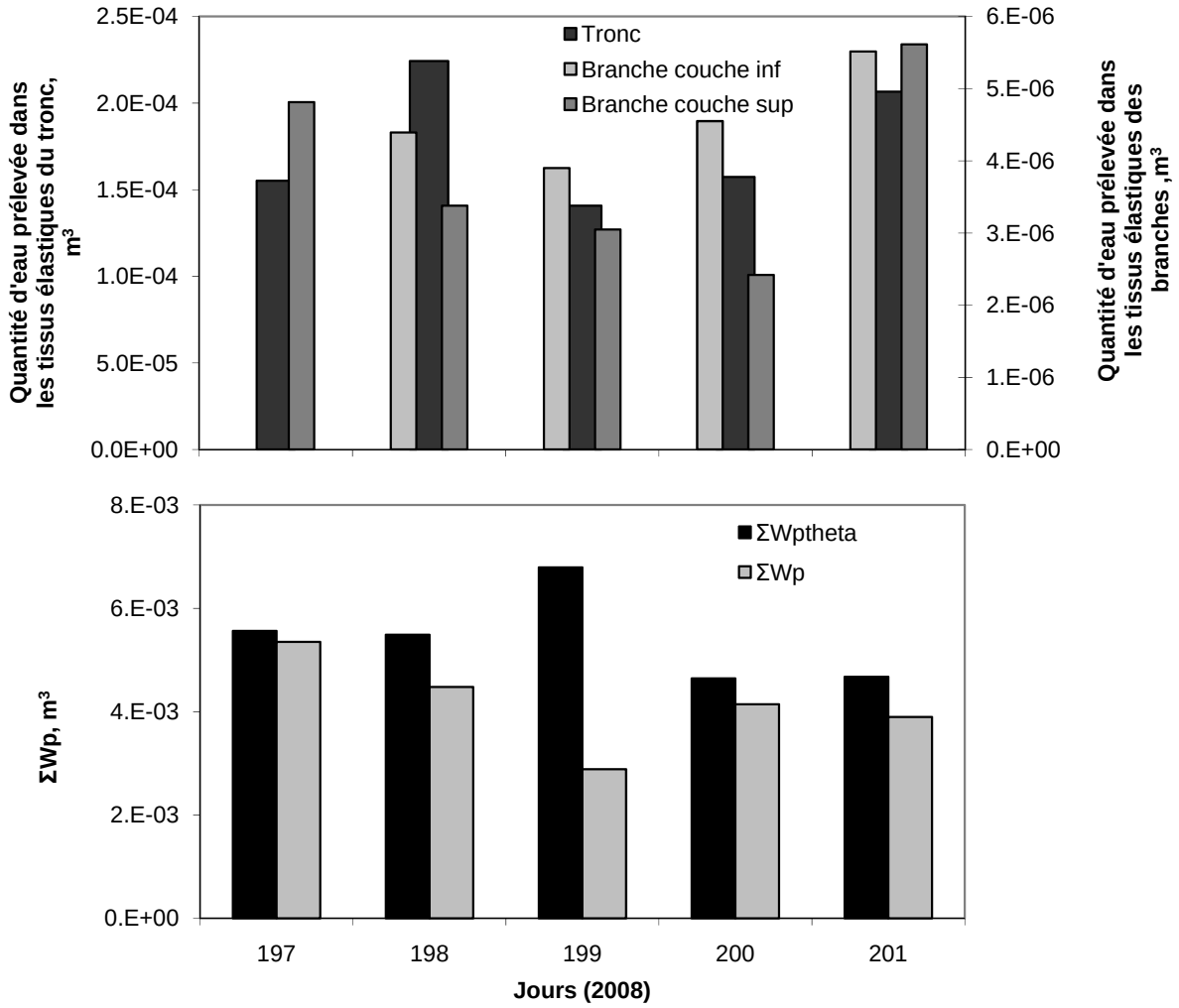


Figure IV.18. *En haut, quantité d'eau prélevée par jour dans les tissus élastiques du tronc et dans deux branches, en bas, ΣWp et ΣWptheta, pour l'arbre 14.*

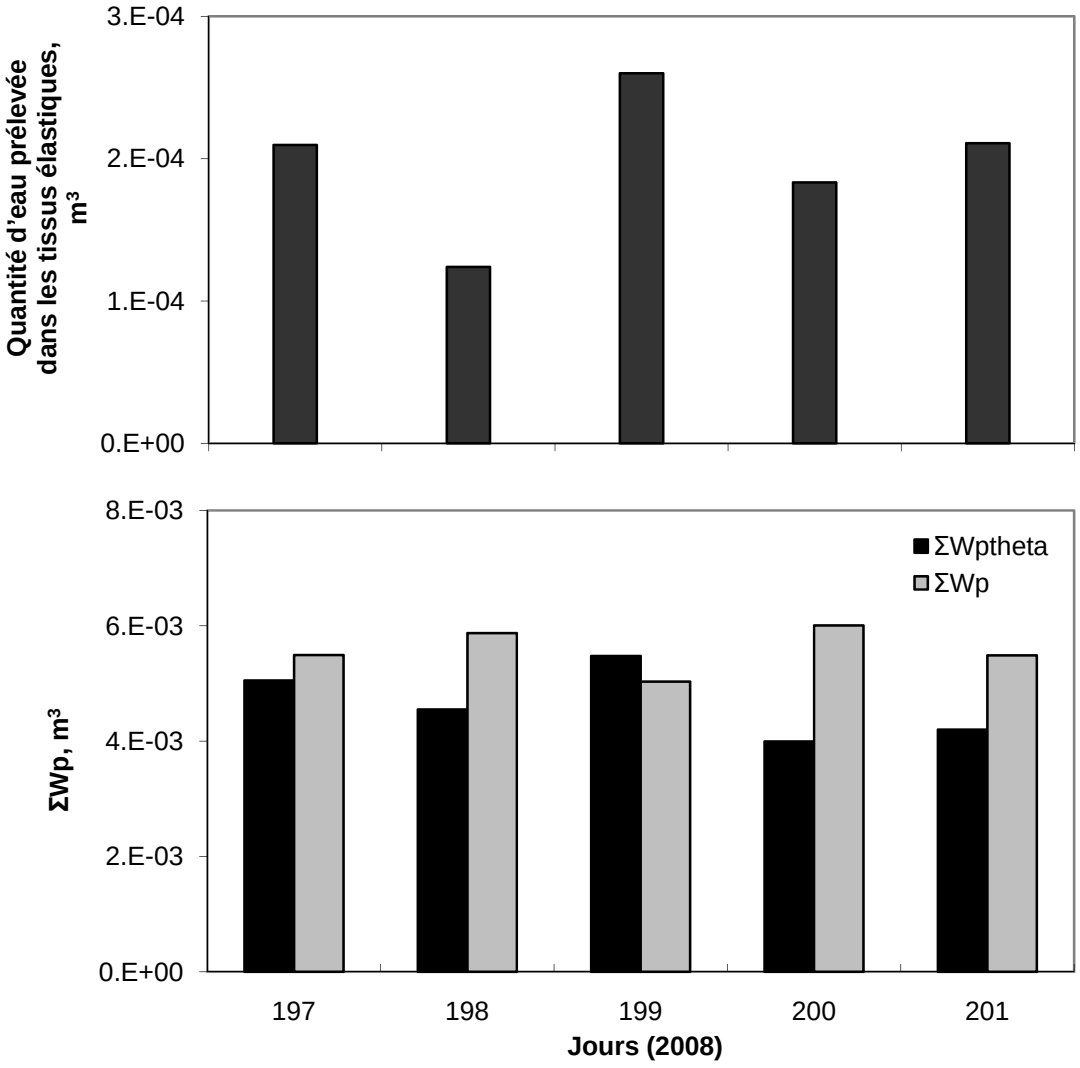


Figure IV.19. *En haut, quantité d'eau prélevée par jour dans les tissus élastiques du tronc, en bas, ΣWp et ΣWptheta, pour l'arbre 202.*

Sur la figure IV.20 sont présentés les quelques jours où nous avons pu estimer la quantité d'eau prélevée dans les feuilles (à partir des courbes pression-volume de Taylor et Dobson, 1989). Le prélèvement d'eau dans le tronc pour ces mêmes jours est aussi représenté. La quantité d'eau prélevée dans les feuilles représentait entre 10 et 30 % de ΣWp, mais seulement de 1 à 4 % de la transpiration journalière. Bien que l'eau échangée par les feuilles ne représente qu'une faible fraction de l'eau transpirée par jour, elle peut jouer un rôle important de tampon des variations de potentiel foliaire face aux fluctuations de la transpiration ou du prélèvement d'eau par les racines (Sack et al. 2005).

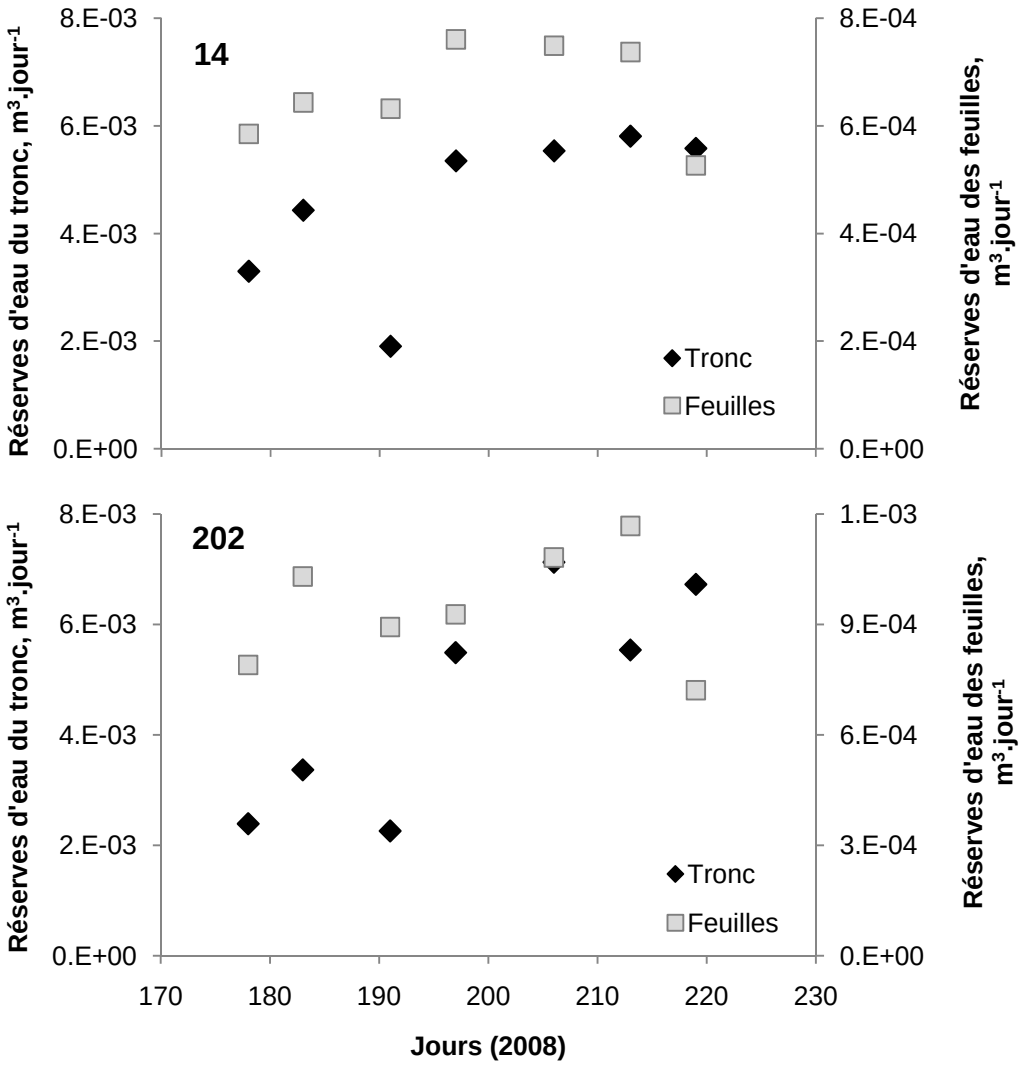


Figure IV.20. *ΣWp (prélèvement d'eau journalier dans les réserves du tronc) et quantité d'eau prélevée dans les feuilles (calculé à partir des courbes pression-volume, voir paragraphe V.2, Chapitre II), pour les deux arbres 14 et 202.*

➔ La mesure des variations radiales intra-journalières montre que tous les organes (branches, tronc et racines) contribuent aux échanges hydriques.

L'estimation de la quantité d'eau totale prélevée dans le tronc (et la base des branches) révèle qu'en moyenne les tissus élastiques ne représentent que 5 % des réserves du tronc. Les feuilles ont quant à elles une contribution non négligeable mais plus faible que le tronc (entre 10 et 30%).

V Caractérisation des capacitances des troncs et des feuilles

La capacitance d'un arbre est très variable entre espèces (Tableaux I.1, I.2 et I.3). Elle dépend, notamment, de la densité du bois (Meinzer et al. 2003, 2008 ; Scholz et al. 2007) et de la dimension de l'arbre (Nobel et Jordan 1983 ; Goldstein et al. 1998).

Nous avons pu calculer la capacitance moyenne du tronc C_t : elle est égale à $6.98*10^{-3}$ et $8.74*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ pour les arbres 14 et 202 (Tableau IV.4.). L'arbre 202 est de plus grande dimension que l'arbre 14, ce qui expliquerait une plus forte capacitance (circonférence de 75.7 cm contre 62.5 cm, pour les arbres 202 et 14 respectivement).

Dans notre expérimentation, la capacitance totale des feuilles C_f est très différente entre les deux arbres. Elle est presque deux fois plus élevée pour l'arbre 202 : $0.83*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ que pour l'arbre 14 : $0.51*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ (Tableau IV.4). Cette différence importante est due aux estimations de masse foliaire, plus élevée pour l'arbre 202 que l'arbre 14 (voir Chapitre II, paragraphe V.2).

La capacitance du tronc est environ 10 fois plus élevée que celle des feuilles pour les deux arbres, ce qui concorde avec d'autres études réalisées sur d'autres espèces (Landsberg et al. 1976 ; Running, 1980 ; Zweifel et al. 2007).

Enfin, les valeurs absolues elles-mêmes de C_f et de C_t sont de l'ordre de grandeur des capacitances obtenues pour les autres espèces (Tableaux I.1, I.2 et I.3).

Les capacitances rapportées au volume de tissus sont présentées dans le Tableau IV.5 : elles sont très proches entre les deux arbres et de l'ordre de grandeur aussi de celles présentées dans le Tableau I.3.

Tableau IV.4. *Capacitances du tronc Ct et des feuilles Cf pour les arbres 14 et 202.*

	Arbre 14		Arbre 202	
$m^3.MPa^{-1}$	C_t	C_f	C_t	C_f
Moyenne	$6.98* 10^{-3}$	$0.51 * 10^{-3}$	$8.74* 10^{-3}$	$0.83* 10^{-3}$
Ec	$7.0 * 10^{-4}$	$0.02 * 10^{-3}$	$2.2* 10^{-3}$	$0.05 * 10^{-3}$
Cv	10.0	3.9	24.8	6.6
n	4	7	4	7

Tableau IV.5. *Capacitances du tronc Ct et des feuilles Cf, rapportées aux volumes de tissus (bois ou feuilles) pour les arbres 14 et 202.*

	Arbre 14		Arbre 202	
$m^3.m^{-3}.MPa^{-1}$	C_{tv}	C_{fv}	C_{tv}	C_{fv}
Moyenne	0.019	0.044	0.015	0.049
Ec	0.0019	0.0017	0.0036	0.0032
Cv	10.0	3.9	24.8	6.6
n	4	7	4	7

VI Conclusion

Les volumes d'eau échangés par les tissus élastiques des organes ligneux, estimés à partir des mesures de circonférence ou de rayon, restent faibles. Cependant, leur réponse est très rapide et leur fonctionnement est fortement lié aux variations environnementales, probablement grâce à une résistance hydraulique radiale faible.

En comparaison, le réservoir total d'eau contenu dans le tronc est beaucoup plus important. En conditions hydriques non limitantes, comme en 2008, il peut assurer jusqu'à 35 % de la transpiration journalière.

La quantité d'eau libérée par les feuilles est, elle aussi, faible en comparaison avec le volume d'eau échangeable du tronc.

Les variations journalières des dimensions et de l'humidité du bois ont montré que le prélèvement est quasiment simultané entre les tissus élastiques et les autres compartiments du bois, illustrant une très bonne connexion hydraulique des différents tissus. Cependant, nous avons observé un décalage temporel pour la phase de remplissage, celui des tissus élastiques des organes ligneux débutant beaucoup plus tôt.

Dans la résistance hydraulique totale, la contribution est en moyenne de 12 % pour les racines, 38 % pour le tronc et 50 % pour la couronne. Si les mesures de potentiels hydriques dans la couronne ont montré une certaine hétérogénéité entre les branches de la partie inférieure et celles de la partie supérieure du houppier, les flux étaient assez similaires. Il en résulte donc une certaine hétérogénéité des résistances hydraulique dans les branches selon leur position.

Les résistances totales moyennes sont de 255.7 et 558.7 $MPa.h.m^{-3}$ pour les arbres 202 et 14 respectivement. Cette différence est due à la dimension des arbres, le 202 étant plus gros. Les capacitances du tronc Ct ($6.98*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ et $8.74*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ pour l'arbre 14 et l'arbre 202), et celles des feuilles Cf ($0.83*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ pour l'arbre 202 et $0.51*10^{-3}$ $m^3.MPa^{-1}$ pour l'arbre 14) sont aussi cohérentes avec les dimensions respectives des arbres.

L'exercice d'estimation des résistances est difficile à réaliser sur des arbres de grande dimension en conditions naturelles. Malgré les incertitudes concernant les valeurs que nous avons obtenues, il est évident face aux différences que nous observons en comparaison des résultats rapportés sur de jeunes plants de hêtre (Steppe et al. 2004) qu'il était nécessaire de réaliser ces estimations sur des arbres adultes.

Chapitre V

Chapitre V
Modélisation du fonctionnement hydrique du peuplement.

Nous sommes limités par les techniques disponibles pour mesurer l'ensemble des données nécessaires pour comprendre au mieux les dynamiques des flux hydriques dans l'arbre, particulièrement sur des arbres de grande taille. Seules certaines mesures sont réalisables, et seulement à certains endroits le long du continuum sol-plante-atmosphère. Les flux de sève à différentes hauteurs, ou encore le contenu en eau du sol, sont disponibles assez précisément, et mesurables en continu ; d'autres sont plus difficiles à mettre en place, comme la transpiration totale du houppier, ou ne peuvent être faites en continu, comme le potentiel hydrique (foliaire, dans les branches). Comme l'ont montré nos études présentées dans les chapitres précédents, il est aussi difficile d'obtenir des mesures précises et exhaustives sur le fonctionnement de chacun des compartiments de réserves d'eau sur des arbres adultes en conditions naturelles. Très peu d'informations permettent de différencier la participation de chacun des compartiments, de connaître à un pas de temps horaire l'utilisation de l'eau stockée ou encore de savoir quelle sera la réaction des arbres en terme de stockage d'eau en conditions climatiques extrêmes.

L'utilisation d'un modèle est alors la meilleure alternative pour obtenir un maximum d'information avec un minimum de mesures, et elle permet donc de palliertous ces problèmes, si le modèle prend au mieux en compte les différents processus mis en jeu dans les transferts d'eau au sein du continuum sol-plante-atmosphère.

Une des étapes les plus importantes avant de pouvoir utiliser un modèle est la calibration. Des valeurs appropriées doivent être obtenues pour les paramètres afin dans un premier temps que les prédictions du modèle puissent correspondre aux observations (mesures). Ceci était en partie le but de l'étude présentée au Chapitre IV. Nous avions, entre autre, déterminé certains paramètres hydrauliques sur les hêtres du site de Hesse (résistances et capacitances).

La présente étude est construite autour d'un modèle développé par A.Tuzet qui permet de simuler le chemin non-conservatif de l'eau du sol vers l'atmosphère, en couplage avec la photosynthèse. Le modèle permet de prédire l'évolution journalière et saisonnière des potentiels hydriques du sol aux feuilles, de l'absorption racinaire, de la transpiration de la canopée et des échanges d'eau avec les réservoirs (racines, tronc et feuilles) à partir des conditions météo, des caractéristiques du couvert et de l'état hydrique du sol.

D'un point de vue scientifique, l'année 2003 était une bonne opportunité pour tester les capacités du modèle à caractériser la réponse du couvert à une forte sécheresse. Nous avons pu reprendre à travers cette analyse les données de 2002, 2003 et 2008 pour tester les performances du modèle concernant la

simulation du desséchement du sol, et de l'évolution des flux d'énergie et d'eau à l'échelle du peuplement sous différentes conditions : non-limitante et en cas de forte sécheresse. Au travers des chapitres III et IV, nous avons particulièrement étudié l'utilisation des réserves d'eau par les arbres. Nous avons donc finalisé cette étude en analysant la représentation des réservoirs par le modèle.

Notre approche de modélisation n'était pas la partie centrale de ce travail de thèse, elle en constituait un élargissement. Je n'ai pas participé directement aux adaptations du modèle à la forêt, mais analysé les simulations du modèle et participé en amont à la réflexion sur sa paramétrisation. La comparaison entre les données et les simulations nous permet de pousser plus avant nos réflexions concernant la réponse du couvert à la sécheresse et l'importance des réserves hydriques échangeables dans les arbres. Cependant, une analyse de sensibilité des paramètres et la prise en compte des modifications, apparues nécessaires après cette première confrontation, auraient permis une étude plus achevée. Ainsi, cette partie représente surtout une première réflexion, plus qu'une étude aboutie concernant le modèle, et constitue un bon début prometteur pour des perspectives d'évolution et d'utilisation du modèle plus approfondies.

I Comparaison des mesures et des simulations de l'humidité du sol

Le modèle prend en compte deux couches de sol : de 0 à 60 cm et de 60 à 140 cm de profondeur. Les simulations des humidités de ces couches ont pu être comparées aux mesures en continu de ces humidités en 2002 et 2003, ainsi qu'aux mesures hebdomadaires de 2008 (figure V.1).
Le modèle réussit relativement bien à traduire les évolutions de l'humidité dans le sol, et donc le prélèvement de l'eau dans le sol par le peuplement forestier, selon que l'année ait été humide (2002), sèche (2003) ou intermédiaire (2008).
En 2002, si les conditions d'humidité de la couche supérieure sont bien représentées, une forte différence existe pour la couche inférieure. Cependant, des doutes subsistent concernant les mesures par TDR dans la couche profonde cette année-là de par un nombre inférieur de répétitions des mesures par rapport à la couche supérieure.
En 2003, de nouveau la concordance est très satisfaisante pour la couche supérieure ;la couche profonde serait tout de même un peu trop desséchée.

La comparaison aux données de 2008 est plus délicate, étant donné le peu de mesures dont nous disposions, du fait que nous n'avions pas de TDR en continue, et les mesures ne concernaient que la couche superficielle. Cette comparaison semble montrer une légère surestimation de l'humidité par le modèle.
La représentation du prélèvement d'eau dans le sol par le peuplement est la plus intégrative du fonctionnement général. Tant en termes d'évolution au cours de la saison qu'en valeurs obtenues, les résultats sont plutôt satisfaisants.

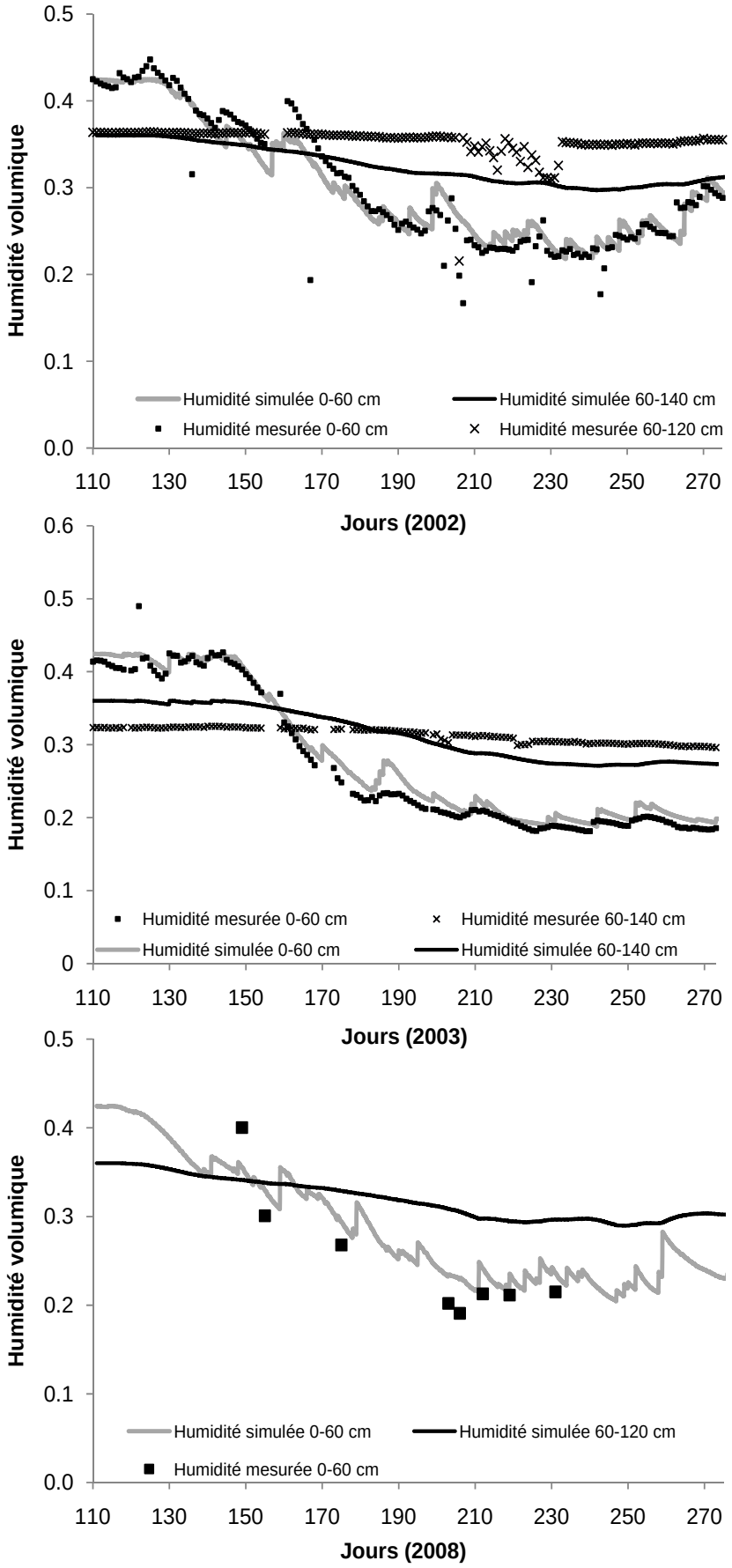


Figure V.1 *Humidité du sol pour deux horizons : 0-60 cm et 60-120 cm, mesurée par TDR en continu pour les années 2002 et 2003, et périodiquement en 2008, en parallèle de l'humidité simulée par le modèle pour les mêmes épaisseurs de sol.*

II Simulations des flux d'énergie et d'eau

II.1 Représentation du bilan d'énergie

Les modèles PBM (process based models) ont souvent été évalués en étant comparés aux mesures de corrélation turbulente (Baldocchi et Wilson 2001 ; Kramer et al. 2002 ; Rasse et al. 2001 ; Davi et al. 2005). Nous avons à notre disposition pour les deux années 2002 et 2003 les flux H et LE mesurés par Eddy covariance au dessus du couvert. Les mesures par Eddy covariance étaient suspectes à partir de 2007, vraisemblablement à cause de la hauteur des capteurs, qui auraient été trop proches du couvert pour faire une mesure réaliste de la transpiration. Nous n'avons donc pas utilisé les mesures par Eddy covariance en 2008.

Une première manière de comparer les simulations aux données est d'évaluer comment le modèle représente la somme des flux (H+LE). Les relations entre les sommes des flux mesurés et simulés, cumulés sur la journée (figure V.2), montrent que les mesures sont plus faibles que les simulations. Il est important de souligner que l'ordonnée à l'origine est non négligeable.

Nous avions montré dans le chapitre II que le bilan d'énergie à partir des mesures ne bouclait pas, pour les trois années étudiées. Or le modèle fait nécessairement boucler le bilan, à partir des valeurs de rayonnement net imposées en entrée. Les flux de chaleur sont donc surestimés par rapport aux mesures.

Nous reviendrons souvent sur cette question, mais il est souvent difficile de savoir qui du modèle ou des données est entaché d'erreurs.

Dans ce contexte, il est intéressant de savoir comment se fait la répartition du manque du bouclage des mesures entre les différents flux dans les simulations du modèle. Tout d'abord, le flux de chaleur dans le sol modélisé était bien plus élevé que celui mesuré. Cependant ce terme est bien inférieur aux deux autres (H et LE) et sa participation dans le bouclage est faible.

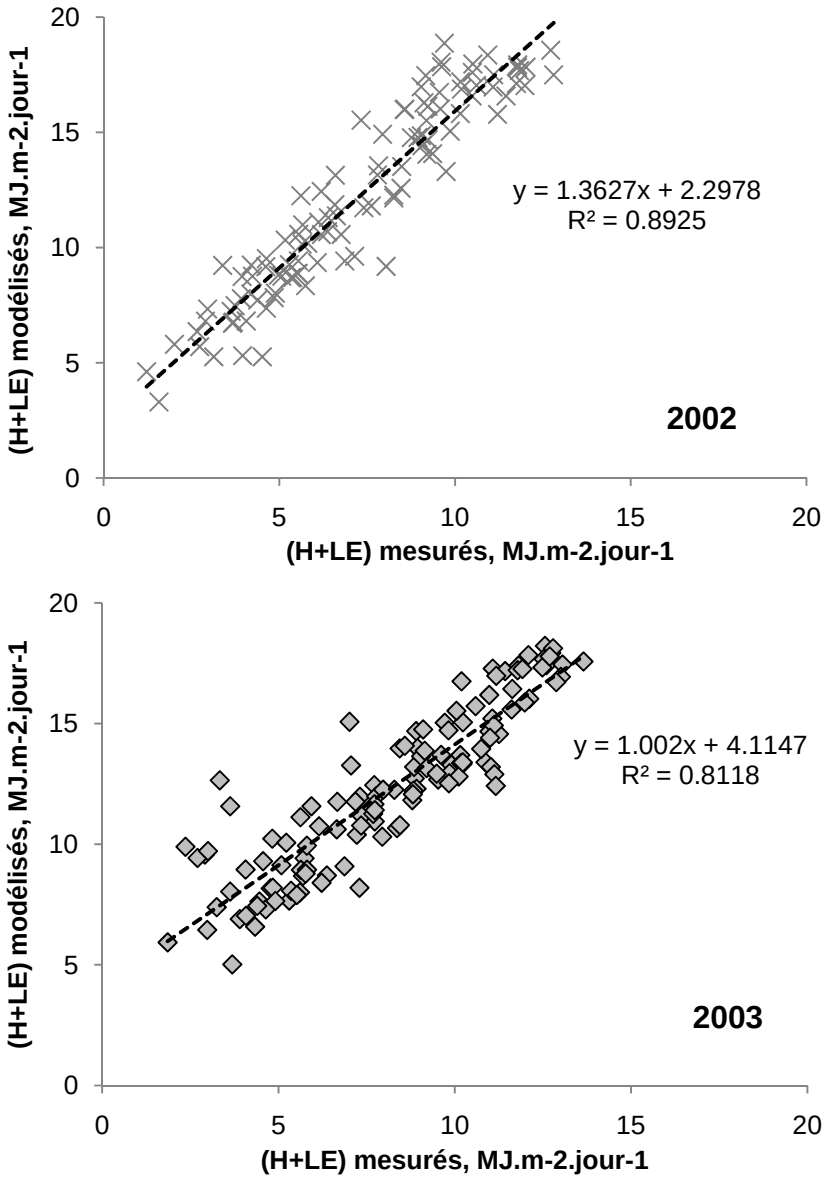


Figure V.2 *Relation entre la somme des flux (H+LE) mesurés par Eddy covariance, et simulés par le modèle, pour les deux années 2002 et 2003. Les flux sont cumulés sur la journée.*

Notre étude est centrée sur le fonctionnement hydrique d'une hêtraie. Nous avons donc focalisé notre analyse des simulations du modèle sur la transpiration, les potentiels hydriques et le fonctionnement des réservoirs d'eau.

II.2 Flux d'eau : la transpiration du couvert

N'ayant pas travaillé à l'échelle du peuplement pour l'année 2008, nous n'avons utilisé que les données de 2002 et 2003 pour la confrontation des simulations aux données concernant la transpiration du couvert.

Deux types de données journalières peuvent être utilisées pour comparer les sorties du modèle en terme de flux hydriques : le flux mesuré par corrélation turbulente (E) et les flux de sève (T, à l'échelle du peuplement). Dans le contexte de notre travail présenté dans les Chapitres II (paragraphe III.2) et III, nous avions déjà suspecté une sous-estimation du flux E mesuré par Eddy covariance, en se basant sur le non-bouclage du bilan d'énergie et par comparaison au flux de sève T. Nous avions alors estimé une transpiration E corrigée. Le bilan d'énergie ne bouclait cependant toujours pas totalement, malgré la correction du flux E. Dans tout le reste de notre analyse, nous conserverons cette transpiration E corrigée.

La sous-estimation par le modèle est visible pour les belles journées en 2002 (jours 201 à 205), tandis que lors des jours pluvieux en 2002 (figure V.3 a) et tous ceux de 2003, les flux sont très proches.
Il semblerait donc qu'en conditions non-limitantes, à forte demande évaporative, le modèle soit limité en quantité d'eau transpirée. Il faut cependant noter que certains pics de E autour de midi durant les jours 201 à 205 (en 2002) sont des artefacts des mesures d'Eddy covariance.

Comme nous l'avions souligné dans le Chapitre I, beaucoup de modèles présentaient des limites pour représenter l'évolution de la transpiration en cas de contrainte hydrique. Au plus fort de la sécheresse en 2003 (figures V.4 b et c), la transpiration du couvert est très bien représentée.
Le modèle offre un bon rendu de la cinétique de la transpiration et ce malgré les variations à court terme des mesures par Eddy covariance.

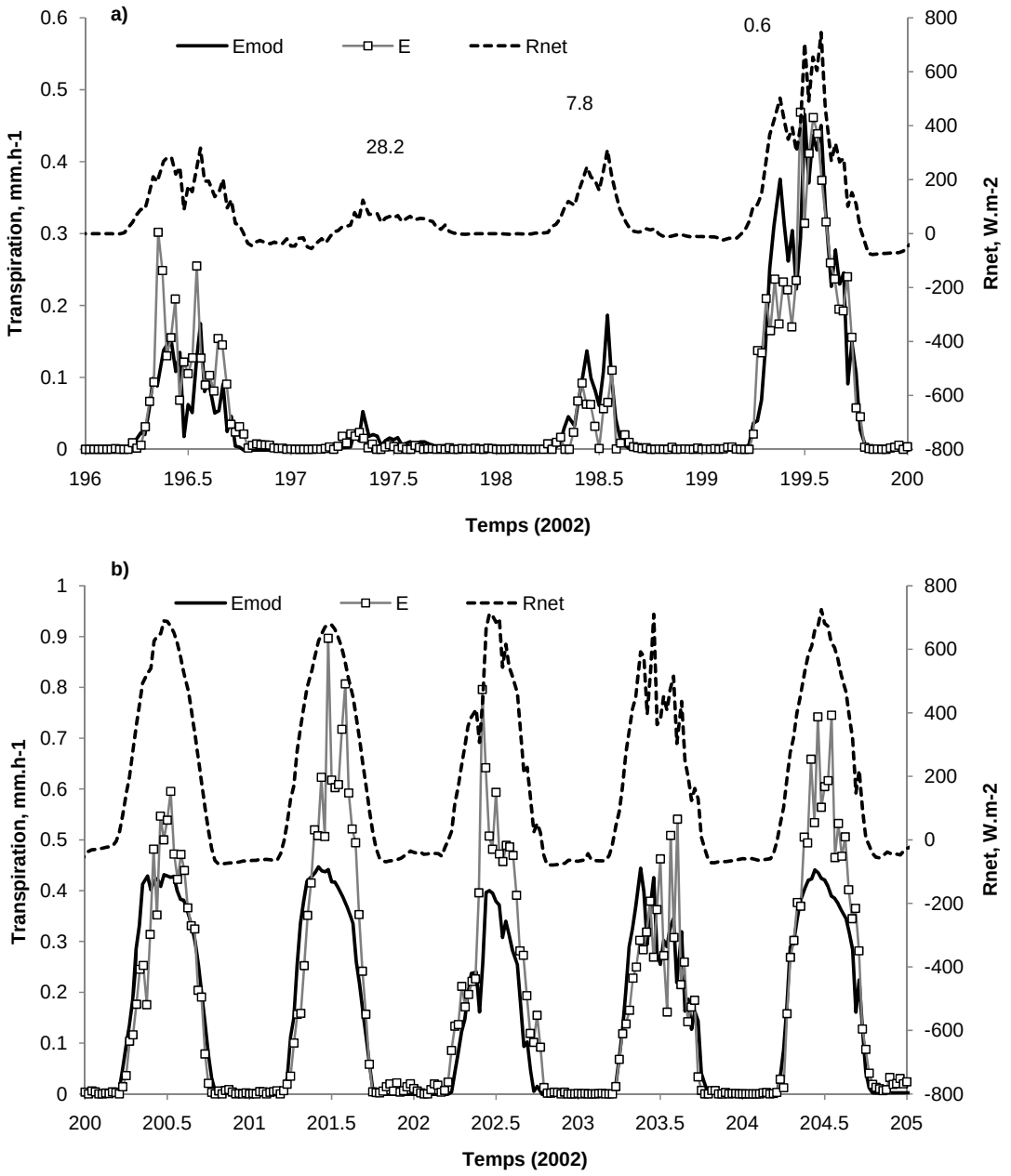


Figure V.3 *Evolution sur la journée des flux d'évapotranspirationmesurés et corrigés (E) et modélisés (Emod) en 2002, pour des jours a) secs (jours 200 à 205) et b) humides (jours 196 à 200), en parallèle du Rayonnement net.*

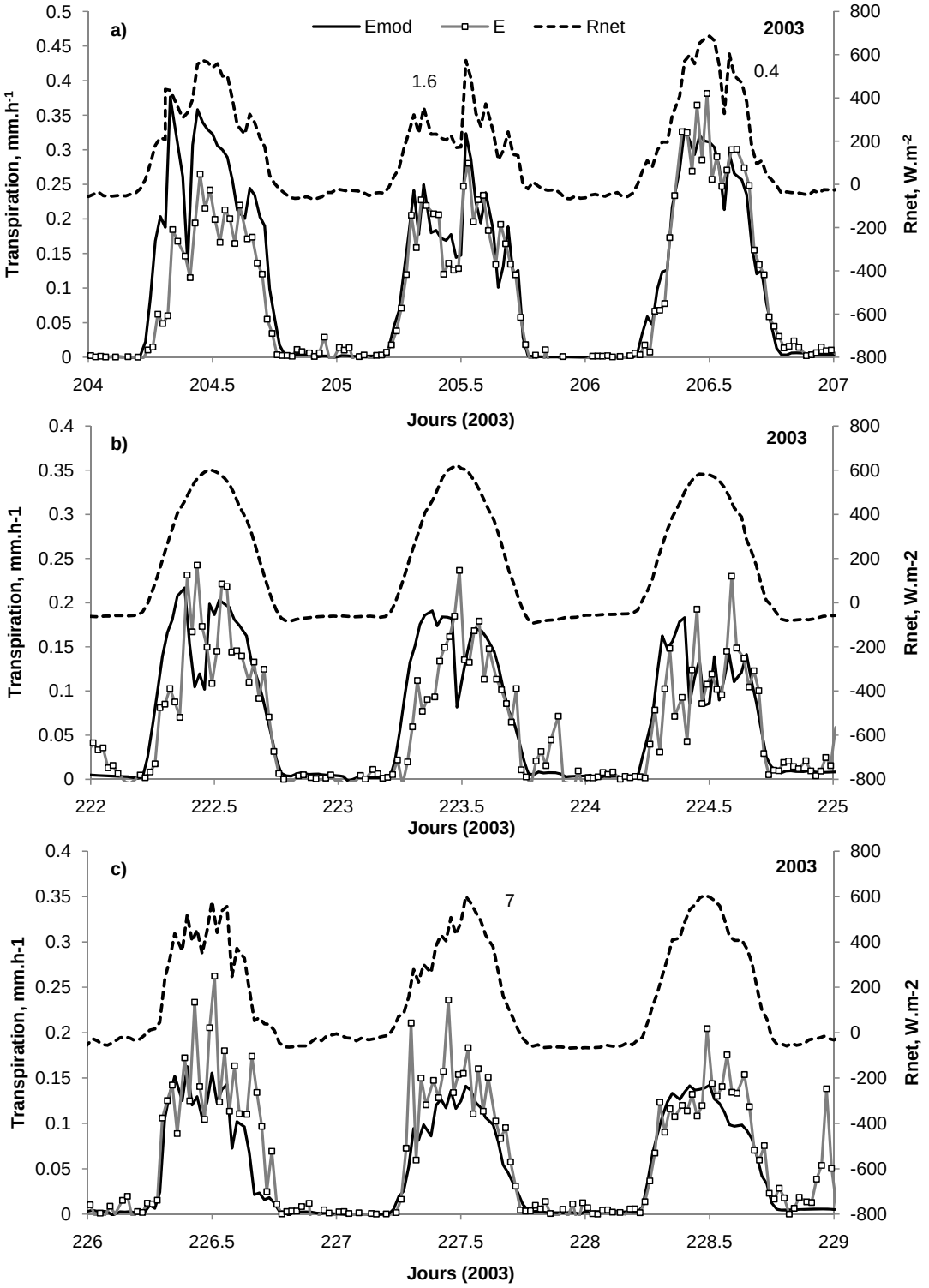


Figure V.4 *Evolution sur la journée des flux d'évapotranspiration mesurés et corrigés (E) et modélisés (Emod) en 2003, pour des jours b) secs (222 à 225) et a) et c) humides (204 à 207 et 226 à 229), en parallèle du Rayonnement net. Les quantités de pluies journalières sont indiquées au dessus des jours concernés.*

Pour les deux années, les relations entre Emod et E à l'échelle de la demi-heure montrent que les variabilités sont finalement identiques en conditions humides et sèches (figure V.5), les relations sont d'ailleurs très proches. Comme nous l'avions souligné pour les figures précédentes, les différences se font surtout pour les valeurs élevées, caractéristiques de ces journées où les mesures par Eddy covariance donnent des valeurs de transpiration très fortes. Il semble y avoir un plafond des simulations aux valeurs les plus élevées (aux environs de 0.45 $mm.h^{-1}$ en 2003, et 0.5 $mm.h^{-1}$ en 2002). Les traînées observables sur les graphiques de forte transpiration mesurées sont dues aux pics erratiques, inhérents à la technique de mesure par Eddy covariance (comme observés figure V.3 b).

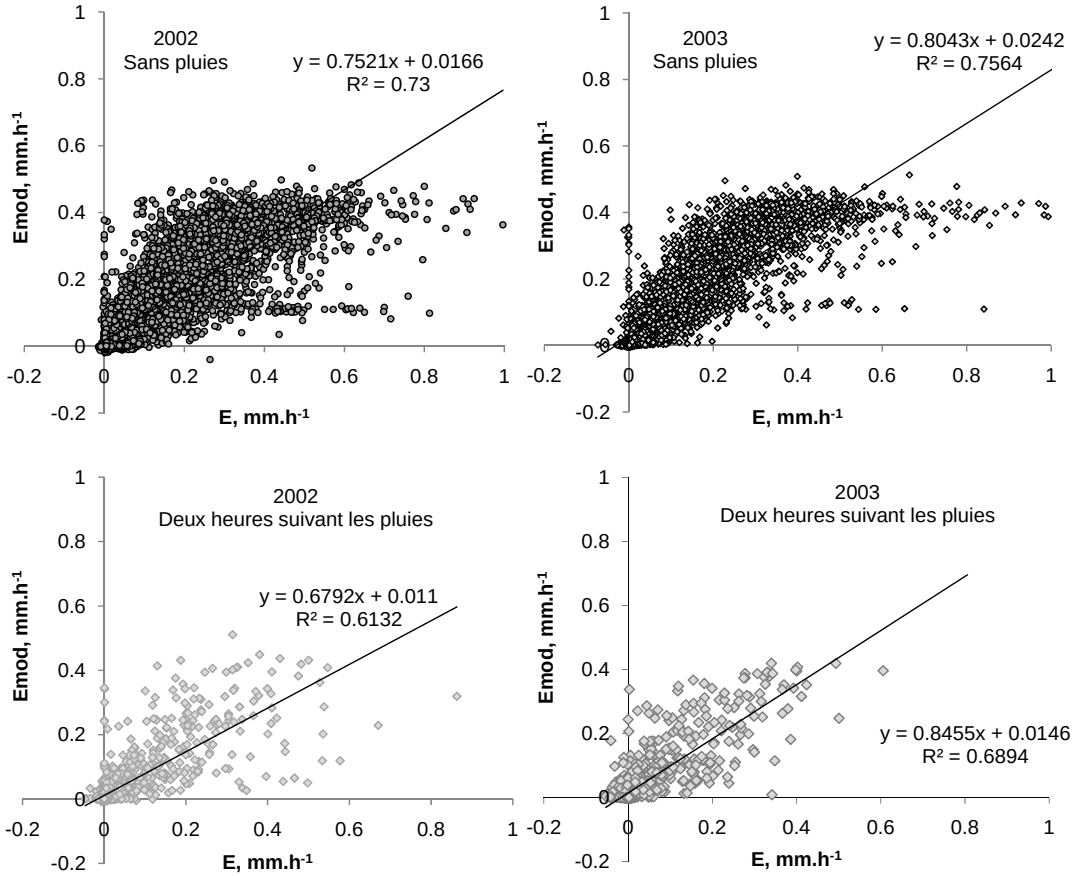


Figure V.5 *Relation entre E (évapotranspiration mesurée et corrigée) et Emod (évapotranspiration modélisée) en flux horaire, en distinguant les jours de pluie et de ceux sans pluie, pour les deux années 2002 et 2003.*

Les simulations peuvent être comparées aux deux flux à l'échelle de la journée (pour les années 2002 et 2003 uniquement) : E et T. A l'échelle de la journée les cumuls des deux flux E et T sont supposés être égaux, tout du moins en conditions non-limitantes. Dans le Chapitre III, nous avions cependant mis en évidence une différence prononcée lors de la sécheresse de 2003, due à une utilisation forte, inhabituelle et prolongée des réservoirs.

Les relations sont différentes selon les flux utilisés :

En 2002 : Emod = 0.72 E + 0.43 (r^2 = 0.80)

Emod = 0.78 T + 0.30 (r^2 = 0.86)

En 2003 : Emod = 0.88 E + 0.40 (r^2 = 0.85)

Emod = 0.79 T + 0.89 (r^2 = 0.78)

Pour les deux années, Emod est plus faible que E ou T.

Ces résultats corroborent les relations observées entre les flux à l'échelle de la demi-heure : Emod est plus faible que E (pentes de 0.74 et 0.78).

Ceci signifie alors que le modèle sous-estime sûrement la transpiration du peuplement.

Les évolutions comparées (figure V.6) des cumuls journaliers de E et Emod montrent que l'augmentation de la transpiration à partir du jour 110 avec la maturation des feuilles est bien représentée.

Les observations faites figure V.3 et V.4 sont corroborées par l'évolution saisonnière. En effet, en 2002 et en début de saison en 2003 les simulations sont sous-estimées par rapport aux mesures. Cette tendance s'inverse en période de sécheresse en 2003.

En 2003, entre les jours 110 et 190 (sans limitation d'eau dans le sol), le modèle est bien inférieur aux mesures, tandis qu'à partir du jour 190 (début de contrainte hydrique) il est légèrement supérieur. Les relations entre Emod et E sont d'ailleurs différentes (Emod = 0.79 E + 0.6 pour les jours 110 à 190, et Emod = 1.14 E + 0.04 pour les jours 190 à 275). Il est clair donc que le modèle ne représente pas la transpiration de la même manière en conditions non-limitantes que sous contrainte hydrique.

En séparant les conditions sèches des conditions humides, et en superposant les points des deux conditions, on voit que les variabilités sont finalement identiques (figure V.7). Il semblerait donc que les pluies n'induisent pas de biais entre les simulations et les données.

