



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

FACULTE DES SCIENCES & TECHNIQUES

U.F.R. Sciences & Techniques Biologiques

Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement

Département de Formation Doctorale Sciences Agronomiques et Forestières, Biologie et Ecologie, Biotechnologies

Thèse

présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

en Biologie Forestière

par **Marion ZAPATER**

Diversité fonctionnelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement mélangé : approches écophysiological et isotopique

Soutenance publique le 10 Novembre 2009

Membres du jury:

M. Arthur GESSLER	Prof., Université Freiburg	Rapporteur
M. Serge RAMBAL	DR., CEFE-CNRS	Rapporteur
M. Damien BONAL	CR., INRA Kourou	Examineur
M. Pierre DIZENGREMEL	Prof., UHP Nancy-I	Examineur
M. André GRANIER	DR., INRA Nancy	Directeur de thèse

FACULTE DES SCIENCES & TECHNIQUES

U.F.R. Sciences & Techniques Biologiques

Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement

Département de Formation Doctorale Sciences Agronomiques et Forestières, Biologie et Ecologie, Biotechnologies

Thèse

présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

en Biologie Forestière

par **Marion ZAPATER**

Diversité fonctionnelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement mélangé : approches écophysiological et isotopique

Soutenance publique le 10 Novembre 2009

Membres du jury:

M. Arthur GESSLER	Prof., Université Freiburg	Rapporteur
M. Serge RAMBAL	DR., CEFE-CNRS	Rapporteur
M. Damien BONAL	CR., INRA Kourou	Examineur
M. Pierre DIZENGREMEL	Prof., UHP Nancy-I	Examineur
M. André GRANIER	DR., INRA Nancy	Directeur de thèse

En premier lieu, je tiens à remercier chaleureusement chacun des membres des équipes bioclimatologie et phytoécologie, toujours prêts à m'aider, sur quelques travaux que ce fût.

Je souhaite également remercier sincèrement mes directeurs de thèse, André Granier et Nathalie Bréda, pour leur disponibilité (dans un emploi du temps serré), leurs conseils et corrections. Sans vous, ce travail n'aurait pas été aussi passionnant ni aussi poussé.

Pour l'aspect technique, et en réalité bien au delà, j'adresse mes plus vifs remerciements à Pascal Courtois, Bernard Clerc, Jean Marie Gioria, Patrick Gross et François Gérémiá: Rien de tout cela n'aurait été possible si vous n'aviez pas été là, je serais encore à Hesse 2 en train de creuser des fosses à la petite cuillère, ou à péniblement scotcher mes bâches à fraises...

Je ne saurais trop remercier Claude Brechet et Christian Hossann (merci pour toutes vos nocturnes à relancer le spectro mais surtout, merci pour votre soutien quotidien...)

Un énorme merci à tous mes stagiaires (Sylvain Mathieu, Aurélia Rodrigues, Cédric Barlet, Rémi Wortemann, Martin Granier, Sylvia Pardonnet...) et à toutes les personnes que j'ai traînées au fond des bois, en haut des échafaudages comme au fond des fosses ou embêtées avec mes divers problèmes ! (la liste est longue, mais j'adresse un merci particulier à Nathalie N. et surtout à Mag). Je me rappellerai toujours de votre implication dans cette thèse, de votre bonne humeur quotidienne et de votre appui, même les jours où rien n'allait (comprenez les jours de pluie en plein été... et il y en a en Lorraine!)

Rosine Gross, Laurence Le Maout, Audrey Chardin, Aurélie et Erika m'ont largement facilité la vie, en s'occupant de toutes les formalités administratives, et encore une fois, bien au delà ! Merci à vous toutes!

Je tiens également à témoigner ma reconnaissance à Vincent Badeau, Oliver Brendel, Etienne Dambrine, Erwin Dreyer, Jean Luc Dupouey, Pierre Montpied, Noel Legoff, Bernard Longdoz, François Ningre, Jean Marc Ottorini, Marianne Peiffer, et Bernd Zeller pour les discussions et conseils tout au long de ces années.

Je n'oublie pas tous les copains « procrastinateurs » de 10h15 (les copains thésards, les presque ou anciens thésards et les thésards dans l'âme) pour toutes les discussions, le plus souvent farfelues, mais aussi sérieuses que nous avons pu avoir ! Vous avez su être ma deuxième famille au cours de ces années. Un petit clin d'œil aux animateurs de TV Inra, qui m'ont tenu informée tout au long de cette dernière année !

J'adresse ma reconnaissance à la SPA de ne pas m'avoir fait de procès pour avoir nourri les muscardins au Bichoco, Chocapic et autres Dinosaurus (nourriture de base de terrain) !

Merci aussi à mes (plus ou moins) grosses bêtes, Kassaya mon gros titou, les chats, Sardine et Saumon, Orion et Hoggar évidemment, qui me redonnent le sourire à chaque fois que je les vois ou que je pense à eux.

Un grand merci à mes familles, Méditerranéenne, Larzacoise et Picarde, ainsi qu'à mes ami(e)s, d'être toujours là pour moi et de m'avoir rendu visite dans la grisaille Lorraine... J'adresse également un grand merci à Magali, Domy, Laure, Sébastien, Ladis Jacques et Claudine, pour leur aide, leur disponibilité et bien plus encore!

Je tiens à remercier particulièrement mes parents, qui m'ont toujours encouragée, soutenue et aidée dans tous les domaines.

Enfin, et surtout, merci à Ladis, pour sa compréhension, sa ténacité à vouloir toujours me rendre la vie plus facile et agréable et pour bien au delà en réalité.

Synthèse

I. Contexte général et but de l'étude	1
I.1 Les forêts mélangées	1
I.2 Changements Climatiques.....	7
I.3 Objectif du travail.....	9
II. Site expérimental, dispositif et études menées	12
III. Caractéristiques des différentes années de mesures.....	16
III.1 Conditions climatiques.....	16
III.2 Précipitations et évolution de l'eau dans le sol	16
IV. Croissance et développement.....	18
IV.1 Phénologie.....	18
IV.2 Croissance radiale.....	21
V. Fonctionnement hydrique des arbres.....	24
V.1 Déficit hydrique et sécheresse subie par les arbres.....	24
V.2 Réponse des différentes espèces à la sécheresse	26
V.3 Efficience d'utilisation de l'eau	30
V.4 Comportement des différentes espèces	31
VI Vulnérabilité à la cavitation	33
VII. Interface sol-racines	38
VII.1 Système racinaire et profondeur de prélèvement d'eau.....	38
VII.2 Redistribution d'eau dans le sol : mécanisme d'ascenseur hydraulique	48
VIII. Etude à l'échelle du peuplement.....	50
IX. Discussion générale:.....	51
IX.1 stratégies des différentes espèces	51
IX.2 Importance de la diversité fonctionnelle.....	57
X. conclusions et perspectives	59
Références bibliographiques	62
Publications.....	80
Annexes.....	247

Liste des publications et annexes

Publications

1. Zapater M, Bréda N, Peiffer M, Wortemann R & Granier A. Regulation of sap flux, canopy transpiration and conductance to water vapour in regard to atmospheric and soil drought in a young broad-leaved mixed forest. *En préparation pour "Annals of Forest Science"*
2. Zapater M, Bréda N, Hossann C, Brechet C, Lefevre Y & Granier A. Localisation of tree water uptake using hydrological tracers and root distribution in young broad leaved naturally regenerated forest. *En préparation pour "Plant and Soil"*
3. Zapater M, Hossann C, Bréda N, Brechet C & Granier A. ^{18}O soil water labeling experiment in a young temperate broad-leaved European forest: evidence of hydraulic lift by oaks trees. *En préparation pour "Functional Ecology"*
4. Zapater M, Bréda N, Pardonnet S & Granier A. Trade-off between leaf phenology, water transport, regulation and uptake among co-occurring broad leaved tree species. *En préparation pour "Tree Physiology"*

Zapater M, Bréda N, Barlet C, Lefevre Y, & Granier A, (2008) An efficient pump : contribution of fine roots of forest trees in clay layer drying out during drought events. *In: SEC 2008-Volume 1, International Symposium Drought and Construction, Magnan, JP, Cojean R, Cui YJ eds, Laboratoire Central des Ponts et Chaussées, Marne-La-Vallée, 103-111.*