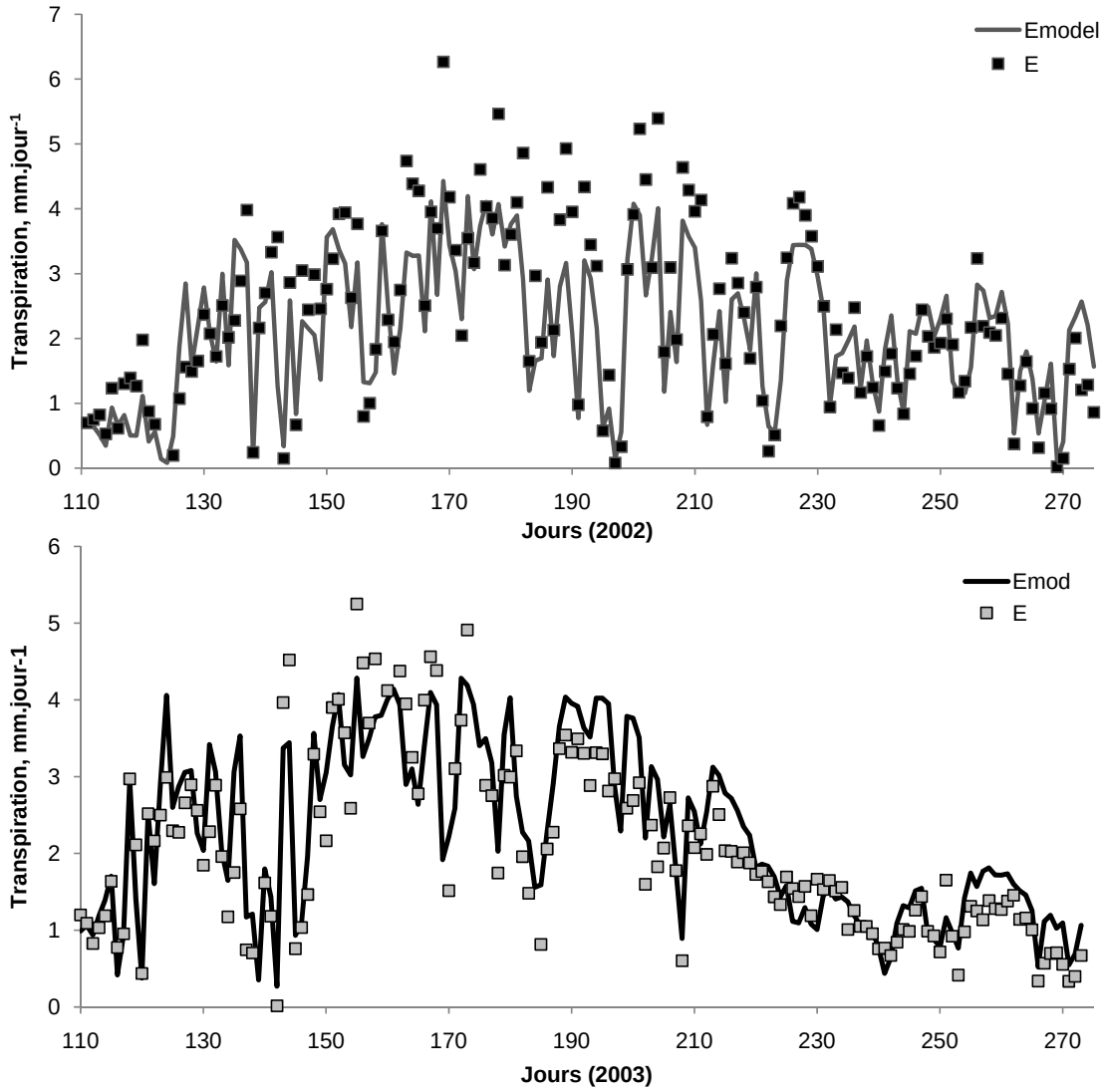


Figure V.6 *Evolution sur la saison de la transpiration journalière mesurée (et corrigée, voir texte Chapitre II et III) E et modélisée Emod (avec en encadré la relation entre les deux flux) pour les deux années 2002 et 2003.*

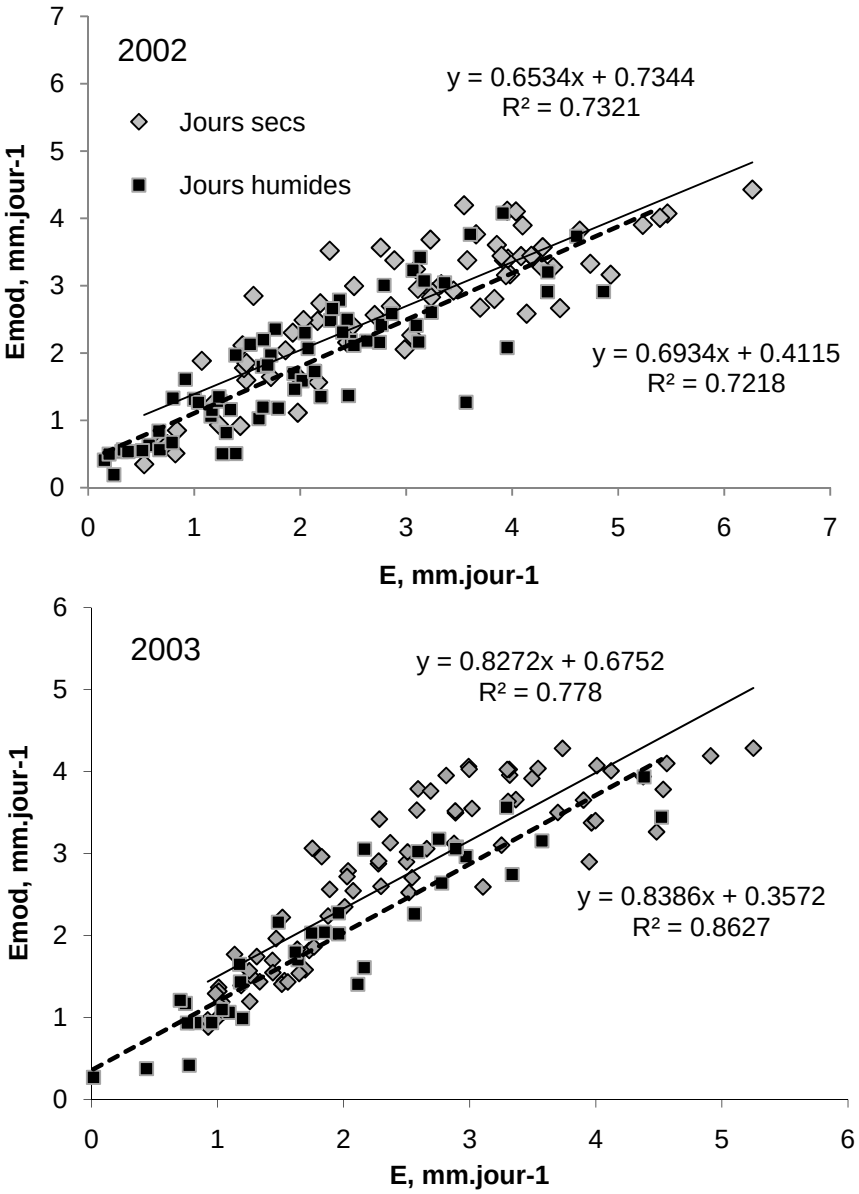


Figure V.7 *Relation entre E (transpiration mesurée et corrigée) et Emod (transpiration modélisée) journaliers, en distinguant les jours de pluie et de ceux sans pluie, pour les 2002 et 2003.*

Nous avions vu (Chapitre I) que les résistances hydrauliques aux flux pouvaient varier au cours de la saison, et notamment augmenter avec une sécheresse (et un stress hydrique) particulièrement si une embolie des vaisseaux en découle (Grace, 1993 ; Sperry et al. 1993 ; Magnani et Borghetti, 1995 ; Vilagrosa et al. 2003). Or ayant observé une certaine surestimation de la transpiration par le modèle en période de sécheresse en 2003, alors que pendant les périodes sans limitation d'eau la transpiration modélisée était inférieure aux mesures, il est probable que cela vienne du fait d'avoir imposé des résistances hydrauliques constantes. Si elles avaient été variables, elles auraient vraisemblablement augmenté pendant la sécheresse de 2003 et donc diminué les flux.

III Comparaison des mesures de potentiels hydriques de 2003 et 2008 aux simulations

Comme nous l'avions vu dans le chapitre II, l'architecture hydraulique du modèle Tuzet et al. (2003, 2007) est différente de celle que nous avions du adopter pour nos mesures et calculs en 2008.
Nous avons rassemblé sur le schéma figure V.8 l'architecture du modèle et nos mesures. Dans la suite du chapitre, nous ferons référence à cette figure pour faciliter la comparaison modèle/mesures.

Le potentiel de base mesuré ψ_b est une intégration du potentiel du sol perçu par l'arbre.
Le potentiel mesuré ψ_{tronc} peut être à peu près comparé au potentiel ψ_{xinf}, et celui des branches ψ_x au potentiel ψ_{xsup}.

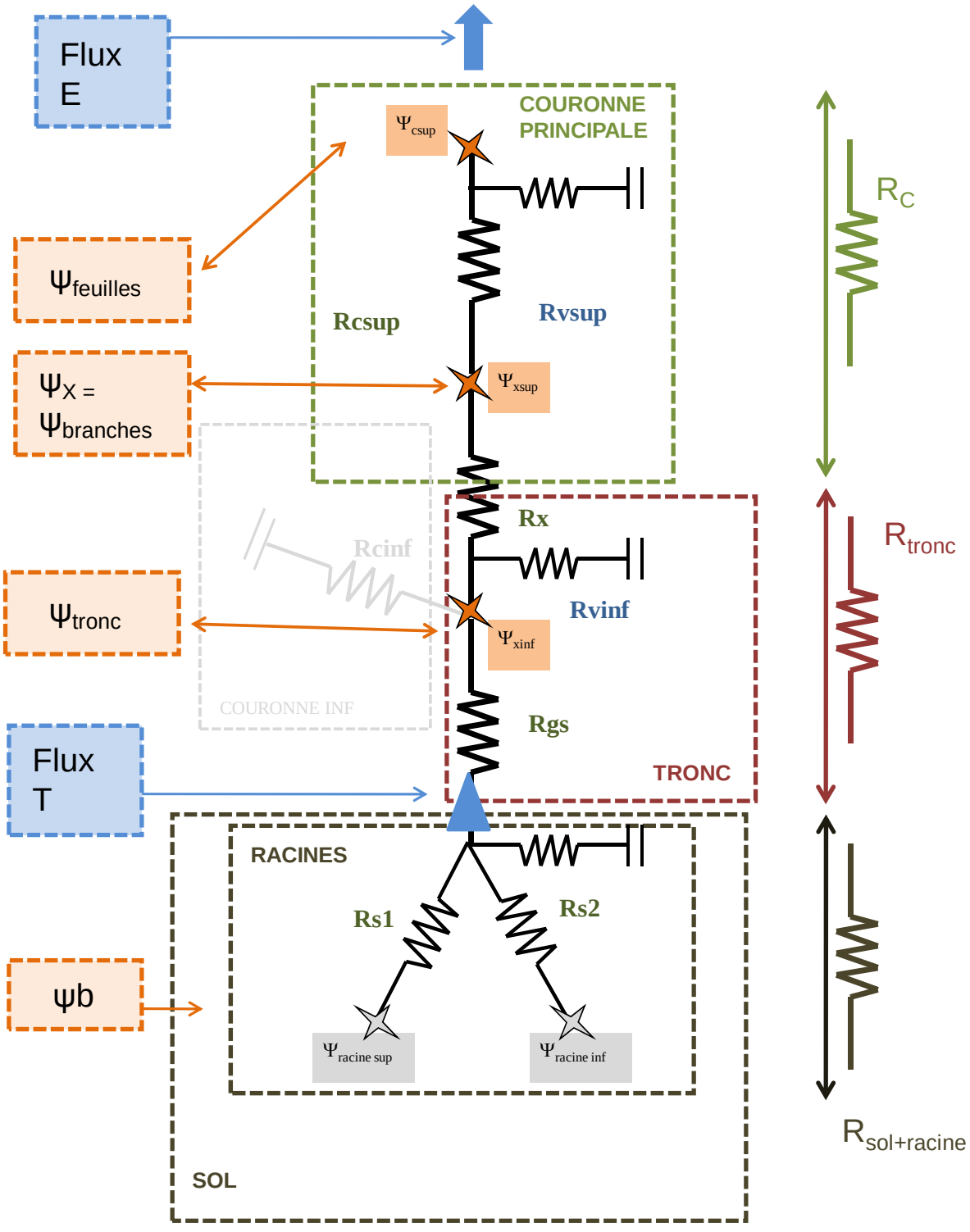


Figure V.8 *Schéma de l'architecture hydraulique utilisée dans le modèle Tuzet et al. (2003, 2007), ainsi que les mesures effectuées en 2008 situées sur le schéma (encadrés gauche, oranges). La signification exacte des abréviations se trouve dans les paragraphes V et VI du chapitre II.*

Nous avions présenté dans les chapitres II et III le potentiel de base estimé ψ_{bt} à partir de l'humidité du sol (relation calibrée sur des arbres à Hesse, Peiffer et al. 2010). Les valeurs simulées étaient d'ailleurs concordantes avec les mesures ponctuelles effectuées cet été là (voir Peiffer 2005, et Peiffer et al. 2010).

L'évolution saisonnière est bien représentée, et les ordres de grandeur sont les mêmes (figure V.9). Le potentiel de base estimé ψ_{bt} est proche du potentiel racinaire ψ_{racine} en début et en fin de saison.

Il y a cependant un décrochage entre le potentiel de base estimé et le potentiel racinaire entre les jours 220 et 250. Ce potentiel de base est lui aussi une estimation, il n'est pas étonnant que les simulations et les estimations présentent des valeurs quelques peu différentes.

En 2003 les potentiels hydriques mesurés (de base et foliaires à midi lors de journées ensoleillées) ont atteint des valeurs très faibles comme jamais reportées précédemment pour le hêtre (Peiffer 2005 ; Bréda et al. 2006 ; Peiffer at al. 2010).

Les simulations par le modèle des potentiels hydriques de la couronne ψ_{xsup} et du sol représentent bien ce phénomène (jours 220-250, figure V.9).

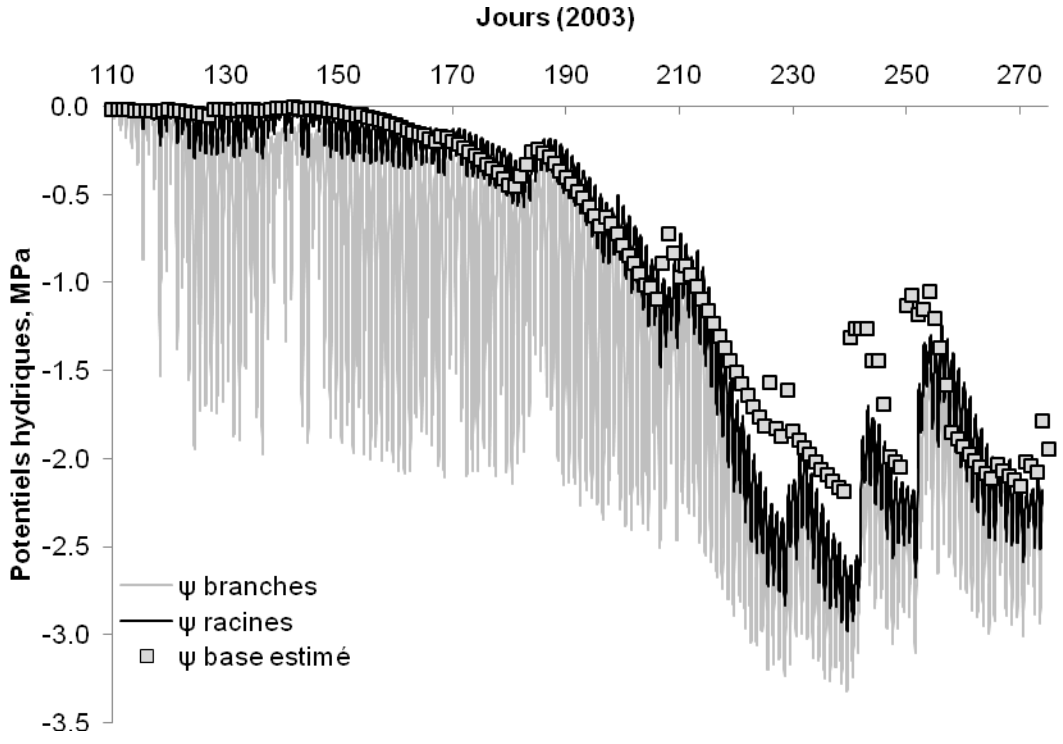


Figure V.9 *Potentiels hydriques simulés par le modèle dans les branches et dans les racines superficielles, et potentiel de base estimé (voir texte Chapitre II, Peiffer et al. 2010).*

Les évolutions des potentiels sont donc bien prises en compte, bien qu'il semblerait que les potentiels soient trop faibles lors de la période de sècheresse par rapport aux estimations et mesures.

Les mesures de potentiel en 2008 sont plus ponctuelles au cours de la saison, mais faites en plusieurs points dans l'arbre. Il faut cependant souligner que l'architecture hydraulique utilisée dans le modèle ne correspond pas exactement aux points où nous avions pu faire les mesures (Chapitre II). Afin de faciliter les comparaisons, nous avons fait les moyennes des potentiels sur les deux arbres (figure V.10). Le modèle rend compte de manière satisfaisante des potentiels dans l'arbre. Pour le début de la saison (jour 183), les valeurs simulées sont très proches des mesures. Pour les jours 197 et 206 tous les potentiels obtenus par le modèle sont plus négatifs que les mesures surtout que ψ_{xsup} est approximativement le potentiel des branches et qu'il est plus négatif que notre potentiel mesuré sur les feuilles.
Le phénomène est encore plus marqué pour le jour 206, particulièrement pour les potentiels des racines modélisés, qui est bien inférieur aux potentiels de base et de tronc mesurés. On observe de nouveau cette sous-estimation des potentiels soupçonnée pour 2003, bien qu'il n'y ait pas eut de sécheresse en 2008.
Il est possible que le problème vienne de la fonction de réduction (régulation stomatique) utilisée. Dans le futur, des tests plus poussés permettront d'affiner cette relation.

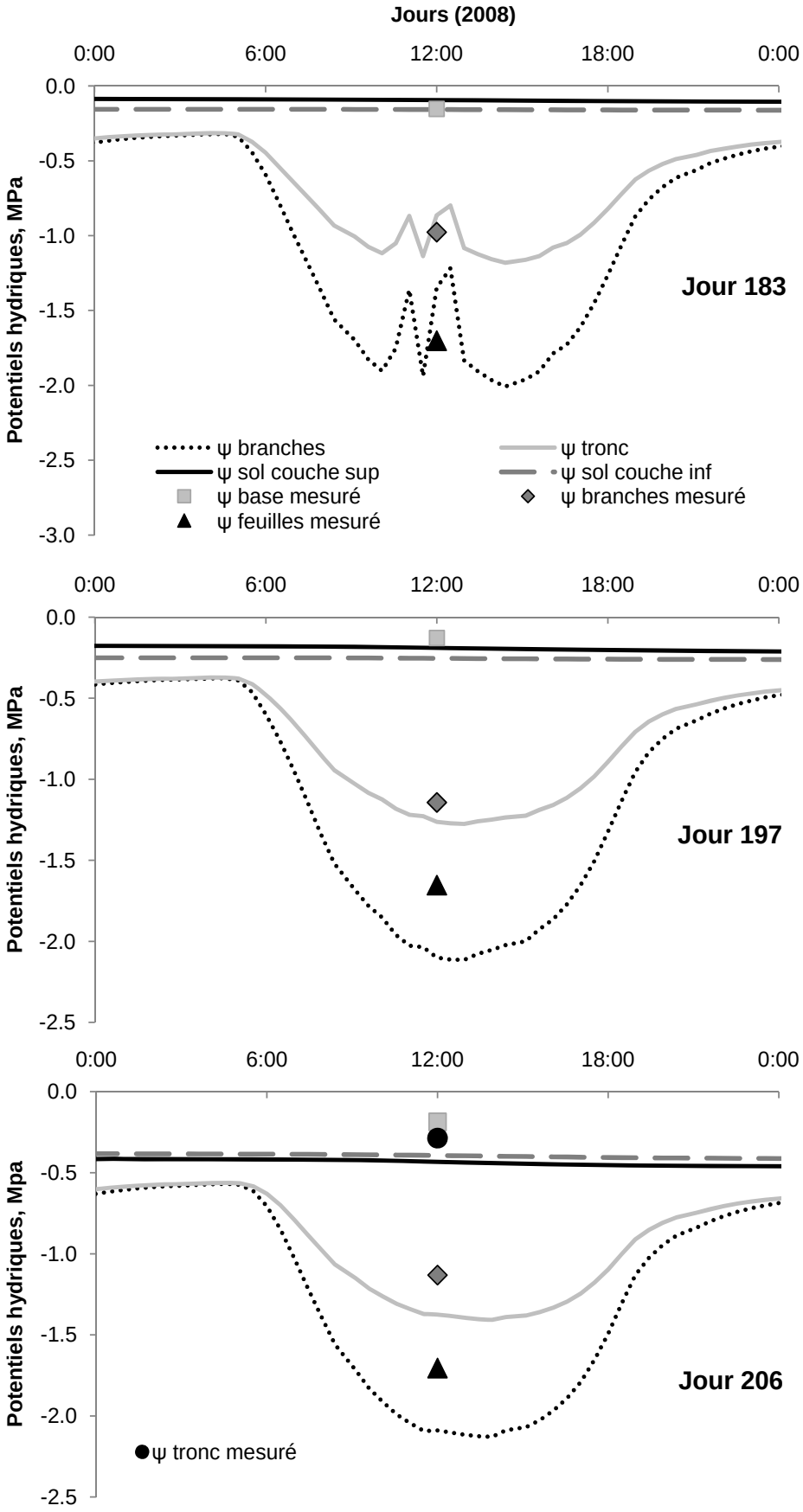


Figure V.10 *Potentiels hydriques simulés par le modèle dans le tronc, les branches et dans les racines superficielles sur trois jours (183, 197 et 206) et potentiels moyennés sur les deux arbres étudiés en 2008 (voir texte Chapitre II et IV).*

IV Paramétrisation spécifique pour le site de Hesse

Nous avions cherché à estimer les résistances et capacitances pour les différents organes des arbres en 2008 (Chapitres II et IV).

Notre résistance racinaire est équivalente aux deux résistances R_{s1} et R_{s2} en dérivation (encadré en brun, figure V.8). Notre résistance R_{tronc} est équivalente à R_{gs} et une partie de R_x (encadré rouge), et enfin R_c (résistance de la couronne) est équivalente à la deuxième partie de R_x plus R_{csup} et R_{vsup} (encadré vert). Les significations des résistances utilisées pour le modèle Tuzet et al. (2003, 2007) est présentée Tableau II.6 du Chapitre II.

Sachant que R_{csup} et R_{vsup} sont en parallèle, la résistance équivalente est égale à 0.44 10^7 MPa.m^3.m^{-2}.s (Tableau V.1). En comptant la résistance R_X, nous obtenons quasiment (1.24 10^7 MPa.m^3.m^{-2}.s) $R_{couronne}$ (calculée en 2008). De même R_{s1} et R_{s2} sont aussi en parallèle, et la résistance équivalente est de 0.38 10^7 MPa.m^3.m^{-2}.s. Si on néglige la contribution des feuilles de la partie tronc (R_{cinf}), on obtient pour les racines plus le tronc une résistance de 1.04 10^7 MPa.m^3.m^{-2}.s. La résistance totale est donc de 2.28 10^7 MPa.m^3.m^{-2}.s.

Cependant, nous n'avions que deux arbres étudiables et étudiés, tout deux dominants. Or nous avons clairement exposé dans le chapitre I que les résistances et capacitances dépendaient fortement de la taille de l'arbre considéré. Pour avoir des caractéristiques ne dépendant plus de la taille de l'arbre, il faut utiliser, par exemple, les résistances rapportées à la surface foliaire, ou la capacitance rapportée au volume de bois (Tableau IV.4). Dans le cadre du modèle d'A.Tuzet nous avions besoin d'utiliser les valeurs des caractéristiques à l'échelle du peuplement (voir paragraphe V.1 du Chapitre II pour le calcul), et donc rapportée à une unité de surface de sol (Tableau V.1). Les valeurs de résistances que nous obtenons sont donc peut être sous-estimées (plus l'arbre est grand plus la résistance est faible) par rapport à la taille moyenne des arbres du peuplement étudié.

Tableau V.1 *Valeurs des résistances implantées dans le modèle (voir paragraphe VI, Chapitre II pour les significations exactes) et résistances, totale (Rtot), du sol à la base de la couronne vivante (Rsol-tronc) et de la couronne (Rcouronne) mesurées en 2008, à l'échelle du peuplement, rapportées à une unité de surface de*

Résistances hydrauliques $MPa.m^3.m^{-2}.s$	Modèle	Calculées			
Rcsup	$0.8\ 10^7$				
Rvsup	$1.0\ 10^7$	$R_{couronne}$	$1.2\ 10^7$		
Rx	$0.8\ 10^7$				
Rvinf	$2.0\ 10^7$			R_{tot}	$2.3\ 10^7$
Rgs	$1.0\ 10^7$	$R_{sol\text{-}tronc}$	$1.1\ 10^7$		
Rs1	$0.5\ 10^7$				
Rs2	$1.5\ 10^7$				

V Analyse du fonctionnement des réservoirs, à partir des sorties du modèle.

V.1 Quantité d'eau prélevée dans les compartiments.

En 2002 et 2003, la quantification des flux d'eau échangés avec les réservoirs (tronc + feuilles) a été estimée par la différence Re = (T-E) (Chapitre II et III). Nous avons fait le même calcul Re_mod = (Tmod – Emod), Tmod étant le flux entrant à la base du tronc.
Les flux négatifs représentent un prélèvement, les positifs un remplissage des réserves pour les mesures et les simulations (figure V.11).

Les ordres de grandeurs de Re et Re_mod sont très proches, bien qu'il y ait tout de même un prélèvement plus élevé obtenu par les mesures de flux surtout en 2003.

En 2008, nous avions estimé les flux d'eau échangés avec le tronc uniquement, par différence entre le flux à la base du tronc F_{BT} et dans la couronne F_C (Chapitre II et IV, et figure V.8). Cette estimation n'est d'ailleurs qu'à l'échelle de l'arbre, et non du peuplement, les valeurs ne sont donc pas comparables. On observe tout de même un décalage important des évolutions journalières, avec les flux provenant du réservoir tronc simulé, tandis que (F_{BT}-F_C) semble suivre une évolution plus proche de celle des échanges avec le réservoir des feuilles.

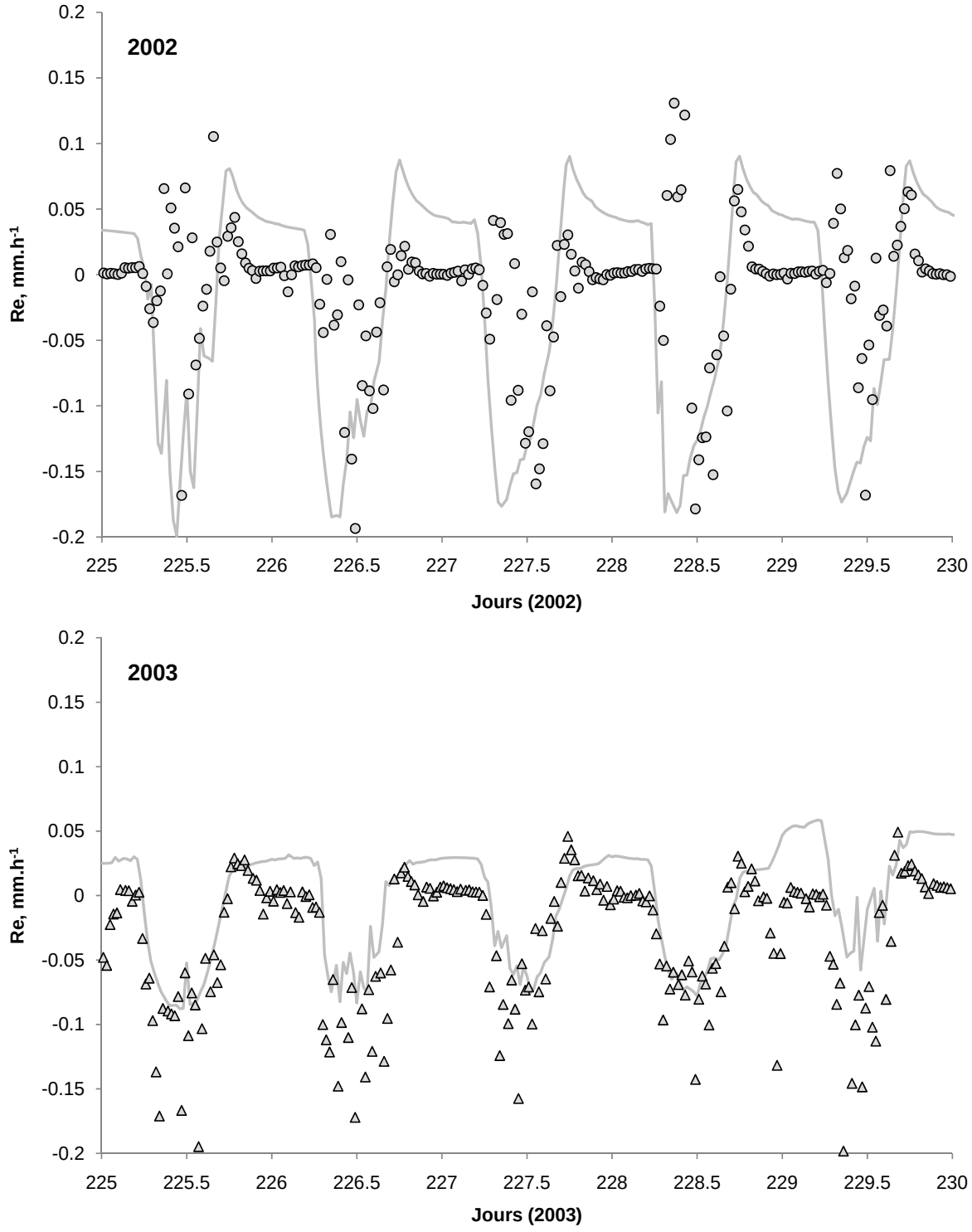


Figure V.11 *Evolution des flux simulés (lignes) et mesurés (points) provenant de la totalité des réservoirs des parties aériennes des arbres (mm.h-1), en 2002 et 2003.*

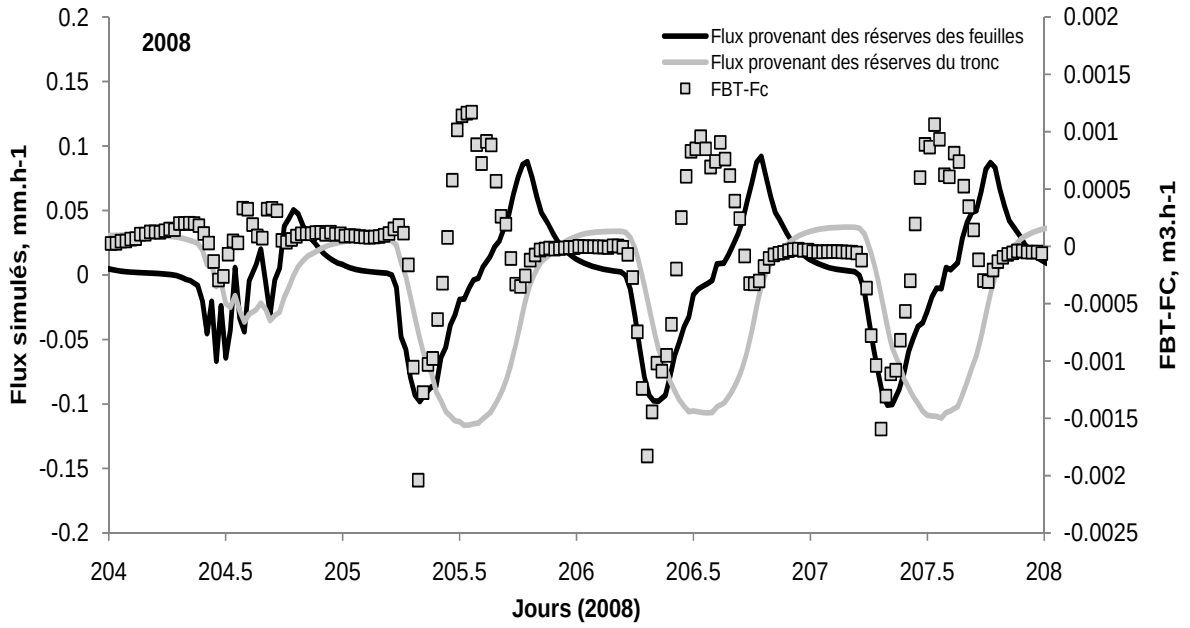


Figure V.12 *Evolution des flux simulés et mesurés provenant du réservoir tronc, et flux simulés provenant des réserves des feuilles, en 2008.*

Les quantités d'eau échangées avec les réservoirs tronc et feuilles quotidiennement simulées par le modèle peuvent être comparées en 2002 et 2003, aux valeurs obtenues par différence cumulée entre T et Ecorr (voir Chapitre II et III). Les quantités d'eau prélevées et restituées par jour dans les réserves sont du même ordre de grandeur que celles que nous avions obtenues par les mesures des flux (figures V.13 et V.14).

Une diminution de la quantité d'eau prélevée avec la sécheresse de 2003 est visible, aussi bien pour les simulations que pour les mesures.

Les relations entre quantité d'eau échangée simulées et mesurées sont significatives en 2003 (quantité d'eau prélevée : $p=0.0007$, ou restituée : $p < 0.0001$), de même que pour le prélèvement des réserves en 2002 ($p < 0.0001$), tandis que les résultats simulés et mesurés sont significativement différents pour le remplissage ($p = 0.11$) en 2002.

Les résultats sont plus proches pour les quantités d'eau prélevées, tandis que le remplissage apparaît plus important pour les simulations.

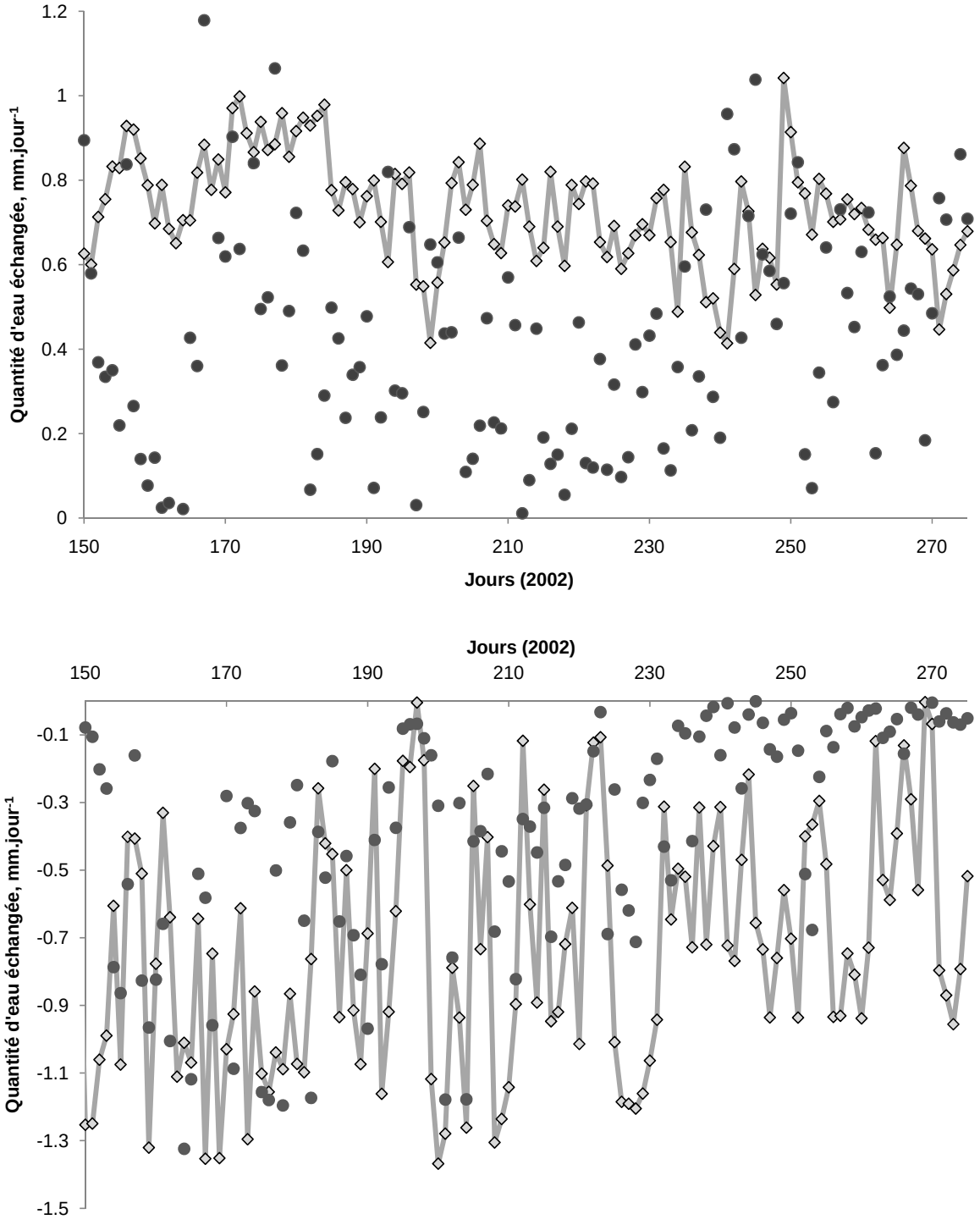


Figure V.13 *Evolution sur la saison des simulations (trait gris) et des mesures (points gris) de la quantité d'eau échangée quotidiennement avec les réservoirs du tronc et des feuilles (mm.jour^{-1}), en 2002.Les valeurs positives (en haut) correspondent au remplissage des réservoirs, les valeurs négatives (en bas) au prélèvement d'eau.*

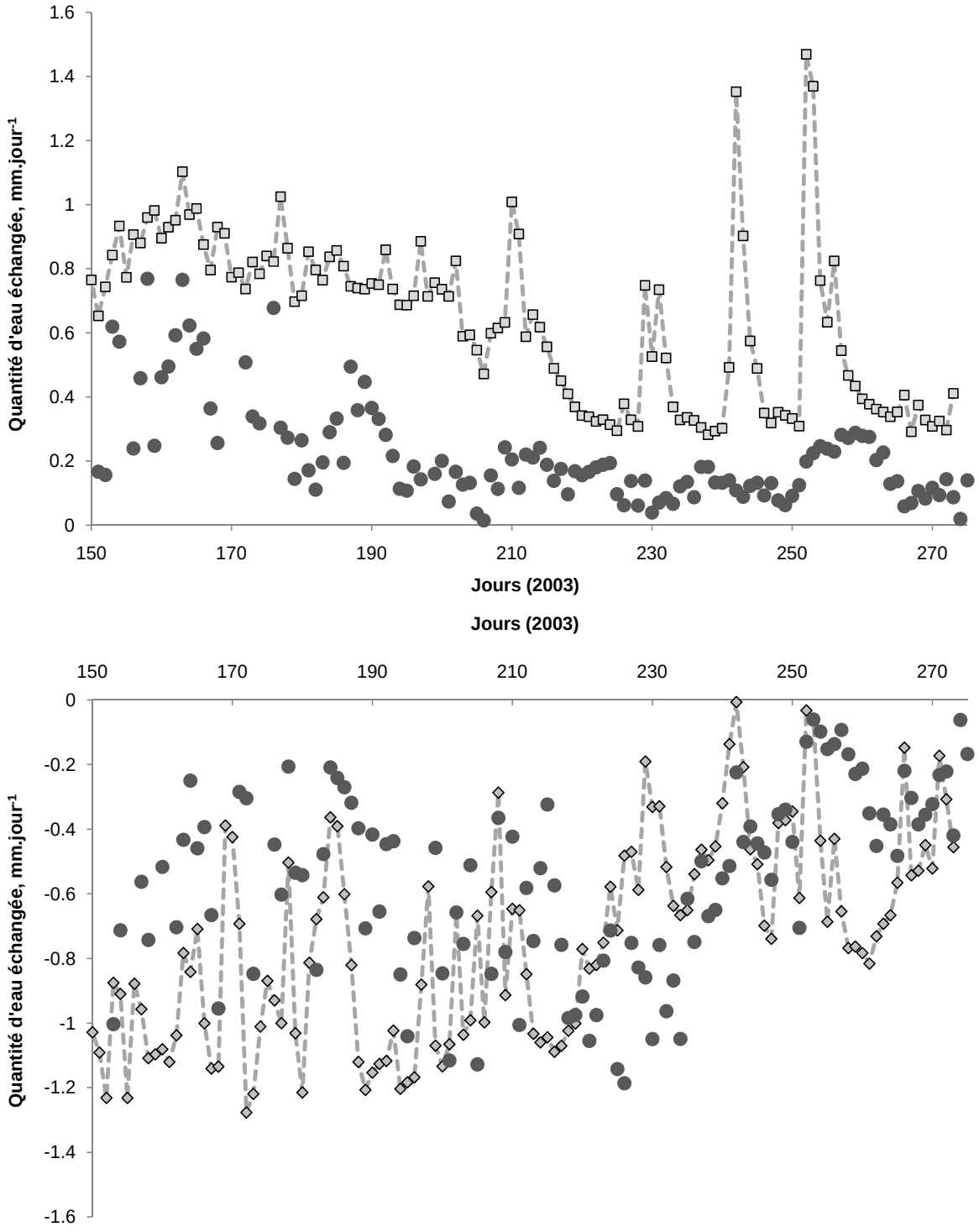


Figure V.14 *Evolution sur la saison des simulations (trait gris) et des mesures (points gris) de la quantité d'eau échangée quotidiennement avec les réservoirs du tronc et des feuilles (mm.jour^{-1}), en 2003.Les valeurs positives (en haut) correspondent au remplissage des réservoirs, les valeurs négatives (en bas) au prélèvement d'eau.*

V.2 Évolution de l'humidité dans les différents compartiments.

Les teneurs en eau des racines, feuilles et tronc sont présentées figure V.15, pour les années 2002 et 2003. La sècheresse de 2003 a entraîné un prélèvement d'eau dans les réserves des trois organes important (par rapport à 2002) étalé sur plusieurs semaines, en surplus des variations journalières dans chacun des trois réservoirs.
La teneur en eau des feuilles varie moins (d'en moyenne 2 $kg.m^{-2}$ en début de saison jusqu'à 1.6$kg.m^{-2}$ au plus fort de la sécheresse), tandis que celles du tronc et des racines diminuent fortement (au moins de moitié) avec la sècheresse.

Ces résultats sont cohérents avec nos observations rapportées dans le chapitre III. La contribution des réservoirs d'eau était en effet augmentée avec la sécheresse du sol, bien que nous n'ayons pu distinguer les différentes contributions des organes par des mesures.

VI Conclusion

Comme nous l'avions annoncé, cette première confrontation aux données nous ouvre surtout des perspectives pour une amélioration future du modèle. Cependant, les résultats sont très encourageants : les simulations du contenu en eau du sol, de la transpiration, des potentiels hydriques et des échanges d'eau avec les réservoirs sont proches des mesures, particulièrement pour l'évolution saisonnière en saison sèche.

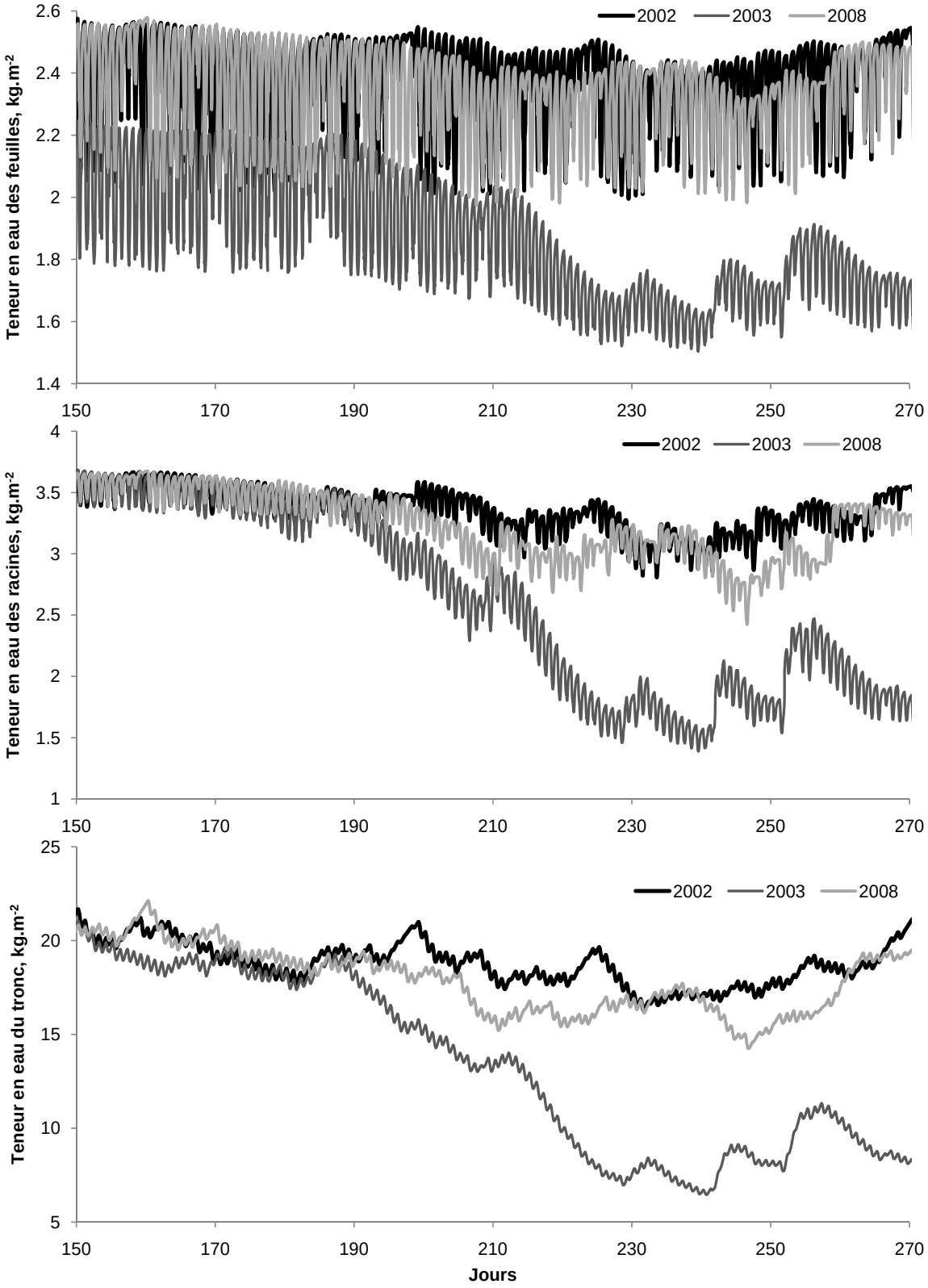


Figure V.15 *Evolution des capacitances des racines, feuilles et tronc, à l'échelle du peuplement ($m^3.m^{-2}.MPa^{-1}$) en 2002 et 2003.*

Conclusion générale

Conclusion générale

Les estimations de la participation journalière de l'eau prélevée dans le tronc à la transpiration à partir de la campagne de mesure de 2008 (Chapitre IV) sont tout à fait cohérentes avec les valeurs obtenues présentées dans le chapitre III concernant les années 2002 et 2003. La participation des réserves hydriques du tronc à la transpiration des deux arbres en 2008 est en moyenne de 9.5 et 16.6 %. La participation des feuilles est en moyenne cinq fois plus faible que celle du tronc. En 2002, en conditions non limitantes, la participation totale de l'ensemble des réserves (tronc et feuille) est en moyenne de 15.7 %.

Il est tout de même important de souligner que les résultats de 2008 concernent des arbres individuels et dominants, tandis que ceux de 2002 et 2003 sont obtenus à l'échelle du peuplement. De plus, nous avions utilisé différentes techniques pour évaluer les réserves d'eau selon les années. La participation des réserves du tronc en 2008 a été estimée à partir de mesure de flux de sève, mesuré à la base du tronc et dans les branches. Nous avons calculé la participation des feuilles en 2008 à partir de courbes pression-volume (Taylor et Dobson, 1989) et des mesures de potentiel de base et minimum foliaire. La participation totale à l'échelle du peuplement en 2002 a été estimée à partir des mesures de flux de sève à la base du tronc de 10 arbres et de la mesure de la transpiration au-dessus du couvert par corrélations turbulentes. Compte tenu de la différence d'échelle et des différences de méthodologies, il est satisfaisant d'obtenir des résultats similaires.

De plus, pour les deux arbres, la quantité d'eau moyenne prélevée dans le tronc à l'échelle de l'arbre sur une journée est de l'ordre de grandeur de celles obtenues dans d'autres études, comme on peut le voir figure C.1. Le graphique représente la quantité d'eau moyenne prélevée dans le tronc à l'échelle de l'arbre sur une journée en fonction du diamètre du tronc mesuré à 1m30, pour plusieurs espèces (les résultats sont issus d'une recherche dans la littérature). Compte tenu de leurs tailles, les valeurs obtenues sont donc satisfaisantes par rapport aux études précédentes.

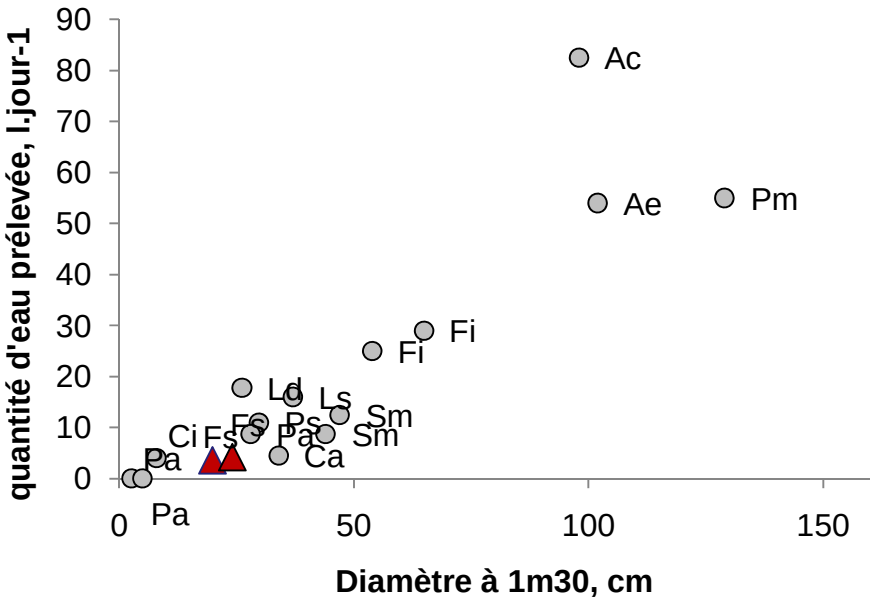


Figure C.1 *Relations entre la quantité d'eau prélevée quotidiennement dans les réservoirs du tronc et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH), pour différentes espèces (ronds gris, voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs) et pour les deux arbres étudiés en 2008 (triangles rouges).*

Par ailleurs, la participation de la quantité d'eau prélevée dans le tronc à la transpiration journalière est elle aussi de l'ordre de grandeur des résultats de la littérature : la figure C.2 représente la participation des réserves du tronc à la transpiration en fonction du diamètre du tronc mesuré à 1m30, pour plusieurs espèces (les résultats sont issus d'une recherche dans la littérature).

Nous avions obtenu une participation moyenne en août 2003 de 57 %. Mais nos résultats sont à l'échelle du peuplement. Nous ne pouvons donc placer ce point sur le graphique du fait qu'il prend en compte tous les arbres de la parcelle. Or, comme illustré sur la figure, nous pouvons souligner qu'elle est plus élevée que toute participation reportée précédemment. La participation la plus élevée observée était de 50 % en cas de forte sécheresse (pour *Pseudotsuga menziesii*, …REF). Mais elle ne comportait que les réserves du tronc, tandis que notre étude prend en compte aussi les branches et les feuilles. Nos résultats sont donc cohérents avec les études précédentes.

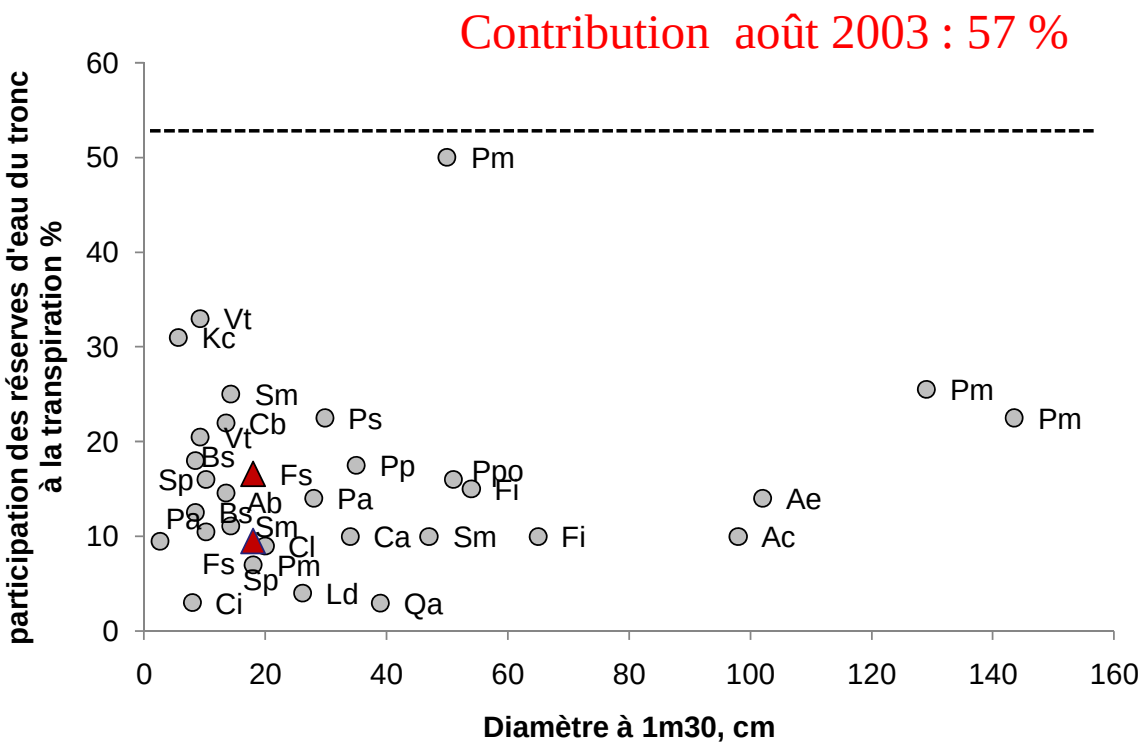


Figure C.2 *Relations entre la participation de la quantité d'eau prélevée quotidiennement dans les réservoirs du tronc à la transpiration et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH), pour différentes espèces (ronds gris, voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs) et pour les deux arbres étudiés en 2008 (triangles rouges).*

D'autre part, les tissus élastiques pour le hêtre ne libèrent que de faibles quantités d'eau : les valeurs maximales de leur participation étaient beaucoup plus faibles que celles obtenues pour l'ensemble des réserves hydriques, que ce soit en conditions non limitantes (2002 et 2008) ou au cours de la sécheresse de 2003.