Annexes

- Annexe 1 : Guide du développement des bourgeons et de la sénescence des feuilles des différentes espèces
- Annexe 2 : Efficience d'utilisation de l'eau
- Annexe 3 : Composition isotopique, et relation $\delta^{13}\text{C}$ – WUE

	Définition	Unité
Bp	<i>Betula pendula</i>	
Cb	<i>Carpinus betulus</i>	
Fs	<i>Fagus sylvatica</i>	
Pa	<i>Prunus avium</i>	
Pt	<i>Populus tremula</i>	
Qp	<i>Quercus petraea</i>	
Qr	<i>Quercus robur</i>	
Sc	<i>Salix capreae</i>	
A/T	Rapport entre accroissement en surface terrière et quantité d'eau transpirée	(cm ² .dm ⁻³)
CCI	Chlorophyl Content Index	/
CCM	Chlorophyl Content Meter	
DGVM	Dynamic Global Vegetation Model	
DBH	Diamètre à 1.30 m	cm ou mm
E _c	Transpiration du peuplement	mm.jour ⁻¹
FTH	Forêt tropicale humide	
GNIP	Global <i>Network</i> of Isotopes in Precipitation	
g _c	Conductance de couvert	g.cm ⁻²
g _s	Conductance stomatique foliaire	g.cm ⁻²
HV	Humidité volumique	%
IRMS	Isotope Ratio Mass Spectrometry	
LAI	Leaf Area Index	/
LMA	Leaf Mass Area	g.m ⁻²
PAI	Plant Area Index	/
ppmv	Parti par million en volume	
REW	Relative Water Content	/
R _g	Rayonnement global	W.m ⁻² .j ⁻¹ ou MJ.m ²
SFD	Sap Flow Density ou densité de flux de sève	dm ³ .dm ² .h ⁻¹ ou dm ³ .dm ² .j ⁻¹
SFD%	Densités de flux de sève relatives au maximum saisonnier	%
TDR	Time Domain Reflectometry	%
VPD	Vapor Pressure Deficit	KPa ou hPa
WUE	Water Use efficiency	
δD	Composition isotopique en Deutérium	‰
δ ¹³ C	Composition isotopique en carbone 13	‰
δ ¹⁸ O	Composition isotopique en Oxygène 18	‰
Ψ _{wp}	Potentiel hydrique de base	MPa
Ψ _{md}	Potentiel hydrique minimum	MPa
Ψ _{soil}	Potentiel hydrique du sol	MPa
Ψ _{xyL}	Potentiel hydrique du xylème (MPa)	MPa
Ψ ₅₀	Potentiel hydrique impliquant une perte de conductivité hydraulique de 50%	MPa

Synthèse

I. Contexte général et objectifs de l'étude

I.1 Les forêts mélangées

Au cours des dernières décennies, les objectifs de gestion forestière ont fortement évolué en France, la production de bois n'étant plus l'unique finalité. Ainsi, la forêt doit maintenant concilier, en plus de ses fonctions de production en quantité et qualité, des fonctions de fixation de carbone, récréatives, sociales, culturelles, paysagères et écologiques. Pour répondre, au moins en partie, à ces attentes, les pratiques sylvicoles tendent à maintenir la dynamique forestière naturelle et favorisent les peuplements mélangés. Ces derniers, grâce à la diversité de fonctionnement des espèces, sont supposés être plus résistants et/ou résilients aux événements extrêmes (sécheresse, tempête, excès d'eau, attaques d'insectes ou d'agents pathogènes) (Gosselin et al. 2004).

La dynamique naturelle de la succession forestière est un phénomène continu qui rassemble des changements de végétation, de sol, de faune et de microclimat (Spurr 1964). Selon la théorie du « Climax » élaborée par Clements (1936) au début du siècle dernier, il existe, après l'occurrence d'une perturbation, un changement progressif des abondances relatives des espèces. Ce changement progressif se traduit sur le long terme par la prééminence d'une ou de quelques espèces, dites climaciques (*e.g.* Spurr 1964, Cook 1996 pour revue). L'état final ou climax représente l'état de maturité de la végétation en équilibre avec son environnement. Il s'agit d'un état stable qui se perpétue au cours du temps. Les principales critiques de cette théorie portent sur l'interdépendance des espèces (Clements compare d'ailleurs les écosystèmes à des « super-organismes » où chaque espèce correspondrait à un organe) et sur l'aspect statique, déterministe de la théorie. Malgré les critiques, la théorie des successions reste une référence incontournable dans les études de dynamique de végétation (Génot 2006), et le concept de climax a peu à peu évolué vers une vision moins statique. Il existe cependant de nombreux débats sur la validité du concept et sur les mécanismes à l'origine des successions. Cependant, il est généralement admis que la dynamique des forêts découle de perturbations impliquées dans la formation de trouées, de la compétition entre espèces pour les ressources du milieu et de la multitude de contraintes physiologiques existantes.

Tous ces éléments ont pour effet d'annuler la prédominance d'une espèce sur les autres et sont, de ce fait, à l'origine d'écosystèmes diversifiés (Landsberg & Gower 1997).

Afin de comprendre le fonctionnement et l'évolution des différents types d'écosystèmes et l'importance de chacune des espèces qui la compose, il est souvent nécessaire d'en simplifier le fonctionnement. Ceci amène à définir des regroupements de diverses natures. Parmi ces groupes : les *groupes successionnels* (ou gradients successionnels, statuts successionnels...) qui réunissent différentes espèces d'un stade de développement de la succession ; ou encore les *groupes ou types fonctionnels*, qui regroupent des individus/espèces/écosystèmes présentant les mêmes *traits* ou caractéristiques fonctionnels. Notons par ailleurs que ces traits fonctionnels sont également de diverses natures (morphologique, physiologique, anatomique, phylogénique...) et concernent différentes fonctions (photosynthèse, mortalité, conductivité hydraulique, réserves carbonées et azotées...).

Au final, cet effort de simplification se traduit par une multitude de termes et de définitions, souvent proches, mais rarement identiques. Afin de ne pas se perdre dans ces dénominations, il nous paraît nécessaire de clarifier la terminologie et de définir les concepts utilisés tout au long de ce manuscrit.

1.1.a Traits fonctionnels

Chaque espèce se caractérise par des comportements (tempéraments) différents : croissance plus ou moins rapide, architecture racinaire, vulnérabilité à la cavitation, dissémination des graines par le vent ou les animaux... Ces comportements traduisent des stratégies différentes, évolutives et liées à l'environnement dans lequel les plantes poussent. Ces stratégies mettent en jeu différents traits fonctionnels. Un trait fonctionnel est un paramètre qui a une influence potentielle sur l'établissement, la survie et les aptitudes à acquérir, utiliser et conserver les ressources (voir Reich et al. 2003). Le plus souvent, ces traits fonctionnels sont des variables continues (photosynthèse, conductance stomatique, conductivité hydraulique, Ψ_{50}^1 ...) et peuvent être regroupés (lorsqu'un ou plusieurs traits en déterminent d'autres). Par exemple, au niveau foliaire, un fort taux photosynthétique maximum est souvent lié à de

¹ Potentiel hydrique qui induit 50% de cavitation d'un segment de xylème

fortes concentrations en azote et à une structure de feuille particulière (masse surfacique – LMA-, durée de vie des feuilles, respiration...) (voir Reich et al. 2003). Notons que souvent, il existe un lien de causalité ou une coordination entre les différents traits.

1.1.b Groupes ou types fonctionnels

Les groupes fonctionnels sont décrits selon différents termes, en fonction des auteurs. Certains parlent de types fonctionnels ou de stratégies plutôt que de groupes. Ils peuvent être basés sur différents critères qui intègrent de ce fait différentes échelles spatiales. On peut ainsi parler de groupe fonctionnel pour :

- Des caractéristiques phylogéniques : en ce sens, Brooks et al. (1997 a) et Foster & Brooks (2005) ont montré que la définition du type de plante (mousses, buissons, arbres) était un bon indicateur des processus physiologiques et permettait d'expliquer une palette de fonctionnement des plantes dans les écosystèmes de Floride,
- Des caractéristiques métaboliques : plantes en C3 ou en C4, plantes fixatrices d'azote (He et al. 2002),
- Des paramètres écophysologiques : par exemple, $\delta^{13}\text{C}$ ou conductance stomatique (Huc et al. 1994 ; Brooks et al. 1997 a Bonal et al. 2000 ; Bonal et al. 2007),
- Des caractéristiques foliaires (anatomie, morphologie, durée de vie, LMA...). Ainsi, Corcuera et al. (2002) définissent des groupes d'espèces qu'ils peuvent relier au type d'habitat de ces dernières,
- Des caractéristiques de réponse à un stress abiotique ou biotique.