La synthèse de l'ensemble de nos résultats concernant les réservoirs est illustrée sur la figure C.3. En pourcentage de la quantité d'eau totale prélevée dans les réserves par jour, en moyenne sur la saison :

- les réserves du tronc représentent 80 % de l'eau prélevée (les tissus élastiques ne représentant que 5 % des réserves du tronc) ;
- la quantité d'eau prélevée dans les feuilles représente en moyenne 16 % de la quantité d'eau prélevée ;
- enfin, les tissus élastiques des branches participent à hauteur de 2 % (sachant que les tissus élastiques des racines, étant supposés similaires à ceux des branches, représenteraient aussi 2%).

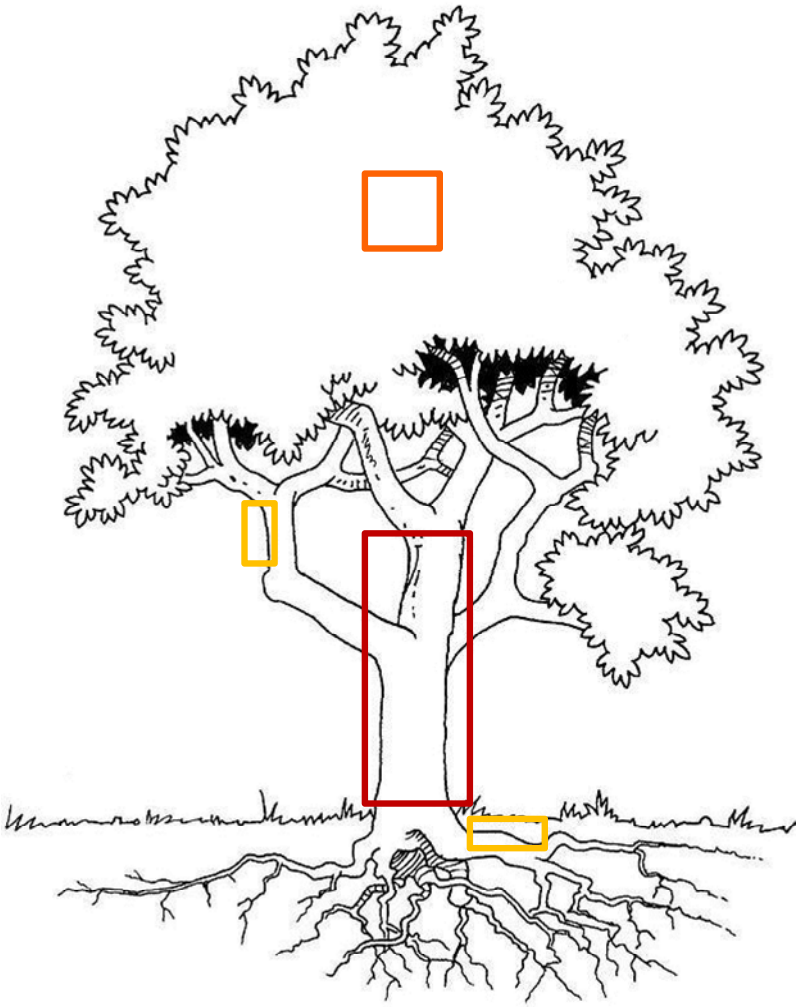


Figure C.3 *Schéma de la localisation et de l'importance relative des différents réservoirs étudiés en 2008 : le rectangle rouge représente le réservoir total du tronc, le carré orange le réservoir feuille, et les deux rectangles jaunes les tissus élastiques des branches et des racines.*

Les variations de dimension sont observables pour tous les organes, des racines aux branches (Chapitre IV). Ces réservoirs, considérés comme ayant une réponse rapide aux contraintes climatiques (Zweifel et al. 2001) sont effectivement très sensibles aux évènements pluvieux et à la demande climatique, à l'échelle infra-journalière (Chapitre IV). La sécheresse en 2003 nous a cependant permis de mettre en évidence une réponse longue et soutenue sur des périodes de 10 jours consécutifs voire plus en régime de dessèchement du sol (Chapitre III).

La sensibilité du hêtre, mise en évidence à travers plusieurs études (Leuschner et al. 2001 ; Leuschner et al. 2005 ; Bréda et al. 2006) a été confirmée ici aussi bien à travers la diminution drastique du flux de sève des arbres, que par celle du flux de vapeur du peuplement lors de la sécheresse de 2003. Cependant, les arbres ont survécu, peu de dépérissements ayant été observés (Bréda et al. 2006), ce qui

pourrait être expliqué en partie par le soutien des réserves d'eau du bois du tronc, celles du xylème majoritairement, très important au cours de cette sécheresse. Notre étude a ainsi permis de mettre en évidence un phénomène important chez le hêtre en cas de forte sécheresse : couplée à une fermeture stomatique précoce induisant la limitation du flux de transpiration, les réserves d'eau sont fortement mises à contribution.

Notre campagne de mesure de 2008 avait pour but premier l'évaluation des différentes caractéristiques hydrauliques du hêtre. Nos résultats montrent l'importance de procéder à ces mesures en conditions naturelles sur des arbres adultes, tout particulièrement si ces paramètres sont voués à être utilisés pour modéliser le fonctionnement d'un peuplement forestier. Or, comme pour tout dispositif de mesure en conditions naturelles, les mesures sont soumises aux aléas climatiques et à des incertitudes liées aux équipements et à la variabilité spatiale. Nous n'avons pu faire plus de répétitions, ce qui serait pourtant bénéfique pour pouvoir « assurer » les valeurs que nous avons obtenues sur les deux arbres dominants.
Nous avons trouvé que la répartition des résistances hydrauliques le long de l'arbre était en moyenne de 12 % dans les racines, 38 % dans le tronc et 50 % dans la couronne de l'arbre. La résistance hydraulique totale était en moyenne de 407 $MPa.h.m^{-3}$ pour un arbre, ou 32 10^3 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ rapportée à la surface foliaire et 14.5 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ rapportée à la surface de bois d'aubier.
La résistance hydraulique totale de chacun des deux arbres est représentée sur la figure C.4, avec celles obtenues sur d'autres espèces en fonction du diamètre du tronc des arbres (résultats issus de recherches dans la littérature). Les résultats que nous avons obtenus sont tout à fait cohérents avec les études précédentes.

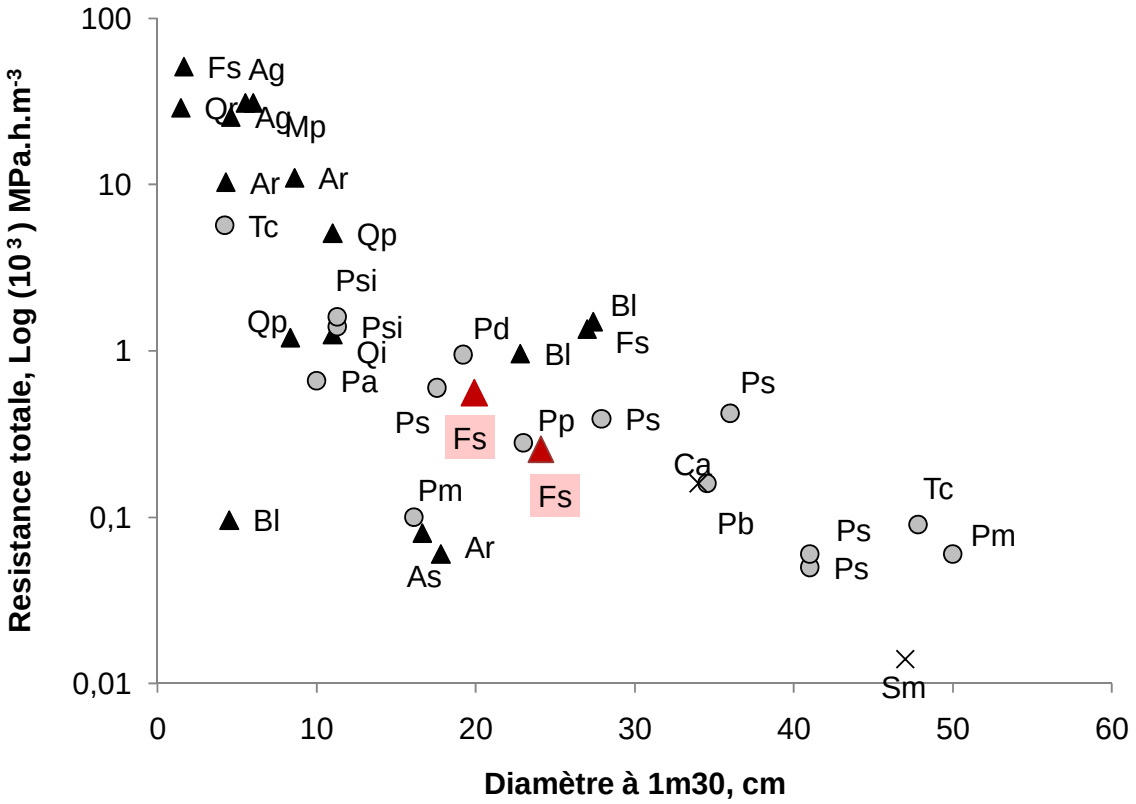


Figure C.4 *Relation entre la résistance hydrique totale de l'arbre et le diamètre du tronc à 1m30 (DBH) pour différentes espèces (ronds gris, triangles noirs et croix ; voir tableau I.4 pour la signification des abréviations, et I.1, I.2 et I.3 pour les sources d'où sont tirées les valeurs) et pour les deux arbres étudiés en 2008 (triangles rouges).*

La capacitance du tronc était de 0.008 $m^3.MPa^{-1}$ en moyenne pour l'arbre, 0.017 $m^3.m^{-3}.MPa^{-1}$ rapportée au volume de bois, tandis que la capacitance foliaire était de 0.0007 $m^3.MPa^{-1}$ en moyenne, soit 0.046 $m^3.m^{-3}.MPa^{-1}$ rapportée au volume de feuilles.

Les capacitances relatives au volume de tissu du tronc sont de l'ordre de grandeur de celles obtenues pour les autres espèces, mais parmi les valeurs les plus faibles (voir tableau C.1).

Sources	Ctronc $m^3.m^{-3}.MPa^{-1}$
Notre étude	**0.015 - 0.019**
Anacardium excelsum Meinzer et al. 2003	**0.3**
Pseudotsuga menziesii Domec et Gartner 2001	**0.05**
Acer saccharum Tyree et Yang 1990	**0.02**

Tableau C.1 *Rappel de nos résultats concernant les capacitances du tronc relatives au volume de tissu pour les deux arbres étudiés en 2008, et résultats apportés par d'dautres études sur d'autres espèces.*

Il sera toujours très difficile de conclure quand à la répartition de l'erreur entre le modèle et les données lorsque les deux sont comparés.

Nous avions émis plusieurs hypothèses concernant l'écart entre le flux de vapeur mesuré par les corrélations turbulentes en 2002 et 2003 et le flux de sève à l'échelle du peuplement T. Comme le bilan d'énergie n'était pas bouclé, nous avons considéré que le flux E était sous-estimé et l'avons corrigé en conséquence à partir des valeurs de T. Selon les simulations du modèle, qui force les différents flux participant au bilan d'énergie pour qu'il y ait un bouclage parfait, l'écart serait à attribuer au flux de chaleur sensible. Les simulations avec le modèle donnent des résultats très prometteurs et reproduisent bien les effets de la sécheresse de 2003.

Les simulations du modèle ont donné des résultats cohérents avec les mesures concernant l'utilisation des réserves d'eau au cours des saisons de 2002 et 2003.

L'utilisation du modèle et notre première comparaison avec les données nous a permis d'identifier quelques pistes d'améliorations possibles à apporter au modèle, notamment celle de prendre en compte le terme de stockage de chaleur dans la végétation.

Enfin, une analyse de sensibilité des principaux paramètres du modèle devra être réalisée afin de permettre d'identifier ceux qui nécessiteraient de plus amples mesures. Bien évidemment, les résultats très convaincants nous poussent à penser que ce modèle est robuste et utilisable pour des simulations du fonctionnement de la hêtraie en climat futur.

Les perspectives d'utilisation sont vastes, nous citerons :

Evolution du modèle pour simuler le développement de l'embolie dans les différents organes

Simulations sur des couverts de différents âges (effet de l'âge et de la dimension des arbres sur le fonctionnement) ;

Application à d'autres espèces.

Références bilbiographiques

Références bibliographiques

Aber, J.D., et Federer, C.A., 1992. A Generalized, Lumped-Parameter Model of Photosynthesis, Evapotranspiration and Net Primary Production in Temperate and Boreal Forest Ecosystems. *Oecologia*, 92(4): 463-474.

Aber, J.S., Wallace J., et Nowak M.C., 2002. Response of forest to climatic events and human management at Fort Leavenworth, Kansas. *Curr. Res. Earth Sci. Bull.*, 248 : 1–24.

Addington, R.N., Mitchell, R.J., Oren, R., et Donovan, L.A., 2004. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in Pinus palustris. *Tree Physiology*, 24(5): 561-569.

Aranda, I., Gil, L., et Pardos, J.A., 2005. Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (Fagus sylvatica L.) and sessile oak [Quercus petraea (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecology*, 179(2): 155-167.

Atkinson, C.J., et Taylor, J.M., 1996. Effects of elevated CO2 on stem growth, vessel area and hydraulic conductivity of oak and cherry seedlings. *New Phytologist*, 133(4): 617-626.

Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A. S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grunwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R., Vesala, T., 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research*, 30 (30): 113-175.

Aumann, C.A. et Ford, E.D., 2002. Modeling tree water flow as an unsaturated flow through a porous medium. *Journal of Theoretical Biology*, 219: 415–429.

Aussenac, G., 1978. La Secheresse De 1976 : Influence Des Deficits Hydriques Sur La Croissance Des Arbres Forestiers. *Revue Forestière Française*, 30(2): 103-114.

Backes, K., et Leuschner, C., 2000. Leaf water relations of competitive Fagus sylvatica and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 (3): 335-346.

Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davies, K., Evans, R., Fuentes, J., Wilson, K., et Wofsy, S., 2001. FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem- - scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the american Meteorological Society*, 82 (11): 2415-2434.

Baldocchi, D.D., et Wilson, K.B., 2001. Modeling CO2 and water vapor exchange of a temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecological Modelling*, 142: 155-184.

Baldocchi, D.D., Wilson, K.B., et Gu, L.H., 2002. How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest- an assessment with the biophysical model CANOAK. *Tree Physiology*, 22 (15-16): 1065-1077.

Ball, J.T., Woodrow, I.E., et Berry, J.A., 1987. A model predicting stomatal conductance and

its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In *Progress in Photosynthesis Research* (ed. I. Biggens), 221-224.

Barataud, F., Moyne, C., Breda, N. et Granier, A., 1995. Soil water dynamics in an oak stand. II. A model of the soil-root network compared with experimental data. *Plant and Soil*, 172: 29-43.

Barbour, M.M., Hunt, J.E., Walcroft, A.S., Rogers, G.N.D., McSeveny, T.M., et Whitehead D., 2005. Components of ecosystem evaporation in a temperate coniferous rainforest, with canopy transpiration scaled using sapwood density. *New Phytologist*, 165: 549-558.

Barrett, D.J., Hatton, T.J., Ash, J.E., et Ball, M.C., 1996. Transpiration by trees from contrasting forest types. *Australian Journal of Botany*, 44(3): 249-263.

Bartelink, H.H., 1997. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (Fagus sylvatica L). *Annales Des Sciences Forestieres*, 54(1): 39-50.

Battaglia, M., Cherry, M.L., Beadle, C.L., Sands, P.J. et Hingston, A., 1998. Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature. *Tree Physiology*, 18: 8-9.

Becker, P., Tyree, M.T., et Tsuda, M., 1999. Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole-plant level. *Tree Physiology*, 19(7): 445-452.

Berbigier, P., Bonnefond, J.M., Loustau, D., Ferreira, M.I., David, J.S., et Pereira, J.S., 1996. Transpiration of a 64-year old maritime pine stand in Portugal. 2. Evapotranspiration and canopy stomatal conductance measured by an eddy covariance technique. *Oecologia*, 107:43-52.

Bond, B.J., et Kavanagh, K.L., 1999. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf- specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 19(8): 503-510.

Borchert, R., 1994. Electric Resistance as a measure of tree water status during seasonal drought in a tropical dry forest in Costa-Rica. *Tree Physiology*, 14 : 299-312.

Borghetti, M., et Vendramin, G.G., 1987. Seasonal Changes of Soil and Plant Water Relations in Douglas-Fir Forest. *Acta Oecologica*, 8: 113-126.

Bouriaud, O., Breda, N., Dupouey, J.L., et Granier, A., 2005. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(12): 2920-2933.

Boyce, R.L., et McCune, D.C., 1992. Water Holdup Capacity and Residence Time of Red Spruce and Balsam Fir Branches. *Trees Structure and Function*, 6(1): 19-27.

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., et Granier, A., 1993 a. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of quercus petraea and quercus robur under water stress. *Annals of Forest Sciences*, 50:571-582.

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer ,E., et Granier, A., 1993 b. 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.

Bréda, N., Granier, A., Barataud, F., et Moyne, C., 1995. Soil water dynamics in an oak stand. I. Soil moisture, water potentials and water uptake by roots. *Plant and Soil*, 172:17-27.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., et Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Sciences*, 63, 625-644.

Brodribb, T.J. et Holbrook, N.M., 2003. Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist*, 158(2): 295-303.

Brodribb, T.J. et Holbrook, N.M., 2005. Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. *Plant Physiology*, 137(3): 1139-1146.

Brough, D.W., Jones, H.G., et J., Grace, 1986. Diurnal changes in water content of the stems of apple trees, as influenced by irrigation. *Plant, Cell and Environment*, 9:1-7.

Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., et Sternberg, L.D.L., 2003. Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant Cell and Environment*, 26(10): 1633-1645.

Buckley, T.N., 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist*, 168(2): 275-291.

Bugmann, H.K.M., 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, 77(7): 2055-2074.

Burton, A.J., Pregitzer, K.S., et Hendrick, R.L., 2000. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 125(3): 389-399.

Burgess, S.S.O., et Dawson, T.E, 2008. Using branch and basal trunk sap flow measurements to estimate whole-plant water capacitance: a caution. *Plant and Soil*, 305:5-13

Caldwell, M.M., Meister, H.P., Tenhunen, J.D., et Lange, O.L., 1986. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of Quercus coccifera in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees: Structure and Function*, 1: 25-41.

Calvet, J.C., Noilhan, J., Roujean, J.L., Bessemoulin, P., Cabelguenne, M., Olioso, A., et Wigneron, J.P., 1998. An interactive SVAT model tested against data from six contrasting sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 92: 73–95.

Cermak, J., Palat, M., et Penka, M., 1976. Transpiration Flow Rate in a Full-Grown Tree of Prunus Avium L. Estimated by the Method of Heat Balance in Connection with Some Meteorological Factors. *Plant Biology*, 18: 111-118.

Cermak, J., Huzulak, J., et Penka, M., 1980. Water potential and sap flow rate in adult trees with moist and dry soil as used for the assessment of root system depth. *Biologia Plantarum*, 22: 3-4

Cermak, J., Ulehla, J., Kucera, J., et Penka, M., 1982. Sap Flow Rate and Transpiration Dynamics in the Full-Grown Oak (Quercus Robus L.) in Floodplain Forest Exposed to Seasonal Floods as Related to Potential Evapotranspiration and Tree Dimensions. *Plant Biology*, 24: 446-460.

Cermak, J., Jenik, J., Kucera, J., et 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.

Cermak, J., et Nadezhdina N., 1998. Sapwood as the scaling parameter - defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Annals of Forest Sciences*, 55:

509-521.

Cermak, J., Kucera, J., Bauerle, W.L., Phillips, N., et Hinckley, T.M., 2007. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 27, 181-198.

Chiang, J.M., Iverson, L.R., Prasad, A., et Brown, K.J., 2008. Effects of Climate Change and Shifts in Forest Composition on Forest Net Primary Production. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50 (11): 1426-1439.

Chuang, Y.L., Oren, R., Bertozzi, A.L., Phillips, N., et Katul, G.G., 2006. The porous media model for the hydraulic system of a conifer tree: linking sap flux data to transpiration rate. *Ecological Modelling*, 191:447-468.

Churkina, G., et Running, S.W., 1998. Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems*, 1(2): 206-215.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., et Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437: 529-533.

Cienciala, E., et Lindroth, A., 1995. Gas-exchange and sap flow measurements of Salix viminalis trees in shortrotati- on forest .2. Diurnal and seasonal variations of stomatal response and water use efficiency. *Trees Structure and Function*, 9(5): 295-301.

Clark, J., et Gibbs, R.D., 1957. Studies in Tree Physiology. Iv. Further Investigations of Seasonal Changes in Moisture Content of Certain Canadian Forest Trees. *Canadian Journal of Botany*, 35: 219-252.

Cochard, H., Breda, N. et Granier, A., 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in Quercus during drought : evidence for stomatal control of embolism ? *Annals of Forest Sciences*, 53: 197-206.

Cochard, H., Lemoine, D., et Dreyer, E., 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in Fagus sylvatica L. *Plant Cell and Environment*, 22:101-108.

Cochard, H., Lemoine, D., Ameglio, T., et Granier, A., 2001. Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in Fagus sylvatica. *Tree Physiology*, 21(1), 27-33.

Comstock, J. et Mencuccini, M., 1998. Control of stomatal conductance by leaf water potential in Hymenoclea salsola (T&G), a desert subshrub. *Plant Cell and Environment*, 21(10): 1029-1038.

Comstock, J.P., 2000. Variation in hydraulic architecture and gas-exchange in two desert subshrubs, Hymenoclea salsola (T&G.) and Ambrosia dumosa (Payne). *Oecologia*, 125(1): 1-10.

Collatz, G.J., Ball, J.T., Grivet, C., et Berry, J.A., 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54: 107-136.

Cowan, I.R., 1965. Transport of water in the soil–plant–atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, 2: 221–239.

Cowan, I.R., 1972. Oscillations in Stomatal Conductance and Plant Functioning Associated with Stomatal Conductance : Observations and a Model. *Planta*, 106: 185-219.

Crombie, D.S., Milburn, J.A. et Hipkins, M.F., 1985. Maximum Sustainable Xylem Sap Tensions in Rhodendendron and Other Species. *Planta*, 163: 27-33.

Cruiziat, P., Cochard, H., et Ameglio, T., 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59:723-752.

Daley, M.J., Phillips, N.G., Pettijohn, J.C., et Hadley, J., 2008. Hydraulic responses to environmental perturbations in Tsuga canadensis and Betula lenta. *Tree Physiology*, 28: 1341–1348.

Damesin, C., Ceschia, E., Le Goff, N., Ottorini, J.M., et Dufrêne, E., 2002. *New Phytologist*, 153: 159–172.

Daudet, F.A., Ameglio, T., Cochard, H., Archilla, O., et Lacointe, A., 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, 56 (409): 135-144.

Davi, H., Dufrene, E., Granier, A., Dantec, V.l., Barbaroux, C., Francois, C., et Breda, N., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II.: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecological Modelling*, 185:387-405.

Davi, H., Bouriaud, O., Dufrene, E., Soudani, K., Pontailler, J.Y., Maire, G.l., Francois, C., Breda, N., Granier, A., et Dantec, V.l., 2006. Effect of aggregating spatial parameters on modelling forest carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 139:269-287.

Depury, D.G.G., et Farquhar, G.D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell and Environment*, 20(5): 537-557.

Deslauriers, A., Anfodillo, T., Rossi, S., Carraro, V., 2007. Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees. *Tree Physiology*, 27: 1125-1136.

Dewar, R.C., 2002. The Ball-Berry-Leuning and Tardieu-Davies stomatal models: synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. *Plant Cell and Environment*, 25(11): 1383-1398.

Dixon, H.H., 1914. Transpiration and the Ascent of Sap in Plants. MacMillan, London, UK.

Dobbs, R.C. et Scott, D.R.M., 1971. Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 1:80–83.

Dohrenbusch, A., Jaehne, S., Bredemeier, M. et Lamersdorf, N., 2002. Growth and fructification of a Norway spruce (Picea abies L. Karst) forest ecosystem under changed nutrient and water input. *Annals of Forest Science*, 59(4): 359-368.

Dolman, A.J., et Vandenburg, G.J., 1988. Stomatal Behaviour in an Oak Canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 43: 99-108.

Domec, J.C., et Gartner, B.L., 2003. Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, Cell and Environment*, 26: 471-483.

Domec, J.C., et Gartner, B.L., 2001. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees: Structure and Function*,

15:204-214

Domec, J.C., Pruyn, M.L., et Gartner, B.L., 2005. Axial and radial profiles in conductivities, water storage and native embolism in trunks of young and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, Cell and Environment*, 28:1103-1113.

Domec, J.C., Meinzer, F.C., Gartner, B.L., et Woodruff, D., 2006. Transpiration-induced axial and radial tension gradients in trunks of Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 26: 275-284.

Domec, J.C., Noormets, A., King, J.S., Sun, G.E., Mcnulty, S.G., Gavazzi, M.J., Boggs, J.L., et Treasure, E.A., 2009. Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation. *Plant, Cell and Environment*, 32 : 980–991

Downes, G., Beadle, C. et Worledge, D., 1999. Daily stem growth patterns in irrigated Eucalyptus globulus and E-nitens in relation to climate. *Trees : Structure and Function*, 14(2): 102-111.

Dufrene, E., Davi, H., Francois, C., Maire, G.l., Dantec, V.l., et Granier, A. , 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, 185: 407-436.

Edwards, W.R.N., et Jarvis, P.G., 1982. Relations between water content, potential and permeability in stems of conifers. *Plant Cell and Environment*, 5: 271-277.

Edwards, W.R.N., Jarvis, P.G., Landsberg, J.J., et Talbot, H., 1986. A dynamic model for studying flow of water in single trees. *Tree Physiology*, 1:309–324.

Ehman, J.L., 2002. An initial intercomparison of micrometeorological and ecological inventory estimates of carbon exchange in a mid- latitude deciduous forest (Vol 6, pg 575, 2000). *Global Change Biology*, 8(11): 1164.

Epron, D., et Dreyer, E., 1993. Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurence of non-uniform CO2 assimilation. *Tree Physiology*, 13, 107-117.

Farquhar, G.D., Voncaemmerer, S. et Berry, J.A., 1980. A Biochemical Model of Photosynthetic Co2 Assimilation in Leaves of C3 Species. *Planta*, 149: 78-90.

Fisher, R.A., Williams, M., Do Vale, R.L., Da Costa, A.L. et Meir, P., 2006. Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant Cell and Environment*, 29(2): 151-165.

Fritts, H.C., 1960. Multiple Regression Analysis of Radial Growth in Individual Trees. *Forest Science*, 6: 334-349.

Gardner, W.R., 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Science*, 89: 63–73.

Gartner, K., Nadezhdina, N., Englisch, M., Cermak, J., et Leitgeb, E., 2009. Sap flow of birch and Norway spruce during the European heat and drought in summer 2003. *Forest Ecology and Management*, 258 (5).

Gash, J.H.C., Shuttleworth, W.J., Lloyd, C.R., André, J.C., Goutorbe, J.P., et Gelpe, J., 1989. Micrometeorological measurements in Les Landes forest during HAPEX-MOBILHY. *Agricultural and Forest Meteorology*, 46, 131–147.

Gash, J.H.C., et Kabat, P., 2003. Further insight from large-scale observational studies of land/atmosphere interactions. In: Kabat, P., Claussen, M., Dirmeyer, P.A., Gash, J.H.C., Bravo de Guenni, L., Meybeck, M., Pielke Sr, R.A., Vörösmarty, C., Hutjes, R.W.A., Lütkemeier, S., (Eds.), *Vegetation, Water and the Climate: A New Perspective on an Interactive System*. Springer, Heidelberg.

Gash, J.H.C., et Dolman, A.J., 2003. Sonic anemometer(co)sine response and flux measurements : I. The potential for (co)sine error to affect sonic anemometer-based flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 119: 195-207.

Génard, M., Fishman, S., Vercambre, G., Huguet, J.G., Bussi, C., Besset, J., et Habib, R., 2001. A biophysical analysis of stem and root diameter variations in woody plants. *Plant Physiology*, 126 (1) : 188-202.

GIEC, 2007. Equipe de la rédaction principale: Bernstein, L., Bosch, P., Canziani, O., Chen, Z., Christ, R., Davidson, O., Hare, W., Huq, S., Karoly, D., Kattsov, V., Kundzewicz, Z., Liu, J., Lohmann, U., Manning, M., Matsuno, T., Menne, B., Metz, B., Mirza, M., Nicholls, N., Nurse, L., Palutikof, J., Parry, M., Qin, D., Ravindranath, N., Ren, J., Riahi, K., Rosenzweig, C., Rusticucci, M., Schneider, S., Sokona, Y., Solomon, S., Stott, P., Stouffer, R., Sugiyama, T., Swart, R., Tirpak, D., Vogel, C., Yohe, G., Sous la direction principale de Pachauri, RK., Reisinger, A. Bilan des changements climatiques. Contribution des groupes de travail 1,2 et 3 au quatrième rapport d'évaluation du groupe d'experts. 103 p. Genève, Suisse.

Giovannelli, A., Deslauriers, A., Fragnelli, G., Scaletti, L., Castro, G., Rossi, S., et Crivellaro, A., 2007. Evaluation of drought response of two poplar clones (Populus x canadensis Monch 'I-214' and P. deltoides Marsh. 'Dvina') through high resolution analysis of stem growth. *Journal of Experimental Botany*, 58: 2673-2683.

Goldhamer, D.A., Fereres, E., et Salinas, M., 2003. Can almond trees directly dictate their irrigation needs? *California Agriculture*, 57(4):138-144.

Goldstein, G., Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Jackson, P., et Celis, A., 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment*, 21 : 397-406.

Gordon, W.S. et J.S. Famiglietti. 2004. Response of the water balance to climate change in the United States over the 20th and 21st centuries: results from the VEMAP Phase 2 model intercomparisons. Global Biogeochem. Cycles 18.

Granier, A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annals of Forest Sciences*, 42 (2): 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., et Claustres, J.P., 1989. Relations hydriques dans un epicea (Picea abies L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Oecologica*, 10(3): 295-310.

Granier, A., et Bréda, N., 1996. Modelling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements. *Annals of Forest Sciences*, 53: 537–546.

Granier, A., Breda, N., Biron, P., et Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116: 269-283.

Granier, A., Loustau, D., et Breda, N., 2000a. A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. *Annals of Forest*

Sciences, 57(8):755-765.

Granier, A., Biron, P., et Lemoine, D., 2000b. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and forest meteorology*, 100: 291-308.

Granier, A., Aubinet, M., Epron, D., Falge, E., Gudmundsson, J., Jensen, N.O., Köstner, B., Matteucci, G., Pilegaard, K., Schmidt, M., et Tenhunen, J., 2003. Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. *Ecological studies*, 163: 55-70.

Granier, A., Reichstein, M., Breda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grunwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Kostner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and forest meteorology*, 143: 123-145.

Granier, A., Breda, N., Longdoz, B., Gross, P., et Ngao, J., 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Annals of Forest Sciences*, 65 (7).

Grant R.F., Wall, G.W., Kimball, B.A., Frumau, K.F.A., Pinter, P.J. Jr, Hunsaker, D.J. et Lamorte, R.L., 1999. Crop water relations under different CO2 and irrigation: testing of ecosys with the free air CO 2 enrichment (FACE) experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 95: 27–51.

Gross, K. et Koch, W., 1991. Water Relations of Picea-Abies .1. Comparison of Water Relations Parameters of Spruce Shoots Examined at the End of the Vegetation Period and in Winter. *Physiologia Plantarum*, 83(2): 290-295.

Hansen, A. et Dale, V., 2001. Biodiversity in US Forest under global climate change. E*cosystems*, 4: 161-163

Hao, G., Hoffmann, W.A., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Cao, K., et Goldstein, G., 2008. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia*, 155:405–415

Hellkvist, J., Richards, G.P., et Jarvis, P.G., 1974. Vertical Gradients of Water Potential and Tissue Water Relations in Sitka Spruce Trees Measured with the Pressure Chamber. *J. Appl. Ecol.*, 11:637-667.

Herzog, K.M., Hasler, R., et Thum, R., 1995. Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: Their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees Structure and Function*, 10(2): 94-101.

Hinckley, T.M., et Bruckerhoff, D.N., 1975. The Effects of Drought on Water Relations and Stem Shrinkage of Quercus Alba. *Canadian Journal of Botany*, 53: 62-72.

Hinckley, T.M., Lassoie, J.P. et Running, S.W., 1978. Temporal and Spatial Variations in the Water Status of Forest Trees. *Forest Sciences*, 20(72).

Hinckley, T.M., Dougherty, P.M., Lassoie, J.P., Roberts, J.E. et Teskey, R.O., 1979. A Severe Drought : Impact on Tree Growth, Phenology, Net Photosynthetic Rate and Water Relations. *Am. Midl. Nat.*, 102: 307-316.

Hinckley, T.M., Duhme, F., Hinckley, A.R. et Richter, H., 1980. Water Relations of Drought Hardy Shrub : Osmotic Potential and Stomatal Reactivity. *Plant Cell and*

Environment, 3: 131-140.

Hinckley, T. M., Brooks, J. R., Cermark, J., Ceulemans, R., Kucera, J., Meinzer, F. C., et Roberts, D. A., 1994. Water flux in a hybrid poplar stand. *Tree Physiology*, 14: 1005-1018.

Hoff, C., et Rambal, S., 2003. An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a Quercus ilex ecosystem. *Annals of Forest Sciences*, 60: 153-161.

Holtta, T., Vesala, T., Sevanto, S., Peramaki, M., et Nikinmaa, E., 2006. Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Munch hypothesis. *Trees : Structure and Function*, 20 (1): 67-78.

Holtta, T., Cochard, H., Nikinmaa, E., et Mencuccini, M., 2009. Capacitive effect of cavitation in xylem conduits: results from a dynamic model. *Plant, Cell and Environment*, 32: 10–21

Hunt, E.R. et Nobel, P.S., 1987. Non-Steady-State Water Flow for Three Desert Perennials with Defferent Capacitances. *Aust. J. Plant Physiol*, 14: 363-375.

Hunt R.E., Running S.R., et Federer C.A., 1991. Extrapolating plant water flow resistances and capacitances to regional scales. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54 : 169—195

Intrigliolo, D.S., et Castel, J.R., 2005. Usefulness of diurnal trunk shrinkage as a water stress indicator in plum trees. *Tree Physiology*, 26: 303-311.

IPCC Climate change 2007: the scientific basis, 2007, http://www.ipcc.ch/.

Irvine, J., et Grace J., 1997. Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. *Planta*, 202:455-461.

Irvine, J., Perks, M.P., Magnani, F., et Grace, J., 1998. The response of Pinus sylvestris to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*, 18: 393-402.

Iverson, L.R., Prasada, A.M., Matthews, S.N.,http://www.sciencedirect.com/science?_ob=ArticleURL&_udi=B6T6X-4PKX5R9-1&_user=4296857&_coverDate=02%2F10%2F2008&_rdoc=1&_fmt=high&_orig=search&_origin=search&_sort=d&_docanchor=&view=c&_acct=C000012518&_version=1&_urlVersion=0&_userid=4296857&md5=25cfc777d938cb096657d1fe43ab920e&searchtype=a - implicit0 et Peters, M., 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*, 254(3): 390-406.

James, S.A., Clearwater, M.J., Meinzer, F.C., et Goldstein, G., 2002. Heat dissipation sensors of variable length for the measurement of sap flow in trees with deep sapwood. *Tree Physiology*, 22: 277-283.

Jarbeau, J.A., Ewers, F.W., et Davis, S.D., 1995. The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant Cell and Environment*, 18(2): 189-196.

Jarvis, P.G., 1975. Water Transfer in Plants. In : Heat And Mass Transfer in *The Biosphere I. Transfer Processes In Plant Environment*: 370-394.

Jarvis, P.G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transactions of the Royal

Society of London Series B-*Biology Sciences*, 273: 593–610.

Jarvis, P.G., Edwards, W.R.N., et Talbot, H., 1981. Models of Plant and Crop Water Use. In : *Mathematics And Plant Physiology*, 151-194.

Jones, H.G., 1978. Modelling Diurnal Trends of Leaf Water Potential in Transpiring Wheat. *Journal of Applied Ecology*, 15: 613-628.

Jump, A.S., Hund, J.M. et Penuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of fagus sylvatica. *Global Change Biology*, 12: 2163-2174.

Katul, G., Leuning, R., et Oren, R., 2003. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant Cell and Environment*, 26(3): 339-350.

Kauppi, P.E., Mielikainen, K., et Kuusela, K., 1992. Biomass and Carbon Budget of European Forests, 1971 to 1990. *Science*, 256(5053): 70-74.

Kobayashi, Y., et Tanaka, T., 2001. Water flow and hydraulic characteristics of Japanese red pine and oak trees. *Hydrological Processes*, 15: 1731–1750.

Kolb, K.J., et Sperry, J.S., 1999. Differences in drought adaptation between subspecies of sagebrush (Artemisia tridentata). *Ecology*, 80(7): 2373-2384.

Köstner, B. M. M., Schulze, E. D., Kelliher, F. M., Hollinger, D. Y., Byers, J. N., Hunt, J. E., McSeveny, T. M., Meserth, R., et Weir, P. L., 1992. Transpiration and Canopy Conductance in a Pristine BroadLeaved Forest of Nothofagus - An Analysis of Xylem Sap Flow and Eddy Correlation Measurements. *Oecologia*, 91(3): 350-359.

Köstner, B., Biron, P., Siegwolf, R., et Granier, A., 1996. Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods. *Theor.Appl.Climatol.*, 53: 105-113.

Köstner, B., Falge, E.M., Alsheimer, M., Geyer, R., et Tenhunen, J.D., 1998. Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Annals of Forest Sciences*, 55 : 1-12.

Köstner, B., Granier, A., et Cermak, J., 1998. Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Annales Des Sciences Forestières*, 55: 13-27.

Kozlowski, T.T. et Winget, C.H., 1964. Diurnal and Seasonal Variation in Radii of Tree Stems. *Ecology*, 45(1): 149-155.

Kramer, K., et Mohren, G.M.J., 1996. Sensitivity of FORGRO to climatic change scenarios: A case study on Betula pubescens, Fagus sylvatica and Quercus robur in the Netherlands. *Climatic Change*, 34(2): 231-237.

Kramer, K., Leinonen, I., Bartelink, H., Berbigier, P., Borghetti, M., Bernhofer, C., Ciencala, E., Dolman, A. J., Valentini, R., et Vesala, T., 2002. Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO2 and H2O fluxes at six forest sites in Europe. *Global Change Biology*, 8: 213-230.

Kumagai, T., 2001. Modeling water transportation and storage in sapwood -- model development and validation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 109:105-115.

Kuppers, M., 1984. Carbon Relations and Competition between Woody Species in a Central European Hedgerow Ii. Stomatal Responses, Water Use and Hydraulic Conductivity in the Root/Leaf Pathway. *Oecologia*, 64: 344-354.

Ladefoged, K., 1963. Transpiration of Forest Trees in Closed Stands. *Physiol. Plant*., 16: 378-414.

Lamaud, E., Ogee, J., Brunet, Y., et Berbigier, P., 2001. Validation of eddy flux measurements above the understorey of a pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106: 187-203.

Landsberg, J.J., Blanchard, T.W., et Warrit, B., 1976. Studies on the movement of water through apple trees. *Journal of Experimental Botany*, 27: 579-596.

Larcher, W., 2003. Physiological Plant Ecology, p. 513. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Lassoie, J.P., 1973. Diurnal Dimensional Fluctuations in a Douglas-Fir Stem in Response to Tree Water Status. *Forest Sciences*, 19: 251-255.

Lassoie, J.P., 1979. Stem Dimensional Fluctuations in Douglas-Fir of Different Crown Classes. *Forest Sciences*, 25(1): 132-144.

Law, B.E., Falge, E., Gu, L., Baldocchi, D.D., Bakwin, P., Berbigier, P., Davis, K., Dolman, A.J., Falk, M., Fuentes, J.D., Goldstein, A., Granier, A., Grelle, A., Hollinger, D., Janssens, I.A., Jarvis, P., Jensen, N.O., Katul, G., Mahli, Y., Matteucci, G., Meyers, T., Monson, R., Munger, W., Oechel, W., Olson, R., Pilegaard, K., Paw, K.T., Thorgeirsson, H., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., et Wofsy, S., 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113: 97-120.

Ledantec, V., Dufrene, E., et Saugier, B., 2000. Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecology and Management*, 134: 71-81.

Lemoine, D., 2000. Fonctionnement hydrique du hêtre : architecture hydraulique et sensibilité à la cavitation. PhD Thesis, Univ. Nancy-I, France, 77 pages.

Lemoine, D., Cochard, H., et Granier, A., 2002. Within crown variation in hydraulic architecture in beech (Fagus sylvatica L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Annals of Forest Sciences*, 59: 19-27.

Leuning, R., 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment*, 18: 339-355.

Leuning, R., Tuzet, A., et Perrier, A., 2003. Stomata as part of the soil-plant-atmosphere continuum. In *Forests at the Land–Atmosphere Interface* (eds M. Mencuccini, J. Grace, J. Moncrieff, K. McNaughton). CAB International, Edinburgh, Scotland.

Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., et Runge, M., 2001. Drought responses et leaf, stem, and fine root levels of competitive Fagus sylvatica L. and Quercus petraea (Matt.)Liebl. trees in dry and wet years. *Forest ecology and management*, 149: 33-46.

Leuschner, C., Coners, H., et Icke, R., 2004. In situ measurement of water absorption by fine roots of three temperate trees: species differences and differential activity of superficial and deep roots. *Tree Physiology*, 24: 1359-1367.

Leuzinger, S., Zotz, G., Asshoff, R., et Horner, C., 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in central Europe. *Tree Physiology*, 25: 641-650.

Levitt, D.G., Simpson, J.R., et Tipton, J.L., 1995. Water use of two landscape tree species in Tucson, Arizona. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 120(3): 409-416.

Lhomme, J.P., Rocheteau, A., Ourcival, J.M., et Rambal, S., 2001. Non-steady-state modeling of water transfer in a Mediterranean evergreen canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108:67-83.

Linton, M.J., Sperry, J.S., et Williams, D.G., 1998. Limits to water transport in Juniperus osteosperma and Pinus edulis: implicati- ons for drought tolerance and regulation of transpiration. *Functional Ecology*, 12(6): 906-911.

Logullo, M.A., et Salleo, S., 1992. Water Storage in the Wood and Xylem Cavitation in 1-Year-Old Twigs of Populus deltoides Bartr. *Plant Cell and Environment*, 15(4): 431-438.

Loustau, D., Granier, A. and Moussa, F.E.H., 1990. Seasonal Variations of Sap Flow in a Maritime Pine Stand. *Annales Des Sciences Forestieres*, 47(6): 599-618.

Loustau, D., et Granier, A., 1993. Environmental control of water flux through Maritime pine (Pinus pinaster Ait.). In *Water Transport in Plants Under Climatic Stress*. Eds. M. Borghetti, J. Grace and Raschi. Cambridge University Press, 205-218.

Loustau, D., Berbigier, P., Roumagnac, P., Arrudapacheco, C., David, J.S., Ferreira, M.I., Pereira, J.S., et 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., et 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. *Annals of Forest Sciences*, 55:1-2.

Lu, P., 1992. Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de confières (Abies alba Miller, Picea abies (L.) Karsten et Pinus sylvestris L.) ; effet de l'âge. PhD thesis. Univ. Nancy-I. 115p.

Lu, P., Biron, P., Granier, A., et Cochard, H., 1996. Water relations of adult Norway spruce (Picea abies (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. *Annals of Forest Sciences*, 53 : 113-121.

Magnani, F., et Borghetti, M., 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in Fagus sylvatica. *Plant Cell and Environment*, 18(6), 689-696.

Martinez-Vilalta, J., Pinol, J., Beven, K., 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling*, 155 (2-3): 127–147.

Medlyn, B., 2004. A MAESTRO retrospective. In *Forests at the Land–Atmosphere Interface*. Eds. M. Mencuccini, J. Moncrieff, K. McNaughton and J. Grace. CABI Publishing, Cambridge, MA, 105–122.

McMurtrie, R.E., Leuning, R., Thompson, W.A., et Wheeler, A.M., 1992. A Model of Canopy Photosynthesis and Water Use Incorporating a Mechanistic Formulation of Leaf CO2 Exchange. *Forest Ecology and Management*, 52(1-4): 261-278.

Meier, I.C., et Leuschner, C., 2008. Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biology*. 14: 2081–2095

Meinzer, F. C., Goldstein, G., Jackson, P., Holbrook, N. M., Gutierrez, M. V., et Cavelier, J.,

1995. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: The influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia*, 101(4): 514-522.

Meinzer, F.C., Andrade, J. L., Goldstein, G. Holbrook, N. M., Cavelier, J., et Jackson, P., 1997. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant Cell and Environment*, 20(10): 1242-1252.

Meinzer, F.C., James, S.A., Goldstein, G., et Woodruff, D., 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment*, 26(7): 1147-1155.

Meinzer, F.C., James, S.A., et Goldstein, G., 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology*, 24 (8): 901-909.

Meinzer, F.C, Johnson, D.M., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., David, R., et Woodruff, D.R., 2009. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23: 922–930

Mencuccini, M., et Grace, J., 1996. Hydraulic conductance, light interception and needle nutrient concentration in Scots pine stands and their relations with net primary productivity. *Tree Physiology*, 16(5): 459-468.

Mencuccini, M., et Magnani, F., 2000. Comment on 'Hydraulic limitation of tree height: a critique' by Becker, Meinzer & Wullschleger. *Functional Ecology*, 14(1): 135-137.

Mencuccini, M., 2002. Hydraulic constraints in the functional scaling of trees. *Tree Physiology*, 22: 553-565.

Mencuccini, M., 2003. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant and Cell Physiology*, 26: 163-182.

Messinger, S.M., Buckley, T.N. et Mott, K.A., 2006. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO2. *Plant Physiology*, 140(2): 771-778.

Mohren, G.M.J., 1997. Simulations of direct effects of CO2 and temperature increase on forest growth: the LTEEF project. In: *Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems* (Eds G.M.J. Mohren, K., Krmaer, S., Sabate), Forest sciences, 52:307-317, Kluwer Academic Publishers.

Molz, FJ, Klepper, B., 1972. Radial propagation of water potential in stems. *Agron J.*, 64:469-473

Molz, F.J., et Klepper, B., 1973. On the Mechanism of Water-Stress-Induced Stem Deformation. *Agron. J.*, 65:304-306.

Moncrieff, J. B., Massheder, J. M., Debruin, H., Elbers, J., Friborg, T., Heusinkvel- d, B., Kabat, P., Scott, S., Soegaard, H., et Verhoef, A., 1997. A system to measure surface fluxes of momentum, sensible heat, water vapour and carbon dioxide. *Journal of Hydrology*, 189: 1-4.

Moreshet, S., Cohen, Y., Green, G.C. et Fuchs, M., 1990. The Partitioning of Hydraulic Conductances Within Mature Orange Trees. LA English. *Journal of Experimental Botany*, 41(228): 833-839.

Nadezhdina, N., Steppe, K., De Pauw, D.J.W., Bequet, R., Cermak, J., et Ceulemans, R.,

2009. Stem-mediated hydraulic redistribution in large roots on opposing sides of a Douglas-fir tree following localized irrigation. *New Phytologist*, 184: 932–943

Nardini, A., Tyree, M.T., et Salleo, S., 2001. Xylem cavitation in the leaf of Prunus laurocerasus and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiology*, 125, 4 :1700-1709.

Nisbeth, T.R., et Mullins, C.E., 1986. A comparison of live and dead root weights in stands of Sitka spruce in contrasting soil water regimes. *Canadian Journal of Forest Research*, 16: 394–397.

Nobel, P. S., et Jordan, P. W., 1983. Transpiration stream of desert species: resistances and capacitances for a C3, a C4, and a CAM plant. *Journal of Experimental Botany*, 34(147): 1379-1391.

Offenthaler, I., Hietz, P., et Richter, H., 2001. Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. *Trees: Structure and Function*, 15(4): 215-221.

Oishi, A.C., Oren, R., et Stoy, P.C., 2008. Estimating components of forest evapotranspiration : a footprint approach for scaling sap flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148 (11).

Olioso, A., Carlson, T.N., et Brisson, N., 1996. Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agricultural and Forest Meteorology*, 81: 1-2.

Pallardy, S.G., 1989. Hydraulic Architecture and Conductivity: an Overview. 3-19.

Panterne, P., Burger, J., et Cruiziat, P., 1998. A model of the variation of water potential and diameter within a woody axis cross-section under transpiration conditions. Trees*: Structure and Function*. 12:293-301.

Parlange, J.Y., Turner, N.C., et Waggoner, P.E., 1975. Water uptake, diameter change, and nonlinear diffusion in tree stems. *Plant Physiology*, 55:247-250

Peiffer, M. 2005. Paramétrisation du bilan hydrique et établissement des flux d'eau et de nutriments dans des séquences de hêtraies de plaine. PhD Thesis, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Nancy, France, 135p.

Peiffer , M., Bréda, N., Badeau, V., Aranda, I., Betsch, P., et Granier, A., 2010. Water relations within European beech crown are altered under extreme soil water deficit. *Tree Physiology*, Submitted.

Peng, C., Liu, J., Dang, Q., Apps, M.J., Jiang, H., 2002. TRIPLEX : a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. *Ecological modelling*, 153:109-130.

Perämäki, M., Nikinmaa, E., Sevanto, S., Ilvesniemi, H., Siivola, E., Hari, P., et Vesala, T., 2001. Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: an analysis using a dynamic sap flow model. *Tree Physiology*, 21 (12-13): 889-897.

Perämäki, M., Vesala, T., et Nikinmaa, E., 2005. Modeling the dynamics of pressure propagation and diameter variation in tree sapwood. *Tree Physiology*. 25:1091-1099.

Petit, R.J., Hu, F., et Dick, C.W., 2008. Forests of the Past: A Window to Future Changes. *Science*, 320 (5882): 1450 - 1452

Phillips, N., Oren, R., et Zimmermann , R., 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. *Plant, Cell and Environment*. 19:983-990.

Phillips, N., Nagchaudhuri, A., Oren, R., et Katul, G., 1997. Time constant for water transport in loblolly pine trees estimated from time series of evaporative demand and stem sapflow. *Trees: Structure and Function*, 11:412-419.

Phillips, N.A., Ryan, M.G., Bond, B.J., McDowell, N.G., Hinckley, T.M., et Cermák, J., 2003. Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, 23, 237–245.

Pothier, D., Margolis, H.A. and Waring, R.H., 1989. Patterns of change of staurated sapwood permeability and sapwood conductance with stand development. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 432-439.

Powell, D.B.B., et Thorpe, M.R., 1977. Dynamic Aspects of Plant-Water Relations. In : *Environmental Effects On Crop Physiology*: 259-285.

Quentin, C., Bigorre, F., Breda, N., Granier, A., et Tessier, D., 2001. Etude des sols de la foret de Hesse (Lorraine). Contribution a l'étude du bilan hydrique. *Etude et gestion des sols*, 8(4) : 279-292.