L'établissement des semis et leur survie étant une étape déterminante dans la dynamique forestière, beaucoup d'études se sont concentrées sur ce stade de développement où la tolérance à l'ombrage est de la plus grande importance, en situation de compétition forte. On peut alors distinguer les espèces non tolérantes à l'ombrage (ou héliophiles), semi-tolérantes et tolérantes (ou sciaphiles).

Un certain nombre d'études ont été menées sur les caractéristiques de tolérance à la sécheresse. Il est possible de distinguer les espèces hygrophiles, mésophiles et xérophiles,

selon la disponibilité en eau du milieu dans lequel elle se développe. Différents auteurs ont défini plusieurs stratégies de résistance ou tolérance à la sécheresse (Parker 1968, Kramer & Kozlowski 1979, Levitt 1980, Jones et al. 1981, Kramer 1983c ...). Dans cette étude, nous avons suivis la terminologie de Kramer (1983c), qui décrit trois principaux types de réponses:

- Stratégie «d'évitement»: cette stratégie concerne principalement des espèces qui décalent leur saison de végétation, ou leur floraison, fructification afin qu'elles ne soient pas synchrones avec la période sèche. Elle correspond à la stratégie « d'échappement » décrite par Levitt (1980) ou par Jones et al. (1981),
- Stratégie de tolérance par retardement de la dessiccation : cette stratégie permet, *via* différents mécanismes morphologiques ou physiologiques, de décaler (de manière plus ou moins efficace) les effets de la sécheresse. Elle implique entre autre la profondeur d'enracinement et les mécanismes de régulation stomatique et correspond à la stratégie d'évitement décrite par Levitt (1980) ou de tolérance à la sécheresse avec maintien de potentiels hydriques élevés dans les tissus de Jones et al. (1981). Dans la suite de ce document, nous ferons référence aux espèces présentant ce type de réponses comme espèces tolérantes à la sécheresse,
- Stratégie de tolérance à la dessiccation : cette stratégie met principalement en jeux des espèces (semi-) désertiques, capables de stocker de l'eau dans leurs feuilles (plantes succulentes) ou d'ajustements osmotiques, ou encore de perdre leurs feuilles pour préserver l'intégrité des plantes. Elle correspond aux stratégies de tolérance décrite par Levitt (1980) ou de tolérance avec potentiels hydriques faibles des tissus décrite par Jones et al. (1981).

Rappelons qu'il existe un continuum entre ces stratégies, stratégies définies à partir d'une large gamme d'espèces et de sites (de très arides à humides). De plus, le comportement des espèces peut mettre en jeux des mécanismes appartenant à différentes stratégies, témoignant de la difficulté de classer les espèces dans l'une ou l'autre de ces stratégies.

1.1.c Groupes successionnels :

Par souci de simplification, la succession forestière, qui est un phénomène continu, a été décomposée en différents stades ou phases, caractéristiques d'une étape de l'évolution de la forêt.

Les nombreux auteurs qui ont travaillé sur le sujet ont nommé différemment ces groupes, comme cité ci-dessus. Ainsi des termes comme gradient successional (Bonal et al. 2007), statut successional (Huc et al. 1994), groupes successionnels (Rameau et al. 1994, Paz 2003) ou encore stratégies successionales (Gyimah & Nakao 2007) sont utilisés.

En forêt tempérée, Rameau et al. (1994), ont regroupé les « tempéraments » des espèces forestières françaises, se basant principalement sur des caractéristiques de croissance et de dynamique forestière. Ainsi, en forêt tempérée, trois groupes successionnels sont caractérisés :

- la phase pionnière ou de début de succession : on y trouve des espèces capables de coloniser des milieux ouverts, perturbés, instables (espèces à croissance rapide, bois tendre et léger, graines disséminées par le vent, recherchant la pleine lumière aux stades juvéniles, et supportant les stress imposés par le microclimat, fécondité précoce),
- la phase post-pionnière en milieu de succession, avec des espèces qui se développent généralement à la suite des pionnières dans la sylvigénèse (croissance rapide, souvent de grande taille, tempérament plus ou moins héliophile dans le jeune âge, fécondité élevée, divers moyens de dissémination),
- la phase dite dryade avec des espèces de fin de succession, qui sont des espèces d'ombre à l'état juvénile (germination demandant une lumière filtrée).

Ces caractéristiques se retrouvent dans différents écosystèmes, des forêts tempérées froides (Oguchi et al. 2006) aux forêts tropicales humides (Bonal et al. 2007). Cependant, il peut exister des variantes dans la définition de ces groupes selon les écosystèmes. Ainsi la définition des groupes de Rameau, basée sur les caractéristiques dynamiques (tolérance à l'ombre, vitesse de croissance et fécondité) ne prend pas ou très peu en compte les aspects de fertilité du sol et de comportement en réponse à la sécheresse, alors que d'autres auteurs, tel

que Spurr (1964), les considèrent essentiels pour décrire la « tolérance » (qu'il définit comme la capacité des plantes à vivre et à prospérer dans le sous-étage).

1.1.d Relation entre groupe fonctionnel et groupe successional

Comme décrit précédemment, les groupes successionnels sont la plupart du temps établis en fonction de la tolérance des semis (au sens de Spurr), et parfois même uniquement de la tolérance à l'ombrage (Rameau et al. 1994). Cependant, cette corrélation entre la tolérance à l'ombrage et le statut successional n'est pas parfaite : de nombreuses espèces tolérantes n'accèdent jamais à la strate dominante de la canopée, même si elles sont capables de se maintenir des dizaines d'années en sous-étage. Elles ne font donc jamais partie de la canopée de fin de succession (Spurr 1964).

De plus, les relations entre groupes fonctionnels et successionnels ne sont pas toujours linéaires : Bonal et al. (2000) observent ainsi en forêt tropicale humide (FTH) que les espèces de fin de succession présentent la meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (estimée *via* des mesures foliaires de $\delta^{13}\text{C}$), les post-pionnières la plus faible et les pionnières des valeurs intermédiaires. Le **tableau 1** met en évidence quelques caractéristiques des espèces appartenant à différents groupes pour quelques traits fonctionnels.

Il convient de noter que beaucoup d'études se contredisent (Sack & Grubb 2001, Cornelissen et al. 2003, Reich et al. 2003, Niinemets 2006). Cornelissen et al. (2003) préconisent donc de n'extrapoler les comportements des différents groupes (qu'ils dépendent de traits fonctionnels foliaires –*physiologiques ou structurels*– ou anatomiques – *taille des vaisseaux* –) qu'avec d'extrêmes précautions, en soulignant notamment les différences ontogéniques entre études.

En outre, même si les traits foliaires sont les plus faciles à mesurer et même s'ils peuvent expliquer des différences entre arbres tolérants à la lumière et arbres intolérants en pleine lumière, ils ne permettent pas de comprendre la dynamique de succession des forêts (Messier et al. 1999).

Paramètres	Comparaison des différents groupes	Référence
Discrimination isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$)	Du moins négatif au plus négatif : post-pionnière > pionnière > dryade	Bonal et al. 2000
Conductance stomatique (g_s)	Valeurs plus fortes pour les pionnières que pour les deux autres groupes	Bonal et al. 2007
	Fermeture stomatique plus précoce chez les pionnières	Huc et al. 1994
Assimilation de carbone	Valeurs plus fortes pour les pionnières que pour les deux autres groupes	Bonal et al. 2007
	Meilleure acclimatation à la lumière des espèces de milieu de succession que de celles de début ou de fin de succession	Turnbull, 1993 dans Oguchi et al. 2006
Azote foliaire	Concentration en azote foliaire plus élevée chez les pionnières	Bonal et al. 2007
Masse surfacique des feuilles (LMA)	Selon le développement ontogénique, résultats contradictoires	Reich et al. 2003, Niinemets 2006
Taux de croissance relative (RGR)	Plus faible chez les espèces de fin de succession	Niinemets 2006
Enracinement	En FTH, plus profond chez les espèces de fin de succession	Alexandre, 1991 dans (Huc et al. 1994
	Chez les espèces néo-tropicales, plus d'allocation du carbone aux racines qu'aux tiges chez les espèces tolérantes à l'ombrage que chez les non tolérantes	Paz 2003
Conductivité hydraulique spécifique foliaire	Conductivité spécifique foliaire (ou à l'échelle de la plante entière) plus élevée chez les pionnières	Tyree et al. 1998 , Nardini et al. 1999
Vulnérabilité à la cavitation	Vulnérabilité plus importante des pionnières que des espèces de fin de succession	Barigah et al. 2006
Mortalité en réponse à la sécheresse	Taux de mortalité plus important des pionnières	Condit et al., 1995 dans Oatham & Ramnarine 2006