Raftoyannis, Y., et Radoglou, K., 2002. Physiological Responses of Beech and Sessile Oak in a Natural Mixed Stand During a Dry Summer. *Annals of Botany*, 89, 723-730.

Rasse, D. P., Francois, L., Aubinet, M., Kowalski, A. S., Vandewalle, I., Laitat, E., et Gerard, J. C., 2001. Modelling short-term CO2 fluxes and long-term tree growth in temperate forests with ASPECTS. *Ecological Modelling*, 141(1-3): 35-52.

Reich, P.B., et Hinckley, T.M., 1989. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily diffusive conductance in two oak species. *Functional ecology*, 3: 719-726.

Reichstein, M., Ciais, P., Papale, D., Valentini, R., Running, S., Viovy, N., Cramer, W., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Bernhofer, C., Buchmann, N., Carrara, A., Grünwald, T., Heimann, M., Heinesch, B., Knohl, A., Kutsch, W., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Pilegaard, K., Pumpanen, J., Rambal, S., Schaphoff, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Vesala, T., et Zhao, M., 2007. Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modelling analysis. *Global Change Biology*, 13: 634–651.

Roberts, J., 1977. The Control of Transpiration by Leaf Water Status and Other Factors in Pinus Sylvestris L. ?

Running, S.W., 1980. Relating Plant Capacitance to the Water Relations of Pinus Contorta. *Forest Ecology And Management*, 2: 237-252.

Running, S.W., et Gower, S.T., 1991. Forest-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiology*, 9: 147-160.

Running, S.W., et Coughlan, J.C., 1998. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological modelling*, 42: 125-154.

Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N., et Holbrook, N.M., 2003. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell and Environment*, 26: 1343-1356.

Sack, L., Tyree, M.T., et Holbrook, N.M., 2005. Leaf hydraulic architecture correlates with

regeneration irradiance in tropical rainforest trees. *New Phytologist*, 167(2): 403-413.

Sack, L., et Holbrook, N.M., 2006. Leaf hydraulics. Annual Review of Plant Biology. 57: 361-381

Saliendra, N.Z., et Meinzer, F.C., 1989. Relationship between root/soil hydraulic properties and stomatal behavior in sugarcane. *Aust. J. Plant Physiol*, 16: 241-50.

Saliendra, N.Z., Sperry, J.S., et Comstock, J.P., 1995. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in Betula occidentalis. *Planta*, 196(2): 357-366.

Sandford, A.P., et Jarvis, P.G., 1986. Stomatal Responses to Humidity in Selected Conifers. *Tree Physiology*, 2: 89-103.

Santantonio, D., et Hermann, R.K., 1985. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Annales des Science Forestière*, 42, 113–142.

Saugier, B., Granier, A., Pontailler, J.Y., Dufrene, E., et Baldocchi, D.D., 1997. Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods. *Tree Physiology*, 17: 8-9.

Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, B., Ryan, M.G., et Vourlitis, G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149 (3): 369-399.

Schär, C., Vidale, P. L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Liniger, M. A., et Appenzeller, C., 2004. The role of increasing temperature variability in european summer heatwaves. *Nature*, 427(6972):332-6.

Schiller, G., et Cohen, Y., 1995. Water Regime of a Pine Forest Under a Mediterranean Climate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 74: 3-4.

Schmid, H.P., 2002. Footprint modelling for vegetation atmosphere exchange studies: a review and perspective. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113: 159-183.

Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D., et Hemmingsen, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148:339–346.

Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., et Miralles-Wilhelm, F., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell and Environment*, 30 (2) : 236-248.

Scholz, F.C., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., et Miralles-Wilhelm, F., 2008. Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. *Tree Physiology*, 28: 469-480.

Schulze, E.D., Cermak, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasicek, F., Gries, W., et Kucera, J., 1985. Canopy Transpiration and Water Fluxes in the Xylem of the Trunk of Larix and Picea Trees - a Comparison of Xylem Flow, Porometer and Cuvette Measurements. *Oecologia*, 66: 475-483.

Schultz, H.R., et Matthews, M.A., 1993. Xylem Development and Hydraulic Conductance in Sun and Shade Shoots of Grapevine (Vitis vinifera L) - Evidence That Low Light Uncouples Water Transport Capacity from Leaf Area. *Planta*, 190(3): 393-406.

Sevanto, S., Vesala, T., Peramaki, M., et Nikinmaa, E., 2002. Time lags for xylem and stem diameter variations in a Scots pine tree. *Plant, Cell and Environment*, 25:1071-1077.

Sevanto, S., Mikkelsen, T.N., Pilegaard, K., et Vesala, T., 2003. Comparison of tree stem

diameter variations in beech (Fagus sylvatica L.) in Soro Denmark and in Scots pine (Pinus sylvestris L.) in Hyytiala, Finland. *Boreal Environment Research*, 8(4): 457-464.

Sevanto, S., Nikinmaa, E., Riikonen, A., Daley, M., Pettijohn, J.C., Mikkelsen, T.N., Phillips, N., et Holbrook, N.M., 2008. Linking xylem diameter variations with sap flow measurements. *Plant and Soil*, 305:77–90.

Shuttleworth, W.J., 1989. Micrometeorology of temperate and tropical forest. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 324: 299-334.

Simioni, G., LeRoux, X., Gignoux, J., et Sinoquet, H., 2000. TREEGRASS : A 3D, process based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. *Ecological Modelling*, 131:47-63.

Sinoquet, H., Leroux, X., Adam, B., Ameglio, T., et Daudet, F.A., 2001. RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant Cell and Environment*, 24 (4) : 395-406.

Sperry, J.S., Donnelly, J.R., et Tyree, M.T., 1988. Seasonal Occurrence of Xylem Embolism in Sugar Maple (Acer Saccharum). *Amer.J.Bot.*, 75: 1212-1218.

Sperry, J.S., et Tyree, M.T., 1990. Water-Stress-Induced Xylem Embolism in 3 Species of Conifers. *Plant Cell and Environment*, 13(5): 427-436.

Sperry, J.S., et Pockman, W.T., 1993. Limitation of Transpiration by Hydraulic Conductance and Xylem Cavitation in Betula occidentalis. *Plant Cell and Environment*, 16(3): 279-287.

Sperry, J.S., 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 104: 13-23.

Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., et Comstock, J.P., 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, cell and environment*, 25: 251-263.

Sperry, J.S., Meinzer, F.C., et McCulloh, K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, 31: 632–645.

Spicer, R., et Gartner, B.L., 1998. Hydraulic properties of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii) branches and branch halves with reference to compression wood. *Tree Physiology*, 18(11): 777-784.

Stahl, C., Burban, B., Bompy, F., Jolin, Z., Sermage J., et Bonal, D., 2010. Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 393–405

Steinberg, S.L., McFarland, M.J., et Worthington, J.W., 1990. Comparison of Trunk and Branch Sap Flow with Canopy Transpiration in Pecan. *Journal of Experimental Botany*, 41(227): 653-659.

Steppe, K., Lemeur, R., et Samson, R., 2002. Sap flow dynamics of a beech tree during the solar eclipse of 11 August 1999. *Agricultural and Forest Meteorology*, 112(3-4): 139-149.

Steppe, K., et Lemeur, R., 2004. An experimental system for analysis of the dynamic sap-flow characteristics in young trees: results of a beech tree. *Functional Plant Biology*,

31: 83-92.

Steppe, K., Lemeur, R., et Vanrolleghem, A., 2005. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to dialy stem diameter fluctuation and radial stem growth. *Tree Physiology*, 26, 257-273.

Steppe, K., De Pauw, D.J.W., Lemeur, R., et Vanrolleghem, P.A., 2006. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiology*, 26:257–273.

Steppe, K., et Lemeur R., 2007. Effects of ring-porous and diffuse-porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model. *Tree Physiology*, 27: 43-52.

Steppe, K., De Pauw, D.J.W., et Lemeur, R., 2008. A step towards new irrigation scheduling strategies using plant-based measurements and mathematical modeling. *Irrig Sci*, 26: 505–517

Steudle, E., 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 1531-1542.

Stewart, J.B., 1988. Modelling Surface Conductance of Pine Forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 43: 19-35.

Stott, P.A., Stone, D.A., et Allen, M.R., 2004. Human contribution to the European heatwave of 2004. *Nature*, 432: 610–614.

Tardieu, F., et Davies, W.J., 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 16, 341–349.

Tardif, J., Brisson, J. et Bergeron, Y., 2001. Dendroclimatic analysis of Acer saccharum, Fagus grandifolia, and Tsuga canadensis from an old-growth forest, southwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(9): 1491-1501.

Tatarinov, F., et Cermak, J., 1999. Daily and seasonal variation of stem radius in oak. *Annals of Forest Science*, 56(7): 579-590.

Taylor, G., et Dobson, M.C., 1989. Photosynthetic characteristics, stomatal responses and water relations of Fagus sylvatica: impact of air quality at a site in southern Britain *New Phytologist*, 113: 265-273

Tenhunen, J.D., Pearcy, R.W., et Lange, O.L., 1987. Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. *Stomatal function*. (Zeiger E., Farquhar G.D. & Cowan I.R., eds.), Stanford University Press, Stanford, pp. 323-351.

Teskey, R.O., et Hinckley, T.M., 1981. Influence of Temperature and Water Potential on Root Growth of White Oak. *Physiol. Plant*., 52: 363-369.

Tessier du Cros, E., 1981. Le hêtre, INRA Edition, Paris, 613 pp.

Thompson, M.V., et Holbrook, N.M., 2004. Scaling phloem transport: information transmission. *Plant Cell and Environment*, 27(4): 509-519.

Tognetti, R., Longobucco, A., et Raschi, A., 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in Quercus pubescens and Quercus ilex co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist*, 139(3): 437-447.

Tsuda, M., et Tyree, M.T., 1997. Whole-plant hydraulic resistance and vulnerability

segmentation in Acer saccharinum. *Tree Physiology*, 17(6): 351-357.

Tuzet, A., Perrier, A., et Leuning, R., 2003. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*. 26:1097-1116.

Tuzet, A., et Perrier, A., 2007. Modelling the dynamics of water flow through plants: role of capacitance in stomatal conductance and plant water relations. In: "*Response of crops to limited water: Understanding and modelling water stress effects on plant growth processes*", Advances in Agricultural Systems Modelling Series 1, Chap. 5, ASA/CSSA/SSSA, Madison, USA, 145-164.

Tyree, M.T., et Dixon, M.A., 1986. Water Stress Induced Cavitation and Embolism in Some Woody Plants. *Physiol. Plant.*, 66: 397-405.

Tyree, M.T., 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiology*. 4:195-217.

Tyree, M.T., et Sperry, J.S., 1988. Do Woody Plants Operate near the Point of Catastrophic Xylem Dysfunction Caused by Dynamic Water Stress? Answers from a Model. *Plant Physiol.*, 88: 0574-0580.

Tyree, M.T., et Sperry, J.S., 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant Phys. Mol. Bio.*, 40: 19-38.

Tyree, M.T., et Yang, S., 1990. Water storage capacity of Thuja tsuga and Acer stems mesured by dehydration isotherms: the contribution of capillary water and cavitation. *Planta*, 182 (3): 420-426.

Tyree, M.T., et Ewers, F.W., 1991. The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, 119(3): 345-360.

Tyree, M.T., Cochard, H., Cruiziat, P., Sinclair, B., et Ameglio, T., 1993a. Drought-Induced Leaf Shedding in Walnut - Evidence for Vulnerability Segmentation. *Plant Cell and Environment*, 16(7): 879-882.

Tyree, M.T., Sinclair, B., Lu, P., et Granier, A., 1993b. Whole shoot hydraulic resistance in Quercus species measured with a new high-pressure flowmeter. *Annals of Forest Sciences*, 50: 417-423.

Ueda, M., et Shibata, E., 2001. Diurnal changes in branch diameter as indicator of water status of Hinoki cypress Chamaecyparis obtuse. *Trees: Structure en Function*, 15:315–318

Van Don Honert, T.H., Water transport in plants as a catenary process, Discuas. *Faraday Soc*. 3(1948) 146—153

Verbeeck, H., Steppe, K., Nadezhdina, N., Beek, M.O.d., Deckmyn, G., Meiresonne, L., Lemeur, R., Cermak, J., Ceulemans, R., et Janssens, I.A., 2007. Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. *Tree Physiology*, 27: 1671-1685.

Van der Molen, M.K., Gash J.H.C., et Elbers, J.A., 2004. Sonic anemometer (co)sine response and flux measurements: II. The effect of introducing an angle of attack dependent calibration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 122: 95-109.

Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo, V.R., et Gil-Pelegrin, E., 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*, 54: 2015–2024.

Waggoner, P.E., et Turner, N.C., 1971. Transpiration and Its Control by Stomata in a Pine Forest. Bull. *Connecticut Agricultural Experiment Station*, 726(87).

Wang, Y.P., et Jarvis, P.G., 1990. Influence of Crown Structural Properties on PAR Absorption, Photosynthesis, and Transpiration in Sitka Spruce Application of a Model (MAESTRO). *Tree Physiology*, 7(1-4): 297-316.

Wang, Y.P., et Leuning, R., 1998. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 91: 1-2.

Waring, R.H., et 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., et Jarvis, P.G., 1979. The Contribution of Stored Water to Transpiration in Scots Pine. *Plant Cell and Environment*, 2: 304-317.

Whitehead, D., Edwards, W.R.N., et Jarvis, P.G., 1984. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of Picea sitchensis and Pinus contorta. *Canadian Journal of Forest Research*, 14: 940–947.

Whitehead, D., 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology*, 18: 8-9.

Williams, M., Rastetter, E.B., Fernandes, D.N., Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Shaver, G.R., Melillo, J.M., Munger, J.W., Fan, S.-M. et Nadelhoffer, K.J., 1996. Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a Quercus-Acer stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic conductance. *Plant Cell and Environment*, 19: 911– 927.

Williams, M., Bond, B.J., et Ryan, M.G., 2001. Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant Cell and Environment*, 24(7): 679-690.

Wilson, K.B., Baldocchi, D.D., et Aubinet, M., (2002) Energy partitioning between latent and sensible heat flux during the warm season at FLUXNET sites. *Water Resources Research*, 38.

Wronski, E.B., Holmes, J.W., et Turner, N.C., 1985. Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. *Plant, Cell and Environment*, 8: 613-622.

Wullschleger, S.D., Hanson, P.J., et Todd, D.E., 1996. Measuring stem water content in four deciduous hardwoods with a time-domain reflectometer. *Tree Physiology*, 16(10): 809-815.

Wullschleger, S.D., Meinzer, F.C., et Vertessy, R.A., 1998. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 18: 8-9.

Yang, S.D., et Tyree, M.T., 1993. Hydraulic Resistance in Acer saccharum Shoots and Its Influence on Leaf Water Potential and Transpiration. *Tree Physiology*, 12(3): 231-242.

Yang, S.D,. et Tyree, M.T., 1994. Hydraulic Architecture of Acer Saccharum and A-Rubrum Comparison of Branches to Whole Trees and the Contribution of Leaves to Hydraulic Resistance. *Journal of Experimental Botany*, 45(271): 179-186.

Yoder, B.J., Ryan, M.G., Waring, R.H., Schoettle, A.W., et Kaufmann, M.R., 1994. Evidence of Reduced Photosynthetic Rates in Old Trees. *Forest Science*, 40(3): 513-527.

Zaehle, S., 2005. Effect of height on tree hydraulic conductance incompletely compensated by xylem tapering. *Functional Ecology*, 19(2): 359-364.

Zapater, M., 2009. Diversité fonctionelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement melange: approaches écophysiologique et isotopique. PhD thesis, Univ. Nancy-I, France,260p.

Zimmermann, M.H., 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag, New York, USA.

Zweifel, R., Item, H., et Hasler, R., 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees: Structure and Function*, 15:50-57.

Zweifel, R., et Hasler, R., 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology*, 21: 561-569.

Zweifel, R., Item, H., et Hasler, R., 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiology*, 21 (12-13): 869-877.

Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., et Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 57 (6): 1445–1459.

Zweifel, R., Steppe, K., et Sterck, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany*, 58 (8): 2113-2131.

Zwieniecki, M.A., Hutyra, L., Thompson, M.V. et Holbrook, N.M., 2000. Dynamic changes in petiole specific conductivity in red maple (Acer rubrum), tulip tree (Liriodendron tulipifera) and northern fox grape (Vitis labrusca). *Plant, Cell and Environment*, 23: 407-414.

Annexes

Annexe 1

Annexe 1

Mesures de l'humidité dans le bois par Time Domain Reflectometry (TRASE)

Lors de notre recherche d'une nouvelle méthode de mesure d'humidité dans le bois, notre première idée avait été d'utiliser le principe des tiges TDR (Time Domain Reflectometry), utilisées pour mesurer l'humidité dans le sol.

I Principe

Des tiges en acier inoxydable sont insérées dans le sol, l'humidité est alors mesurables en branchant les tiges à une sonde TRASE (TDR TRASE SYSTEM 6050X1, Soil Moisture Corp., Santa Barbara, USA), calibrée pour donner une humidité volumique, à partir d'une relation fonction de la constante diéléctrique (dépendant elle-même du temps de propagation de l'onde dans les tiges, lui-même dépendant des propriétés du milieu dans lequel les tiges sont insérées).
La relation de base qu'utilise la sonde TRASE a été calibrée pour le sol, par Topp et al. (1980, 1988) :

$\Theta = -5.3 * 10^{-2} + 2.92 * 10^{-2} Ka - 5.5 * 10^{-4} Ka^2 + 4.3 * 10^{-6} Ka^3$
Θ en $cm^3.cm^{-3}$, Ka est la constante diéléctrique apparente.

Il a été précédemment prouvé que cette relation dépend beaucoup du milieu considéré, sol ou bois notamment (Constantz, 1990 ; Holbrook, 1992 ; Wullschleger, 1996 ; Irvine 1997). Nous avions donc souhaité calibrer notre propre matériel pour le bois de Hêtre. Les différentes relations obtenues lors des études précédentes sont réunies dans le tableau ci-dessous.

Auteurs	Espèce(s)	Tiges utilisées	Matériel de mesure	Relation trouvée
Constantz et Murphy 1990	Juglans regia	Lg : 13 cm Diam : 0.32 cm	Cable testing oscilloscope via a cable assembly (BNC connector, TV antenna wire)…	$\Theta = -0.319 + 5.86 * 10^{-2} Ka - 1.06* 10^{-3} Ka^2 + 6.67 *10^{-6} Ka^3$
Holbrook et al. 1992.	Arborescent palm tree	Lg : 12.5 Diam : 0.317	TDReflectometer Model 1415A Hewlett Packard, Inc. Attached to a high-speed sampling oscilloscope Model 140, HP. Cabling between TDR and wave-guide : RG8 cable, RF-transformer Model TP-103, Anzac, Inc.	$\Theta = -0.9567 + 3.4597 *10^{-2} Ka - 1.8707* 10^{-3} Ka^2$ Θ en $g.cm^{-3}$
Wullschleger et al. 1996	Acer rubrum Quercus alba Q.prinus L Nyssa sylvatica	Lg : 15 Diam : -	Model 6050X1, Soil Moisture Equipment corp, santa Barbara, CA.	$\Theta = -0.251 + 4.66 *10^{-2} Ka - 4.93* 10^{-4} Ka^2$ Θ en $g.cm^{-3}$
Irvine et al. 1997	Pinus sylvestris	Lg : 5 et 2 Diam : 0.3	Textronics 1502B (Tektronics Corp, Redmond, OR, USA) Fitted with a SDM 1502 interface (oscilloscope) connected to a 21X datalogger (Campbell scientific, Leicestershire, UK) PB30-RG58 cables.	$\Theta_{50} = -0.2349 + 0.0541 *K_{50} -1.295*10^{-3} K_{50}^2 +1.1714*10^{-5} K_{50}^3$ $\Theta_{20} = 0.2441 - 0.0126 *K_{20} +5.2782*10^{-4} K_{20}^2 -4.0552*10^{-6} K_{20}^3$ Θ en $m^3.m^{-3}$
Sparks et al. 2001	Pinus contorta	Lg : 12 Diam : 0.32	TDR probe odel CS615, Campbell scientific, Logan , Utah, connected to a campbell scientific CR 10 datalogger,	$\Theta =0.175 -1.16*10^{-4} T + 1.00*10^{-6} T^2$ Θ en $m^3.m^{-3}$ T en µs period of oscillation
Nadler, 2004	Citrus paradise	Lg : 7 Diam : 0.3	4.0 m coaxial cable (RG58U) connected each to the probes to a cable tester Tektronix 1502B, Tektronix, Beaverton, OR)	Idem Wullschleger
Nadler et al. 2006	Manguier	Lg :3 ou 5 ou 7 Diam : 0.3	4.0 m coaxial cable (RG58U) connected each to the probes to a multiplexer (TR-200, coaxial multiplexer 16 inputs 1 ouput, dynamics Inc. Houston, TX) 0.9 m cable to the cable tester Tektronix 1502B, Tektronix, Beaverton, OR)	Idem Wullschleger

Il existe deux types de matériel à insérer dans le sol :

- Soit deux tiges, indépendantes les unes des autres, mais placées à une distance définie pour permettre la mesure de l'humidité avec la sonde (TRASE) qui doit être reliée aux tiges ;
- Soit un « trident », trois tiges reliées par une tige en plastique, qui peut être branché sur la sonde TRASE, pour des mesures manuelles.

II Matériel utilisé

II.1 Cas des deux tiges indépendantes.

Nous ne pouvions pas utiliser directement les tiges TDR, qui font habituellement 1 cm de diamètre et au minimum 15 cm de long, ce qui n'est pas supportable pour l'arbre. Nous avons donc fait fabriquer des tiges (trois paires) dont la partie à insérer dans le tronc faisait 5 cm de longueur et 3 mm de diamètre.

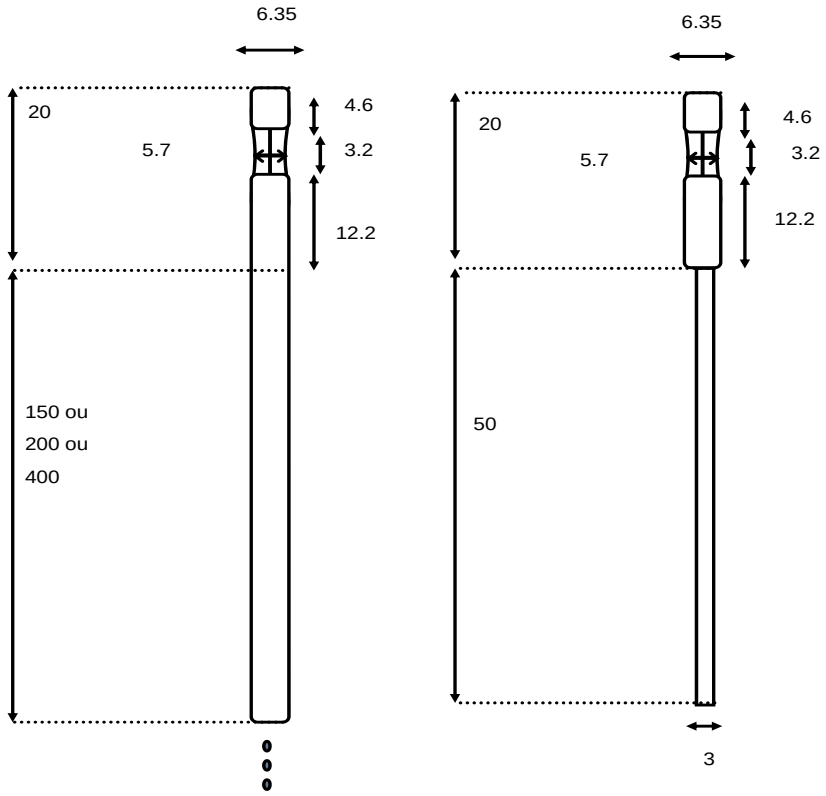


Figure AI.1 *Schéma de représentation des tiges TDR initiales (correspondant à celles utilisées dans le sol) et modifiées*

II.2 Cas des tridents

Les tiges des tridents font déjà 3 cm de diamètre chacune, mais mesuraient 15 cm de long. Il était donc nécessaire de les raccourcir à 5 cm.

II.3 Echantillons de bois

Les échantillons de bois ont été prélevés sur des arbres coupés à proximité du site d'étude de Hesse 1, au début du mois de Mars.
Les tronçons faisaient au minimum 10 cm de diamètre, et environ 20 cm de long.
Les tronçons de bois frais étaient placés dans des sacs plastiques hermétiques le temps du transport, puis placés en chambre froide le temps de préparer le matériel de mesure.

Les guides d'ondes de TDR étaient ensuite insérés après perçage dans les échantillons Le desséchement s'est fait à l'air ambiant pendant plusieurs semaines, puis à l'étuve à 50°C pour la fin du dessèchement.

III Analyse des graphiques issus de la TDR.

La sonde TRASE est calibrée à partir de la relation de Topp et al. (1980, 1988) obtenue pour le sol, la constante diélectrique que nous obtenions par la sonde à partir de nos tiges insérées dans le bois était donc fausse.
Nous avons donc cherché à récupérer le signal brut de sortie c'est-à-dire la valeur directe du temps de propagation à partir des graphiques de propagation de l'onde.
Tout le problème résidait dans la manière de déterminer le temps de propagation à partir de graphiques, qui étaient très différents de ceux obtenus dans le sol. Le logiciel utilisé habituellement pour calculer le temps de propagation (WinTrase) n'arrivait pas à calculer le temps de réflexion par la méthode classique des utilisée habituellement.
Nous avions donc dans l'idée de calculer ce temps manuellement.

Or, une relation relie le temps de propagation et la constante diélectrique :

$$Ka = (t*c/L)^2$$

t est le temps de propagation en ns, L la longueur du guide d'onde en cm et c la vitesse de la lumière.
Comme les constantes sont connues pour l'eau et l'air (dans ces milieux les Ka sont respectivement 80

et 1), nous avons déterminé une méthode d'estimation du temps de propagation en utilisant les graphiques obtenus dans l'eau et dans l'air.

Les courbes, aussi bien dans l'air que dans l'eau, montrent une phase de diminution suivie d'une augmentation forte. Le temps de propagation permettant de retrouver les valeurs de Ka pour chacun des milieux est celui entre le début de la phase de diminution et le début de l'augmentation. Nous avions donc décidé que nous estimerions le temps de propagation de cette manière.

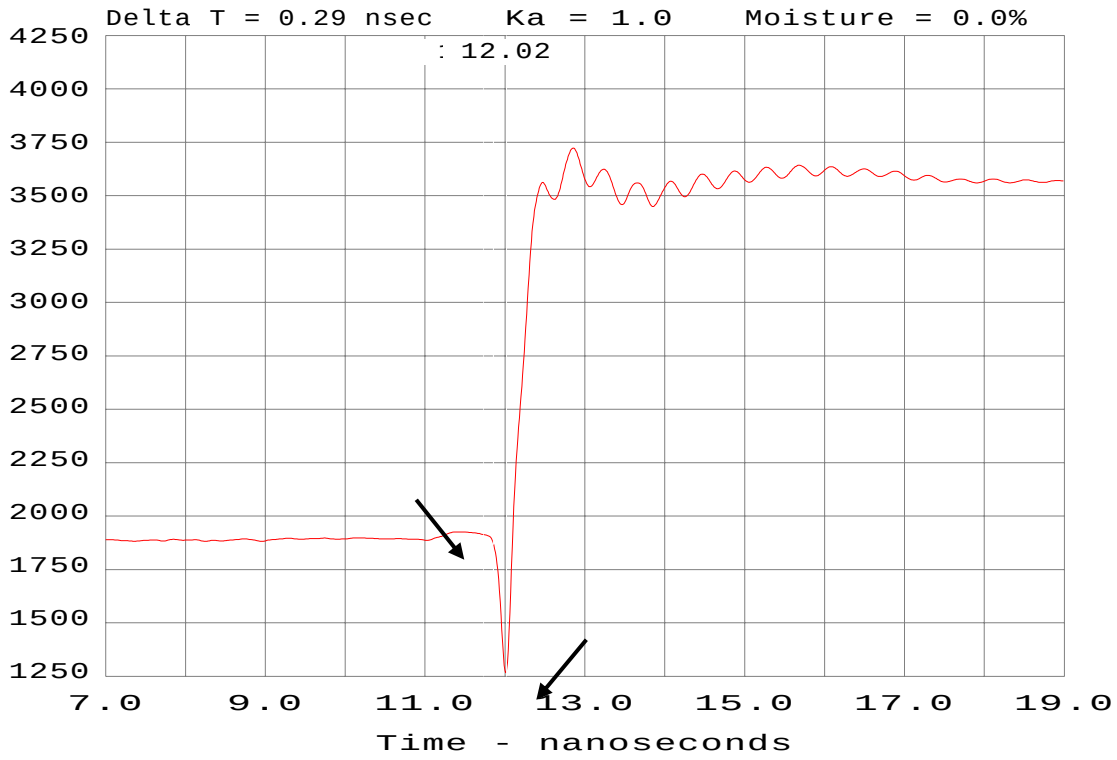


Figure AI.2 *Graphique de propagation de l'onde obtenu, avec la TRASE, avec les tiges TDR courtes, dans l'air.*

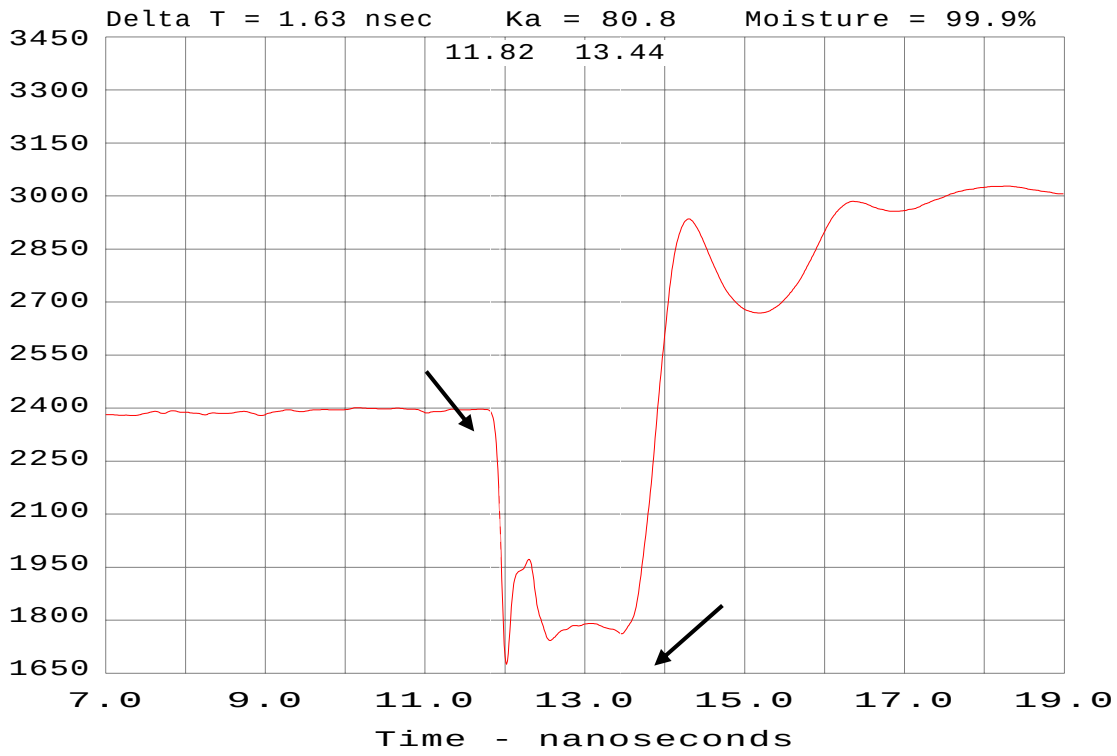


Figure AI.3 *Graphique de propagation de l'onde obtenu, avec la TRASE, avec les tiges TDR courtes, dans l'eau.*

Comme nous pouvons l'observer figure AI.4, les différences entre les courbes obtenues au cours du dessèchement du bois sont très difficilement interprétables. Les décalages ne sont pas assez importants pour nous permettre d'avoir des valeurs de temps différents selon les jours.

Nous avons estimé que ce problème majeur était lié au fait que les tiges était très courtes, le temps de propagation était donc très court aussi. La fenêtre graphique n'avait une résolution temporelle que de 1 ns. Pour avoir une précision suffisante, il aurait fallu une résolution temporelle de 0.1 ns.

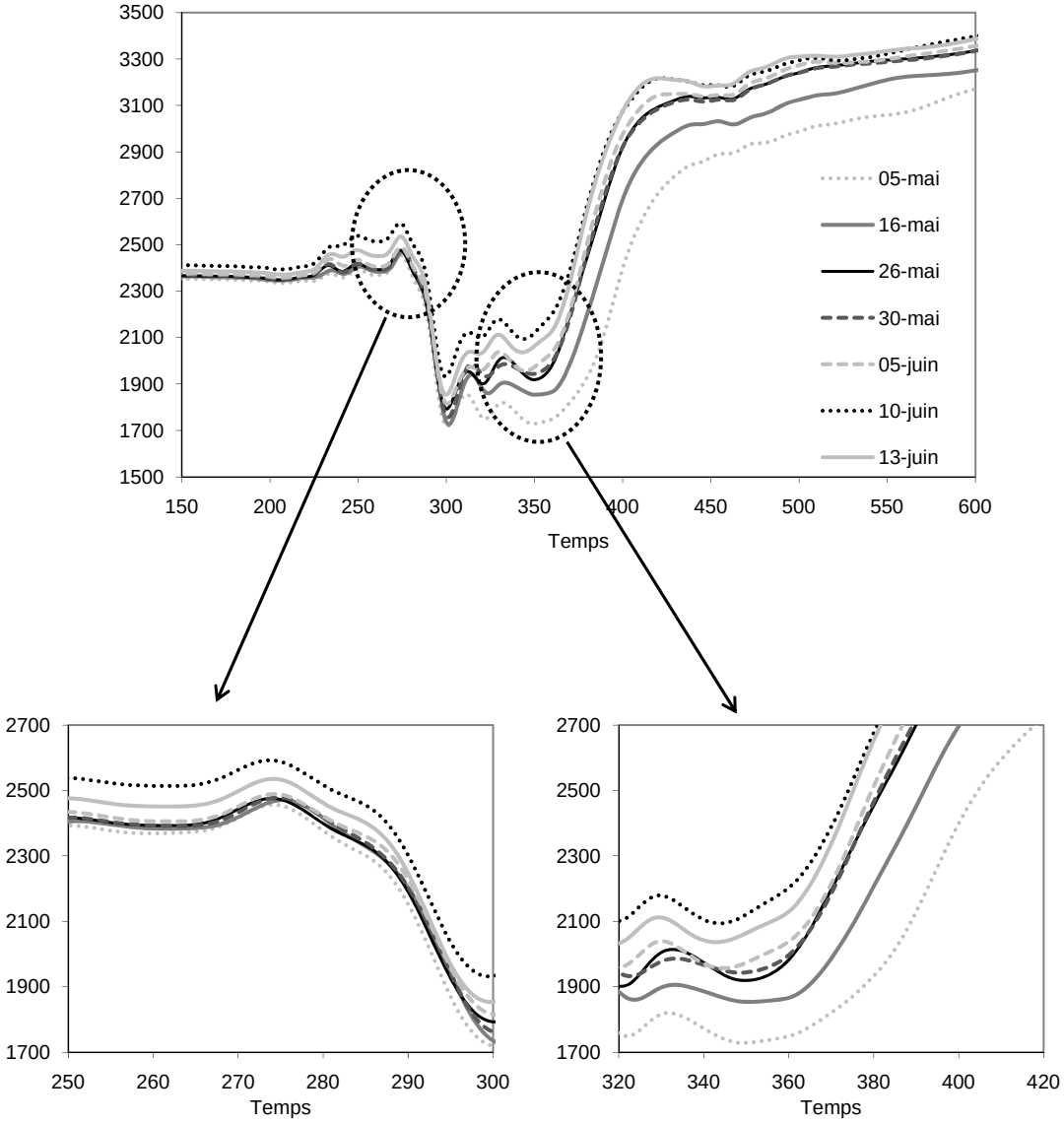


Figure A1.4 *Graphiques de propagation de l'onde obtenus avec les tiges TDR courtes, dans le bois pour 7 dates au cours du desséchement.*

Annexe 2

Annexe 2

Analyse du dessèchement interne du bois du hêtre à l'aide d'un scanner

I Contexte

L'UMR LERFoB possède un tomographe à rayons X (scanner médical de type GE BrightSpeed Excel). Cet outil permet de réaliser des cartographies 3D de la densité du bois et de la teneur en eau dans des échantillons de bois.

Notre première collaboration est venue du besoin de tester la possibilité d'utiliser le scanner pour faire des mesures des volumes les plus précises possibles des échantillons utilisés pour le calibrage de la thetaprobe.

Par ailleurs, le LERFoB avait développé une technique pour calculer la densité du bois et l'humidité du bois en chaque point à l'intérieur des échantillons grâce au scanner (Freyburger et al. 2009). En résumé, la méthode consiste à faire sur un même échantillon un scan à l'état frais, puis un scan à l'état anhydre obtenu après passage à l'étuve, et enfin à faire correspondre les zones de l'échantillon avant et après retrait. Lors de la dernière campagne de mesures de calibration de la thetaprobe combinée aux mesures de potentiels avec les micro-psychromètres, j'ai donc alterné avec les mesures des passages des échantillons au scanner à différentes étapes de desséchement pour suivre l'évolution de la distribution de l'humidité interne.

II Méthode

Nous avions établi que les échantillons seraient scannés en 24 tranches (images tomographiques) jointives, d' 1 cm d'épaisseur.

Les images qui nous intéressaient le plus étaient celles au niveau des trous faits pour les mesures de thetaprobes et micropsy, puisque le but était d'observer des éventuelles irrégularités aux points de mesures des deux dispositifs.

Les images ont été découpées en secteurs (dans notre cas, 360 : 10 anneaux, 36 secteurs angulaires). Les humidités pondérales ont été calculées pour chaque secteur, ainsi que l'humidité moyenne par anneau, à partir des images prises sur les échantillons séchés à l'étuve, considérés anhydres.

III Résultats

Les humidités moyennes par anneau peuvent être présentées en une vue verticale (numéro de l'anneau en abscisse, numéro de la tranche en ordonnée), qui permet de visualiser que le bois était beaucoup plus sec au centre, plus humide en périphérie, et que le dessèchement n'était pas du tout homogène, ni radialement, ni verticalement. La figure A2.1 montre les six cartes correspondant à six dates de desséchement, pour l'échantillon 1C.

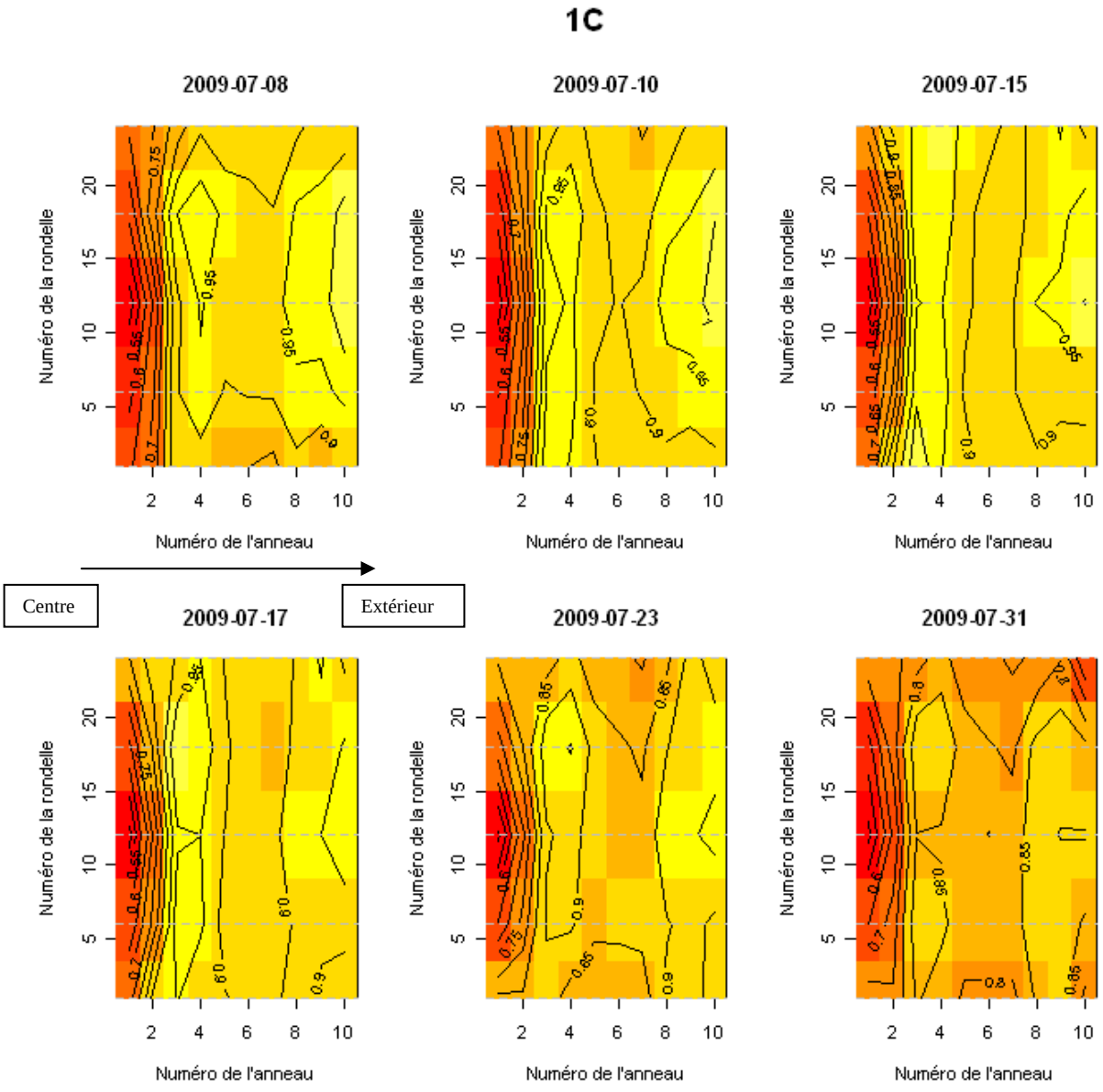


Figure A2.1 *Cartes d'humidité de l'échantillon 1C pour six dates de desséchement progressif. Code couleurs : 10 couleurs utilisées, du rouge (humidité = 0.47) au jaune (humidité = 1.13).*

Il est aussi possible de visualiser la carte des humidités par secteur, de chacune des rondelles, pour chacune des dates de suivi, notamment en parallèle en utilisant un programme Bil3d développé au LERFoB par F. Mothe (Colin et al., 2010). Nous présentons les cinq images sélectionnées, pour l'échantillon 1C, avant (8 juillet) et après (31 juillet) desséchement, figures A2.2 et A2.3, respectivement. L'hétérogénéité générale est d'autant plus claire.

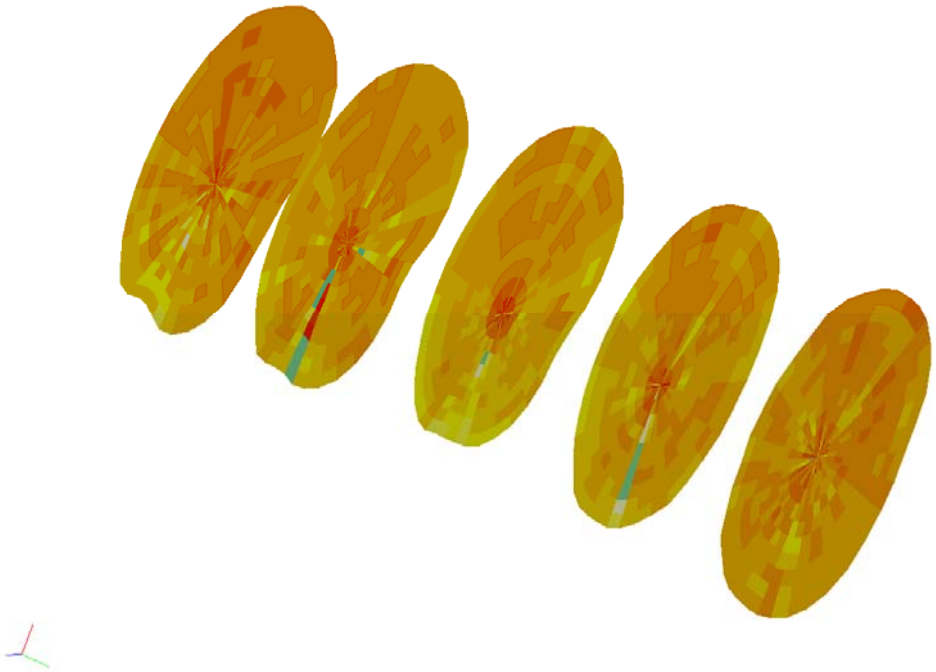


Figure A2.2 *Echantillon 1C, date du 08-07. Code couleurs : 10 couleurs utilisées, du rouge (humidité = 0.47) au jaune (humidité = 1.13)*

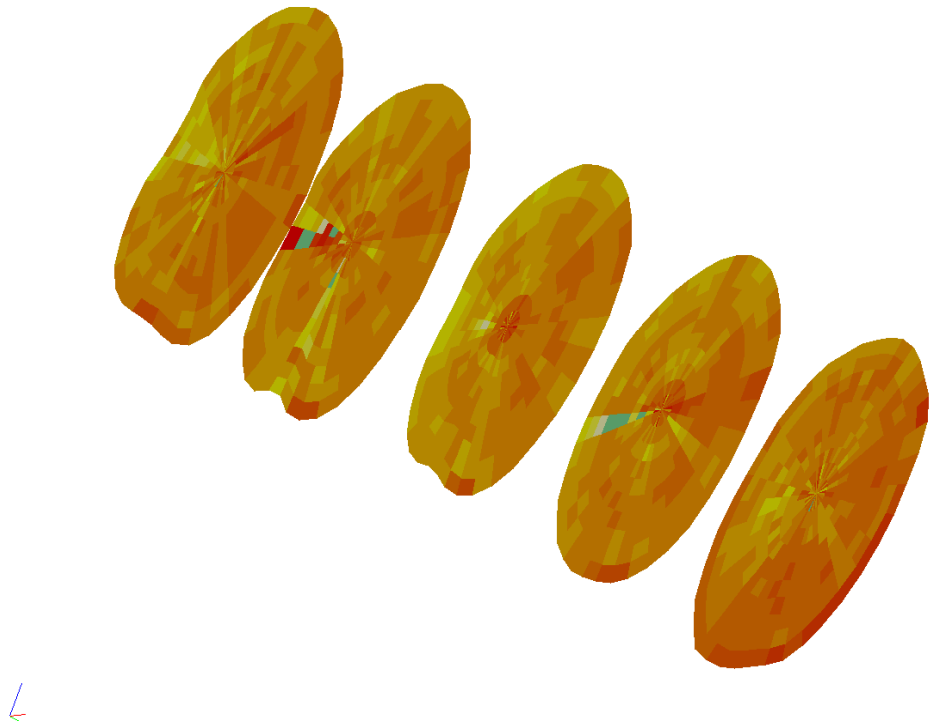


Figure A2.3 *Echantillon 1C, date du 31-07. Code couleurs : 10 couleurs utilisées, du rouge (humidité = 0.47) au jaune (humidité = 1.13)*

III.1 Cas de l'insertion du micro-psychromètre

Nous avions voulu principalement observer s'il existait des hétérogénéités marquées au niveau des points de mesure.
Afin d'illustrer précisément cette démarche, nous présentons les deux images comprenant les trous pour les micro-psychromètres pour l'échantillon 1C, à deux dates, avant (8 juillet, figures A2.4 et A2.5), et après desséchement (31 juillet, figure A2.6).

Sur une image tomographique (figure A2.4), les niveaux de gris représentent des densités, c'est-à-dire une combinaison entre la densité du bois et sa teneur en eau. Plus le bois est humide, plus il sera dense. Sur l'image, les niveaux de gris les plus clairs correspondent aux zones les plus denses ou humides.

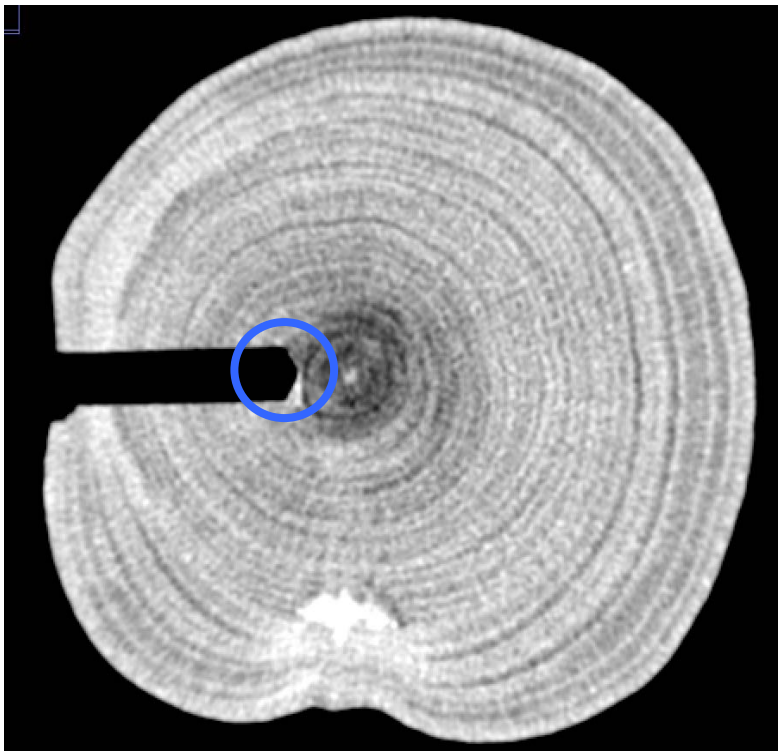


Figure A2.4 *Image tomographique directement issue du scanner. Echantillon 1C, date 08-07.*

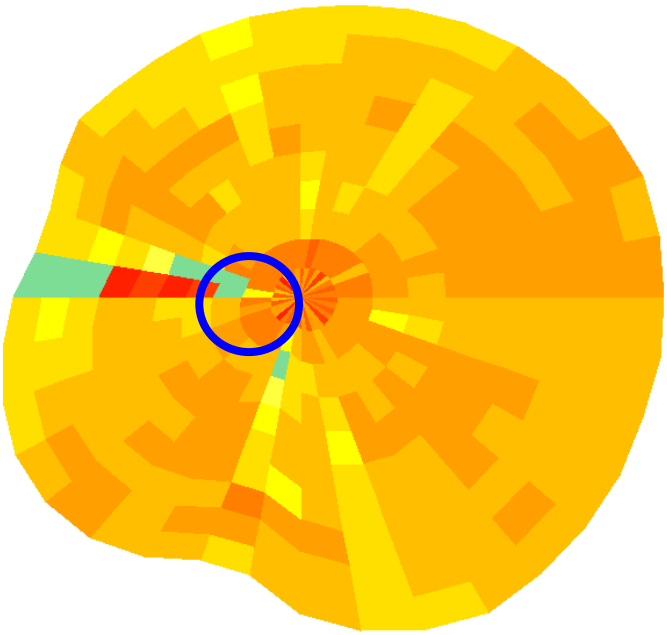


Figure A2.5 *Carte des humidités calculées pour chaque secteur, Echantillon 1C, date 08-07. Code couleurs : 10 couleurs utilisées, du rouge (humidité = 0.47) au jaune (humidité = 1.13)*

On peut voir, sur l'image traitée figure A2.5 (mais aussi sur l'image tomographique, figure A2.4) que le fond du trou où était insérée la sonde est plus humide que le reste de l'échantillon.