Tableau 1 : Récapitulatif (non-exhaustif) de quelques tendances observées pour différentes variables entre les groupes successionnels ou de tolérances à l'ombrage.

I.2 Changements Climatiques

La Terre a connu dans le passé de nombreux changements climatiques, parfois drastiques, notamment causés par des périodes de glaciation ou de réchauffement. Les analyses rétrospectives, principalement basées sur les fossiles et des analyses génétiques ont permis d'accumuler les connaissances sur la réaction des communautés et des écosystèmes. Migrations ou extinctions d'espèces en sont des exemples qui guident les recherches sur l'impact des changements climatiques en cours (Lloyd 2005, Anderson et al. 2006, Petit et al. 2008, Salzmann et al. 2009).

Depuis la révolution industrielle, la combustion du carbone fossile et le développement de l'agriculture intensive entraînent une augmentation de la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère, dont le CO₂, pour lequel la concentration atmosphérique est passée de 280 ppmv durant la période pré-industrielle à 380 ppmv de nos jours.

Les conséquences de telles variations sont une augmentation moyenne des températures, déjà constatée, et d'ici la fin du siècle, de 1.8°C à 4°C selon les modèles et les scénarios (GIEC 2007), ainsi qu'une modification des cycles biogéochimiques. En réponse à ces modifications, un renforcement des phénomènes extrêmes (tempêtes, vagues de chaleur, sécheresses, froid ou inondations) est envisagé (Schär et al. 2004, Tebaldi et al. 2006). Ainsi, ces modèles prédisent, en particulier sous nos latitudes, une augmentation de la durée et de l'intensité des périodes de sécheresse de la fin du printemps au début de l'automne, avec des pluies plus soutenues mais moins fréquentes, le nombre de jours de sécheresse augmentant ainsi entre chaque épisode pluvieux. Toutefois, la répartition géographique des prévisions des vagues de chaleur et des périodes de sécheresse (**figure 1**) indique que ces phénomènes ne toucheront pas l'ensemble du globe de façon homogène (Tebaldi et al. 2006). Ainsi les prévisions en Europe occidentale mettent en évidence une intensification des vagues de chaleurs et des périodes de sécheresse au cours du XXI^{ème} siècle (**figure 1** - Tebaldi et al. 2006).

Bon nombre d'études portent actuellement sur les impacts des changements climatiques sur la végétation, plus particulièrement sur les arbres et les forêts, du fait de leur durée de vie (souvent supérieure au siècle) et sur leur rôle potentiel de puits de CO₂. En effet, les