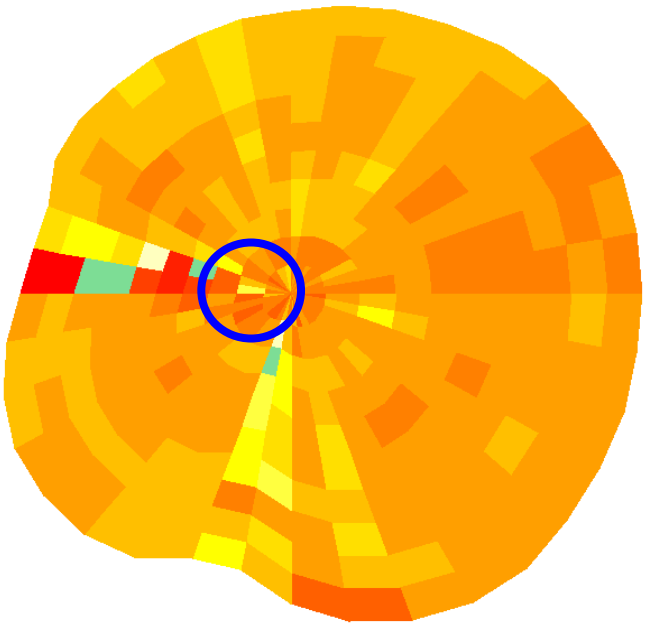


Figure A2.6 *Carte des humidités calculées pour chaque secteur, Echantillon 1C, date 31-07. Code couleurs : 10 couleurs utilisées, du rouge (humidité = 0.47) au jaune (humidité = 1.13)*

Le 08 juillet, l'humidité moyenne que j'ai calculée à partir du poids de l'échantillon était de 0.754 tandis que l'humidité dans le secteur au fond du trou d'insertion du micro-psychomètre était de 1.2.
Cela représente une surestimation de :
(1.2 - 0.754) = 0.446, ou en relatif : (1.2 – 0.754)/0.754 = 0.59 (surestimation de 59% par rapport au reste de l'échantillon).

Cette observation concerne aussi les autres dates, pour cet échantillon.

III.2 Utilisation des résultats

Ces résultats ne peuvent être utilisés qu'en décisionnel. En effet, ils ne permettent pas de conclure de manière catégorique sur la qualité des mesures de potentiels ou d'humidité, pour cela il faudrait étendre l'expérience (couplage mesures de potentiels hydriques et passages au scanner) à un bien plus grand nombre d'échantillons.
Par contre, nous avons pu les utiliser pour tenter d'expliquer la variabilité des relations entre potentiel (mesuré par les micro-psychromètres) et la tension (mesurée par la thetaprobe) ou l'humidité. Ceci nous a permis de comprendre le comportement différent de l'échantillon 1C, et de le rejeter de l'analyse pour les relations concernant les potentiels, étant donné le biais évident causé par l'humidité

au niveau de l'insertion du micro-psychromètre. Les autres échantillons n'ont montré aucun biais aussi contrasté, nous les avions donc conservés pour l'analyse.

Les résultats concernant les zones d'insertion de la thetaprobe n'ont donné aucun moyen de rejet d'échantillon, sachant qu'aucun des quatre échantillons n'avait montré de comportement particulier par rapport à tous les autres lors de la relation tension/humidité.

Références :

Colin, F., Mothe, F., Freyburger, C., Morisset, J.B., Leban, J.M., Fontaine, F., 2010. Tracking rameal traces in sessile oak trunks with X-ray computer tomography: biological bases, preliminary results and perspectives. *Trees*, 24, (5) : 953-967.

Freyburger, F., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., Leban, J.-M., 2009. Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Annals of Forest Science*, 66 : 804.

Annexe 3

Annexe 3

JOINT MEASUREMENTS OF WATER CONTENT AND WATER POTENTIAL IN WOOD OF BEECH TREES USING THETAPROBE DEVICE.

P BETSCH[a], F.LONGUETAUD[b], A GRANIER[*a]

[a] UMR INRA-UHP Forest Ecology and Ecophysiology, 54820 Champenoux, France

[b] LERRFoB, 54280 Champenoux France

[*]Corresponding author. Tel.: +33 3 83 39 40 38; fax: +33 3 83 39 40 69.

email address: agranier@nancy.inra.fr

En préparation.

1. Introduction

Trees have been reported to rely on their water reserves, daily (Lo Gullo and Salleo 1992; Loustau et al. 1996; Meinzer et al. 2003; Cermák et al. 2007; Scholz et al. 2007; Steppe and Lemeur 2004) and seasonally (Waring and Running 1978; Waring, Whitehead and Jarvis 1979; Hinckley and Bruckerhoff 1975) to support transpiration, especially under drought condition (Loustau et al., 1996; Cermak and Nadezhdina 1998; Waring and Running 1978). According to Zimmerman (1983), three possible locations exist for water storage in living cells (phloem, cambium and the subero-phellodermic layer), capillary water in cells walls or inactive xylem vessels and in sapwood xylem (release by vessels cavitation). The elastic tissues storage capacity can be determined from high resolution circumference or radius measurements (Fritts 1961; Kozlowski and Winget 1964; Zweifel et al. 2001; Domec et al., 2006 ; Scholz et al., 2008). The two others locations are far more difficult to evaluate. Therefore, the total wood water capacity of trees and its temporal changes are poorly known, particularly for beech. The most widely technique used is the wood core sampling method. However this method is limited due to its low temporal resolution and can damage the tree when repeated sampling.

Several methods were also used to estimate the spatial distribution of water in woody tissues and its variation: gamma-ray attenuation (Edwards and Jarvis 1983), nuclear magnetic resonance (Byrne et al. 1986), computer tomography (Raschi et al. 1995), electric capacitance (Holbrook et al. 1992), electric resistance (Borchert 1994) or time-domain reflectometry (Constantz and Murphy 1990 ; Holbrook et al. 1992 ; Wullschleger et al. 1996 ; Irvine et al. 1997 ; Sparks et al. 2001 ; Nadler 2004) and indirectly sap flow measurements (Goldstein et al. 1998). Indeed, sap flow measurements don’t give directly the water content of a compartment, the water reserves can be evaluate by the difference between the fluxes in and out of a compartment.

Our objective was to test a technique less expensive than gamma-ray or tomography, wood water content being directly and continuously measured.

We implemented here a dielectric measurement device, which is currently largely used to measure humidity in soil.

In this study, we also established the water content-water potential relationship, which is useful in models and in determining the capacitance of beech wood.

2.Material and Methods

2.1.Humidity probe calibration

We selected the Thetaprobe (ML2X, Delta-T Devices Ltd Cambridge) for three reasons: (i) it is already largely and successfully used for soil water content measurements, (ii) it is very easy to implement and measurements can be recorded and (iii) its shape makes it suitable to be inserted in a tree with limited damages (rods in stainless steal, of 6 cm long and a diameter of 3 mm and).
The thetaprobe device (ML2X, Delta-T Devices Ltd Cambridge) measures the dielectric constant in the surrounding medium and converts it in voltage. The manufacturer calibrated a relationship between the signal and the water content in different soil types. In this work, we calibrated such relationships in fresh samples of beech wood.

Several trees were cut at different periods in the year in January, March and June and re-cut in segments. After cutting, stem samples were stored quickly in a cold-chamber, at ca. 0°C in air-tight bags till measurements. 14 stem segments of ca. 20 cm long and 10 cm in diameter were used in this study.
As we suspected that these stem samples were not fully rehydrated, two of them were immersed for one week in a water tank connected to a vacuum pump in order to saturate them.

Thetaprobes devices were fitted to the middle of those stem segments after drilling four 6 cm-long holes, using a steel guide. To be sure that thetaprobes' rods were only in contact with wood (and not air), we added an insulating plastic film at the insertion point. The wood pieces were allowed to gradually dry for several weeks at ambient air on a laboratory bench.
We monitored simultaneously the Thetaprobe voltage and the weight (W) of samples with a balance of 0.1 g resolution. After 2 to 3 months of gradual dehydration, the samples were placed in an oven at 50°C for weeks until complete dehydration.

The measured volume with Thetaprobe is small compared to weight measurement. As there can be heterogeneities in wood moisture (we believe that the top, bottom and surface of the segments would dry faster), 5 hours prior each measurement, samples were placed in a air-tight container to allow moisture redistribution.
Some segments had external shape irregularities which did not allow calculating easily their volume using only their diameter and length. We used a medical X-ray scanner (Brightspeed Excel, General Electric) to measure more accurately the sample volume, at the beginning of the drying period.

We calculated then the volumetric moisture:

$\theta_{vol} = (W_t - W_{dry})/V,$ [1]

V is the fresh volume of the sample, W_t is the sample weight at time t, and W_{dry} the sample weight after total dehydration.

In a second step, we calibrated also the Thetaprobe to relate the voltage and therefore the volumetric moisture to the wood water potential (Kowalic et al. 1997). We measured the wood water potential using micro-psychrometer probes with ceramic caps (PST-55 and PCT-55, Wescor, Logan USA) connected to a Dew Point Microvoltmeter (HR-33T, Wescor). Each wood sample was equipped with two micro-psychrometer probes, placed at 2 cm and 4 cm depth below bark after drilling 8 mm diameter holes in the wood. We used an insulating plastic film to avoid exchanges between the micro-psychrometer sensor and air.

We used samples among the ones used for Thetaprobe calibration for water potential measurement. For each wood sample, at each dehydration step, we measured at the same time: air temperature, wood temperature and temperature gradient in the micro-psychrometer (see below), water potential at -2 and -4 cm, the Thetaprobe output and sample weight.

The micro-psychrometer technique is extremely sensitive to thermal gradients (Vanderchmitt 1994). In order to reduce these temperature gradients, the micro-psychometers-wood systems were placed (after a 2 to 3 days dehydrating period at ambient air) in a polyurethane box, with 15 cm thick walls and a 20 cm thick cover, with small apertures for cables output. To ensure the equilibrium at the measurement time, the system was left in the box for at least 5h.

The thermal equilibrium was reached when temperature gradients were lower than 3 µV.

As described in Vanderchmitt (1994), two modes of operation are possible dew point and psychrometric modes. We checked that both gave similar results.

We made three different measurement campaigns. During the first one, the probes were wet, filled with water during the measurements in the wood. We tried to dry them in an oven at low temperature for several weeks, but we never knew if the measurements were not disturbed after. On the second campaign, we decided not to use these probes. The results between the first and the second campaign were very different for the relation between water potential and humidity.

So, for the third campaign, we decided to combine the potential measurements to a monitoring of the inside heterogeneity of drying, on four samples. For that, we worked with the LERFoB research team, on a high-resolution X-ray scanner (medical CT scanner GE BrightSpeed Excel). We followed the exact same procedure as explained before, except that immediately after each potential measurement, the samples were X-rayed with the scanner. The scanning procedure and the calibration for wood density measurements are explained in Freyburger et al. (2009).

From these scans, we were able to observe if the moisture content was different at the insertion of the micro-psychrometer probes from the rest of the sample. It was the case for one sample; the insertion point was clearly wetter than every other part in the wood, all along the desiccation period. We could observe on the relationship between potential and humidity that this probe had a different pattern than the three others of the same campaign. We decided not to keep this sample to build the potential/humidity relation. However, this analysis did not allow us to decide anything else concerning the other campaigns.

2.2. In situ measurements

We placed two Thetaprobes at 1.8 m height in the trunk of two beech trees, in the Hesse forest (Granier et al., 2000) during the 2008 summer. Data acquisition was made with a CR7 Campbell Scientific datalogger (Courtaboeuf, France) at 10 s time interval. 30 min averages were calculated and stored.

We used the calibration relationships fitted on wood samples, as described above, to calculate the volumetric water content and water potential in the wood of the trunk.

3.Results

3.1. Relationship between volumetric moisture and signal

The best fit of the relationship between the voltage and volumetric water content (figure 1) is a second order polynomial, although the relation was almost linear (r^2 =0.74):

$\theta vol = -0.518\ U^2 + 1.335\ U - 0.261$ ($r^2 = 0.75$) [2]

We observed that the two re-hydrated wood pieces did not differ from the other.
As stated by the Thetaprobes manufacturer, we checked that there was no influence of temperature on the measurement.

3.2. Relationship between water potential and signal

There was no clear difference between the two measurement depths in wood pieces (2 and 4 cm). On average, the difference between the two depths was 0.067 MPa, and the standard deviation 0.46, which is very large. So, we built the relationship using the average between the potentials measured at 2 and 4 cm.

The relationship between voltage and water potential giving the best fit was:
$\psi = -2.155 / (1+\exp((U-0.655)/0.022))$ ($r^2 = 0.86$) [3]

We checked that the observed variability was not related to particular micro-psychrometer probes.

3.3. Relationship between water potential and volumetric humidity

We obtained the following relationship between volumetric moisture and water potential:
$\psi = -5.35 / (1+\exp((U-0.30)/0.06))$ ($r^2 = 0.89$) [4]

3.4. Time-course of wood humidity and water potential under natural condition

For three measurement days presented figure 4, the Thetaprobe voltage was used to calculate daily variation of volumetric water content and water potential. At midnight, the wood moisture and potential were maximum, while around noon they were minimum.

4. Discussion

Stem core sampling to measure water content is invasive and has been criticized because of the possible bias introduced, as some water is forced out of the sample during extraction (Whitehead and Jarvis 1981). Other methods, such as the attenuation of gamma ray radiation (Edwards and Jarvis 1983) and nuclear magnetic resonance (Byrne et al. 1986), were used to estimate spatially and temporally the stem water content, but these techniques suffer from problems of cost, portability, and calibration.

Another technique, Time-Domain Reflectometry (TDR) has been used for years to estimate soil water content (Topp et al. 1980). Constantz and Murphy (1990) used the principles of TDR to monitor temporal changes in stem water content for various forest tree species and noted that this technology provided a rapid and convenient way of measuring stem water content and potentially estimating water storage. Relationships between the apparent dielectric constant (Ka) and the volumetric water content were developed for both ring-porous and diffuse-porous species and a ‘‘universal’’ calibration equation was derived (Wullschleger et al., 1996).

Given the initial success with which TDR has been applied to trees, our objective was also to use this technology in beech trees, to compare to others relationships reported in literature.
We used a TDR TRASE (Soil Moisture Equipment Corp. Santa Barbara, CA, USA), with stainless steel rods inserted in the wood. Constanz and Murphy (1990) used 13 cm-long rods because the resolution of this TDR technique decreases below about 10 cm, while Holbrook (1992) used 12.5 cm-long rods, Wullschleger et al. (1996) 15 cm-long and Sparks (2001) 12 cm-long. However, Irvine and Grace managed to measure wood humidity using probes of 2 and 5 cm long, connected to an oscilloscope. As our trees had a minimum radius of 6 cm, we used 5 cm long and 3 mm diameter rods. Unfortunately, the time resolution of the TRASE system was too low to allow measuring accurately the propagation time of the wave.

The Thetaprobe that we used for monitoring wood moisture is rapid, requires no shape modification and allows automated data acquisition. A species-specific calibration was necessary to accurate estimates of moisture measurement.

The relation-ship given by the constructor for organic soils was a third degree polynomial:
$\theta vol = 0.61\ U^3 - 0.83\ U^2 + 0.83\ U - 0.03$
and gave different results than the relation-ship we found for beech wood.

We obtained a good relationship between voltage output and volumetric moisture (r^2 = 0.75). We tested this method only on beech, but each species has a different wood structure, and as shown in Constanz and Murphy (1990), with very different ranges of moisture, that could change the relationship.

The extreme sensitivity of the micro-psychrometers to temperature gradients did not allow us to use them in field condition. Moreover, according to Vanderchmitt et al. (1994), another source of temperature gradients in the wood can be the circulating sap, which can be relatively colder than the stem during most of the day. These reasons motivated us to find a different way to measure the water potential in the trunk, using a laboratory calibrated relationship.
Our calibration procedure under controlled and no sap flow conditions had the advantage not to cause temperature issues. But the measured water potential under static conditions is not exactly the water potential which drives the water movements in the plant. This difference could modify the calibration relationship.

At last, the shape of the relationship between water potential and volumetric moisture we found is similar to those found by Wullschleger et al. (1996) or Scholz et al. (2007) on tropical rainforest tree species.

5. Conclusion

We can conclude that this device was completely suitable to follow wood moisture and water potential in trunk, especially for beech trees.

Further experiments on other tree species are needed to test if the relationship between the Thetaprobe voltage and wood moisture is universal.

References

Borchert, R., 1994. Electric Resistance as a measure of tree water status during seasonal drought in a tropical dry forest in Costa-Rica. Tree Physiol.14, 299-312.

Byrne, G.F., M.D. Fenn and M.I. Burgar. 1986. Nuclear magnetic resonance studies of water in tree sections. Agric. For. Meteorol. 38:307--317.

Cermak, J., Nadezhdina N., 1998. Sapwood as the scaling parameter - defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? Ann. Sci. For. 55, 509-521.

Cermak, J., Kucera, J., Bauerle, W.L., Phillips, N., Hinckley, T.M., 2007. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. Tree Physiol. 27, 181-198.

Constantz, J. and Murphy, F., 1990. Monitoring moisture storage in trees using time domain reflectometry. Journal of hydrology, 119: 31-42.

Domec, J.C., Meinzer, F.C., Gartner, B.L., Woodruff, D., 2006. Transpiration-induced axial and radial tension gradients in trunks of Douglas-fir trees. Tree Physiol. 26, 275-284.

Edwards, W.R.N. and Jarvis, P.G., 1983. A Method for Measuring Radial Differences in Water Content of Intact Tree Stems by Attenuation of Gamma Radiation. Plant Cell Environ, 6: 255-260.

Freyburger, F., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., Leban, J.-M., 2009. Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. Annals of Forest Science, 66 : 804.

Fritts, H.C., 1960. Multiple Regression Analysis of Radial Growth in Individual Trees. Forest Science, 6: 334-349.

Goldstein, G., Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Jackson, P., Celis, A., 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. Plant Cell Environ. 21, 397-406.

Granier, A., Biron, P., Lemoine, D., 2000. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agric. for. meteorol. 100, 291-308.

Hinckley, T.M., Bruckerhoff, D.N., 1975. The Effects of Drought on Water Relations and Stem Shrinkage of Quercus Alba. Can. J. Bot. 53, 62-72.

Holbrook, N.M., Burns, M.J. and Sinclair, T.R., 1992. Frequency and Time-Domain Dielectric Measurements of Stem Water Content in the Arborescent Palm, Sabal-Palmetto. Journal of Experimental Botany, 43(246): 111-119.

Irvine, J. and Grace, J., 1997. Non-destructive measurement of stem water content by time domain reflectometry using short probes. Journal of Experimental Botany, 48(308): 813-818.

Kowalik, P. Borghetti, M. Borselli, L. Magnani, F. Sanesi, G. Tognetti, R. 1997. Diurnal water relations of beech (Fagus sylvatica L) trees in the mountains of Italy. Agricultural and Forest Meteorology, 84: 1-2.

Kozlowski, T.T. and Winget, C.H., 1964. Diurnal and Seasonal Variation in Radii of Tree Stems. Ecology, 45(1): 149-155.

Logullo, M.A. and Salleo, S., 1992. Water Storage in the Wood and Xylem Cavitation in 1-Year-Old Twigs of Populus deltoides Bartr. Plant Cell and Environment, 15(4): 431-438.

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.

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 Environ. 26(7), 1147-1155.

Nadler, A., 2004. Relations between soil and tree stem water content and bulk electrical conductivity under salinizing irrigation. Soil Science Society of America Journal, 68(3): 779-783.

Raschi, A., Tognetti, R., Ridder, H.W. and Beres, C., 1995. Water in the stems of sessile oak (Quercus petraea) assessed by computer tomography with concurrent measurements of sap velocity and ultrasound emission. Plant Cell and Environment, 18(5): 545-554.

Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. Plant Cell Environ. 30 (2).

Scholz, F.C., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2008. Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. Tree Physiol. 28, 469-480.

Sparks, J.P., Campbell, G.S. and Black, R.A., 2001. Water content, hydraulic conductivity, and ice formation in winter stems of Pinus contorta: a TDR case study. Oecologia, 127: 4,468-475.

Steppe, K., Lemeur, R., 2004. An experimental system for analysis of the dynamic sap-flow characteristics in young trees: results of a beech tree. Funct. Plant Biol. 31, 83-92.

Topp G.C., J.L. Davis and A.P. Anan. 1980. Electromagnetic determination of soil water content: measurements in coaxial transmission lines. Water Resour. Res. 16:574--582.

Vanderchmitt, E., et Daudet, FA. 1994. The origin and theoretical correction of thermal gradients in thermocouple psychrometers. Plant Cell Environ 17: 97–104

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 Environ. 1, 131-140.

Waring, R.H., Whitehead, D., Jarvis, P.G., 1979. The Contribution of Stored Water to Transpiration in Scots Pine. Plant Cell Environ. 2, 304-317.

Wullschleger, S.D., Hanson, P.J. and Todd, D.E., 1996. Measuring stem water content in four deciduous hardwoods with a time-domain reflectometer. Tree Physiology, 16(10): 809-815.

Zimmermann, M.H., 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag, New York, USA.

Zweifel, R., Item, H., Hasler, R., 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. Tree Physiol. 21 (12-13), 869-877.

Captions

Figure 1. Relationship between the Thetaprobe output and the volumetric moisture measured by weighting. Samples are distinguished.

Figure 2. Relationship between the Thetaprobe output and the mean water potential measured by micropsychrometers. Samples are distinguished. Predawn water potential on trees at Hesse are also shown (black triangles).

Figure 3. Relationship between the wood volumetric moisture measured by weighting and the water potential measured by micropsychrometers, distinguishing the samples.

Figure 4. Daily variation of the volumetric moisture and water potential inside two beech trees (grey for tree 202, black for tree 14), in the forest of forest.

Figures

Figure 1

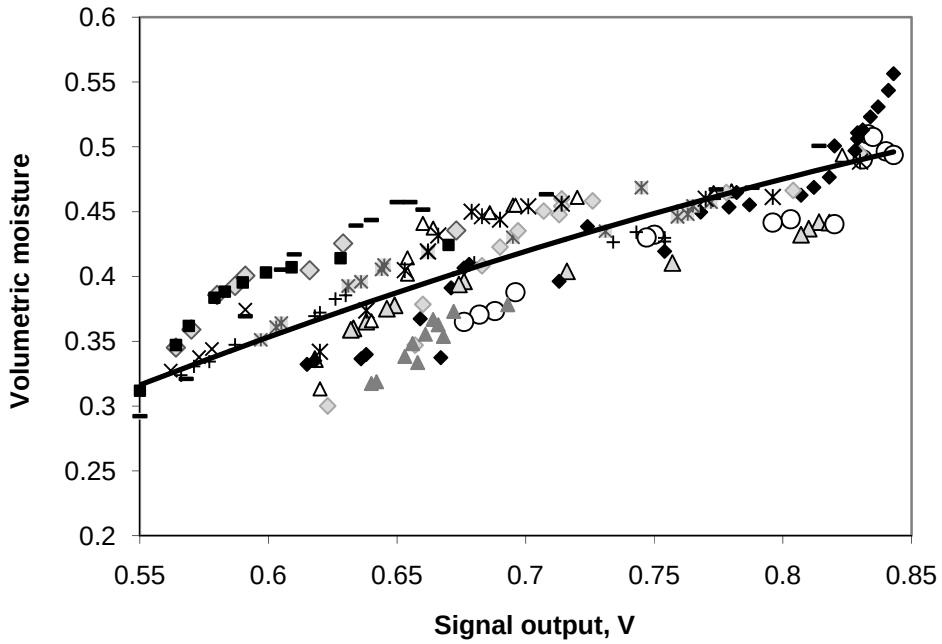


Figure 2

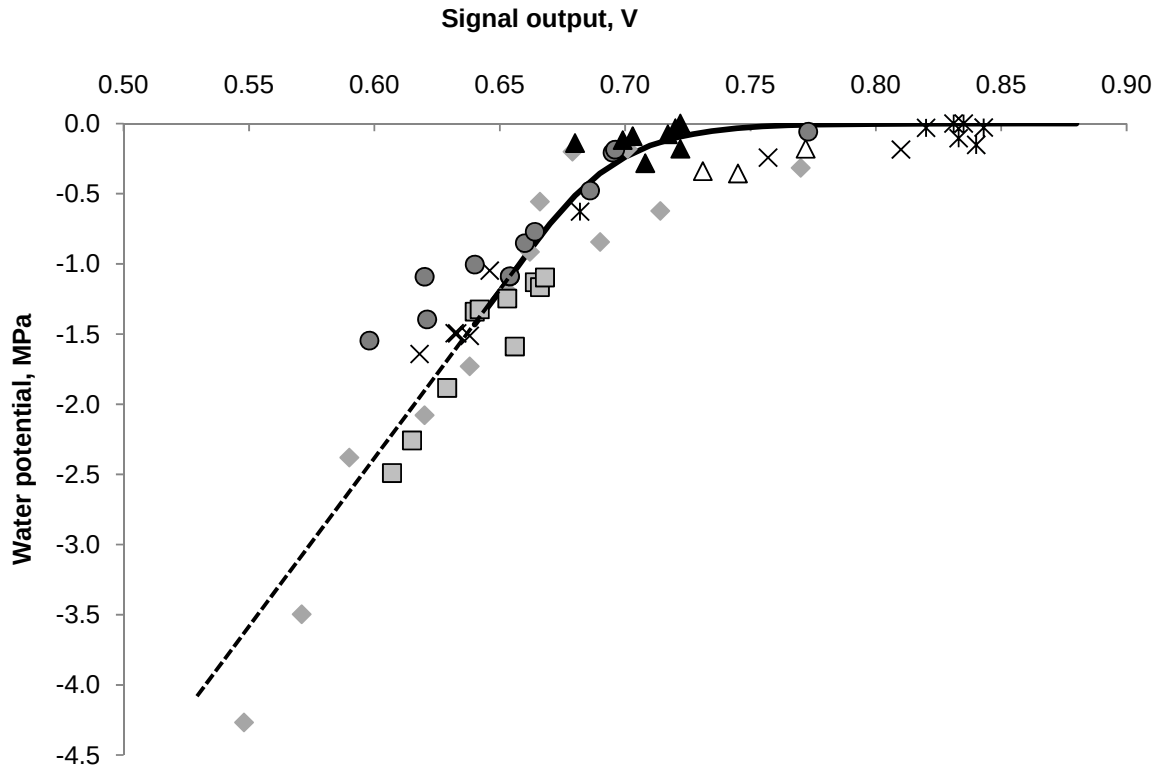

Signal output, V
0.50
0.55
0.60
0.65
0.70
0.75
0.80
0.85
0.90
Water potential, MPa
0.0
-0.5
-1.0
-1.5
-2.0
-2.5
-3.0
-3.5
-4.0
-4.5

Figure 3

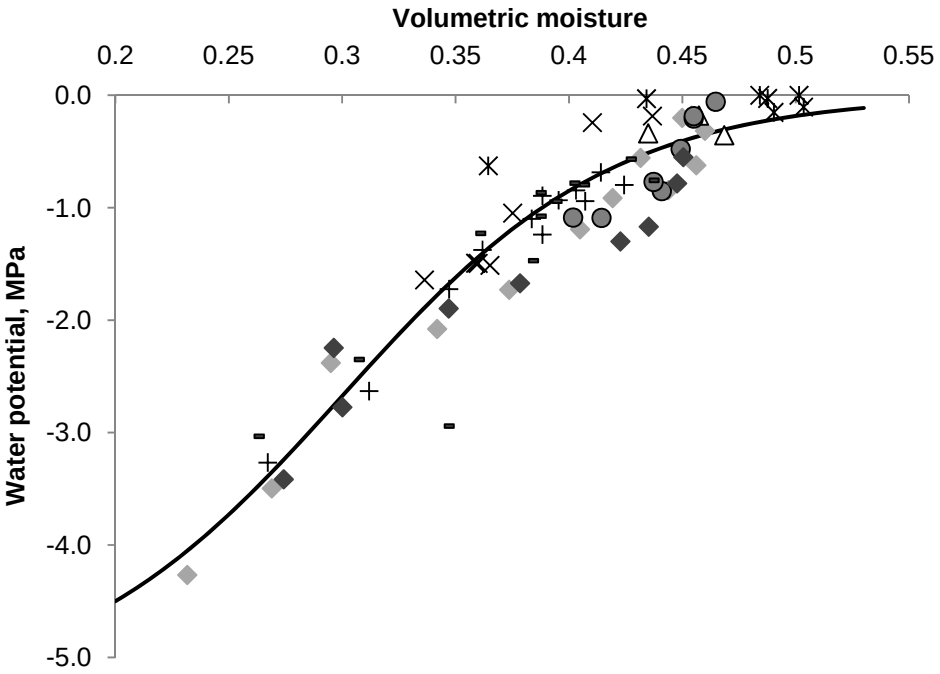
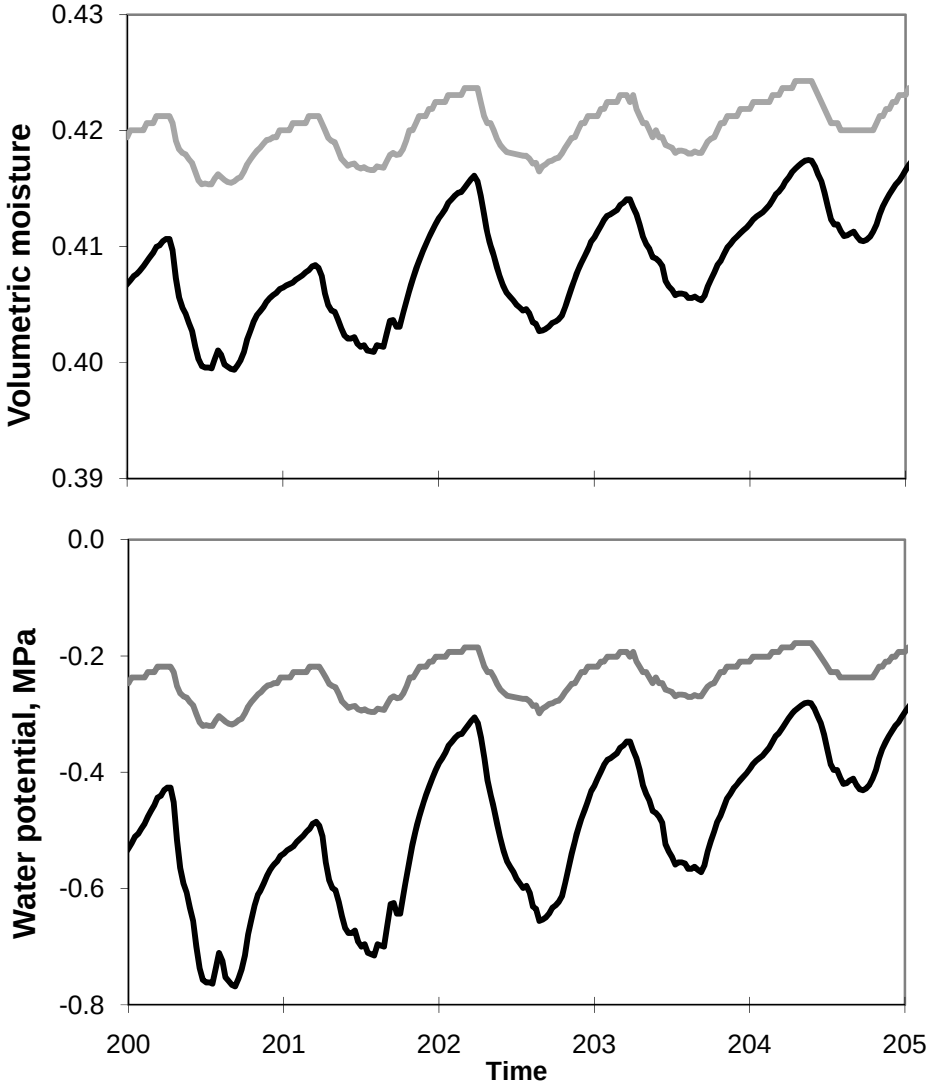

Volumetric moisture
0.2
0.25
0.3
0.35
0.4
0.45
0.5
0.55
0.0
-1.0
-2.0
-3.0
-4.0
-5.0
Water potential, MPa

Figure 4


0.43
0.42
0.41
0.40
0.39
Volumetric moisture
0.0
-0.2
-0.4
-0.6
-0.8
Water potential, MPa
200
201
202
203
204
205
Time

Annexe 4

Annexe 4

DROUGHT EFFECTS ON WATER RELATIONS IN BEECH: THE CONTRIBUTION OF EXCHANGEABLE WATER RESERVOIRS

P BETSCH[a], D BONAL[a], N BREDA[a], P MONTPIED[a], M PEIFFER[a], A TUZET[b], A GRANIER[*a]

[a] UMR INRA-UHP Forest Ecology and Ecophysiology, 54820 Champenoux, France

[b] UMR INRA-AGROPARISTECH Environment and Culture, 78250 Thiverval-Grignon, France

[*]Corresponding author. Tel.: +33 3 83 39 40 38; fax: +33 3 83 39 40 69.

email address: agranier@nancy.inra.fr

Accepté (Agricultural and Forest Meteorology)

Abstract

The exceptional soil drought and heat wave that occurred in Europe in summer 2003 provided a good opportunity to analyse the response of ecosystems to extreme climatic conditions. This work was aimed at studying the functioning of the exchangeable water reservoirs of beech trees under climatic and edaphic constraints, in a 37-year-old beech stand located in north-eastern France. We characterised the impact of drought on water fluxes at the tree (sap flow measurements) and the forest (eddy covariance measurements) scales and estimated the contribution of exchangeable water in tree reservoirs to the total tree transpiration, under non-limiting soil water or soil drought conditions. In parallel, daily diameter variations of trunks were analysed to estimate the contribution of elastic tissues as a compartment for water storage.

Stand transpiration was strongly reduced by soil water shortage (up to 80% at the peak of drought in August). From the beginning of August, we observed daytime contraction of stem diameter, with only partial, or even no night recovery, suggesting that trees were less and less able to refill the elastic, and strongly depleted, reservoirs. Even if those elastic reservoirs were active throughout the season, the corresponding volume of water withdrawn for tree transpiration remained very low (maximum 1% of the daily transpiration). Thus, elastic tissue reservoirs play a minor role in the total water budget of beech trees, even though they might contribute to the avoidance of early strong regulation of transpiration under increasing soil drought conditions.

The amount of water depleted daily from the whole reservoirs, calculated as the difference between stand-scaled sap flow and vapour flux over the stand, was much higher than the water extracted from elastic tissues. Furthermore, the contribution of total exchangeable water within trees to the transpiration stream increased during the dry period (from a few percent to 67% at the peak of the drought) and was positively correlated with soil water shortage. Our results clearly demonstrated the strong sensitivity of beech to both climate and drought and the major role of water reservoirs to maintain leaf transpiration under severe drought.

Key words:

Water reservoirs, drought, beech, sap flow, transpiration, circumference.

1. Introduction

Global change is expected to increase the frequency and severity of soil drought events in the northern hemisphere, especially during the spring and summer (International Panel on Climate Change, IPCC 2007). Thus, the exceptional soil drought and heat wave that occurred in Europe in summer 2003 (Stott et al., 2004; Ciais et al., 2005; Bréda et al., 2006; Granier et al., 2007; Gartner et al., 2009) should not be considered as an isolated extreme event, but representative of what might occur with increasing frequency in the near future. The influence of such extreme events on the dynamics and functioning of forest ecosystems is still poorly documented because of their limited occurrence under past and present climates (Saxe et al., 2001; Bréda et al., 2006). The 2003 summer drought thus provided a very good opportunity to analyse the response of these ecosystems to extreme climatic conditions.

Water and carbon fluxes at the tree or the forest ecosystem level are strongly influenced by soil drought. Repeated episodes of drought induce a decline in gross primary productivity (Law et al., 2002; Hoff and Rambal, 2003; Ciais et al., 2005; Granier et al., 2007) and may induce tree decline at large scales (Bréda et al., 2006). Soil water shortage impacts different stages of the water transfer along the soil-tree-atmosphere continuum. It alters both soil-root and leaf-atmosphere interfaces and threatens the integrity of the liquid phase continuum in trees. In terrestrial ecosystems submitted to drought, different strategies of resistance, avoidance, or tolerance to water deficit have been observed (Raftoyannis and Radoglou, 2002; Bréda et al., 1993; Leuzinger et al., 2005; Zweifel et al., 2007; Gartner et al., 2009) and are driven by either structural or physiological adjustments, or by a combination of both. Notable adaptive processes are stomatal regulation and the capacity of trees to store and use water from reservoirs. The latter of these processes has been the least studied.

Elastic tissues (phloem, cambium and the subero-phellodermic layer) of the different tree organs (roots, trunks, branches and leaves), as well as sapwood of stems and branches, can be more or less important water storage compartments, depending on species and tree size (Domec et al., 2006; Scholz et al., 2008). Water withdrawn from trunk elastic tissues was reported to be equal to the total amount of water withdrawn from trunk reservoirs during the day for *Picea abies* (Zweifel et al., 2001), while several studies reported that sapwood is the major source of stored water that can be withdrawn and recharged on a seasonal (Waring and Running 1978; Waring,Whitehead and Jarvis, 1979) and daily basis (e.g. Lo Gullo and Salleo, 1992; Loustau et al., 1996; Meinzer et al., 2003; Cermák et al., 2007; Scholz et al., 2007).

The contribution of water from elastic tissues to tree transpiration never exceeded 15 % (Zweifel et al., 2001, on *Picea Abies*; Cermak et al., 2007, on Pseudotsuga menziesii), whereas the contribution of stored water in sapwood was reported to range from 2 % to as high as 50 % (Waring and Running,

1978; Philipps et al., 2003; Meinzer et al., 2004; Scholz et al. 2008). The contribution of water stored within trees to the transpiration stream depends on the soil water stress experienced by the tree: the higher the water stress, the greater the reservoir depletion (Hinckley and Bruckerhoff, 1975; Borchert 1994; Goldstein et al., 1998; Intrigliolo and Castel, 2005; Deslauriers et al., 2007; Giovanelli et al., 2007).

European forest managers are concerned by the response of beech (*Fagus sylvatica*) to water shortage because this species, which usually grows in temperate and humid environments, is drought sensitive (Epron and Dreyer, 1993; Magnani and Borghetti, 1995; Backes and Leuschner, 2000; Cochard et al., 2001; Leuschner et al., 2001) and is thus potentially vulnerable to future climatic changes. Studies on the effect of soil drought on beech transpiration, as estimated from sap flow measurements (*T*), and on stand evapotranspiration, as measured by eddy covariance (*E*), have already been performed (e.g., Irvine et al., 1998; Granier et al., 2000; Barbour et al., 2005). These studies showed a fast and strong negative response of this species to soil water deficit, but the contribution of the different water reservoirs to tree transpiration under natural drought conditions has not yet been examined.

This work aimed at studying water reservoir functioning of beech trees under climatic and edaphic constraints in a 37-year-old beech stand located in north-eastern France. We took advantage of the severe climatic conditions during summer 2003 to characterise the impact of drought on water fluxes at the tree and the forest scales and to estimate the contribution of exchangeable water in reservoirs to total tree transpiration, under non-limiting soil water or soil drought conditions.

2. Materials and Methods

2.1. Site and stand characteristics

This study was carried out in an experimental plot located in the state forest of Hesse, France (48°40.453N, 7°03.877E, elevation 300 m), which was mainly composed of beech (*Fagus sylvatica*) (90% of the total basal area) (Granier et al., 2000 and 2008). Other tree species (10% of the total basal area) were *Carpinus betulus* L., *Betula pendula* (Roth), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Larix decidua* (Mill.). The experimental plot covering 0.6 ha was located in the centre of a 65 ha stand of homogeneous, naturally established beech, ranging from 15 to 22 m in height. Due to canopy closure, the understorey vegetation was very sparse and therefore its contribution to energy and mass cycles was neglected in this study. Trees were on average 37 (± 5) years old in 2003; stand density was 3186 stems ha^{-1} and basal area was 25.4 m^2 ha^{-1}. Stand *LAI* was 7.7 in 2002 and in 2003. Average tree height and circumference (at 1.3 m) were 17 m and 275 mm, respectively. In this plot, we distinguished three social positions of trees according to crown access to the light (Table 1).

The soil type was intermediate between a luvisol and a stagnic luvisol (Granier et al. 2000). The soil texture of the upper layers corresponded to a loamy clay, with clay contents ranging from 25 to 35% within the 0–100 cm depth. Clay content increased to 30-35 % in a horizon with hydromorphic mottling (Quentin et al. 2001). Most of the root biomass was located between depths of 0 and 40 cm, above the clay-enriched layer. However, fine roots (diameter <1 mm) were observed down to depths of 150 cm in the soil profile (Peiffer 2005).

One tower, 22 m high, was used for eddy covariance and climatic measurements (Granier et al. 2000, 2008). A second tower (18m high) was used for leaf and branch measurements and sampling.

2.2. Meteorological data

In order to characterise environmental conditions in the stand, the following instruments were installed on the tower above the canopy at a height of 22.5 m: a net radiometer (CNR1, KIPP & ZONEN, Delft, The Netherlands), a ventilated psychrometer (INRA, France, with platinium Pt 100 temperature sensors), a rain gauge (ARG 100, EM lmt, Sunderland, UK), and a cup-rotor anemometer (Vector Instruments, UK). Soil heat flux was measured with two heat flux plates (REBS, Seattle, USA) buried horizontally at -5 cm in the soil. Data was acquired using a Campbell CR7 (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) data logger at 10 s time intervals and then 30-min averages were calculated and stored.

2.3. Soil Water content

Available soil water at the stand scale was estimated daily, using the water balance model BILJOU (Granier et al., 1999) which included local climatic data, stand parameters (*LAI*, budburst, and leaf fall dates), maximum extractable soil water, vertical root distribution, and soil properties. This model calculates the relative extractable soil water (*REW*) as follows:

$$REW = EW / EW_0 , \qquad [1]$$

where *EW* is the actual extractable soil water in the rooting zone and EW_0 is the extractable soil water, i.e. the difference in soil water content between field capacity and the minimum water content (i.e. the permanent wilting point, -1.6 MPa). *REW* varies between 1 (field capacity) and 0 (permanent wilting point).

Based on the variations in *REW* and rain event distribution in 2003, we distinguished three periods in order to analyze the seasonal patterns of water fluxes and reservoirs: DOY 155-170 (period 1), 220-240 (period 2) and 260-280 (period 3). We used the same periods for the data analyses in 2002, in order to compare both years.

2.4. Leaf water potential

Daily predawn leaf water potential (Ψ_p) was estimated using a relationship between measured predawn water potential and *REW* established on dominant and co-dominant beeches from the same stand (Peiffer et al., 2010).

2.5. Sap flow

The thermal dissipation technique (Granier, 1985) was used to measure sap flux density, i.e. the sap flow per unit of sapwood area (F_d, $m^3\ m^{-2}\ s^{-1}$) in trees equipped with 20 mm long radial sap flow meters installed at a height of about 1.3 m in the stems. In 2002 and 2003, 10 trees were measured continuously. The circumference of the trees equipped with sap flow meters ranged between 300 and 550 mm, therefore covering most of the tree size distribution in the stand. Those trees were selected randomly within fixed circumference and hence basal area classes, from the classes making the major contribution to stand transpiration.

Calculation of total sap flow, per tree and on a stand basis, is based upon the sapwood area of the trunk. Unfortunately, in beech, the visual distinction between sapwood and heartwood is not possible. Granier et al. (2003) collected radial patterns of sap flux density measured in two beech stands in the Steigerwald (Germany) and Hesse forests. From these data, we derived a unique relationship between

relative sap flux density F_d (expressed for each tree as the proportion of the maximum F_{dmax}, typically observed in the outer part of the wood) and the relative depth below the bark (x, expressed as the proportion of the tree radius R):

$$F_d / F_{d\max} = -1.019\, x / R + 1.040 \qquad (R^2 = 0.66) \qquad [2]$$

The tree stem was separated radially into concentric annuli, the number of annuli depending on the trunk diameter. The relationship above was used to compute total tree sap flow (F, $m^3 s^{-1}$) for all trees, using F_d which was measured in the outside xylem annulus (0 to 20 mm) to calculate the sap flux densities in the annuli:

$$F = \sum_i F_{di} \times S_i \,, \qquad [3]$$

where i is the annulus number, S_i is the area of annulus i (m^2), and F_{di} is the sap flux density in the annulus i ($m^3\ m^{-2}\ s^{-1}$).

To obtain total stand sap flow (T), individual sap flow measurements of the 10 beech trees were scaled to the stand area from the basal area distribution, after Granier et al. (2000).

In 2003, for each crown class (dominant, co-dominant and suppressed), maximum and minimum total sap flow (F_{max} and F_{min}) were obtained for DOY 155 and 240 (maximum drought), respectively.

2.6. Flux data

Water vapour and carbon dioxide fluxes were measured at a height of 23.0 m, i.e. 5.5 m above the top of the dominant trees. The three-axis components of wind speed were measured using a 3-D sonic anemometer (Solent, model R2, Gill, UK). Air was drawn from the sonic anemometer at the top of the tower to the hut through a 30 m-long 4 mm-diameter PTFE tube. The inlet, equipped with a 0.2 μm air filter, was located in the vicinity of the 3-D anemometer. Air flow rate was $10^{-4}\ m^3\ s^{-1}$. Water vapour and carbon dioxide concentration were measured with a LI-6262 IRGA analyser (Li-Cor, USA). The Edisol software (Moncrieff et al. 1997) was used to process on-line sensible heat, carbon dioxide and water fluxes, following the recommendations made by Aubinet et al. (2000). The foot-print area of flux measurements varied according the wind direction and speed and was estimated as 10 to 50 ha. More information on eddy-flux measurements at Hesse can be found in Granier et al. (2000, 2008).

Based on radiation measurements, net radiation (Rn) was calculated. Rn was greater than the sum of the different components of heat flux (i.e. LE, latent heat flux, H, sensible heat flux, G, heat flux in the soil, and Q, heat storage in the vegetation). The regression between Rn and the sum of these components gave a lack of energy balance closure of about 20%, as commonly found in the literature (Wilson et al., 2002). As reported in Lamaud et al. (2001), the lack of energy balance closure could be largely due to the underestimation of Q in the aerial biomass. In the present study, Q was calculated

from 3 thermocouples, two inserted into the trunk of one tree, and one into a branch, but this procedure might not be representative enough to estimate *Q* accurately.

2.7. Stand evapotranspiration

Over the entire 2002 vegetative period plus the beginning of 2003 (DOY 150 to 180), *T* was on average slightly higher than *E*, measured by Eddy covariance (the average difference was 0.52 mm day^{-1}), while they should be equal. Indeed, under non-limiting conditions, the volume of water withdrawn from the reservoirs for transpiration support is totally refilled during the night. Therefore, the cumulated daily absorption of water from the soil is equal to the transpired water. Such a systematic difference between *T* and *E* found under non-limiting soil water conditions was interpreted as a bias between both estimates. This bias probably originated from different sources of uncertainties and measurement errors. First, *E* could be underestimated, as suspected when comparing net radiation with the sum of other energy fluxes (Wilson et al., 2002); here, as in many other forest sites in Europe, the energy balance closure was not achieved, the difference reaching 20 % on average. Secondly, a problem in estimating stand *T* arises from the scaling-up exercise which is potentially subject to errors: (1) azimuthal variability in sap flow, because only one sensor per tree was used; (2) the relationship between F_d and the depth below the cambium used to integrate sap flux density along the tree radius encompassed some data scattering ($r^2 = 0.66$); (3) from trees to stand, the accuracy of the transpiration measurement is very sensitive to the weight given to each measured tree and to the sample size (Köstner et al., 1996, 1998; Leuzinger et al., 2005), and even more so when variability within a crown class is high, as in our study (data not shown); (4) there is a difference in spatial scales between *E* and *T* estimates (Oishi et al., 2008): the footprint of eddy flux measurement extended over about 10-50 ha, depending on wind speed, while *T* was estimated within the 0.6 ha plot. However, we did not find any effect of wind direction on the difference between *E* and *T* that could have resulted from footprint heterogeneity (eg. stand density, tree species, LAI). We also ensured that no additional bias between *E* and *T* estimates occurred under wet foliage conditions.

This potential bias was quantified by using the relationship between *T* and *E* throughout 2002 and for the non water limiting period in 2003 (DOY 150 to 180). We used a simple regression between both fluxes and, as we searched for a simple coefficient of proportionality, we calculated the best regression forcing the intercept to zero. We found that *E* was equal to 0.804**T* ($r^2 = 0.88$). In all further analyses, we used *E* corrected from this bias (*E*/0.804).

In order to illustrate the general pattern of daily variations in both fluxes under different environmental constraints, we calculated the average of *T* and *E* for each half-hour during the three periods previously presented.

2.8. Tree water storage estimation

We calculated the combined reservoirs of trunk, branch and leaf participation (*Re*) as the difference between the stand evapotranspiration *E* (corrected eddy covariance measurements) and the stand sap flow *T* (estimated from sap flow measurements on a tree trunk basis). When *Re* was negative, water was withdrawn from reservoirs during transpiration. Conversely, when *Re* was positive, reservoirs were refilled.

Daily water storage capacity was defined as the sum of the half-hourly differences between *T* and *E* when *T* was lower than *E*, i.e. the daily volume of water withdrawn from reservoirs ($= \sum Re_d$, $Re < 0$). $\sum Re_r$ was the daily amount of water used to refill the reservoirs.

In order to smooth the daily variations in *T* and *E*, we calculated a running average over three half-hours. From these averaged fluxes, we extracted the number of hours when *T* was lower than *E* ($N_{T<E}$).

2.9. Tree circumference

The circumference of 14 trees was monitored continuously using home-made automatic dendrometer bands installed at a height of about 1.5 m on the trunks and equipped with a linear resistive transducer with a 30 mm course. Data was acquired with a CR21X datalogger (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) at 10 s time intervals. The 30 min averages were calculated and stored. Each dendrometer band was protected from rainfall and stemflow by a plastic shield placed just above it, to limit artefacts due to bark swelling and shrinking.

2.10. Water exchanges with the elastic tissues

Variations in tree circumference could be explained by three phenomena: seasonal growth, daily water content changes, and temperature dilation. Following water potential variations in the trunk, water is exchanged between elastic tissues and the vertical transpiration flow within the tree. We then defined a circadian cycle as an expansion-shrinkage sequence of the trunk. In order to analyse the daily patterns of these water movements, we separated variation in stem circumference due to changes in water content from those due to secondary radial growth. To do this, dendrometer measurements were detrended for growth using a procedure similar to the method developed by Steppe and Lemeur (2004). A growth curve was obtained by connecting the two maxima of each cycle. A linear regression was then fitted, using the assumption that it represented the growth rate and that it was constant within each cycle. We therefore obtained a theoretical growth rate within each cycle and calculated half-hourly residues (*Cr*, in mm, measurement minus estimated growth). For each cycle, the maximum daily shrinkage (*MDS*) was then calculated as the minimum value of *Cr* for each cycle.

Temperature variations may also contribute to the shrinkage-swelling phenomenon (Génard et al., 2001), but we calculated that these variations were negligible as also reported by Zweifel et al. (2001) and Steppe et al. (2005).

Water flow from or to the elastic tissues of each tree ($F_{r,}$) was estimated, based on Hölttä et al. (2006), using the following equation:

$$\frac{\partial(m)}{\partial t} = \frac{\partial(d)}{\partial t} \times \frac{\pi \rho l d}{2}, \qquad [4]$$

where d is the tree diameter (m), m is the mass of water (g), l is the length of the trunk (m), ρ is the water density (g m^{-3}). F_{rstand} is the estimate of F_r at the stand scale and was calculated using the same procedure as T.

2.11. Statistical analysis

We tested whether there were differences in T, $\sum Re$, $\sum Re_d$, $\sum Re_r$, and $N_{T<E}$ among periods using a general linear regression model (GLM) in SAS (SAS Institute, Cary, USA). The influence of global radiation (*Rg*) and the daily maximum vapour pressure deficit (*VPDmax*) on E was tested using the NLIN procedure in SAS using the model described in Granier et al. (2000 a and b). We then tested whether the residues of this relationship were linearly correlated with *REW* using the GLM procedure.

3. Results

3.1. Climatic and soil conditions.

2002 was taken as a reference year for climatic conditions, as the cumulated rainfall from June to September (357 mm) was close to the long-term average (290 mm; 1950-2002), with no water shortage during the summer. In 2003, the summer was exceptionally warm. From June to September, average air temperature (19.6 °C) was higher than the long-term average (15.7 °C; 1950-2002). A 15-day heat wave (DOY 213 to 227) (Fig. 1) was particularly severe, with mean daily air temperatures around 30°C. The temperature difference between 2002 and 2003 ranged from 2.1 °C in June to 5.1 °C in August. The cumulated rainfall was much higher in 2002 than in 2003. From the beginning of June to the end of August, there was twice as much rain in 2002 as in 2003 (240 vs. 120 mm, respectively). The soil water content (*REW*) was much lower in 2003 than in 2002. The minimum value reached in 2003 was 0.03 (DOY 237), while it was 0.43 on the same day in 2002.

3.2. Seasonal variations of water fluxes

At the beginning of the 2003 growing season, the sap flow of suppressed trees was higher than each of the other two classes, due to a much larger number of trees in this class (Table 1) and sap flow of the co-dominant trees class was higher than that of the dominant ones (Fig. 2). From DOY 150 to 200, the respective contribution of the three classes to *T* was 25 %, 35 %, and 45 % for dominant, co-dominant and suppressed tree classes, respectively. As fluxes decreased as the drought progressed, the differences in sap flow between classes were reduced and values were not different after about DOY 220.

The ratio F_{min}/F_{max} suggested that transpiration decreased more in suppressed trees than in co-dominant and dominant trees (6.3%, 8.0% and 9.6%, respectively).

During the 2003 growing season, the overall patterns of both *E* and *T* fluxes were similar, i.e. they both decreased strongly. The averaged values of *T* for period 1 in 2002 and 2003 were not statistically different (Fig. 3). The decrease in *T* from period 1 to period 3 was significantly higher in 2003 than in 2002 ($p < 0.0001$), and *T* was reduced by 35 and 80 % in 2002 and 2003 respectively.

Mean daily *Rg* and daily VPD_{max} strongly explained seasonal variations in *E* ($p < 0.0001$). The residues from this relationship were strongly positively correlated with *REW* ($p < 0.0001$; $r^2 = 0.75$). The same analysis performed in 2002 showed no relationship between the residues and *REW* ($p = 0.93$).

3.3. Fast response trunk reservoirs: elastic tissues

Daily patterns in circumference variations in the elastic tissues (*Cr*) were similar for the 3 trees until DOY 210 (Fig.4). Nevertheless, the dominant tree showed slightly higher maximum daily shrinkage (*MDS*) than the other two.

3.3.1. Evolution of circumferences through the season.

In 2002, the pattern of circumference variations was different: the maximum daily shrinkage was much lower (0.1 mm at maximum and around 0.05 mm on average) than in 2003 (data not shown) and we did not observe long lasting depletion periods.

In 2003, from DOY 150 to 190 (Fig. 4), water withdrawn from the trees during the day equalled water refilled during the following night. Large day to day variations were observed for dominant and co-dominant trees: during bright days the shrinkage-swelling phenomenon was larger than on cloudy days. Indeed, a positive linear relationship was found between *MDS* and vapour pressure deficit ($p = 0.0018$, respectively). Thereafter, from the beginning of August until the end of September, tree reservoirs did not fully refill during the night. After DOY 210, three distinct periods of clear diameter shrinkage lasting more or less 10 days were observed, each ending by a refilling phase that happened when significant rainfall occurred (7 mm on DOY 227, 14.6 mm on DOY 240, and 15.8 and 20.6 mm on DOY 250 and 280). During each of these periods, Ψ_p dropped below –1.0 MPa, down to –2.2 MPa. The cumulated shrinkage was maximal during these periods, reaching 0.38 to 0.48 mm, depending on the trees.

3.3.2. Daily pattern of F_r for each tree

We selected 4 periods of two successive bright days during the drought period. On DOY 166, the elastic reservoirs were depleted during the morning and afternoon and refilled in the evening from 18:00 h UT until early morning the next day (Fig. 5). The corresponding total volume of water used from the elastic tissues was 0.20, 0.08 and 0.04 L of water for dominant, co-dominant and suppressed trees, respectively. On DOY 191, the daily cycle began with a refilling phase before depletion; this depletion was 0.03, 0.006 and 0.016 L of water in these trees. DOY 222 corresponded to the first period of trunk depletion without night refilling. Indeed, during the night between DOY 222 and 223, refilling was three times lower than the depletion for the dominant tree, while there was no refilling at all in the other two trees. Moreover, the depletion started later than during the previous periods, around noon. The water depletion reached 0.020, 0.008 and 0.003 L of water for dominant, co-

dominant and suppressed trees, respectively. During DOY 237 and 238, i.e. during the second dry period, the pattern was similar to the one described previously.

3.3.3. Water volume release from one cycle, at the stand scale

As the elastic tissues were continuously depleted for several days (Fig. 4), the amount of water withdrawn daily decreased with the drought: F_{rstand} decreased from 0.009 mm day^{-1} on DOY 166 to 0.002 on DOY 238 (Table 2). During this period, Ψ_p decreased from -0.16 MPa to -1.76 MPa, while the potential evapotranspiration (*PET*) was high and similar for the five days (between 4.2 and 5.8 mm day^{-1}). The relative contribution of F_{rstand} to *E* represented a very small proportion (Table 2).

3.4. Above-ground water reservoirs

The effects of water depletion from the reservoirs could be observed occasionally when transpiration started in the morning before sap flow at the trunk bases. We tested increasing time lags between both fluxes *T* and *E* in 2003 (30 and 60 min), but no improvement of their correlation was found. We therefore concluded that the time lag, if it existed, was shorter than 30 min.

3.4.1. Daily pattern of *E* and *T*

Diurnal variations of the averaged fluxes *T* and *E* are shown in Fig. 6: for each period in 2003, *E* decreased earlier in the evening than *T*. In the late evening, while transpiration stopped, sap flow remained positive. The duration of water depletion, (i.e. $N_{T<E}$) was significantly higher during period 2 (13.7 hours on average) than during the other two periods.

During the 17 days of the driest period (DOY 214 to 231), *T* and *E* decreased from 0.25 and 0.30 mm h^{-1}, to less than 0.08 and 0.18 mm h^{-1}, respectively (Fig. 7). Until DOY 227, sap flow did not completely refill the depleted reservoirs since cumulated F_{rstand} continuously increased, while the difference between *T* and *E* increased in parallel. Two rainfall events (7 mm each) on DOY 227 and 229 provoked a rapid refilling of the elastic tissues, while both *T* and *E* increased.

3.4.2. Seasonal variation of *Re*

In 2003, daily cumulated *Re* (*ΣRe*) showed marked variations during the vegetation period (Fig. 8). After a remarkable decrease, important rain events occurred on DOY 227, 229, 240 and 250, provoking a large increase in the refilling of trees (Fig. 8). On DOY 252, *ΣRe* was positive again. Later, a second short drought period induced a new decrease of *ΣRe*, again followed by rain events and an increase in *ΣRe*.

ΣRe clearly and significantly ($p < 0.0001$) followed similar seasonal variations to *REW* until DOY 230, with no refilling of stem reservoirs as soon as *REW* dropped below 0.2 (Fig. 8). From DOY 230, several rain events allowed the reservoirs to refill, even though no strong soil rewatering was observed, as *REW* was still very low (below 0.2) (Fig. 8). Furthermore, there was no increase in *T* or *E* (Figs. 8 and 3). From DOY 230 to the end of the season, the relationship between *ΣRe* and *REW* was still significant ($p = 0.007$).

ΣRe was not statistically different between period 1 in 2002 and 2003 ($p < 0.0001$; Fig. 10). In 2003, from period 1 to the driest period (period 2, DOY 220-240), *ΣRe* decreased sharply and significantly; DOY 226 showed the maximum water depletion (1.2 mm) (Fig. 8 and 10). *ΣRe* for the third period in 2002 was higher than the two former periods ($p < 0.0001$; Fig. 10), indicating an important water reserve refilling at the end of the season, which was completely absent in 2003.

In 2002, until DOY 250, water withdrawal and refilling volumes were similar, indicating no water deficit development in tree tissues ($p = 0.16$ and 0.91 for periods 1 and 2, respectively). From DOY 250, withdrawal was slightly lower, which was consistent with wood rewatering at the end of the season ($p < 0.0001$). Water withdrawal from storage clearly decreased throughout the season, and we observed a slight reduction of water refilling in period 2 before ΣRe_d reached its initial value again.

In 2003, the seasonal pattern was very different from 2002: progressive water loss from trees was clear, as illustrated in Figure 8. This deficit was due to the incomplete refilling of the reservoirs (Fig. 9), as water withdrawal remained relatively constant until DOY 230. After DOY 230, tree dehydration clearly decreased and reservoirs refilled, as the soil was progressively rewatered (Fig. 8).

If water depletion, ΣRe_d, at the beginning of 2003 was lower than in 2002, it was more important in 2003 at the peak of drought (period 2). After DOY 200, even after a decrease at the end of the season, it stayed higher in 2003. The amount of water refilled in the storage compartment ΣRe_r followed exactly the opposite trend: it decreased significantly from period 1 to periods 2 and 3 in 2003 and was lower than ΣRe_r in 2002. Even if depletion was similar to refilling for periods 1 and 3 in 2003 ($p = 0.18$ and 0.10), it was significantly higher during period 2 ($p < 0.0001$).

Table 2 presents the cumulated values of *R*e during the daily depletion phases (ΣRe_d), for five days of increasing drought intensity: DOY 166, 191, 222, 237 and 238. Estimated ΣRe_d was higher by far than F_{rstand}, as was its contribution to *E*. Moreover, this relative contribution of ΣRe_d to *E* increased during water stress (from 9.8 % on DOY 166 to 53 % on DOY 222).

In 2002, the daily contribution of the volume of water withdrawn from the reservoirs to transpiration ranged between 1 and 50 %, depending on the climatic conditions, and was 15.7 % on average. In 2003, this contribution was in the same range as in 2002 from DOY 150 to 190. From DOY 220 to 240, it reached more than 50 % of *E*, and up to 67 % on DOY 225. Therefore, the relative contribution of ΣRe_d to *E* was higher in 2003 than in 2002 for periods 2 and 3 ($p < 0.0001$). It increased to 57.3 % on average at the peak of the drought, during period 2, while ΣRe_d contributed only 14.6 % to transpiration in period 2 in 2002.

4. Discussion

4.1. Reservoir characteristics and contribution under non-limiting conditions

In our study, the daily contribution of elastic tissues to total tree transpiration under non-limiting water conditions (summer 2002 and beginning of 2003) represented a maximum of 2%. This amount is rather low and much lower than previous studies on beech (Steppe and Lemeur, 2004) or other species (cf. Table 3). The discrepancy between our results and that of Steppe and Lemeur (2004) could be due to the age of the trees studied (2-year-old beech trees), to differences in transpiration rates during the experiments, and to the fact that they were made under controlled conditions rather than under natural conditions.

The size and behaviour of exchangeable water reservoirs are often analysed by basing them on the time-lag between *E* and *T*, especially in the morning (Phillips et al., 1997; Goldstein et al., 1998; Perämäki et al., 2001). We did not observe such time-lags and thus this approach was not successful here. This is probably related to the fact that our measurements had a temporal resolution (30 min) which was too low or because dew evaporation in the early morning could have hidden such time-lags. We therefore analysed the daily variations in *E* and *T* to study water exchanges between reservoirs and the transpiration flux (Goldstein et al., 1998; Meinzer et al., 2004). In general, we observed higher *E* than *T* values during the day, showing daily water uptake from the tree reservoirs, followed by lower *E* than *T* values during the night showing that reservoirs were refilled, as found in other studies (Goldstein et al., 1998; Meinzer et al., 2004) (Fig. 6).

Under non-limiting soil water conditions, we found that the contribution of total reservoirs (elastic plus non-elastic ones) to transpiration varied between 1 and 50 % over the period considered (Fig. 8). This large amplitude could be explained by climatic demand variations, in addition to random errors associated with flux measurements and subsequent calculations. To our knowledge, such results on beech have not yet been reported. Nevertheless, this contribution and the large associated variability were of the same order as previously reported for other tree species (Table 3). Our results thus confirmed that, for beech, elastic and non-elastic tissues play a major role in the daily regulation of transpiration under non-limiting soil water conditions.

4.2. Effect of drought on water fluxes and reservoirs

4.2.1. Decrease in sap flow and evapotranspiration

From June to July 2003, when soil water content and predawn leaf water potential still remained high, sap flow showed only a slight decrease. However, when soil water content decreased strongly, sap flow dropped sharply until the end of August and recovered to some extent in September, after partial soil water recharge. These variations were observed whatever the crown status. They confirmed the negative effect of decreased soil water content on beech water flow regulation, as observed previously (Leuzinger et al., 2005; Bréda et al., 2006; Granier et al., 2007, 2008).

Maximum *T* values, as observed in June, were similar in 2002 and 2003. However, the decrease in *T* from period 1 to period 2 was statistically much larger in 2003 than in 2002 (Fig. 3): in 2002, *T* was reduced by about 35% from June to August and as much as about 80% in 2003. This difference was clearly associated with soil water limitation in 2003. Indeed, in both summers, the decrease in transpiration fluxes was associated with the increase in the evaporative demand, but it was only in 2003 that this decrease was further intensified by the decrease in soil water availability (Fig. 2). This pattern was consistent with the extreme drought conditions encountered during the summer of 2003: estimated predawn leaf water potential (Ψ_p) of the studied trees dropped below -2.00 MPa in the middle of August, while it reached only -0.24 MPa at the same date in 2002. Such low Ψ_p values had not been previously reported in the literature in adult beech trees (Bréda et al., 2006; Peiffer et al., 2010). Additionally, an unusual *LAI* decrease of about 1.0 m^2 m^{-2} was observed in August 2003 (DOY 212, Bréda et al., 2006) and further contributed to this transpiration decrease. The strong decrease in sap flow observed at our site during the summer drought in 2003 was consistent with other studies. Leuzinger et al. (2005) observed that in central Europe, the sap flow of *Carpinus betulus* and *F. sylvatica* decreased by 50 and 40%, respectively, while Gartner et al. (2009) observed a reduction in the sap flow of about 80% for both *Betula pendula* and *Picea abies* in the southeast of Austria. An exception was found for *Quercus petraea* whose transpiration was hardly reduced during this summer in central Europe (15%) (Leuzinger et al., 2005).

4.2.2. Drought effects on trunk circumference

During the 2003 summer (Fig. 4), we observed three contrasting periods with different patterns of trunk circumference variations: i) the first one corresponded to the beginning of the summer, with large radial variations under high soil water content. These variations can be associated with xylem tension induced by transpiration (Perämäki et al., 2005); ii) the second period corresponded to the decrease in soil water content (from DOY 185), when those diameter variations decreased; iii) the

third period was characterised by a daytime decrease in stem diameter, with only partial, or even no night recovery. This phenomenon was observed from DOY 214, and then trees were less and less able to refill their trunk elastic reservoirs. Such a long-lasting contraction of tree circumference during dry periods could be related to increased tension of water in the xylem vessels (Hinckley and Bruckerhoff, 1975; Zweifel et al., 2006; Daudet et al., 2005), but also to the negative impact of vapour pressure deficit on hygroscopic properties of sapwood and bark (Stahl et al., 2010). These patterns illustrated the clear negative effect of soil drought on trunk circumference, which in turn suggests a decrease in the ability of fast response trunk reservoirs to contribute to tree transpiration.

4.2.3. Water exchanges deduced from trunk shrinkage and contribution to transpiration

Even if those elastic reservoirs were active all through the season (Fig. 4), the corresponding volume of water withdrawn for tree transpiration over 1 day remained very low (Table 2), i.e. at a maximum of 0.28 L for dominant trees. Over a 13-days period without any rain event, the amount of water withdrawn corresponded to 0.49 L for dominant trees (i.e. 0.085 mm at the stand scale). This value is negligible when compared to the total water transpired by the studied stand over this period (value = 42 mm).

During the dry period in 2003, water shortage induced continuous trunk shrinkage and withdrawal of water, but the amount of water used each day was lower and lower (Figs. 4, 5 and Table 2). Thus, we observed a clear positive impact of rain events during the dry season on elastic tissues, as important rain events allowed a partial to total refilling of the elastic reservoirs. These tissues reacted fast to rain events, as they refilled very quickly (Figs. 4 and 7), which is consistent with the idea that these living tissues are fast response reservoirs (Zweifel and Häsler, 2001).

Thus, elastic tissue reservoirs may play a minor role in the total water budget of beech trees, but they might contribute to the avoidance of an early strong regulation of transpiration (Steppe and Lemeur, 2004; Cermak et al., 2007), especially under increasing soil drought conditions.

4.2.4. Contribution of the total water reserves to transpiration under increasing drought

We showed that the daily depletion-refilling phenomenon was amplified during drought periods (Fig. 6). Indeed, the number of hours of water depletion increased significantly from period 1 to 2 (from 9.9 h to 13.7 h). In addition, we observed that, at the peak of the drought, water withdrawal was higher than refilling over a 24 h cycle (Figs. 8 and 10). This pattern was consistent with the contraction observed for the elastic tissues (Fig. 4). Furthermore, we observed that the largest trunk shrinkage and the most negative ΣRe coincided, both reaching extreme values on DOY 226 (ΣRe = -1.2 mm day^{-1}). Our results confirm that the contribution of reservoirs to tree hydraulic safety might be an efficient strategy for trees to survive under drought conditions (Meinzer et al., 2009).

At the end of the season, during period 3, important rain events occurred (49 mm over 21 days). We observed that neither *REW* nor sap flow increased during this period. However, reservoir depletion strongly decreased following major refilling events. This suggested that water from these rain events was directly used by the trees for refilling, and not for transpiration. The origin of this mechanism could be related to a gradient of water potential inside the sapwood due to the strong depletion of water reserves during the drought period.

The contribution of exchangeable water to total tree transpiration increased with drought (Figs 9 and 10). ΣRe_d contributed 57.3 % on average during period 2, which was significantly higher than in 2002 for the same period (14.6 %). At the peak of the drought (DOY 225), 67 % of water transpired by the stand was supplied by reservoirs. Some studies also reported a strong contribution of sapwood water reserves under drought conditions (Waring and Running, 1978; Loustau et al., 1996; Cermak and Nadezhdina, 1998; Table 3), but our values for beech were even higher. Of course, the total amount of transpired water involved was much lower than under non-limiting soil water conditions, since transpiration was severely reduced by stomatal closure and leaf area reduction (Figs 2 and 3), but our results clearly point out the major role of total reservoirs in beech tree transpiration under severe drought. The high contribution we found at the peak of the water shortage can be explained by the extreme drought intensity observed in 2003 and also because we took into account the stem plus the whole of the crown storage compartment.

The large amount of water used from storage at the peak of the drought could come from embolized vessels of xylem. Indeed, Cermak et al. (2007) and Höltta et al. (2009) suggested in their study that embolism plays a role in tree water exchanges. According to Cochard et al. (1999) and Lemoine et al. (2002), at such low water potentials as we observed in 2003, the corresponding loss of conductivity in the branches of beech would be very high (from 35 to 100 %). Thus, in addition to xylem conduit shrinkage (Irvine and Grace, 1997; Perämäki et al., 2001; Scholz et al., 2007) and living xylem cell dehydration, embolism would provide additional water under water stress conditions.

Acknowledgements

This work was supported by 3 successive European programmes Euroflux (ENV4-CT95-0078), Carboeuroflux (EVK2-1999-00229), Carboeurope-IP (505572); and also the French Forest Service (ONF), and GIP-Ecofor.

The authors thank all the technical staff who performed the measurements at Hesse (soil water content, tree circumference, biomass, litter collection, etc.). We thank particularly Patrick Gross, Bernard Clerc, Pascal Courtois, and Jean-Marie Gioria.

References

Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A. S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grunwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R., Vesala, T., 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. Advances in Ecological Research 30 (30), 113-175.

Backes, K., Leuschner, C., 2000. Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. Can. J. For. Res. 30 (3), 335-346.

Barbour, M.M., Hunt, J.E., Walcroft, A.S., Rogers, G.N.D., McSeveny, T.M., Whitehead D., 2005. Components of ecosystem evaporation in a temperate coniferous rainforest, with canopy transpiration scaled using sapwood density. New Phytol. 165, 549-558.

Borchert, R., 1994. Electric Resistance as a measure of tree water status during seasonal drought in a tropical dry forest in Costa-Rica. Tree Physiol.14, 299-312.

Bréda, 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. Can. J. For. Res. 23, 1136-1143.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. Sci. For. 63, 625-644.

Cermak, J., Ulehla, J., Kucera, J., Penka, M., 1982. Sap Flow Rate and Transpiration Dynamics in the Full-Grown Oak (Quercus Robus L.) in Floodplain Forest Exposed to Seasonal Floods as Related to Potential Evapotranspiration and Tree Dimensions. Biol. Plant. 24, 446-460.

Cermak, J., Nadezhdina N., 1998. Sapwood as the scaling parameter - defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? Ann. Sci. For. 55, 509-521.

Cermak, J., Kucera, J., Bauerle, W.L., Phillips, N., Hinckley, T.M., 2007. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. Tree Physiol. 27, 181-198.

Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature 437, 529-533.

Cochard, H., Lemoine, D., Dreyer, E., 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. Plant Cell Environ. 22,101-108.

Cochard, H., Lemoine, D., Ameglio, T., Granier, A., 2001. Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. Tree Physiol., 21(1), 27-33.

Daudet, F.A., Ameglio, T., Cochard, H., Archilla, O., Lacointe, A., 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. J. Exp. Bot. 56 (409), 135-144.

Deslauriers, A., Anfodillo, T., Rossi, S., Carraro, V., 2007. Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees. Tree Physiol. 27, 1125-1136.

Domec, J.C., Meinzer, F.C., Gartner, B.L., Woodruff, D., 2006. Transpiration-induced axial and radial tension gradients in trunks of Douglas-fir trees. Tree Physiol. 26, 275-284.

Epron, D., Dreyer, E., 1993. Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high

photochemical efficiency of photosystem II and occurence of non-uniform CO2 assimilation. Tree Physiol. 13, 107-117.

Gartner, K., Nadezhdina, N., Englisch, M., Cermak, J., Leitgeb, E., 2009. Sap flow of birch and Norway spruce during the European heat and drought in summer 2003. Forest Ecology and Management 258 (5).

Genard, M., Fishman, S., Vercambre, G., Huguet, J.G., Bussi, C., Besset, J., Habib, R., 2001. A biophysical analysis of stem and root diameter variations in woody plants. Plant Physiol. 126(1), 188-202.

Giovannelli, A., Deslauriers, A., Fragnelli, G., Scaletti, L., Castro, G., Rossi, S., Crivellaro, A., 2007. Evaluation of drought response of two poplar clones (Populus x canadensis Monch 'I-214' and P. deltoides Marsh. 'Dvina') through high resolution analysis of stem growth. J. Exp. Bot. 58, 2673-2683.

Goldstein, G., Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Jackson, P., Celis, A., 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. Plant Cell Environ. 21, 397-406.

Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. Ann. Sci. For. 42 (2), 193-200.

Granier, A., Breda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling 116, 269-283.

Granier, A., Biron, P., Lemoine, D., 2000. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agric. for. meteorol. 100, 291-308.

Granier, A., Aubinet, M., Epron, D., Falge, E., Gudmundsson, J., Jensen, N.O., Köstner, B., Matteucci, G., Pilegaard, K., Schmidt, M., Tenhunen, J., 2003. Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. Ecological studies 163, 55-70.

Granier, A., Reichstein, M., Breda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grunwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Kostner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agric. for. meteorol. 143, 123-145.

Granier, A., Breda, N., Longdoz, B., Gross, P., Ngao, J., 2008. Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. Ann. Sci. For. 65 (7).

Hinckley, T.M., Bruckerhoff, D.N., 1975. The Effects of Drought on Water Relations and Stem Shrinkage of Quercus Alba. Can. J. Bot. 53, 62-72.

Hoff, C., Rambal, S., 2003. An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem. Ann. Sci. For. 60, 153-161.

Holtta, T., Vesala, T., Sevanto, S., Peramaki, M., Nikinmaa, E., 2006. Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Munch hypothesis. Trees 20 (1), 67-78.

Intrigliolo, D.S., Castel, J.R., 2005. Usefulness of diurnal trunk shrinkage as a water stress indicator in plum trees. Tree Physiol. 26, 303-311.

IPCC Climate change 2007: the scientific basis, 2007, http://www.ipcc.ch/.

Irvine, J., Grace J., 1997. Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. Planta 202, 455-461.

Irvine, J., Perks, M.P., Magnani, F., Grace, J., 1998. The response of Pinus sylvestris to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. Tree Physiol. 18, 393-402.

Köstner, B., Biron, P., Siegwolf, R., Granier, A., 1996. Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods.

Theor.Appl.Climatol. 53, 105-113.

Köstner, B., Falge, E.M., Alsheimer, M., Geyer, R., Tenhunen, J.D., 1998. Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. Ann. Sci. For. 55, 1-2.

Lamaud, E., Ogee, J., Brunet, Y., Berbigier, P., 2001. Validation of eddy flux measurements above the understorey of a pine forest. Agric. for. meteorol. 106, 187-203.

Law, B.E., Falge, E., Gu, L., Baldocchi, D.D., Bakwin, P., Berbigier, P., Davis, K., Dolman, A.J., Falk, M., Fuentes, J.D., Goldstein, A., Granier, A., Grelle, A., Hollinger, D., Janssens, I.A., Jarvis, P., Jensen, N.O., Katul, G., Mahli, Y., Matteucci, G., Meyers, T., Monson, R., Munger, W., Oechel, W., Olson, R., Pilegaard, K., Paw, K.T., Thorgeirsson, H., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., Wofsy, S., 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. Agric. for. meteorol. 113, 97-120.

Lemoine, D., Cochard, H., Granier, A., 2002. Within crown variation in hydraulic architecture in beech (Fagus sylvatica L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. Ann. Sci. For. 59, 19-27.

Leuschner, C., Backes, K., Hertel, D., Schipka, F., Schmitt, U., Terborg, O., Runge, M., 2001. Drought responses et leaf, stem, and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.)Liebl. trees in dry and wet years. Forest ecology and management 149, 33-46.

Leuzinger, S., Zotz, G., Asshoff, R., Horner, C., 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in central Europe. Tree Physiol. 25, 641-650.

Logullo, M.A., Salleo, S., 1992. Water Storage in the Wood and Xylem Cavitation in 1-Year-Old Twigs of *Populus deltoides* Bartr. Plant Cell Environ. 15(4), 431-438.

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.

Magnani, F., Borghetti, M., 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in Fagus sylvatica. Plant Cell Environ. 18(6), 689-696.

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 Environ. 26(7), 1147-1155.

Meinzer, F.C., James, S.A., Goldstein, G., 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. Tree Physiol. 24 (8), 901-909.

Meinzer, F.C, Johnson, D.M., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., David R. Woodruff, D.R., 2009. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. Functional Ecology 23, 922–930

Oishi, A.C., Oren, R., Stoy, P.C., 2008. Estimating components of forest evapotranspiration: a footprint approach for scaling sap flux measurements. Agric. for. meteorol. 148 (11).

Peiffer, M. 2005. Paramétrisation du bilan hydrique et établissement des flux d'eau et de nutriments dans des séquences de hêtraies de plaine. PhD Thesis, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Nancy, France, 135p.

Peiffer , M., Bréda, N., Badeau, V., Aranda, I., Betsch, P., Granier, A., 2010. Water relations within European beech crown are altered under extreme soil water deficit. Tree Physiol. Submitted.

Perämäki, M., Nikinmaa, E., Sevanto, S., Ilvesniemi, H., Siivola, E., Hari, P., Vesala, T., 2001. Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: an analysis using a dynamic sap flow model. Tree Physiol. 21 (12-13), 889-897.

Phillips, N., Nagchaudhuri, A., Oren, R., Katul, G., 1997. Time constant for water transport in loblolly pine trees estimated from time series of evaporative demand and stem sapflow. Trees 11:412-419.

Phillips, N.A., Ryan, M.G., Bond, B.J., McDowell, N.G., Hinckley, T.M., Cermák, J., 2003. Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. Tree Physiol. 23, 237–245.

Quentin, C., Bigorre, F., Breda, N., Granier, A., Tessier, D., 2001. Etude des sols de la foret de Hesse (Lorraine). Contribution a l'etude du bilan hydrique. Etude et gestion des sols 8,4,279-292.

Raftoyannis, Y., Radoglou, K., 2002. Physiological Responses of Beech and Sessile Oak in a Natural Mixed Stand During a Dry Summer. Ann. Bot. 89, 723-730.

Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, B., Ryan, M.G., Vourlitis, G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. New Phytol. 149 (3),369-399.

Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. Plant Cell Environ. 30 (2).

Scholz, F.C., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., 2008. Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. Tree Physiol. 28, 469-480.

Schulze, E.D., Cermak, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasicek, F., Gries, W., Kucera, J., 1985. Canopy Transpiration and Water Fluxes in the Xylem of the Trunk of Larix and Picea Trees - a Comparison of Xylem Flow, Porometer and Cuvette Measurements. Oecologia. 66, 475-483.

Stahl, C., Burban, B., Bompy, F., Jolin, Z., Sermage J., Bonal, D., 2010. Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. Journal of Tropical Ecology 26, 393–405

Steppe, K., Lemeur, R., 2004. An experimental system for analysis of the dynamic sap-flow characteristics in young trees: results of a beech tree. Funct. Plant Biol. 31, 83-92.

Steppe, K., Lemeur, R., Vanrolleghem, A., 2005. A mathematical model linking tree sap flow dynamics to dialy stem diameter fluctuation and radial stem growth. Tree Physiol. 26, 257-273.

Steppe, K., Lemeur R., 2007. Effects of ring-porous and diffuse-porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model. Tree Physiol. 27, 43-52.

Stott, P.A., Stone, D.A., Allen, M.R., 2004. Human contribution to the European heatwave of 2004. Nature 432, 610–614.

Verbeeck, H., Steppe, K., Nadezhdina, N., Beek, M.O.d., Deckmyn, G., Meiresonne, L., Lemeur, R., Cermak, J., Ceulemans, R., Janssens, I.A., 2007. Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. Tree Physiol. 27, 1671-1685.

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 Environ. 1, 131-140.

Waring, R.H., Whitehead, D., Jarvis, P.G., 1979. The Contribution of Stored Water to Transpiration in Scots Pine. Plant Cell Environ. 2, 304-317.

Zweifel, R., Hasler, R., 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. Tree Physiol. 21, 561-569.

Zweifel, R., Item, H., Hasler, R., 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. Tree Physiol. 21 (12-13), 869-877.

Zweifel, R., Steppe, K., Sterck, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. J. Exp. Bot. 58 (8), 2113-2131.

Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water

relations of trees: implications towards a growth mechanism. J. Exp. Bot. 57 (6), 1445–1459.

Tables

Table 1. Mean tree height, stand density, sapflow sensors and dendrometers number in each crown class.

Crown class	Circumference class (mm)	Height (m)	Stand density (stem ha^{-1})	Trees with sap flow sensors	Trees with dendrometers
Dominant	500-800	17.5	289	1	1
Codominant	350-500	15.0	612	6	6
Suppressed	100-350	13.0	2297	3	2

Table 2. Daily cumulated F_{rstand} (water flow exchanged by the elastic tissues of the trunk) and daily Re_d (water exchanged with all the reservoirs) both over the water depletion phase (in mm day^{-1}, under dry conditions), for five days: 15 June, 10 July, 10, and 25 and 26 August. Ψ_p is the estimated predawn water potential (according to Peiffer et al. 2010). *PET* is calculated using the Penman formula. In brackets: proportion of F_{rstand} and proportion of Re_d to *E* (in %).

DOY	*PET* (mm day^{-1})	Ψ_p (MPa)	F_{rstand} (mm day^{-1})	Re_d (mm day^{-1})
166	5.3	-0.16	0.0094 (0.23)	-0.19 (10)
191	5.4	-0.43	0.0095 (0.27)	-0.32 (19)
222	5.8	-1.54	0.0055 (0.34)	- 0.98 (54)
237	4.2	-1.71	0.0040 (0.37)	- 0.54 (40)
238	4.4	-1.76	0.0025 (0.24)	- 0.7 (51)

Table 3. Comparison of the estimates of daily exchanged water (in l day^{-1}) and its contribution to transpiration (in %), for different species, we distinguished the type of tissues studied (elastic or total). According to the studies, the average or the range of values found is presented.

Type of reservoirs	Species	Daily amount of water used from reservoirs (l day^{-1})	Contribution to transpiration (%)	Sources
Trunk total	Anacardium excelsum	54	14	Goldstein et al. 1998
	Cecropia longipes	4	9	Goldstein et al. 1998
	Larix decidua	17.8	4	Schulze et al. 1985
	Picea abies	25.8 - 42.1 10^{-3}	10-65 [1]	Zweifel et al. 2001
	Picea abies	8.7	14	Schulze et al. 1985
	Pinus pinaster		12-25	Loustau et al. 1996 [3]
	Pinus sylvestris	20-30	30-50	Waring et al. 1979 [3]
	Pinus sylvestris	6-16	1- 44	Verbeeck et al. 2007
	Pseudotsuga meziensii	40-70	20-31	Cermak et al. 2007
	Quercus robur	10-31	15-22	Cermak et al. 1982
	Schefflera morototoni	7-18	10	Meinzer et al. 2004
Trunk elastic tissue	Fagus sylvatica	22 10^{-3}	5	Steppe et al. 2004 [2]
	Picea abies	0.5 – 5.1	5	Zweifel et Häsler 2001[2]
	Picea abies	3.5 -4.3 10^{-3}	1-19	Zweifel et al. 2001 [2]
	Pinus sylvestris	0.16 – 0.31		Zweifel et al. 2007
	Pseudotsuga meziensii	6	14	Cermak et al. 2007
	Quercus pubescens	0.14 – 0.31		Zweifel et al. 2007

[1] with needle contribution, on 6 years old potted trees.
[2] young potted trees
[3] under drought conditions

Captions

Figure 1: Top : variation of the daily mean air temperature (*Ta*) in 2003 (black line) and in 2002 (grey line). Bottom: seasonal course of the cumulated rainfall (*P*) in 2002 (grey line) and 2003 (black line).

Figure 2: Seasonal variation of the total sap flow *T*, and per class in 2003. The three periods (see text) are noted with arrows.

Figure 3: Seasonal variation of the total sap flow for the three periods (see text) in 2002 and 2003. The standard error of the mean is also presented. Different letters indicate significant difference.

Figure 4: Hourly variation of trunk circumference for three trees, from different crown classes (black line for the dominant, doted grey for the codominant and thin grey for the supressed). Bottom, estimated predawn water potential and daily cumulated rainfall.

Figure 5: Variation of cumulated water flow (in L of water) exchanged by the elastic tissues of the trunk, for three trees: dominant (black line), codominant (grey line) and suppressed (light grey line), during four periods of 2 successive days under sunny conditions and increasing drought: 15 -16 June, 10- 11 July, 10-11 and 25- 26 August.

Figure 6: Diurnal variation of the corrected vapor flux (see text) *E* (grey line), and of stand transpiration *T* (black line), averaged over the three periods, described before. The standard error of the mean is also presented.

Figure 7: Total sap flow (*T*), corrected evapotranspiration (*E*) and cumulated stand-scaled water exchange with the elastic tissues (F_{rstand}) cumulated over the period (from 2 August to 19 August 2003), calculated from the circumference variations.

Figure 8: Seasonal course of daily cumulated *Re* (= $\sum Re$ = $\sum(T\text{-}E)$; closed grey symbols) and of *REW* (black curve).

Figure 9: Seasonal variation of the daily cumulated exchanged water use *Re* = (*T*-*E*) (ΣRe). We distinguished the reservoirs depletion (water withdrawn = ΣRe_d, $E > T$) and refilling phasis (water refilling = ΣRe_r, $E < T$), in 2002 and 2003; bottom the contribution of ΣRe, during the depletion phasis, to daily cumulated *E* in 2003.

Figure 10: Daily cumulated exchanged water use *Re* = (*T*-*E*) (ΣRe), ΣRe_d (reservoirs depletion: $E > T$) and ΣRe_r (refilling phasis: $E < T$), bottom the contribution of ΣRe, during the depletion phasis, to daily cumulated *E*, all averaged over the three periods in 2002 and 2003. The standard error of the mean is also presented. Different letters indicate significant difference.

Figure 1

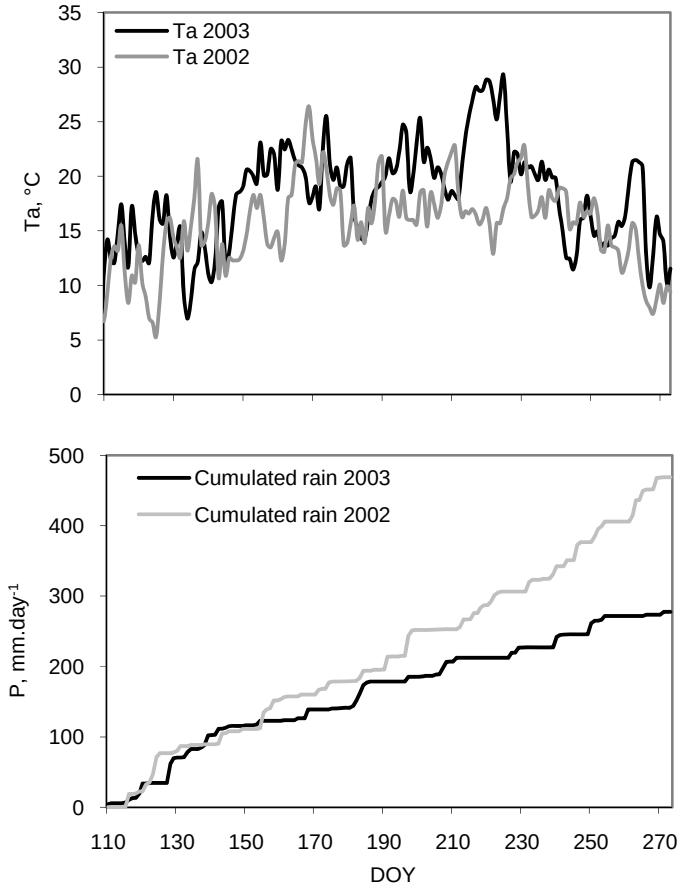

Ta 2003
Ta 2002
Ta, °C
0
5
10
15
20
25
30
35
Cumulated rain 2003
Cumulated rain 2002
P, mm.day-1
0
100
200
300
400
500
110
130
150
170
190
210
230
250
270
DOY

Figure 2

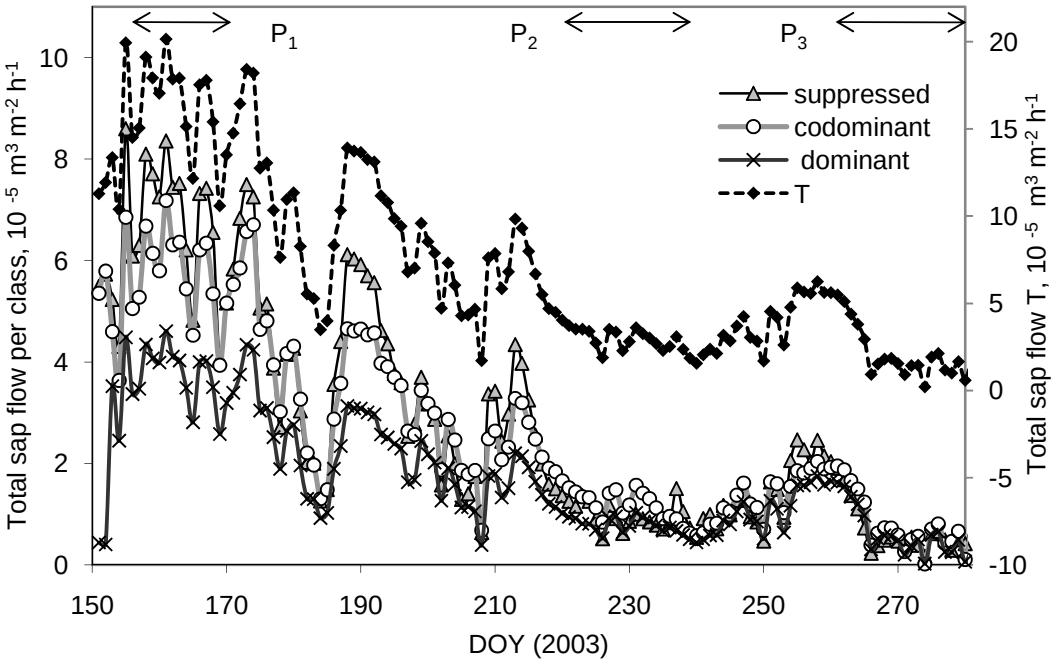

P1
P2
P3
suppressed
codominant
dominant
T
Total sap flow per class, 10 -5 m3 m-2 h-1
Total sap flow T, 10 -5 m3 m-2 h-1
DOY (2003)
0
2
4
6
8
10
-10
-5
0
5
10
15
20
150
170
190
210
230
250
270

Figure 3

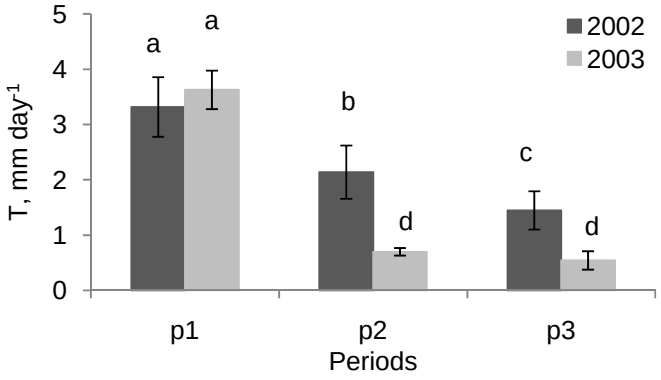


Figure 4

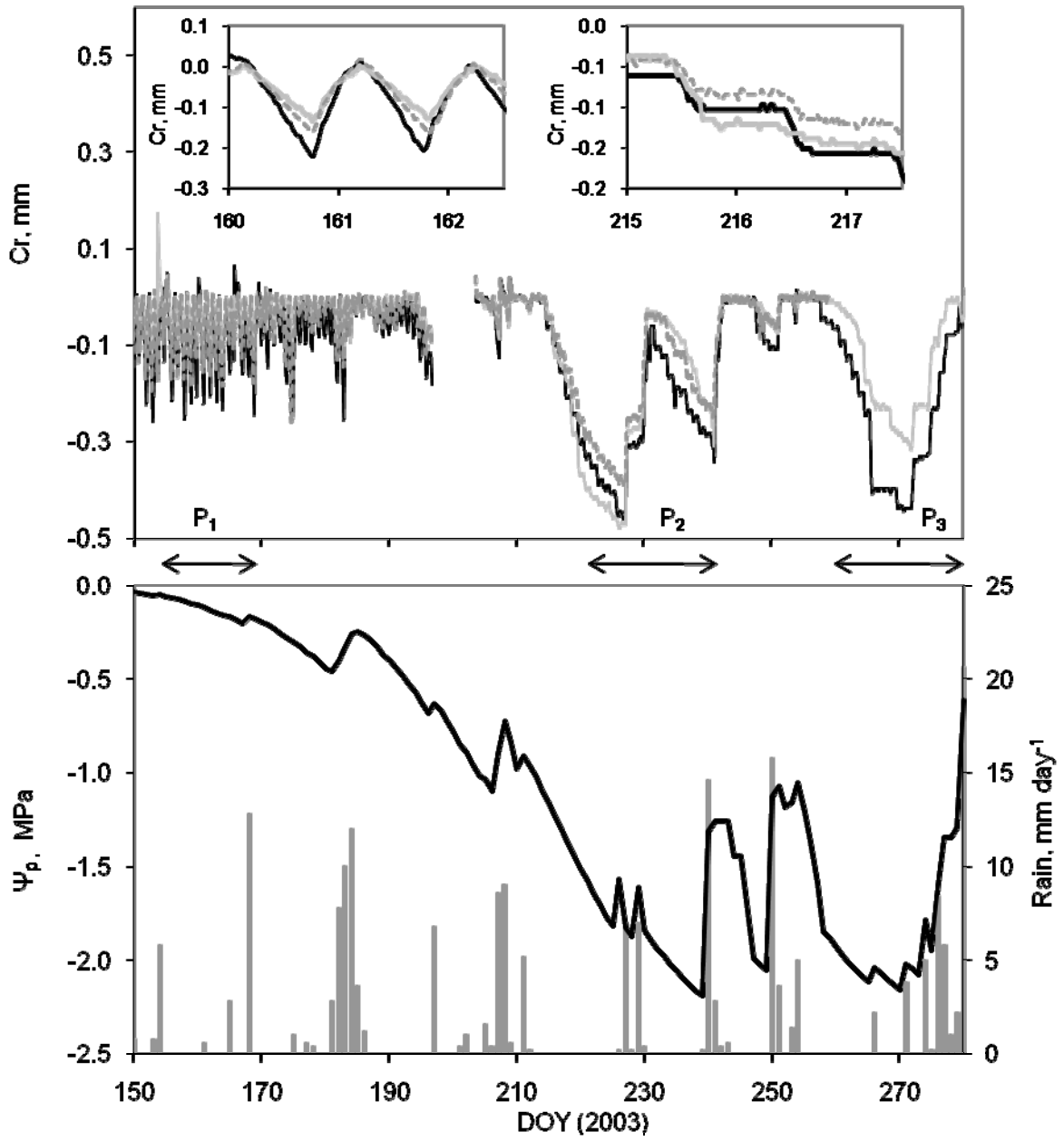

Cr, mm
0.5
0.3
0.1
-0.1
-0.3
-0.5
0.1
0.0
-0.1
-0.2
-0.3
160
161
162
0.0
-0.1
-0.1
-0.2
-0.2
215
216
217
P1
P2
P3
Ψp, MPa
0.0
-0.5
-1.0
-1.5
-2.0
-2.5
Rain, mm day-1
25
20
15
10
5
0
150
170
190
210
230
250
270
DOY (2003)

Figure 5

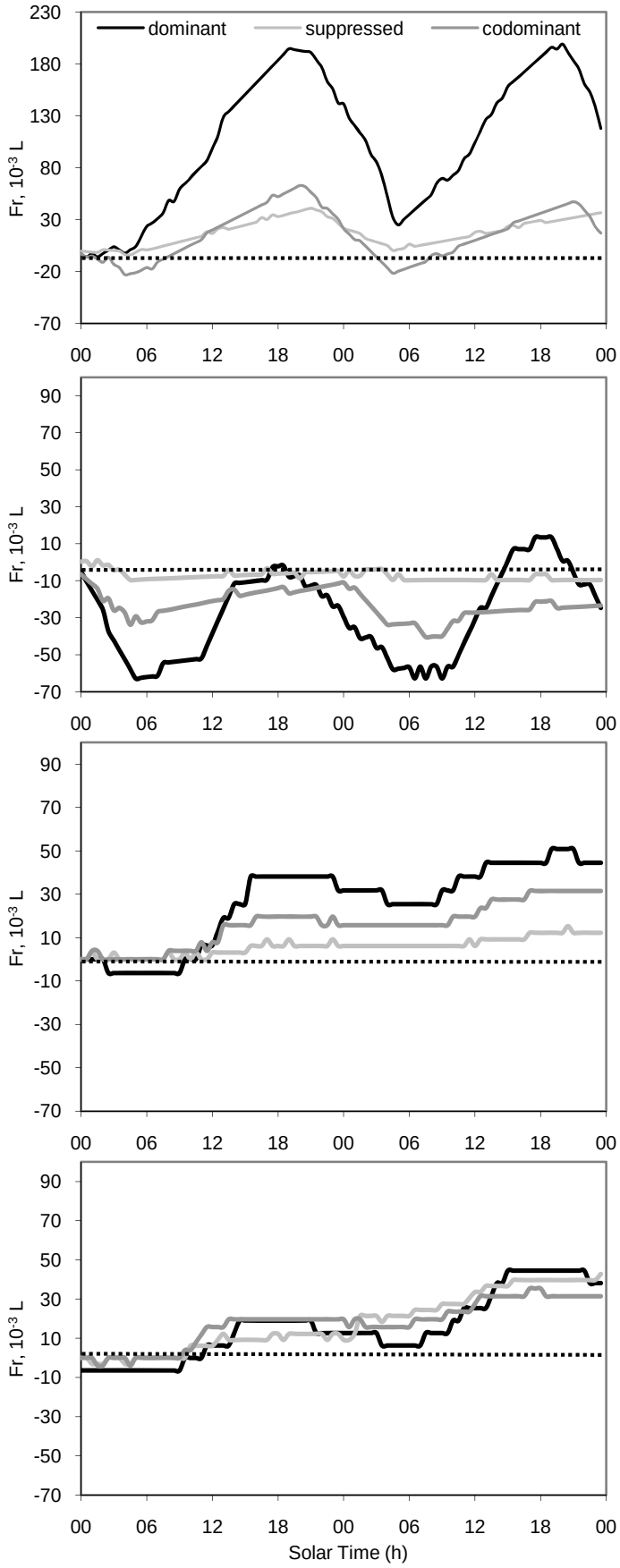

dominant
suppressed
codominant
Fr, 10-3 L
230
180
130
80
30
-20
-70
90
70
50
30
10
-10
-30
-50
00
06
12
18
Solar Time (h)

Figure 6

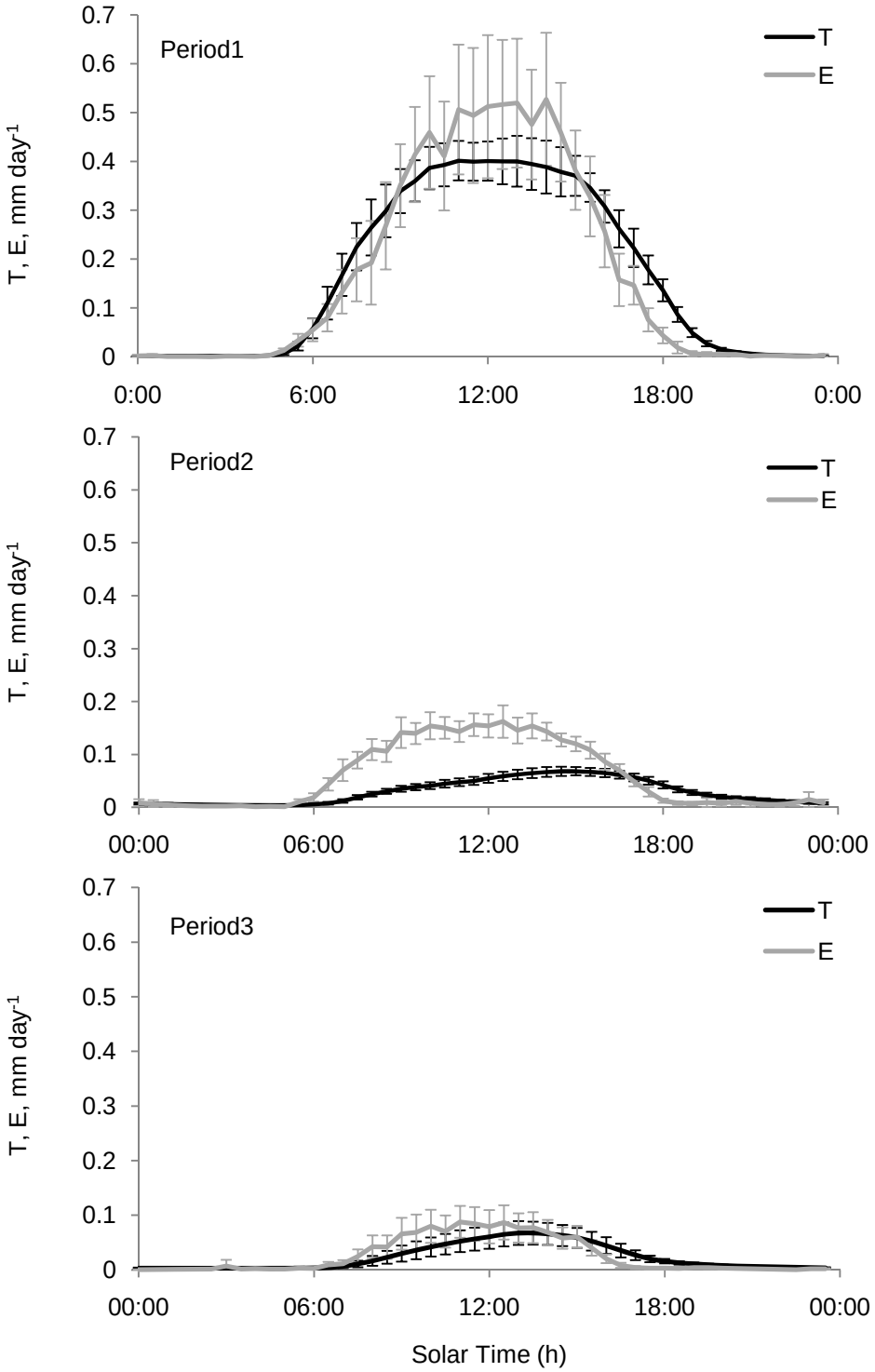

Period1
Period2
Period3
T
E
T, E, mm day-1
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
0:00
6:00
12:00
18:00
0:00
00:00
06:00
12:00
18:00
00:00
Solar Time (h)

Figure 7

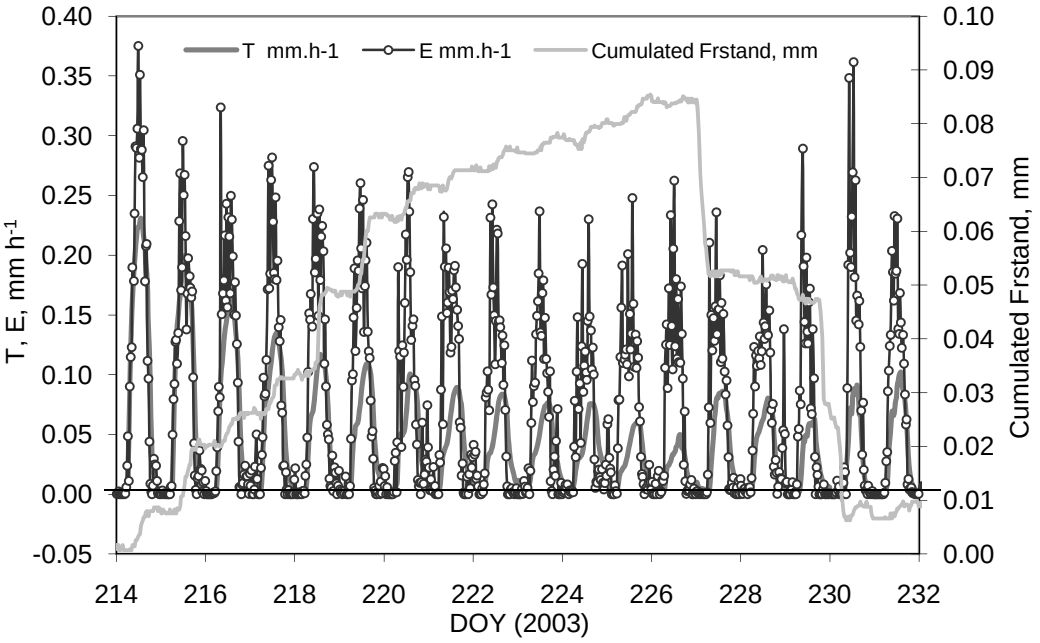

T mm.h-1
E mm.h-1
Cumulated Frstand, mm
T, E, mm h-1
Cumulated Frstand, mm
DOY (2003)
0.40
0.35
0.30
0.25
0.20
0.15
0.10
0.05
0.00
-0.05
0.10
0.09
0.08
0.07
0.06
0.05
0.04
0.03
0.02
0.01
0.00
214
216
218
220
222
224
226
228
230
232

Figure 8

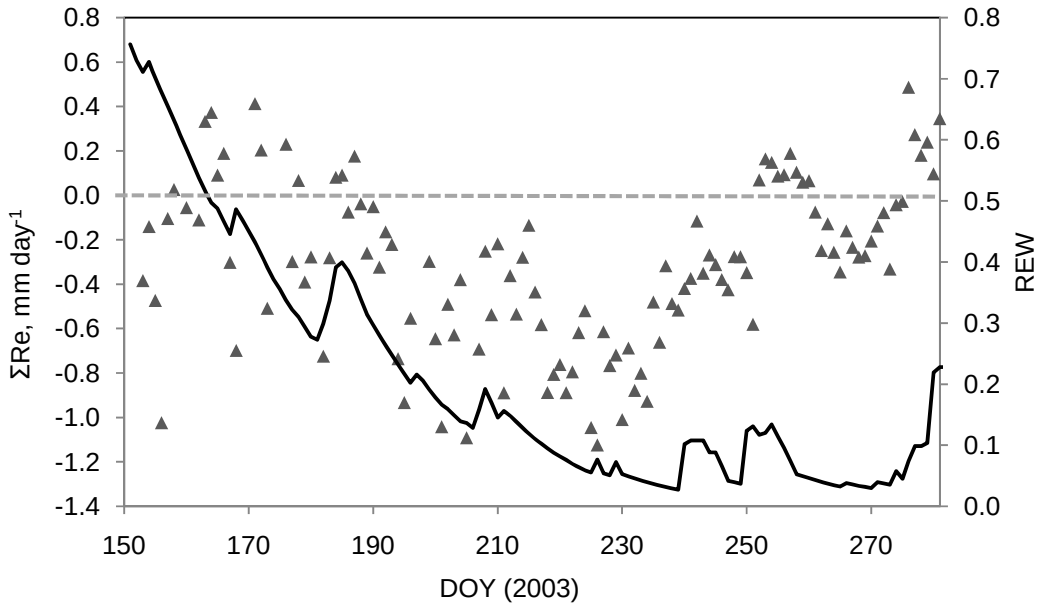

0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
-0.2
-0.4
-0.6
-0.8
-1.0
-1.2
-1.4
ΣRe, mm day-1
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0.0
REW
150
170
190
210
230
250
270
DOY (2003)

Figure 9

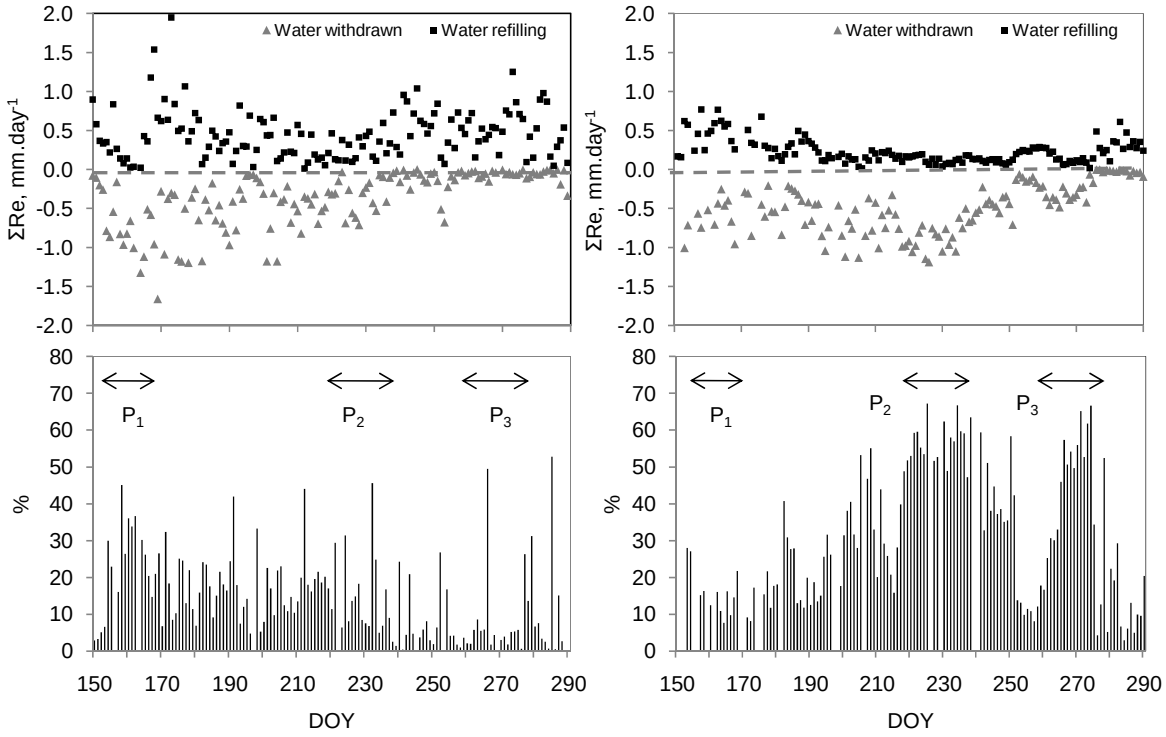
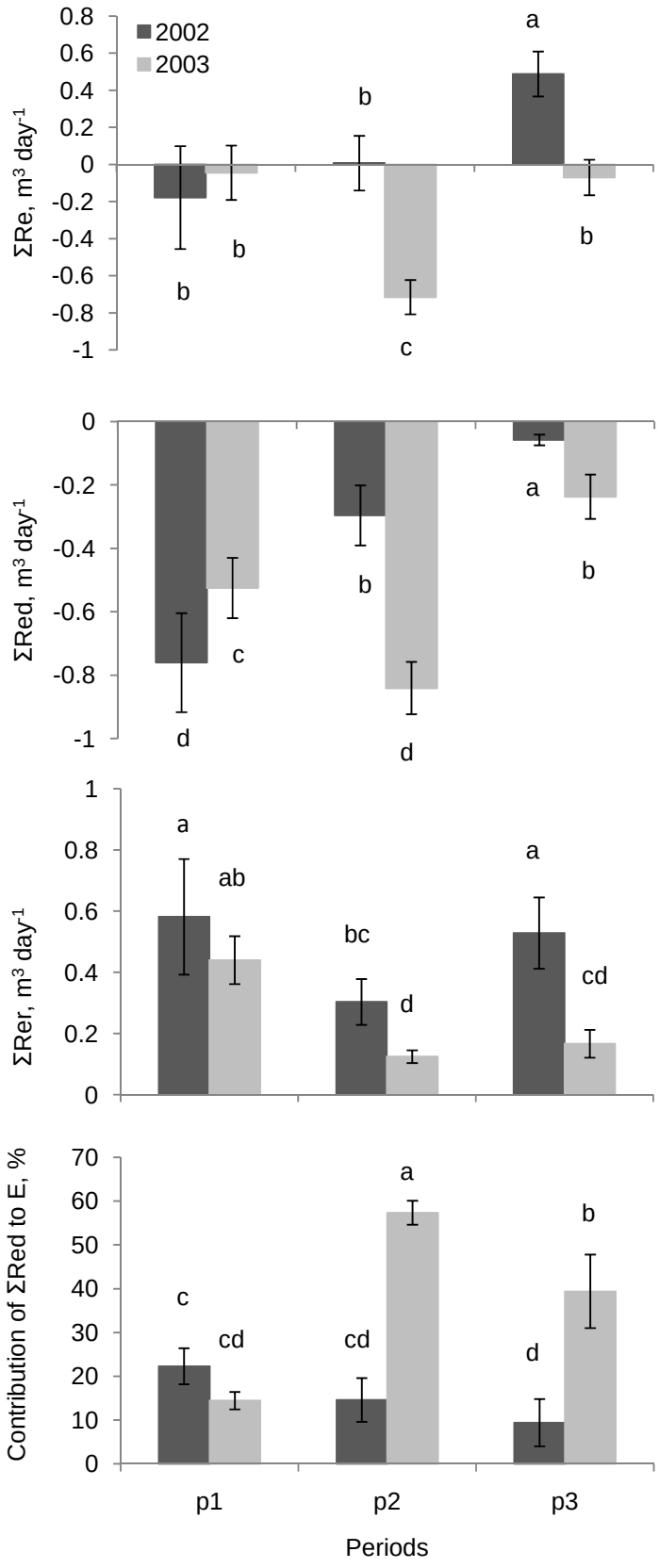


Figure 10


2002
2003
ΣRe, m³ day⁻¹
ΣRed, m³ day⁻¹
ΣRer, m³ day⁻¹
Contribution of ΣRed to E, %
p1
p2
p3
Periods

Annexe 5

Annexe 5

WATER RELATIONS OF EUROPEAN BEECH UNDER NATURAL CONDITIONS: WATER FLUXES AND POTENTIALS, HYDRAULIC CONDUCTANCES AND CAPACITANCES.

P BETSCH[a], A TUZET[b], A GRANIER[*a]

[a] UMR INRA-UHP Forest Ecology and Ecophysiology, 54820 Champenoux, France

[b] UMR INRA-AGROPARISTECH Environment and Culture, 78250 Thiverval-Grignon, France

[*]Corresponding author. Tel.: +33 3 83 39 40 38; fax: +33 3 83 39 40 69.

email address: agranier@nancy.inra.fr

En préparation.

1. Introduction.

One main difference between woody and herbaceous species lies in the hydraulic architecture. The trees are by far higher and bigger, and their vascular system for sap flow ascending is more complex. The complexity of trees hydraulic functioning has been a largely studied question from physiological studies and observations (Granier and Claustres 1989 ; Bréda et al. 1993 a and b; Tsuda and Tyree 1997; Goldstein et al. 1998; Sack et al. 2003 ; Cermak et al. 2007;Scholz et al. 2007,) to models describing in very different ways the hydraulic architecture (Molz and Klepper 1972; Edwards et al. 1986; Génard et al. 2001; Lhomme et al. 2001; Williams et al. 2001; Zweifel et al. 2001 Chuang et al. 2006). In particular, both approaches can be used and combined to fully understand the role of water storage in the regulation of the water flux through roots, stems, branches and leaves of trees.

In addition to resistances and stomatal conductance, the water flux along the soil–plant–atmosphere continuum mainly depends on the evaporative demand and on soil water availability (Jarvis 1976; Sandford et Jarvis 1986; Stewart 1988; Shuttleworth 1989; Levitt et al. 1995; Granier et al. 2000 a and b). Moreover, organs along the water transport pathway such as roots, trunks, branches and even leaves, can act as exchangeable water reservoirs. Ladefoged (1963), Hinckley and Bruckerhoff (1975), Waring and Running (1978), Waring et al. (1979) and Cermák et al. (1976, 1982) suggested that internal water exchanges with tree tissues may be important in supporting diurnal and seasonal transpiration of woody plants. These exchanges of water between tissues and the transpiration flux produce: i) time lags between water loss by leaf transpiration and water uptake by roots (e.g., Schulze et al. 1985; Goldstein et al. 1998; Steppe et al. 2002; Steppe and Lemeur 2004) and ii) daily to seasonal shrinkage and swelling of tree organs (Herzog et al. 1995; Tatarinov and Cermák 1999; Zweifel et al. 2000; Zweifel and Häsler 2001; Steppe and Lemeur 2004). Every day, needles or leaves (Hinckley et al. 1978; Boyce et al. 1991; Gross and Koch 1991) and elastic tissues of trunk, branches and roots (Herzog et al. 1995; Köstner et al. 1998; Zweifel et al. 2001) can shrink during the transpiration period and swell overnight.

The three possible locations for water storage are (Zimmermann, 1983): (i) vessels and tracheids in the sapwood, (ii) the capillary water in the cell walls and the inactive vessels of the xylem and (iii) the living extensible cells, mostly the phloem of the bark or the mesophyll of leaves.

Several authors have reported that stem radius changes mainly occur in the elastic tissues of the bark (Dobbs and Scott 1971; Molz and Klepper 1973; Zweifel et al. 2000), whereas the woody parts of the stem undergo only small fluctuations. However sapwood in the stem was reported to be the major source of water (Goldstein et al. 1998; Cermak et al. 2007).

Internal reservoirs can be depleted and refilled on a daily basis; their contribution depends on species, tree size, organs (trunk, roots, leaves…) and on climatic conditions.

Estimates of the contribution of stored water to daily transpiration vary widely, ranging from 2 to 50% of total water uptake (Goldstein et al. 1998; Cermak 2007, see also table 6 that synthetize literature data).

Despite its potential importance, only limited information exist on the contribution of internal water storage to the tree transpiration in European beech.

Fluxes and water exchanges with tissues in plants can be modeled following the Ohm's law analogy, first proposed by Van den Honert (1948), where water fluxes from soil to leaves are controlled by hydraulic resistances (R).

Evolution of van den Honert's model was made in order to account for water storage in stem, branches and leaves by introducing hydraulic capacitances (C; see reviews by Landsberg et al. 1976; Jarvis et al. 1981 ; Edwards et al. 1986; Tyree 1988; Hunt et al. 1991; Loustau et al. 1998; Lhomme et al. 2001; Zweifel et al. 2001). As for resistances, plant hydraulic capacitance is very variable among species (Meinzer et al. 2008). Estimates of hydraulic capacitances and resistances in intact trees reported in literature are shown in table 6. Together R and C control tree water flow dynamics, so their study can increase our understanding of water movement across the soil-plant-atmosphere continuum.

The first purpose of this study was to quantify, in beech trees, the contribution of water in stem reservoirs to the daily transpiration in both elastic and non elastic tissues. We performed simultaneous measurements under natural condition of the main variables involved in water flow through the whole tree from roots to leaves: diurnal diameter variation of stems and branches together withsap flow at trunk base and in branches, and wood water content in the trunk. Variation of water stored in tree reservoirs was estimated with two approaches: i) by comparing diurnal courses of sap flow as measured in the branches and at the base of the trees, ii) by measuring the wood humidity in the trunk, and iii) from radial variations of tree organs.

The second objective was to estimate the hydraulic resistances and capacitances in the different tree compartments.

2. Material and Methods

2.1. Study site

The experimental plot was located in the state forest of Hesse, France (48°40.453N, 7°03.877E, elevation 300 m), which was mainly (90% of the ground area) composed of European beech (*Fagus sylvatica* L.). Other tree species are *Carpinus betulus* L., *Betula pendula* (Roth), *Quercus petraea* (Matt.), and *Larix decidua* (Mill.). Trees were on average 42 (± 5) years old in 2008; stand density was 2600 stems ha^{-1}, and basal area 23.4 m2 ha^{-1}. Average tree height and circumference (at 1.3 m) were 17 m and 294 mm, respectively. The experimental plot covered 0.6 ha; it was located in the central part of a 65 ha homogeneous area of a naturally established beech forest.

A 22 m height tower was used for eddy covariance and climate measurements. Neareby, a 18 m-height scaffolding tower was used for leaf and branch measurements and samplings of our investigated tress.

The soil type was intermediate between a luvisol and a stagnic luvisol. Clay content ranged between 25 and 35% within 0–100 cm depth, and was about 40% below 100 cm. Most of the root biomass was located between 0 and 40 cm depth. However, minor roots (diameter <1 mm) were observed down to 150 cm depth in the soil (Peiffer 2005).

Annual mean of precipitation was 904 mm, average annual temperature 10.0 C.

2.2. Sap flow

Thermal dissipation technique (Granier 1985, 1987) was implemented to measure sap flow in trees using 20 mm-long radial sap flowmeters. This technique allows at measuring sap flux density (f_d, $m^3.m^{-2}.s^{-1}$), i.e. the sap flow per unit of sapwood area. Two trees were selected close to the scaffolding tower: #14 and #202. Both were dominant trees. On each tree, we installed five sap flowmeters: in the tunk, at 1.3 m height (TB), on two shade and on two sun-exposed branches, at each level facing opposite directions (table 1). Sap flow sensors in branches were inserted 20 to 50 cm to their base.

Scaling sap flow from one sap flow sensor to the whole tree is based upon the knowledge of sapwood area. Unfortunately, in beech, the visual distinction between sapwood and heartwood is not possible. Granier et al. (2003) collected radial measurements of sap flux densities in two beech stands: Steigerwald (Germany) and Hesse forests. From these data, we derived a unique relationship between relative sap flux density f_d (expressed for each tree as the proportion of its maximum, which is typically observed in the outer part of the xylem) and the relative depth below the bark x (expressed as the proportion of the tree radius R).

We fitted the following linear relationship:

$f_d / f_{dmax} = -1.0192\ x/R + 1.04$ ($r^2 = 0.66$) [1]

We used this relationship to estimate the total tree sap flow from f_d as measured in the outside xylem annulus (0 to 20 mm) of trees.

The tree sap flow ($m^3.s^{-1}$) is calculated as follow:

$$F_{TB} = \sum_i fd_i \times S_i \quad [2]$$

where i is the depth below cambium (20 mm steps), *S*i is the corresponding xylem annulus area (m^2), fd_i is the sap flux density in it ($m^3\ m^{-2}\ s^{-1}$).

We first estimated the total crown transpiration, from branch sap flow measurements, based on the cross area of all branches, which were calculated on the two trees from in situ diameter measurements. We obtained irrealistically high estimates of sap flow (approximately three time higher than sap flow at the trunk basis, data not shown). Then, we calculated a factor k, for each day, as (see Goldstein et al. 1998) : $k = \sum_{day} f_{db} \Big/ \sum_{day} F_{TB}$ [3]

Where f_{db} is the mean sap flux density of the four branches and F_{TB} is the tree sap flow at trunk basis. This factor was calculated assuming that daily sap flow at the trunk basis F_{TB} was equal to the daily sap flow in the crown F_C.

Total sap flow in the crown (F_C) was estimated half-hourly using the ratio k as follow: $F_C = f_{db} / k$ [4]

We also used the same procedure to estimate the total sap flow in each of the two crown layers (F_{Cs} and F_{Cl}), with the condition that $F_C = F_{Cs} + F_{Cl}$.

2.3. Climate

The following instruments were installed above the stand at 22.5 m height on the eddy-flux tower: a pyranometer (CNR1, KIPP and ZONEN, Delft, The Netherlands), a ventilated psychrometer (INRA, France, with platinium Pt 100 temperature sensors), a raingauge (Campbell ARG 100, UK) and a switching anemometer (Vector Instruments, UK). Data acquisition was made with a Campbell CR7 datalogger (Courtaboeuf, France) at 10 s time interval, 30 min averages were calculated and stored.

The 2008 year was characterised by mean air temperatures similar each month to the last 30 years average (Bréda et al. 2006). The annual precipitation was higher than the last 30 years average (700 mm).

2.4. Water potential measurements

Twig water potential was measured in both sun-exposed and shade leaves at two heights (17 and 13 m) in the crowns, using a pressure chamber (PMS 1000, Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA). Predawn (ψ_p), minimum leaf (ψ_l) and minimum xylem (ψ_x) (i.e. at ca. 12 h solar time) water potentials of trees were measured during the vegetation season. Water potentials of the two studied trees were measured in three twigs per tree, each bearing 1 to 3 leaves, on 4 days for ψ_p and 9 days for ψ_l and ψ_x. All measurements were performed rapidly after twigs excision. Water potential measurements were corrected taking into account the hydrostatic water potential drop (0.01 $MPa.m^{-1}$).

The xylem water potential was measured on non-transpiring leaves of branches. Small branches were inserted early in the morning into watertight plastic bags covered with an aluminium foil, slightly wet in order to saturate the bags atmosphere. This technique allows estimating ψ in the branch xylem which equilibrates with that of non-transpiring leaves (Schultz and Matthews 1993).

2.5. Soil water potentials

Soil water potential (ψ_{soil}) was measured using micropsychrometers (Wescor inc ., USA) placed in plastic tubes and inserted in the soil at 0.2, 0.4, 0.6, 0.9 and 1.2 m depth, at two locations, at 1 m distance of trees 14 and 202. All measurements were performed in dew point mode.

2.6. Tree circumference variation

Circumference of both trees was continuously monitored on the trunks at ca. 1.5 m height using automatic dendrometer bands equipped with a linear resistive transducer with a 30 mm course. Data acquisition was made with a Campbell Scientific datalogger 21X (Courtaboeuf, France) at 10 s time intervals. 30 min averages were calculated and stored.

We also installed 6 LVDT (Linear Variation Differential Transformer) devices on tree #14: 2 each on one big root, close to the soil surface, 2 on the shade and 2 on the sun-exposed branches equiped with sap flowmeters. The accuracy of those LVDT sensor is 1 μm (Steppe and Lemeur, 2004). The LVDT sensors were fixed on roots and branches with a custom-made holder of INVAR and aluminium.

2.7. Water exchange with trees elastic tissues

Water potential variations in the tree induce a depletion or a refilling of elastic tissues and therefore shrinkage or expansion which is superimposed to the radial growth. A circadian cycle is defined as an expansion-shrinkage succession of the trunk. In order to analyse the daily patterns of these water movements, we separated short-term stem circumference variations due to changes in water content from growth. Circumference measurements were therefore detrended for growth. We used a technique

similar to that of Steppe and Lemeur (2004) and Zweifel et al. (2000). We obtained the daily growth curve by connecting the maximum points of each cycle. Every 30 min within each day, growth was estimated by a linear regression, assuming a constant growth rate within a cycle. Finally, we calculated the residues *C*r (measurements minus the estimated growth). Additionally, for each daily cycle, we calculated the maximum daily shrinkage (MDS), as the minimum value of *C*r.

We estimated water flow from or to the elastic tissues (F_r) using the equation:

$$\frac{\partial(m)}{\partial t} = \frac{\partial(d)}{\partial t} \times \frac{\pi \rho l d}{2} \qquad [5]$$

where *d* is the organ diameter in m, m the mass of water in kg, *l* the length of the trunk in m, ρ is the water density in $kg.m^{-3}$.

We estimated the branches length using an allometric relation-ship between the branch diameter and its length, presented in Damesin et al. (2002), and calibrated on beech trees in Hesse. We couldn't estimate the length of the roots. However, the root biomass is equivalent to total branche biomass for beech (A.Granier, pers.comm).

2.8. Wood water content and water potential

Bulk humidity of trunk xylem tissues and its variation was measured using thetaprobe devices (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, England) inserted at 1.5 m height in trees #14 and #202. Data acquisition was made with a CR7 Campbell Scientific datalogger (Courtaboeuf, France) at 10 s time intervals. The 30 min averages were calculated and stored.

A specific calibration was performed on beech wood pieces under controlled conditions (see technical paper, Betsch et al. 2010a), in order to obtain the relationships between: 1) thetaprobes signal and wood water content, 2) wood water content and wood water potential:

$\theta vol = -0.518*(U)^2 + 1.335*(U) - 0.261.$ ($r^2 = 0.75$) [6]

$\psi = -2.155/(1+\exp((U-0.655)/0.022)))$ ($r^2 = 0.86$) [7]

2.9. Water storage in the stem

We calculated the volume of water exchanges in both elastic (phloem+bark) and non-elastic (xylem) tissues: $W = (F_{TB} - F_C)$.

The amount of depleted water was firstly estimated from the cumulated difference between the sap flow at the trunk base and the crown sap flow when F_{BT} was lower than F_C (Goldstein et al. 1998, Meinzer et al. 2004):

$\Sigma Wd = \Sigma(F_{TB} - F_C)_{FTB < FC}$ [8]

The water content measurements by the thetaprobe sensors also allowed us to estimate the daily water consumption from trunk reservoirs:

$\Sigma Wdtheta_i = (\theta vol_max_i - \theta vol_min_i)*V$ [9]

where i is the day number, θvol_max_i the maximum volumetric humidity measured on day i, θvol_min_i is the minimum volumetric humidity of the day i and V is the trunk volume (m^3).

2.10. Hydraulic resistances

Hydraulic resistances along the soil–plant–atmosphere continuum were calculated from the Ohm's law analog (Van den Honert 1948) in the different tree compartments.

Predawn water potential Ψ_p is an average of Ψ_{pL} and Ψ_{pO} (measured respectively on sun-exposed and shade leaves). We used it as a proxy of bulk soil water potential (Ψ_{soil}) under no transpiration condition.

Giving the heterogeneity of the branches status in the crown, and therefore of xylem water potential, we decided to use an averaged xylem potential Ψ_X to calculate the trunk and crown resistances as in Granier and Claustres (1989). We assumed that at midday, when sap flow was at its maximum and rather stable, water content in tree organs was minimal and did not vary to a large extend. We used then the averaged sap flow between 11 h and 13 h to calculate the following hydraulic resistances, together with the midday potentials at each levels described above:

* R_{root} is the resistance between the soil and the trunk base:

$R_{root} = (\Psi_{soil} - \Psi_{trunk})/F_{TB}$ [10]

where Ψ_{trunk} is the trunk water potential estimated from thetaprobe measurements at noon and equation [8];

* R_{trunk} is the hydraulic resistance from the trunk base to the base of the living crown:

$R_{trunk} = (\Psi_{trunk} - \Psi_X)/F_{TB}$ [11]

where Ψ_X is the mean xylem water potential of the crown;

* the total hydraulic resistance in the soil–root–stem pathway was calculated using the gradient of water potential measured between the soil (with predawn water potential as a surrogate) and the crown base:

$R_{soil\text{-}trunk} = R_{root} + R_{trunk} = (\Psi_p - \Psi_X)/F_{TB}$ [12]

* the petiole–leaf lamina hydraulic resistance was calculated from the water potential gradient between xylem and leaves in the shoots of the uppermost and the lowermost canopy:

R_{bsTot} is the hydraulic resistance of shade branches:

$R_{bsTot} = (\Psi_{XS} - \Psi_{LS})/ F_{Cs}$ [13]

R_{blTot} is the hydraulic resistance of sun-exposed branches:

$$R_{bltTot} = (\Psi_{XL} - \Psi_{LL})/ F_{Cl} \qquad [14]$$

We calculated also the whole crown hydraulic resistance as follow:

$$R_{crown} = (\Psi_{XS} - \Psi_{LL})/F_C \qquad [15]$$

We finally calculated R_{tot} as : $R_{Tot2} = R_{crown} + R_{soil\text{-}trunk}$ and we compared it to R_{tot}.
We also estimated the relatives total hydraulic resistances , per unit of leaf area $R_{tot\text{-}L}$ and sapwood area $R_{tot\text{-}s}$. The leaf area per branch was estimated using a relation-ship with the branch diameter (I.Vinckler, pers.comm), the total leaf area for one tree being the sum of all branches leaf areas. The sapwood area was taken as the basal area of the trunk (from circumference measurements), as suggested by Bartelink (1997) for beech trees.

2.11. Hydraulic capacitances

Whole-trunk capacitance (C_T, $m^3.MPa^{-1}$) was calculated as the ratio of daily withdrawal of water to the water potential gradient between trunk xylem and predawn water potential (Ψ_p) :

$$C_T = \Sigma Wd / (\Psi_p - \Psi_{TX}) \qquad [16]$$

Where Ψ_{TX} is the mean trunk xylem potential, averaged from Ψ_{XL}, Ψ_{XO} and Ψ_{trunk}.
We also estimated the total leaf capacitance C_L using the pressure-volume relationships relating leaf water potential to their relative water content obtained in European beech by Taylor and Dobson (1989). The total leaves weight (in kg) of each tree was calculated from an empirical relation-ship with the trunk circumeference at 1m30 (circ) built on beech trees (Le Goff, pers.com):

$$Leaf_weight = 0.0036*(circ)^2 - 0.0176*(circ) \quad (r^2 = 0.99) \qquad [17]$$

3. Results

3.1. Water potential spatial and temporal variation

In the two studied trees, the ranking of water potentials hierarchy (figure 1) was more and more negative from soil to leaf. The two trees showed similar temporal patterns. Midday leaf water potentials remained stable during July, while both xylem water potential in branches (Ψ_X) exhibited larger variations.

The midday trunk potential Ψ_{trunk} was intermediate between predawn and xylem water potential in the branches (Ψ_X).

A vertical gradient of water potential between transpiring leaves and branches xylem was observed (on average 0.4 MPa for sun-exposed part of the crown and 0.7 MPa for the shaded part, figure 1).

The soil water potential decreased since the end of July in almost all depths around both trees, except at 1.2 m around tree #14 (figure 1).

The patterns of variations of the soil water potentials were slightly different between the two trees despite they were separated by only 10 m. Close to tree #14, the deepest horizon (-1.2 m) was clearly the most humid. on the contrary, the water potential at this depth was not very different from the -0.2 to -0.9 m potentiels near the tree #202. On average, the soil water potential near the tree #202 was lower than near tree #14, indicating a difference in soil water content.

The predawn leaf water potential Ψ_p was very close to Ψ_{soil} at the 1.2 m depth for tree #14 but was higher than any measured soil water potential around tree #202.

3.2. Variation of sap flow

Figure 2 shows the daily variations of sap flow at the trunk base F_{TB} and in the crown F_C for the two trees. DOY 197 was sunny, 198 intermediate and 199 cloudy.

The morning increase in F_C started earlier than F_{TB}, especially for tree #14. On DOY 199, a sharp radiation decrease provoked a strong decline of sap flow since 10h00. The decrease of F_{TB} lagged behind the decrease in crown sap flow (figure 2). At about 11h00 crown sap flow increased again followed by an increase of F_{TB}. During the night at the end of the DOY 198, F_{TB} started far earlier than F_C.

No significant temporal lag was found between F_{TB} and F_C. However, day to day observations revealed that it ranged from 0 to 2 hours

The assessment of the morning time lag between both fluxes was surely not possible because the measurement frequency was too low (30 min).

Looking at the daily time-course of F_{TB} and F_C we observed two separated phases (data not shown): 1) in the morning, F_C was higher than F_{TB} ($F_C = 1.17*F_{TB}$, $r^2= 0.72$ et $F_C = 1.078*F_{TB}$, $r^2= 0.92$, for trees

14 et 202 respectively); 2) in the remainder of the day, F_{TB} was higher than F_C ($F_C = 0.78*F_{TB}$, $r^2= 0.92$ et $F_C = 0.94*F_{TB}$, $r^2= 0.95$, for trees 14 et 202 respectively).

Sap flux densities (figure 3) were quite similar in all branches for the two trees, with in particular amazingly almost no differences between shade and sun-exposed branches. The highest sap flux densities variability among branches was observed during the sunny days (DOY 197, figure 3), while on cloudy days (DOY 199, figure 3) their pattern were very close.

In both trees, sap flow started earlier in SW sun-exposed branches. The latest to increase were the shaded branches. The highest sap flow rates were observed in the SW sun-exposed branch of tree #14 and in the shaded SE branch of tree #202. Sap flow in all branches started before sap flow in trunk base.

3.3. Dimentional variations and water exchanges with the elastic tissues

Each investigated tree organ exhibited marked diurnal dimension variations: their circumference continuously decreased during the morning, with a minimum occurring in early afternoon (Figure 4). Thereafter, circumference increased to reach a maximum at the end of night.

The circumference decrease in the morning was more or less simultaneous in all organs, starting at around 6h00 to 7h00. On the contrary, swelling of the tissues first started in branches (15h00 on average), followed by roots (around 4 pm) and then trunks (17h00 to 20h00). The circumference shrinkage was at maximum 0.16 mm for the sun-exposed north branch and 0.08 mm for the three other branches and the two roots. The maximum trunk shrinkage reached 0.30 mm.

The corresponding volume of water released daily from elastic tissues was on average 2.10^{-4} m^3 in the trunk and 4.10^{-6} m^3 in one branch, i.e. 1% of the daily transpiration for the trunk tissues and much less for the branches. The total amount of water withdrawn from the elastic tissues of the branches was on average $8\ 10^{-5}$ m^3. The daily circumference variations were in the same magnitude between branches and roots, and we hypothesized that root biomass was similar to branches biomass, so the amount of water withdrawn on average from roots elastic tissues should be $8\ 10^{-5}$ m^3. The total volume of water withdrawn from elastic tissues at tree level is around $3.5\ 10^{-4}$ m^3, and represented at most 2 % of the transpiration.

3.4. Whole trunk water storage

We estimated the total trunk water exchanges (xylem and elastic tissues) as the difference between fluxes at the trunk base and in the crown $W = (F_{TB} - F_C)$. Negative values indicate that water is withdrawn from the reservoirs, positive values a recharge (figure 4).

Two contrasted periods of depletion and refilling of trunk water reservoirs can be dtstinguished for the 5 days presented here.

W fell to a minimum around 7h00 on average and then increased (i.e. refilling) to a maximum flow around 13h00. The maximum of depletion rate was observed in the morning before 10h00, representing often 100 % of the transpiration at that time. The trunk water reservoirs could release in one hour 0.0017 m^3 of water in the morning, while sap flow at the trunk basis was 0.0013 (and crown sap flow 0.0030), i.e. 130 % (and 57 %).

Under fluctuating environmental conditions (as radiation), water was alternately withdrawn from reservoirs, followed by periods of water recharge; this phenomenon was particularly marked on DOY 196.

For the whole trunk, the maximum volume of water withdrawn during a day (ΣWd) was 0.0074 m^3 for tree #202 and 0.0078 m^3 for tree #14, while the mean were 0.0042 and 0.0036 m^3 for the two trees, respectively. ΣWd was on average slightly higher for tree #202 than tree #14. This difference can be explained by the size of the trees: the trunk volumes are respectively 0.60 m3 and 0.37 m3 for the trees #202 and #14. ΣWd represented at maximum 33 % and 36 % and on average 9.5 and 16.6 % of the daily transpiration for tree #202 and tree #14 respectively.

We found that ΣWd was related to the cumulated daily transpiration: the more the tree transpired in one day, the more the water is exchanged in the reservoirs (data not shown; $p<0.00001$ and $r^2=0.5$ for tree #14, $p=0.06$ and $r^2=0.06$ for tree#202). The relation-ship for #202 was more scattered. Indeed, if ΣWd showed no particular tendency over the season for tree#14, it increased significantly for tree#202, while no rise of F_{TB} was observed.

3.5. Comparison with wood humidity probes measurements

Wood water content, as measured with the Thetaprobe devices, ranged from 0.38 to 0.42 (figure 4). The maximum water content was measured early in the morning, while the minimm was reached between 12h00 and 16h00.

The trunk shrinkage was perfectly synchronous with the ΣW and the volumetric humidity morning decrease in the trunk (figure 4). As transpiration started in the leaves, the water of reservoirs was used, first in branches and then in the trunk, with apparently no delay between elastic tissues of the trunk and the other reservoirs in the trunk. However, the trunk elastic tissues refilled later than the others reservoirs.

Figure 5 shows the water exchanged daily in the different water reservoirs for two days, from the different approaches: elastic tissues of branches and trunk, and total trunk estimated from flux difference (ΣWd) and thetaprobe measurements (ΣWdtheta).

Thetaprobe and sap flow difference gave significantly similar estimates of trunk changes of water for both trees ($p = 0.003$ and 0.007respectively for trees #14 and #202).

The contribution of the total water exchanged daily was at least 20 times higher than in trunk elastic tissues. Elastic tissues in beech tree are very small water reservoir, compared to the total water storage in the wood.

3.6. Hydraulic resistances and capacitances

Hydraulic resistances showed temporal variations (figure 6). Hydraulic resistance R_{tot} of tree #14 was much higher than for tree#202 (tables 2 and 3): it was on average 256 MPa h m^{-3} and 559 MPa h m^{-3} for trees #202 and #14, respectively.

$R_{soil\text{-}trunk}$, i.e. the resistance from soil to branches base, was slightly higher than R_{crown} for tree 202, but far lower than R_{crown} for tree#14, especially at the end of the season. On average $R_{soil\text{-}trunk}$ represented a higher proportion of total resistance than R_{crown}, for tree#202 but lower for tree#14 (see tables 2 and 3). For the two trees, both the mean and total resistances of sun-exposed branch were higher than resistances of the shade branches for both trees. The root resistances were found to be very low as compared to trunk and crown resistances.

Around DOY 200, $R_{soil\text{-}trunk}$ resistances increased for tree#14 probably due to soil drying, as shown in figure 1 when considering soil water potentials. However, we did not observe such increase for tree 202. R_{crown} was quite stable for both trees.

The relative total hydraulic resistances per unit of leaf area ($R_{tot\text{-}L}$) and sapwood area ($R_{tot\text{-}s}$) are presented table 4. The difference between the two trees is still observable, but the values are closer than absolute resistances.

Mean trunk capacitance, C_T, (table 5) was 6.98 10^{-3} and 8.74 10^{-3} $m^3.MPa^{-1}$ for trees #14 and #202, respectively. As we already noted, tree#202 was larger than tree#14, explaining a slightly higher C_T.

Total leaf capacitance C_L was very different between both trees, being almost twice more larger for tree#202 (0.83 10^{-3} $m^3.MPa^{-1}$) than for tree#14 (0.51 10^{-3} $m^3.MPa^{-1}$) (table 5). Again, the difference can be explained by the tree size: the total weight of the leaves of tree#202 was superior to tree#14 (respectively 17.2 and 11.7 kg).

The trunk capacitance was larger, ca. 10 times, than leaf capacitance.

4. Discussion.

4.1. Gradients of water potential

The gradient of water potential between water potential between leaves and xylem of shoots and trunks was observed in *F. sylvatica*, as reported in other studies (Yang and Tyree 1993; Comstock 2000; Domec et al. 2005 and 2006). This gradient was reduced with the progressive slight decrease of soil water potential as it was observed in Aranda et al. (2005).

The xylem water potential gradient between the upper and lower part of the crown ranged from 0.01 to 0.30 MPa in this study, and was lower than observed by Aranda et al. 2005, also for *F. sylvatica* (0.6 to 0.1 MPa).This could be due to the fact that the branches were not clearly sun-exposed or shaded branches. Beside, the minimum foliar potentials they observed were lower.

The xylem water potential at trunk basis was clearly different from the potential measured in the shoots xylem. If many studies used the branch-bagged potentials as a surrogate of trunk potential (Magnani and Borghetti 1995; Aranda et al. 2005; Meinzer et al. 2008;), only few studies estimated the xylem potential continuously precisely in the trunk (Genard et al. 2001; Peramaki et al. 2001 Fisher et al. 2006; Scholz et al. 2007). But the estimation of a proper xylem potential in order to then evaluate the resistances to the flow, and distinguish the roots and stem respective importances, was very important. We found that, at noon, the difference between trunk xylem and leaf water potential ranged from 0.7 to 1.5 MPa, which was consistent with the previous findings of Scholz et al (2007).

The predawn water potential Ψp was similar to Ψsoil at 1.2 m depth for tree#14. Bréda et al. (1993) observed for oaks that Ψp was positively correlated to the wettest (and deepest) soil layer within the rooting zone. However this was not the case for tree#202, Ψp being higher than all soil water potential we measured. This could be due to a deeper rooting depth of tree#202, the wettest soil layer being below than 1.20 m.

4.2. Branch sap flowThe patterns and rates of fluxes in branches during the day depends principally on the radiation intercepted by leaves and much less or not on branches orientation: similar sap fluxes were observed in South, South-West and South-East facing branches. We also found that sap flux densities patterns between branches from the upper and lower parts of the crown did not differ clearly as also reported by Burgess and Dawson (2008). However, given the possible heterogeneity in tree crowns, a good sampling of branches was necessary to estimate properly the total crown sap flow. In our trees, distinction between sun-exposed and shade branches was not possible. Except a few

branches, located at the very top or bottom of crowns, most of them were hybrid, light interception of their leaves changing during the day depending on sun angle. We chose “mean” branches in the upper third and the lower third part of the crown, assuming that this selection allowed us to minimize the errors in estimating F_{crown}.

4.3. Time lags between water fluxes

The time lag between the onset of transpiration and that of sap flow at the trunk base was attributed to the release of water from tree storage compartments (Schulze et al. 1985; Steinberg et al. 1990; Goldstein et al. 1998; Zweifel and Häsler 2001; Perämäki et al. 2001; Steppe and Lemeur 2004).As shown in figure 2, the transpired water in the morning was higher than sap flow registered at the trunk basis, suggesting that F_C was initially derived from the stem reservoirs before the sap flow increase at the stem base. These time lags varied from day to day, from zero to two hour. Loustau et al (1996) also found a variable time lag in *Pinus pinaster*. Other authors reported much larger time lags (several hours) than in our study for a variety of woody species (Hinckley and Bruckerhoff 1975; Cermák et al. 1982, 1984; Schulze et al. 1985; Loustau et al. 1996; Phillips et al. 1996; Goldstein et al. 1998; Zweifel and Häsler 2001; Berbigier et al. 1996).During the day, a first phase of stem shrinkage occurred when transpiration increased, corresponding to water movement from elastic tissues to the xylem, followed by a swelling phase when transpiration decreased, while external tissues refilled (figure 3).

We found no significant time lag equal between diameter shinkage of the stem, branches and roots. However, some studies, reported that tissues were dehydrated in the same rank than their distance from the leaves (Herzog et al. 1995; Zweifel and Hasler 2000; Zweifel 2001 a and b), similar to a wave created by the transpiration along the trunk from leaves to roots (Wronski et al. 1985; Wullschleger et al. 1998; Perämäki et al. 2001).

In contrast, the time lag between trunk, branches and roots diameter variations was clearly observed during water reservoirs refilling (figure 4): the initial refilling phenomenon was first observed in the upper crown, then in roots and finally in the stem. Cermak et al. (2007) also reported important time lags during elastic tissues refilling: the tree parts closest to the sites of water loss in the crown were first refilled.

We found that onset of the tissues shrinkage occurred at the same time as the beginning of transpiration and that their refilling started as the transpiration was already declining.

Diurnal radial variations of trunk, branches and roots closely matched with wood humidity and water storage variation W (Perämäki et al. 2001, 2005; Offenthaler et al. 2001; Sevanto et al. 2008). The results presented in figure 4 support the conclusion that water from elastic tissues was simultaneously uptaken from water stored in all the wood tissues.The absence of time lag between the rate of change in wood water content and the stem diameter could be due to a low radial hydraulic resistance between

storage compartments (elastic tissues and capillary water) and the conducting xylem tissue as suggested by Genard et al. (2001) and Steppe et al. (2004).

4.4. Reservoirs in the elastic tissues.

The daily volume of water extracted from elastic tissues of trunk and branches was low, never exceeding 1% of transpiration. The contribution of water in elastic tissues varies among species (table 6). Observations of Sevanto et al (2002) did not support the importance of phloem and bark as storage compartments in the stem of a Scots pine: even if elastic tissues swell, the amount of water released was negligible. In other studies, this reservoir was reported to contribute in a more significant proportion of transpiration: from 5% of daily water transpired in young beech trees (Steppe et al. 2004), to 19% for Picea abies (Zweifel et al. 2001). The differences can be attributed to the relative volume of elastic tissues in the trunk (linked to the species, or the age and size of the studied trees).

4.5. Total trunk reservoirs contribution to transpiration

Daily variation

The use of trunk water reserves increased shortly after sunrise and ceased around 10h00. The water recharge occurred during the remainder of the day and the night. The water refilling was slower than depletion and lasted longer. These patterns are consistent with other studies (Meinzer et al. 2004 ; Goldstein et al. 1998 ; Cermak et al. 2007 ; Zweifel 2001 a and b).

We found that stem water reservoirs can contribute up to 100 % of sap flow on the houly basis during the morning. Zweifel et al. (2001) observed on *Picea abies* that this contribution reached 75 % also during the morning, on a sunny day.

Seasonal variation

The volume of water withdrawn daily ΣWp (0.0042 and 0.0036 m^3 on average for each tree) and its contribution to transpiration (9.5 and 16.6 % on average for tree #202 and #14, respectively) fall within the range of estimates of other studies (Table 6). Contribution of exchangeable water to daily transpiration varies widely, from 1% in *Pinus sylvestris* (Verbeeck 2007) to 65 % in *Picea abies* (Zweifel 2001a).

The trunk water of *Pinus pinaster* accounted for 12% when soil water was non-limiting, but increased to 25% at the end of summer following a period of drought (Loustau et al. 1996). In temperate conifers during drought periods, the contribution of the trunk reservoirs was reported to be as high as 50% of the water transpired over periods of several days in *Pinus sylvestris* (Waring and Running 1978; Waring, Whitehead and Jarvis 1979; Betsch et al. 2010). We obtained very close estimates of the daily variation of the volume of water (depletion phase) from trunks using the thetaprobe devices

and the cumulated flux difference method (figure 5). We conclude that direct and continuous measurements of the trunk reservoir capacity can be performed. This technique is much more simple than the flux difference and probably less influenced by measurements or scaling errors.

The daily amount of water stored in the elastic tissues of the trunk was very small compared to the total amount of water used from storage (representing maximally only 5 %) or transpired during the day. While Zweifel et al. (2001) stated that the rate of change in elatic tissues water content equaled the total amount of water extracted from all trunk reservoirs (as estimated in our study), Several studies reported that sapwood was the major source of exchangeable water on a seasonal (Waring & Running 1978; Waring,Whitehead & Jarvis 1979) or daily basis (e.g. Lo Gullo & Salleo 1992; Loustau et al. 1996; Meinzer et al. 2003; Cermák et al. 2007; Scholz et al. 2007, Sperry 2008). Cermak et al. (2007) concluded that most of the exchangeable water was located in the stem sapwood; water in elastic tissues represented, daily, only 5 to 20% of the total tree reservoirs (see Table 6). Scholz et al. (2007) found a contribution of sapwood to the transpiration of 8-30 % and of 1-8 % for the parenchyma (considered as the elastic tissues) for tropical savanna trees.

4.6. Hydraulic capacitance

The magnitude of hydraulic capacitance is very variable among species (Table 6), it depends particularly on wood density (Scholz et al. 2007; Meinzer et al. 2003, 2008) and tree size (Nobel and Jordan 1983; Goldstein et al. 1998).

We obtained similar trunk capacitances for both trees (6.9 10^{-3} and 8.7 10^{-3} m^3. MPa^{-1}). Tree #202 was bigger than #14, which could explain that its capacitance C_T was slightly higher than in the other tree, and that total leaf capacitance C_L was far larger in tree#202.

The capacitances we found are in the range of estimated reported in other studies for both leaves and stems (Table 6). We found that C_T was superior to C_L, as previously reported on other sepcies (Landsberg et al. 1976; Running 1980; Zweifel et al. 2007). Although the amount of exchangeable water in leaves was relatively small, it could play a buffering role in the leaf water potential changes due to transpiration fluctuations or (Sack, Tyree and Holbrook, 2005).

4.7. Hydraulic resistances

Our estimates of total hydraulic resistance of trees are in the range of what was previously found in European beech. Hydraulic resistance varies according to tree age and size, from 555 $MPa.h.m^{-3}$ (Magnani and Borghetti, 1995) to 51361 $MPa.h.m^{-3}$ (Steppe et al. 2004) for 35 and 2 years-old beech trees respectively. it was reported to vary during the season, following a soil dryness (Aranda et al. 2005; Magnani and Borghetti 1995) although in our study it could be due either to seasonal variations or to measurements errors.

Significant differences were previously observed among the several resistances in the soil–root–leaf continuum, the contribution of the different organs to total resistance varied a lot too between species (Yang et Tyree, 1994 ; Magnani et Borghetti, 1995 ; Granier and Claustres, 1989).

The inability to measure directly the water potential at the trunk base, without using the branch xylem potential as an approximation, is a shortcoming in many studies (Aranda et al. 2005, Magnani and Borghetti 1995) as it did not allow them to distinguish the respective role of the roots and the trunk in the overall resistance.

We were able to estimate the water potential at the base of the trunk using the thetaprobe device. The roots resistances appeared to be very low in comparison to trunk and crown resistances. Previous studies shown that the soil–root interface was the main hydraulic resistance in the pathway (Barataud et al. 1995; Breda et al. 1995; Kolb and Sperry 1999; Tuzet et al 2003), but we found low values and contribution of R_{root}, as Helkvist et al. (1974) on Sitka spruce, maybe because the soil drying was very limited.

R_{crown} was similar to R_{trunk} for tree#202, while for tree#14 R_{crown} was higher. Total resistance of shaded branches is lower than total resistance of lighted branches. Indeed, on average the potential gradients between xylem and leaves for the inferior part of the crown were lower. There was a relatively high variability of resistances inside each crown and between the crowns of the two individuals. This variability can be related to the combined heterogeneity observed in the fluxes and potentials in the branches, partly due to difference in the enlightenment during and between the days.

On average on the two trees, Rcrown represented 50 % of the total resistance. Granier and Claustres (1989) also found on Picea Abies that the crown and trunk resistances were similar.

Magnagni and Borghetti (1995) reported that leaves resistance accounted for 30 to 50 % of the total resistance for *F. sylvatica*. On the contrary, Aranda et al. (2005) found, also on *F. sylvatica*, that in the overal soil-leaf continuum, the lowest resistance was in the branching system. The repartition can be very different between species: the leaves can represent 80 to 90 % of the resistance in the above ground part of the tree, for Quercus (Tyree et al. 1993b), around 80 % for Juglans Regia (Tyree et al. 1993a) or 40 to 60 % of total resistance (against 10 to 20 % for the trunk) for Acer rubrum (Yang and Tyree 1994).

The relative resistances $R_{tot\text{-}L}$ and $R_{tot\text{-}s}$ are close between the two trees, meaning that the difference between absolute resistances were mainly due to tree size. The resistances per unit of leaf area are in the magnitude of previously reported values, from 19 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ on *Pinus Taeda* (Domec et al. 2009) to 48 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ on *Cordia alliodora* (Meinzer et al. 2004). $R_{tot\text{-}s}$ are also in the range of other species, from 4 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ for *Quercus petraea* (Bréda et al. 1993) to 10 $MPa.h.m^2.m^{-3}$ for *Picea abies* (Granier et al. 1989).

Acknowledgements

This work was supported by 3 successive European programmes Euroflux (ENV4-CT95-0078), Carboeuroflux (EVK2-1999-00229), Carboeurope-IP (505572); and also the French Forest Service (ONF), and GIP-Ecofor.

The authors thank all the technical staff who helped to perform the measurements at. We thank particularly Aurore Fançon, Patrick Gross, Bernard Clerc, Pascal Courtois, and Jean-Marie Gioria.

References

Aranda, I., Gil, L. and Pardos, J.A., 2005. Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (Fagus sylvatica L.) and sessile oak [Quercus petraea (Matt.) Liebl] in South Europe. Plant Ecology, 179(2): 155-167.

Barataud, F., Moyne, C., Breda, N. and Granier, A., 1995. Soil water dynamics in an oak stand. II. A model of the soil-root network compared with experimental data. Plant and Soil, 172: 29-43.

Bartelink, H.H., 1997. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (Fagus sylvatica L). *Annales Des Sciences Forestieres*, 54(1): 39-50.

Berbigier, P., J.M. Bonnefond, D. Loustau, M.I. Ferreira, J.S. David and J.S. Pereira 1996. Transpiration of a 64-year old maritime pine stand in Portugal. 2. Evapotranspiration and canopy stomatal conductance measured by an eddy covariance technique. Oecologia. 107:43-52.

Betsch, P., Bonal, D., Bréda, N., Montpied, P., Peiffer, M., Tuzet, A., and Granier, A., 2010. Drought effects on water relations in beech: the contribution of exchangeable water reservoirs. Tree physiol. Submitted.

Betsch, P., Longuetaud, F., and Granier, A., 2010. Joint measurements of water content and water potential in wood of Beech trees using Thetaprobe device. In prep.

Boyce, R.L. and McCune, D.C., 1992. Water Holdup Capacity and Residence Time of Red Spruce and Balsam Fir Branches. Trees Structure and Function, 6(1): 19-27.

Breda, N., H. Cochard, E. Dreyer and A. Granier. 1993 a. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of quercus petraea and quercus robur under water stress. Ann. Sci. For. 50:571-582.

Breda, N., H. Cochard, E. Dreyer and A. Granier. 1993 b. Water Transfer in a Mature Oak Stand (Quercus petraea) Seasonal Evolution and Effects of a Severe Drought. Can. J. For. Res. 23:1136-1143.

Breda, N., A. Granier, F. Barataud and C. Moyne. 1995. Soil water dynamics in an oak stand. I. SOil moisture, water potentials and water uptake by roots. Plant Soil 172:17-27.

Breda, N., R. Huc, A. Granier and E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. Sci. For. 63:625-644.

Burgess, S.S.O., et Dawson, T.E, 2008. Using branch and basal trunk sap flow measurements to estimate whole-plant water capacitance: a caution. *Plant and Soil*, 305:5-13

Cermak, J., Palat, M. and Penka, M., 1976. Transpiration Flow Rate in a Full-Grown Tree of Prunus Avium L. Estimated by the Method of Heat Balance in Connection with Some Meteorological Factors. Biol. Plant., 18: 111-118.

Cermak, J., Ulehla, J., Kucera, J. and Penka, M., 1982. Sap Flow Rate and Transpiration Dynamics in the Full-Grown Oak (Quercus Robus L.) in Floodplain Forest Exposed to Seasonal Floods as Related to Potential Evapotranspiration and Tree Dimensions. Biol. Plant., 24: 446-460.

Cermak, J., Jenik, J., Kucera, J. and 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.

Cermak, J., J. Kucera, W.L. Bauerle, N. Phillips and T.M. Hinckley. 2007. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. Tree Physiol. 27:181-198.

Chuang, Y.L., R. Oren, A.L. Bertozzi, N. Phillips and G.G. Katul 2006. The porous media model for

the hydraulic system of a conifer tree: linking sap flux data to transpiration rate. Ecological Modelling. 191:447-468.

Comstock, J.P., 2000. Variation in hydraulic architecture and gas-exchange in two desert subshrubs, Hymenoclea salsola (T. & G.) and Ambrosia dumosa (Payne). Oecologia, 125(1): 1-10.

Cruiziat, P., H. Cochard and T. Ameglio 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Annals of Forest Science. 59:723-752.

Dobbs, R.C. and D.R.M. Scott. 1971. Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas-fir. Can. J. For. Res. 1:80–83.

Domec, J.C., M.L. Pruyn and B.L. Gartner 2005. Axial and radial profiles in conductivities, water storage and native embolism in trunks of young and old-growth ponderosa pine trees. Plant, Cell and Environment. 28:1103-1113.

Domec, J.C., F.C. Meinzer, B.L. Gartner and D. Woodruff. 2006. Transpiration-induced axial and radial tension gradients in trunks of Douglas-fir trees. Tree Physiol. 26:275-284.

Edwards, W.R.N., P.G. Jarvis, J.J. Landsberg and H. Talbot. 1986. A dynamic model for studying flow of water in single trees. Tree Physiol. 1:309–324.

Fisher, R.A., Williams, M., Do Vale, R.L., Da Costa, A.L. and Meir, P., 2006. Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. Plant Cell and Environment, 29(2): 151-165.

Genard, M., S. Fishman, G. Vercambre, J.G. Huguet, C. Bussi, J. Besset and R. Habib 2001. A biophysical analysis of stem and root diameter variations in woody plants. Plant Physiology. 126:188-202.

Goldstein, G., J.L. Andrade, F.C. Meinzer, N.M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson and A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. Plant Cell Environ. 21:397-406.

Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. Annals of Forest Sciences, 42 (2), 193-200

Granier, A. 1987. Evaluation of Transpiration in a Douglas-Fir Stand by Means of Sap Flow Measurements. Tree Physiol. 3:309-320.

Granier, A. and Claustres, J.P., 1989. Relations hydriques dans un epicea (Picea abies L.) en conditions naturelles : variations spatiales. Acta Oecologica, 10(3): 295-310.

Granier, A., D. Loustau and N. Breda. 2000a. A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. Ann. Sci. For. 57:8,755-765.

Granier, A., P. Biron and D. Lemoine. 2000b. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agric. for. meteorol. 100:291-308.

Granier, A., M. Aubinet, D. Epron, E. Falge, J. Gudmundsson, N.O. Jensen, B. Köstner, G. Matteucci, K. Pilegaard, M. Schmidt and J. Tenhunen. 2003. Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. Ecological studies. 163:55-70.

Gross, K. and Koch, W., 1991. Water Relations of Picea-Abies .1. Comparison of Water Relations Parameters of Spruce Shoots Examined at the End of the Vegetation Period and in Winter. Physiologia Plantarum, 83(2): 290-295.

Hellkvist, J., G.P. Richards and P.G. Jarvis. 1974. Vertical Gradients of Water Potential and Tissue Water Relations in Sitka Spruce Trees Measured with the Pressure Chamber. J. Appl. Ecol. 11:637-667.

Herzog, K.M., Hasler, R. and Thum, R., 1995. Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: Their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. Trees Structure and Function, 10(2): 94-101.

Hinckley, T.M. and D.N. Bruckerhoff. 1975. The Effects of Drought on Water Relations and Stem Shrinkage of Quercus Alba. Can. J. Bot. 53:62-72.

Hinckley, T.M., Lassoie, J.P. and Running, S.W., 1978. Temporal and Spatial Variations in the Water Status of Forest Trees. For. Sci., 20(72).

Hunt R.E., Running S.R., and Federer C.A., 1991. Extrapolating plant water flow resistances and capacitances to regional scales, Agric. For. Meteorol. 54 169—195

Jarvis P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biology Sciences 273, 593–610.

Jarvis, P.G., Edwards, W.R.N. and Talbot, H., 1981. Models of Plant and Crop Water Use. In : Mathematics And Plant Physiology: 151-194.

Kolb, K.J. and Sperry, J.S., 1999. Differences in drought adaptation between subspecies of sagebrush (Artemisia tridentata). Ecology, 80(7): 2373-2384.

Kostner, B., Granier, A. and Cermak, J., 1998. Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. Annales Des Sciences Forestieres, 55: 1-2.

Ladefoged, K., 1963. Transpiration of Forest Trees in Closed Stands. Physiol. Plant., 16: 378-414.

Landsberg J.J., Blanchard T.W., and Warrit B., 1976. Studies on the movement of water through apple trees. J. Exp. Botany, 27 579—596.

Levitt, D.G., Simpson, J.R. and Tipton, J.L., 1995. Water use of two landscape tree species in Tucson, Arizona. Journal of the American Society for Horticultural Science, 120(3): 409-416.

Lhomme, J.P., A. Rocheteau, J.M. Ourcival and S. Rambal. 2001. Non-steady-state modeling of water transfer in a Mediterranean evergreen canopy. Agric. For. Meteorol. 108:67–83.

Logullo, M.A., and Salleo, S., 1992. Water Storage in the Wood and Xylem Cavitation in 1-Year-Old Twigs of Populus deltoides Bartr. Plant Cell Environ. 15(4), 431-438.

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.

Loustau, D., J.C. Domec and A. Bosc. 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. 55:1-2.

Magnani, F., and Borghetti, M., 1995. Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in Fagus sylvatica. Plant Cell Environ. 18(6), 689-696.

Meinzer, F.C., James, S.A., Goldstein, G., and Woodruff, D., 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. Plant Cell Environ. 26(7), 1147-1155.

Meinzer, F.C., James, S.A., and Goldstein, G., 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. Tree Physiol. 24 (8), 901-909.

Meinzer, F.C, Johnson, D.M., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., David, R., and Woodruff, D.R., 2008. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. Functional Ecology, 23: 922–930

Molz, FJ., and Klepper, B., 1972. Radial propagation of water potential in stems. Agron J 64:469±473

Molz, F.J. and B. Klepper. 1973. On the Mechanism of Water-Stress-Induced Stem Deformation. Agron. J. 65:304-306.

Nobel, P. S., and Jordan, P. W., 1983. Transpiration stream of desert species: resistances and capacitances for a C3, a C4, and a CAM plant. *Journal of Experimental Botany*, 34(147):

1379-1391.

Offenthaler, I., Hietz, P. and Richter, H., 2001. Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. Trees - Structure and Function, 15: 4,215-221.

Peiffer, M. 2005. Paramétrisation du bilan hydrique et établissement des flux d'eau et de nutriments dans des séquences de hêtraies de plaine. Thèse ENGREF Nancy.

Perämäki, M., E. Nikinmaa, S. Sevanto, H. Ilvesniemi, E. Siivola, P. Hari and T. Vesala. 2001. Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: an analysis using a dynamic sap flow model. Tree Physiol. 21:12-13,889-897.

Peramaki, M., T. Vesala and E. Nikinmaa 2005. Modeling the dynamics of pressure propagation and diameter variation in tree sapwood. Tree Physiology. 25:1091-1099.

Phillips, N., R. Oren and R. Zimmermann 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. Plant, Cell and Environment. 19:983-990.

Running, S.W., 1980. Relating Plant Capacitance to the Water Relations of Pinus Contorta. Forest Ecology And Management, 2: 237-252.

Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N. and Holbrook, N.M., 2003. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. Plant, Cell and Environment, 26: 1343-1356.

Sack, L., Tyree, M.T., and Holbrook, N.M., 2005. Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees. *New Phytologist*, 167(2): 403-413.

Sandford, A.P. and Jarvis, P.G., 1986. Stomatal Responses to Humidity in Selected Conifers. Tree Physiol, 2: 89-103.

Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., and Miralles-Wilhelm, F., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. Plant Cell Environ. 30 (2).

Schulze, E.D., J. Cermak, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmermann, F. Vasicek, W. Gries and J. Kucera. 1985. Canopy Transpiration and Water Fluxes in the Xylem of the Trunk of Larix and Picea Trees - a Comparison of Xylem Flow, Porometer and Cuvette Measuremen- Ts. Oecologia. 66:475-483.

Schultz, H.R. and Matthews, M.A., 1993. Xylem Development and Hydraulic Conductance in Sun and Shade Shoots of Grapevine (Vitis vinifera L) - Evidence That Low Light Uncouples Water Transport Capacity from Leaf Area. Planta, 190(3): 393-406.

Shuttleworth, W.J., 1989. Micrometeorology of temperate and tropical forest. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 324: 299-334.

Sevanto, S., T. Vesala, M. Peramaki and E. Nikinmaa 2002. Time lags for xylem and stem diameter variations in a Scots pine tree. Plant, Cell and Environment. 25:1071-1077.

Sevanto, S., Nikinmaa, E., Riikonen, A., Daley, M., Pettijohn, J.C., Mikkelsen, T.N., Phillips, N., and Holbrook, N.M., 2008. Linking xylem diameter variations with sap flow measurements. *Plant and Soil*, 305:77–90.

Steinberg, S.L., McFarland, M.J. and Worthington, J.W., 1990. Comparison of Trunk and Branch Sap Flow with Canopy Transpiration in Pecan. Journal of Experimental Botany, 41(227): 653-659.

Steppe, K., Lemeur, R. and Samson, R., 2002. Sap flow dynamics of a beech tree during the solar eclipse of 11 August 1999. Agricultural and Forest Meteorology, 112(3-4): 139-149.

Steppe, K. and R. Lemeur. 2004. An experimental system for analysis of the dynamic sap-flow characteristics in young trees: results of a beech tree. Functional Plant Biology. 31:83-92.

Stewart, J.B., 1988. Modelling Surface Conductance of Pine Forest. Agricultural And Forest

Meteorology, 43: 19-35.

Tatarinov, F. and Cermak, J., 1999. Daily and seasonal variation of stem radius in oak. Annals of Forest Science, 56(7): 579-590.

Taylor, G., and Dobson, M.C., 1989. Photosynthetic characteristics, stomatal responses and water relations of Fagus sylvatica: impact of air quality at a site in southern Britain New Phytologist, 113: 265-273

Tsuda, M., and Tyree, M.T., 1997. Whole-plant hydraulic resistance and vulnerability segmentation in Acer saccharinum. *Tree Physiology*, 17(6): 351-357.

Tuzet, A., A. Perrier and R. Leuning 2003. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. Plant, Cell and Environment. 26:1097-1116.

Tyree, M.T. 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. Tree Physiology. 4:195-217.

Tyree, M.T., Cochard, H., Cruiziat, P., Sinclair, B. and Ameglio, T., 1993a. Drought-Induced Leaf Shedding in Walnut - Evidence for Vulnerability Segmentat- ion. Plant Cell and Environment, 16(7): 879-882.

Tyree, M.T., Sinclair, B., Lu, P. and Granier, A., 1993b. Whole shoot hydraulic resistance in Quercus species measured with a new high-pressure flowmeter. Ann. Sci. For., 50: 417-423.

Van Don Honert T.H., Water transport in plants as a catenary process, Discuas. Faraday Soc. 3(1948) 146—153

Verbeeck, H., K. Steppe, N. Nadezhdina, M.O.d. Beek, G. Deckmyn, L. Meiresonne, R. Lemeur, J. Cermak, R. Ceulemans and I.A. Janssens. 2007. Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. Tree Physiol. 27:1671-1685.

Waring, R.H. and S.W. Running. 1978. Sapwood Water Storage : Its Contribution to Transpiration and Effect Upon Water Conductance through the Stems of Old-Growth Douglas-Fir. Plant Cell Environ. 1:131-140.

Waring, R.H., D. Whitehead and P.G. Jarvis. 1979. The Contribution of Stored Water to Transpiration in Scots Pine. Plant Cell Environ. 2:304-317.

Williams, M., Bond, B.J. and Ryan, M.G., 2001. Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. Plant Cell and Environment, 24: 7,679-690.

Wronski E.B., Holmes J.W., and Turner N.C., 1985. Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. Plant Ccli Environ. 8 613—622.

Wullschleger, S.D., Meinzer, F.C. and Vertessy, R.A., 1998. A review of whole-plant water use studies in trees. Tree Physiology, 18: 8-9.

Yang, S.D. and Tyree, M.T., 1993. Hydraulic Resistance in Acer saccharum Shoots and Its Influence on Leaf Water Potential and Transpiration. Tree Physiology, 12(3): 231-242.

Zimmermann, M.H., 1982. Functional Xylem Anatomy of Angiosperm Trees. In : New Perspectives In Wood Anatomy: 59-69.

Zweifel, R., H. Item and R. Hasler. 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. Trees. 15:50-57.

Zweifel, R. and R. Hasler. 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine Picea abies: temporal and spatial patterns of change in stem radius. Tree Physiol. 21:561-569.

Zweifel, R., H. Item and R. Hasler. 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. Tree Physiol. 21:12-13,869-877.

Zweifel, R., Steppe, K., and Sterck, F.J., 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water

relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. J. Exp. Bot. 58 (8), 2113-2131.

Tables

Table 1. General characteristics for the two studied trees.

	Tree#14	Tree#202
Trunk basis circumference, cm	62.5	75.7
Trunk circunference below crown, cm	43.5	55.6
Tree height, m	18	19
Trunk height, m	9	9.5
Shaded Branches location (height), m	10	10
Sun Branches location (height), m	17	17

Table 2. Standard-error, variation coefficient and average of the values of the resistances for the two trees, first for tree#202 (Mpa h m^{-3}), and of the percentage they represent to R_{tot}.

Mpa.h.m^{-3}	R_{tot}	$R_{soil-trunk}$	R_{crown}
Average	255.7	152.7	103.0
Sd	43.1	60.1	49.8
Vc	16.8	39.3	48.4
n	7	7	7

% de R_{tot}	$R_{soil-trunk}$	R_{crown}
Average	59.1	40.8
Sd	21.2	21.2
Vc	35.8	51.8
n	7	7

Mpa.h.m^{-3}	R_{blTot}	R_{bsTot}	R_{blM}	R_{boM}
Average	166.04	130.6	1755.1	582.1
Sd	54.4	40	532.7	122.8
Vc	32.8	30.6	30.3	21.1
n	5	5	5	4

Mpa.h.m^{-3}	R_{trunk}	R_{root}	R_{trunk} % of R_{tot}	R_{root} % of R_{tot}	R_{trunk} % of $R_{soil-trunk}$	R_{root} % de $R_{soil-trunk}$
Average	173.7	25.6	65.7	10.9	86.7	13.3
Sd	33.5	22.5	8.6	5.5	12.4	12.4
Vc	19.3	88.0	13.2	50	14.3	93.3
n	3	3	3	3	3	3

Table 3. Standard-error, variation coefficient and average of the values of the resistances for the two trees, first for tree#14, (Mpa h m^{-3}), and of the percentage they represent to R_{tot}.

Mpa.h.m^{-3}	R_{tot}	$R_{soil-trunk}$	R_{crown}
Average	558.7	228.8	329.8
Sd	176.5	107.0	127.3
Vc	31.6	46.8	38.6
n	7	7	7

% de R_{tot}	$R_{soil-trunk}$	R_{crown}
Average	41.8	58.2
Sd	16.1	16.1
Vc	38.5	27.6
n	7	7

Mpa.h.m^{-3}	R_{blTot}	R_{bsTot}	R_{blM}	R_{boM}
Average	520.4	374.6	1565.9	1271.3
Sd	118.3	103.4	409.1	331.0
Vc	22.7	27.6	26.1	26.04
n	5	6	6	6

Mpa.h.m^{-3}	R_{trunk}	R_{root}	R_{trunk} % of R_{tot}	R_{root} % of R_{tot}	R_{trunk} % of $R_{soil-trunk}$	R_{root} % de $R_{soil-trunk}$
Average	244.9	75.8	41.2	12.8	75.9	24.1
Sd	84.6	17.7	12.1	3.2	3.3	3.3
Vc	34.5	23.3	29.2	25.0	4.3	13.7
n	3	3	3	3	3	3

Table 4. Standard-error and average of the capacitances of the trunk C_T and the leaves C_L for the two trees (m^3 MPa^{-1}).

	Tree#14		Tree#202	
	C_T	C_L	C_T	C_L
Av	$6.98* 10^{-3}$	$0.51 * 10^{-3}$	$8.74* 10^{-3}$	$0.83* 10^{-3}$
SD	$7.0 * 10^{-4}$	$0.02 * 10^{-3}$	$2.2* 10^{-3}$	$0.05 * 10^{-3}$
Vc	10.0	3.9	24.8	6.6
n	4	7	4	7

Table 5. Average of the total relative resistances, per unit of leaf area and sapwood area, for the two trees (MPa h m^2 m^{-3}).

$MPa.h.m^2.m^{-3}$	R_{tot-L}	R_{tot-s}
#14	$36.5\ 10^3$	17.4
#202	$27.9\ 10^3$	11.6

Table 6. Daily amount of water used from reservoirs (indicated in the third column), contribution of this amount to daily transpiration, total hydraulic resistance and capacitance for several species.

Species	Daily amount of water used from reservoirs ($l.day^{-1}$)	Type of reservoirs	Contribution to transpiration (%)	Résistance ($MPa.h.m^{-3}$)	Capacitance ($m^3.MPa^{-1}$)	Sources
Acer saccharum	-	Trunk+crown	-	79.7	-	Yang and Tyree 1994
Anacardium excelsum	65-100	Trunk	10	4.2	$131.4*10^{-3}$	Meinzer et al. 2004
Betula lenta	-	All tree	-	96 - 7000	$0.019\text{-}1.99*10^{-3}$	Daley et al. 2008
Cordia alliodora	1-8	Trunk	10	160	$3.2*10^{-3}$	Meinzer et al. 2004
Fagus sylvatica	-	All tree	-	555.55-1666.67	-	Magnani and Borghetti 1995
Fagus sylvatica	$22*10^{-3}$	ETT	5	-		Steppe et al. 2004
Fagus sylvatica	-	ETT	-	-	$63.9\text{-}1115.5*10^{-9}$	Steppe et al. 2008
	-	Crown	-	-	$763.6\text{-}1447.5*10^{-9}$	
	-	All tree	-	50805 -51361	-	
Ficus insipida	19-39	Trunk	10	13	$43.4*10^{-3}$	Meinzer et al. 2004
Malus pumila	-	Trunk	-	-	$0.35*10^{-3}$	Landsberg et al. 1976 [1]
	-	Crown	-	-	$0.019*10^{-3}$	
	-	Trunk+crown	-	11111	-	
	-	All tree	-	30864	-	
Picea abies	-	Trunk	-	661	-	Granier and Claustres 1989
	-	Crown	-	653	-	
Picea abies	$3.5\text{-}4.3*10^{-3}$	ETT	0-19	-	-	Zweifel et al. 2001 (link…)
	$21.7\text{-}37.8*10^{-3}$	Crown		-	-	
	-	All tree	10-65	$3\text{-}3.4*10^{6}$	-	
Picea abies	-	ETT	2-15	-	-	Zweifel et al. 2000
Picea abies	2 - 5.1	ETT	5	-	-	Zweifel et al. 2001 (dyn…)

[1] (exp1, 12-14h)
The reservoirs considered are : Trunk (= all reservoirs of the trunk), ETS = elastic trunk tissues, Crown and All tree.

Table 6. Continued.

Species	Daily amount of water used from reservoirs ($m^3.day^{-1}$)	Type of reservoirs	Contribution to transpiration (%)	Résistance ($MPa.h.m^{-3}$)	Capacitance ($m^3.MPa^{-1}$)	Sources
Pinus contorta	-	Trunk	-	-	$0.180*10^{-3}$	Running 1980 a et b
	-	Crown	-	-	$0.010*10^{-3}$	
	-	All tree	-	4797	-	
Pinus pinaster	-	Trunk	12-25	-	-	Loustau et al. 1996
Pinus ponderosa	-	All tree	-	111- 280	-	Hubbard et al. 1999
Pinus ponderosa	-	Trunk	9-23	-	-	Phillips et al. 2003
Pinus sylvestris	$160 – 315 *10^{-3}$	ETT	-	-	$187.1 *10^{-6}$	Zweifel et al. 2007
	$350-441 *10^{-3}$	Crown	-	-	$165.1*10^{-6}$	
	-	All tree	-	600	-	
Pinus sylvestris	6-16	Trunk	1- 44	230 – 505	$23.7 – 69 *10^{-3}$	Verbeeck et al. 2007
Pseudotsuga meziensii	-	Trunk	50	62.4	-	Waring et Running 1978
Pseudotsuga meziensii	40-70	Trunk	20-31	-	-	Cermak et al. 2007
	6	ETT	-	-	-	
Quercus alba	-	Trunk	1.5-20	-	-	Phillips 2003
Quercus ilex	-	All tree	-	694.44-1805.55	-	Tognetti et al. 1998
Quercus pubescens	$140-307*10^{-3}$	ETT	-	-	$120.9 *10^{-6}$	Zweifel et al. 2007
	$369-491 *10^{-3}$	Crown	-	-	$94.0*10^{-6}$	
	-	All tree	-	1200	-	
Quercus pubescens	-	All tree	-	3472.22-6666.67	-	Tognetti et al. 1998
Quercus robur	-	ETT	-	-	$717.8-2525.4*10^{-6}$	Steppe et al. 2008 [2]
	-	Crown	-	-	$2040.9-3308.2*10^{-6}$	
	-	All tree	-	27833-30194	-	
Thuja occidentalis	-	ETT	6-19	-	-	Tyree 1988

[2] Variation of C between May and August

The reservoirs considered are : Trunk (= all reservoirs of the trunk), ETS = elastic trunk tissues, Crown and All tree.

Captions

Figure 1: Time course of predawn (ψpl and ψpo), minimum leaf potentials (ψLLand ψLO) in the shoots of shaded and lighted branches, averaged xylem potential of the branches (ψx), with the potential of the trunk estimated from thetaprobe measurements at night and midday (ψtheta-p and ψtheta-min), and soil potential (averaged between 20 and 90 cm deep, ψ_av(20-90), and at 120 cm deep, ψ_120): top tree14, bottom tree 202.

Figure 2: Variation of the two fluxes, at the trunk basis and in the crown, for three days. DOY 197 was very sunny and 199 very cloudy, for the two trees.

Figure 3: Variation of the sap flow densities of the four branches of each tree, for three days. DOY 197 was very sunny, and 199 very cloudy.

Figure 4: Variation of flux difference W = (F_{BT}-F_{crown}) and trunk volumetric humidity è$_{vol}$, for tree 14 (a) and tree 202 (c), and variation of circumference, due only to elastic tissues volume changes of two branches, a root and the trunk at 1m30 high for the tree14 (b) and trunk only for tree 202 (d).

Figure 5: Values of water withdrawn daily from trunk reservoirs ÓWd (a and c) and from trunk elastic (b and d) for five days

Figure 6: Variation of the different resistances along the flow pathway from soil to leaf, for the two trees 14 and 202.

Figure 1

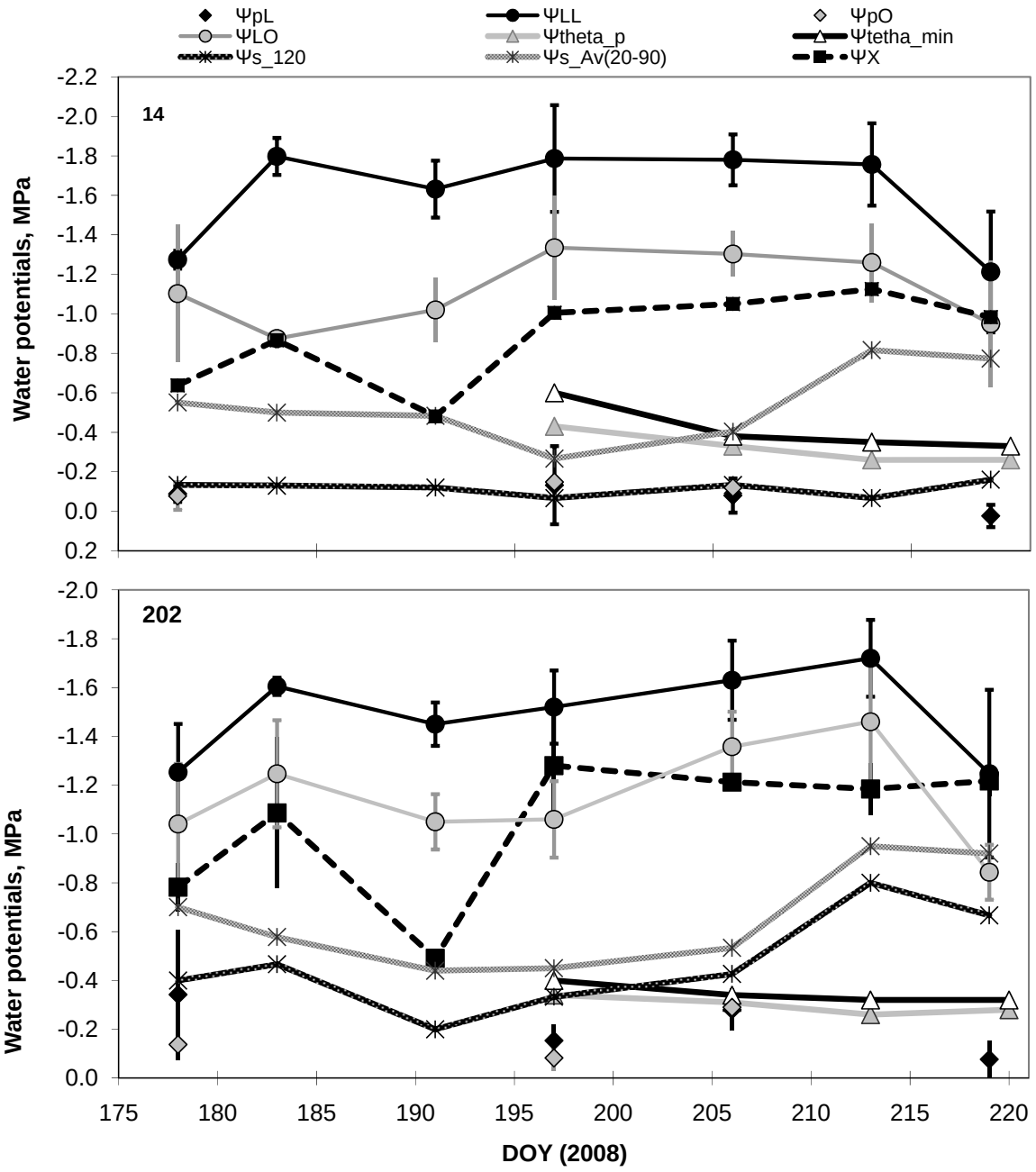

ΨpL
ΨLL
ΨpO
ΨLO
Ψtheta_p
Ψtetha_min
Ψs_120
Ψs_Av(20-90)
ΨX
14
202
Water potentials, MPa
DOY (2008)

Figure 2

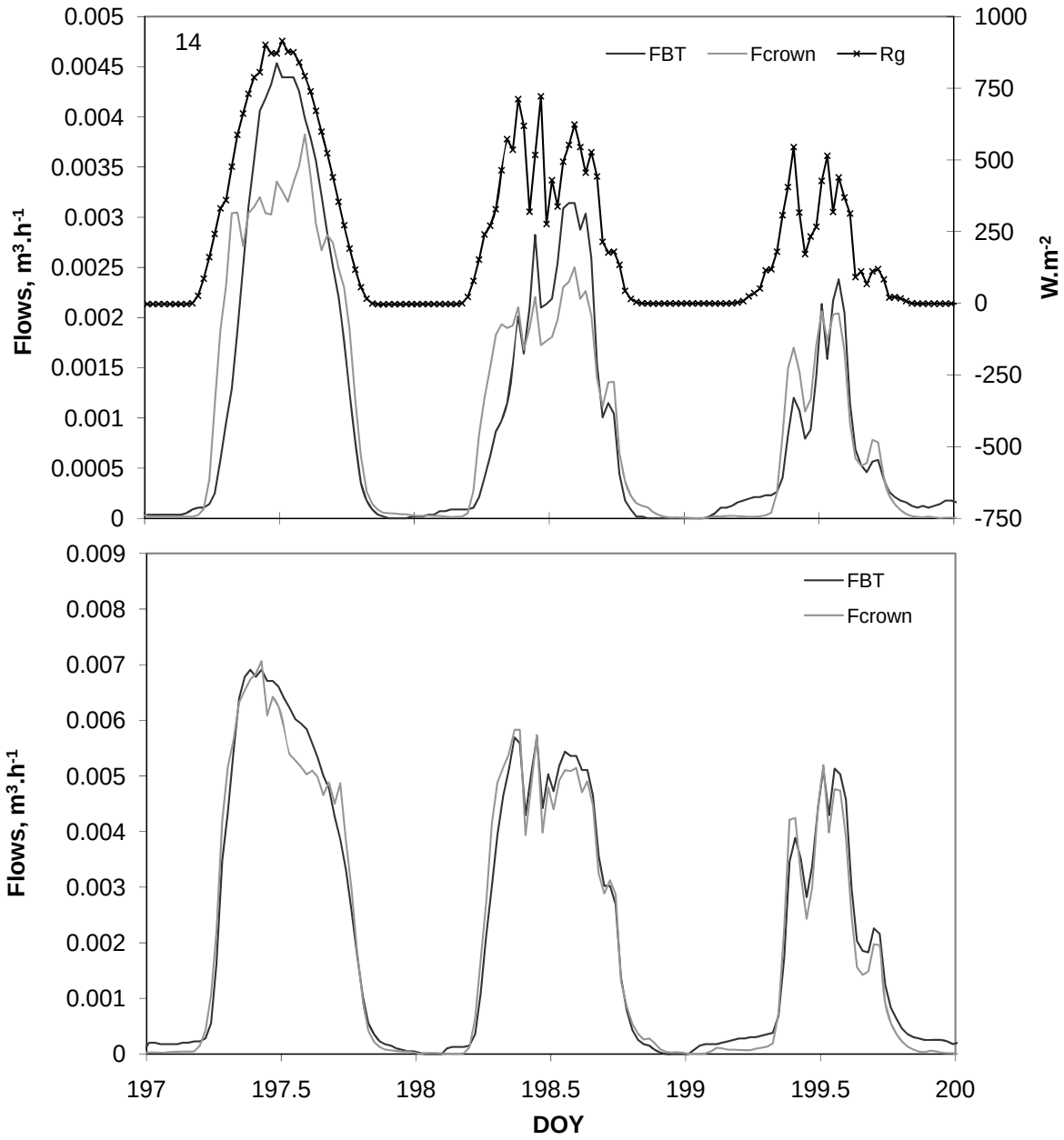

14
FBT
Fcrown
Rg
Flows, m³.h⁻¹
W.m⁻²
0.005
0.0045
0.004
0.0035
0.003
0.0025
0.002
0.0015
0.001
0.0005
0
1000
750
500
250
0
-250
-500
-750
0.009
0.008
0.007
0.006
0.005
0.004
0.003
0.002
0.001
0
197
197.5
198
198.5
199
199.5
200
DOY

Figure 3

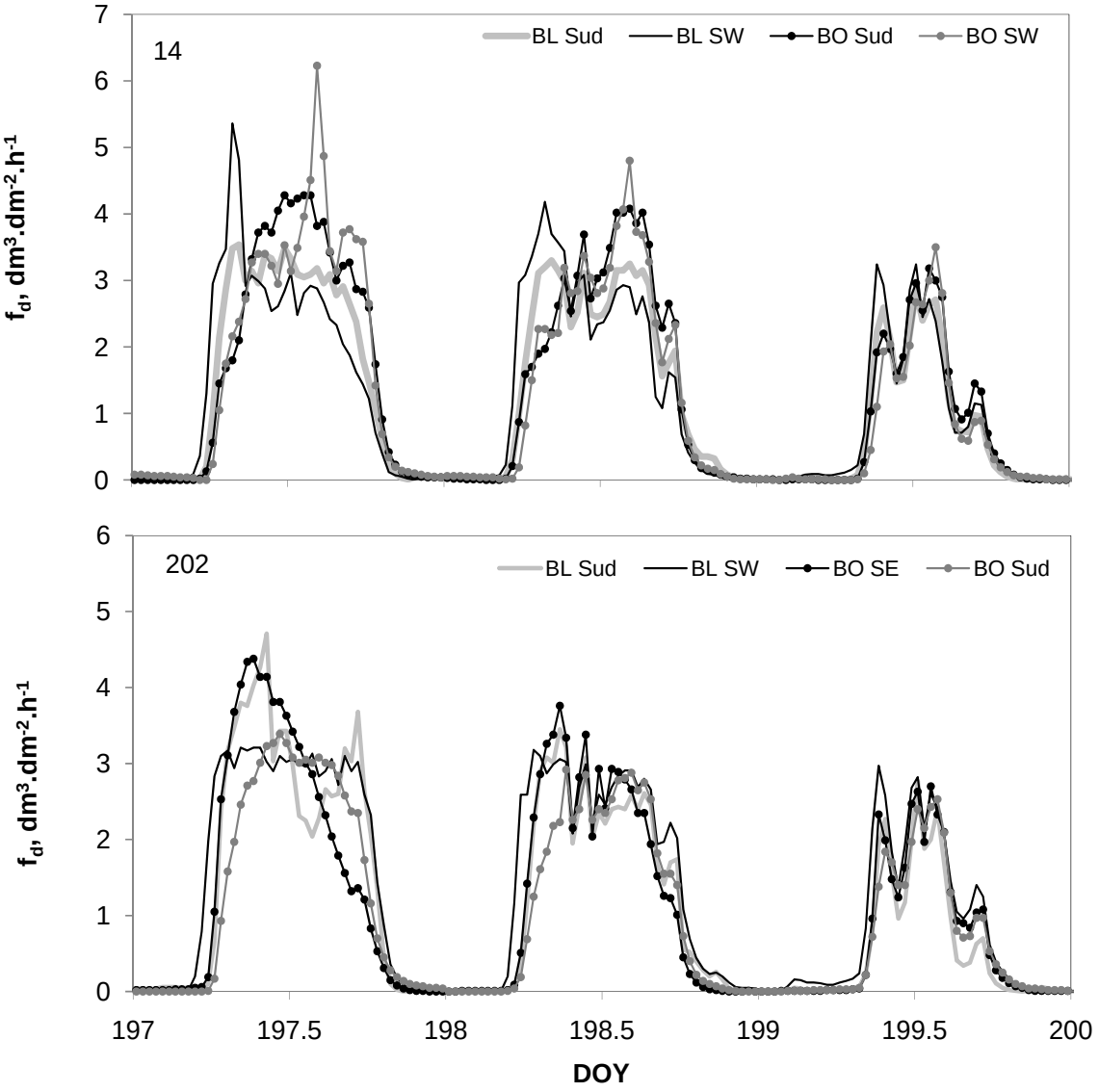

14
BL Sud
BL SW
BO Sud
BO SW
202
BL Sud
BL SW
BO SE
BO Sud
f_d, $dm^3.dm^{-2}.h^{-1}$
DOY
197
197.5
198
198.5
199
199.5
200

Figure 4

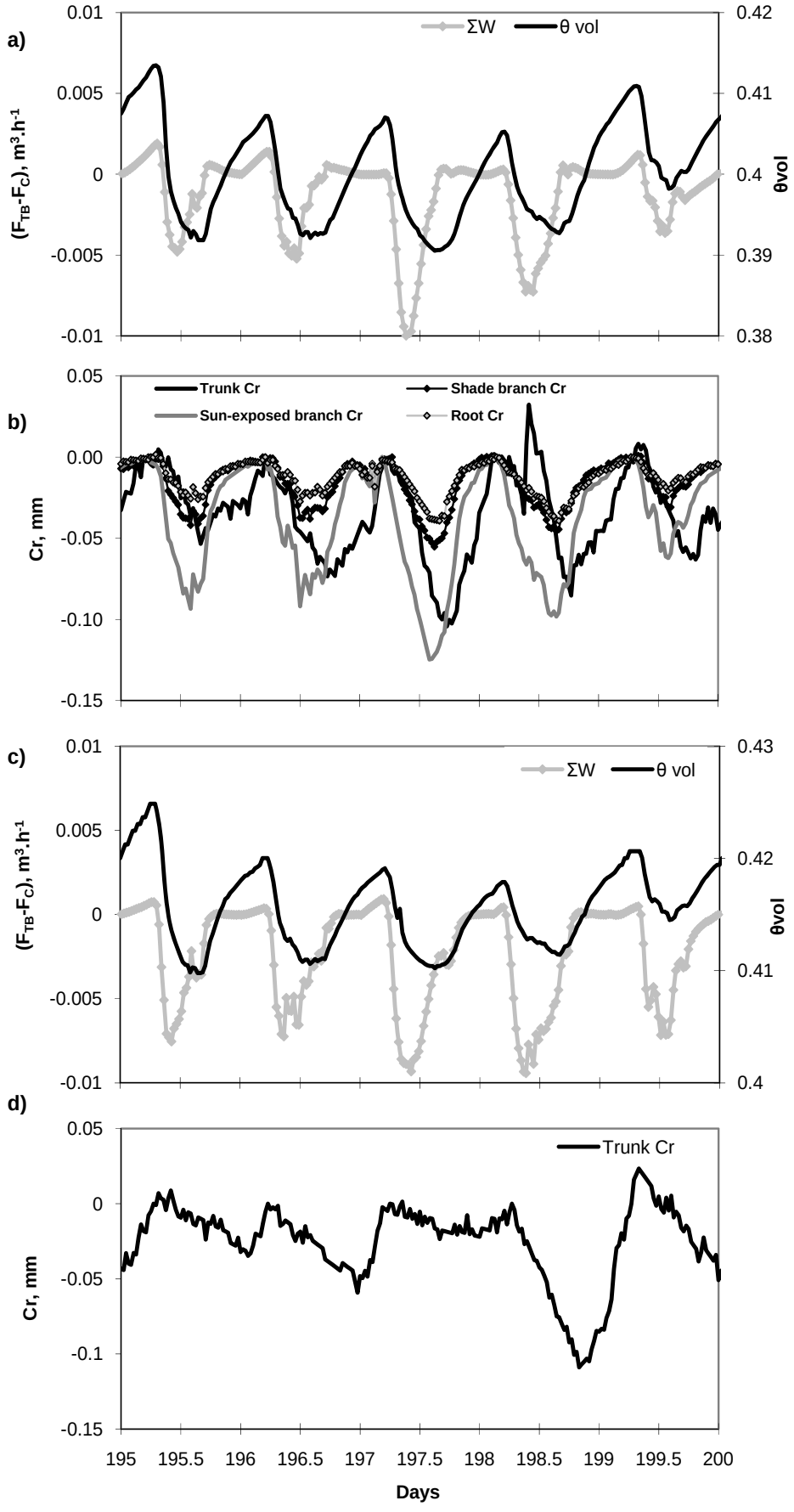

a)
ΣW
θ vol
$(F_{TB}-F_C)$, $m^3.h^{-1}$
θvol
b)
Trunk Cr
Shade branch Cr
Sun-exposed branch Cr
Root Cr
Cr, mm
c)
ΣW
θ vol
$(F_{TB}-F_C)$, $m^3.h^{-1}$
θvol
d)
Trunk Cr
Cr, mm
Days

Figure 5

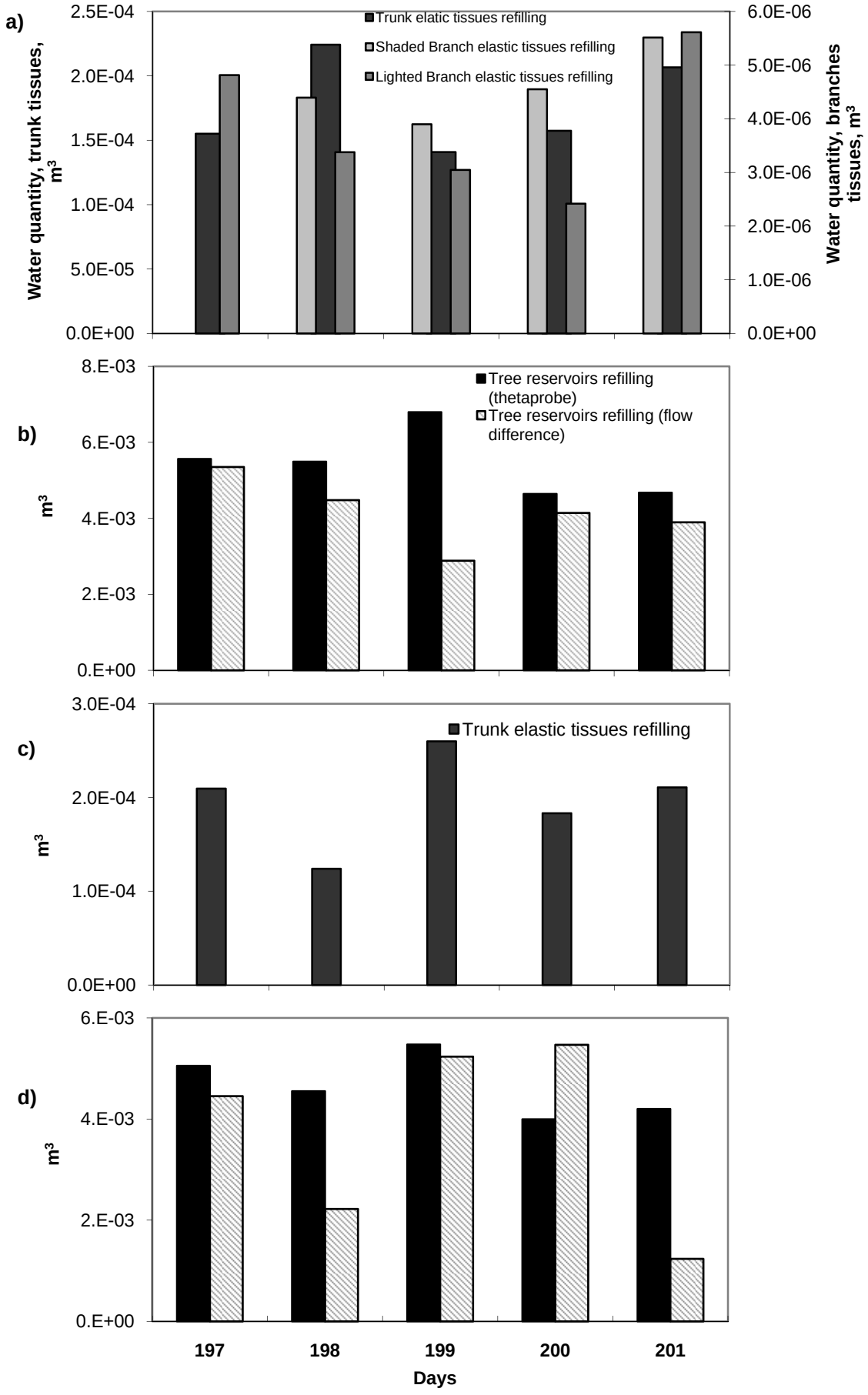
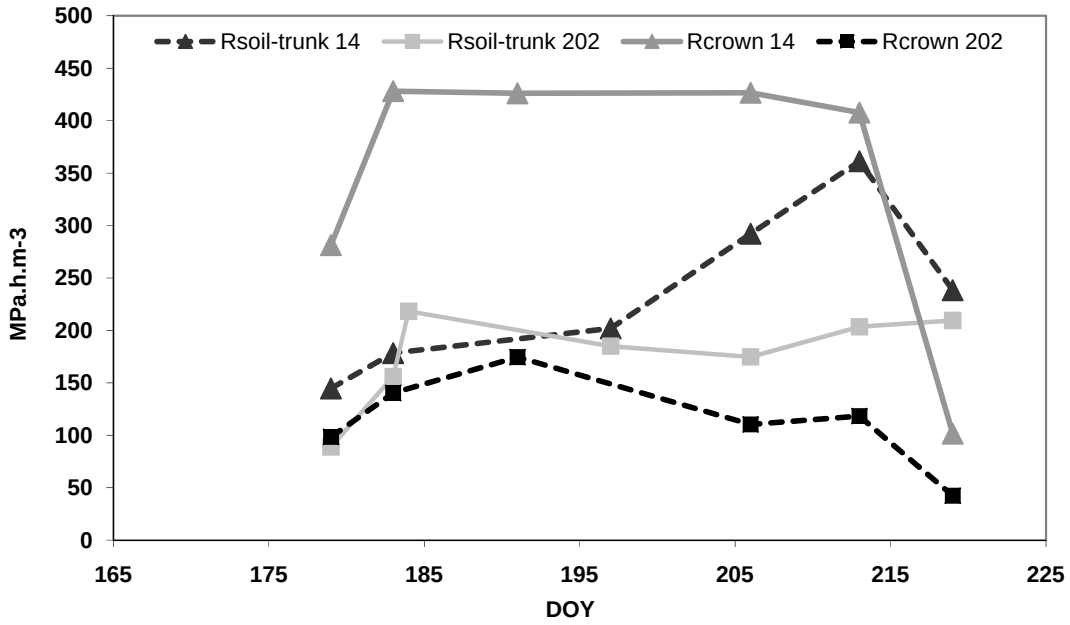

a)
Water quantity, trunk tissues, m³
Water quantity, branches tissues, m³
Trunk elatic tissues refilling
Shaded Branch elastic tissues refilling
Lighted Branch elastic tissues refilling
2.5E-04
2.0E-04
1.5E-04
1.0E-04
5.0E-05
0.0E+00
6.0E-06
5.0E-06
4.0E-06
3.0E-06
2.0E-06
1.0E-06
0.0E+00
b)
m³
Tree reservoirs refilling (thetaprobe)
Tree reservoirs refilling (flow difference)
8.E-03
6.E-03
4.E-03
2.E-03
0.E+00
c)
m³
Trunk elastic tissues refilling
3.0E-04
2.0E-04
1.0E-04
0.0E+00
d)
m³
6.E-03
4.E-03
2.E-03
0.E+00
197
198
199
200
201
Days

Figure 6


Rsoil-trunk 14
Rsoil-trunk 202
Rcrown 14
Rcrown 202
MPa.h.m-3
DOY
500
450
400
350
300
250
200
150
100
50
0
165
175
185
195
205
215
225