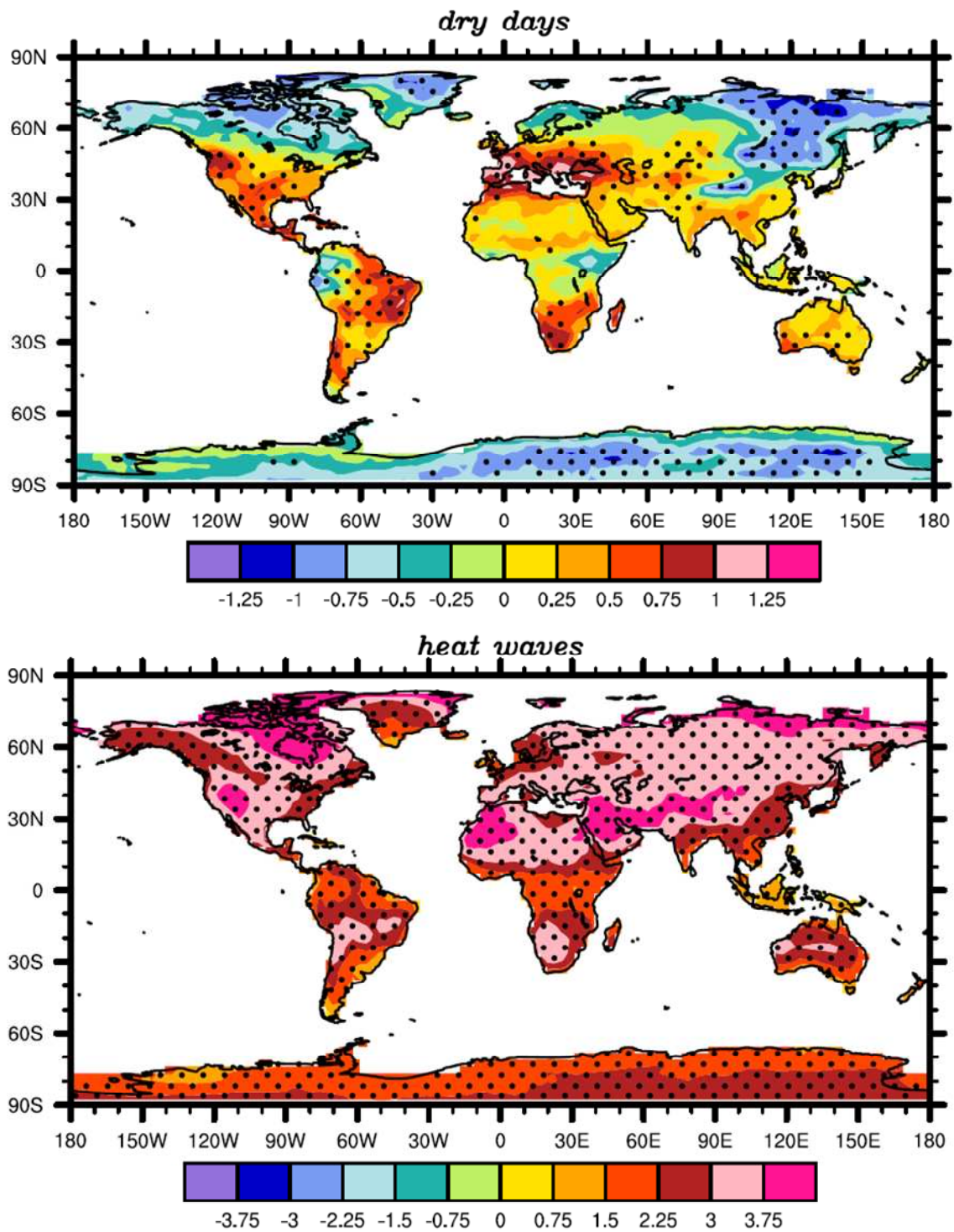


Figure 1 : Variations géographiques du nombre maximal de journées sèches (en haut) et des vagues de chaleurs (en bas) prévues pour la période 2080-2099 par rapport à la période 1980-1999 (Moyennes de 9 modèles GCM, selon un scénario d'émission de gaz à effet de serre « moyen » (critères du GIEC ou IPCC)). D'après Tebaldi et al. 2006.

changements climatiques qui impactent la composition et le fonctionnement des forêts, exercent un effet rétroactif sur les cycles de l'eau et du carbone (Chiang et al. 2008, Purves & Pacala 2008). La récente arrivée des modèles DGVMs (Dynamic Global Vegetation Models) a permis de réaliser des avancées dans le domaine de la prédiction des dynamiques forestières. Ces modèles s'appuient sur les mécanismes biologiques qui contrôlent le développement des plantes sur le long terme (régénération, croissance et compétition). Cependant, par manque d'informations de base en liaison avec la large variété d'écosystèmes, il est souvent difficile de paramétrer ces modèles. Une solution est alors de regrouper les espèces en types fonctionnels, qui correspondent le plus souvent à de grands groupes phénologiques (feuilles persistantes/décidues), physiologiques (C3 / C4) ou géographiques (forêt tempérées/tropicales). Dans tous les cas, les types fonctionnels ne doivent pas être trop nombreux pour pouvoir être paramétrés dans des modèles globaux, mais suffisamment complexes pour couvrir, au moins en partie, la variabilité fonctionnelle existante. Une fois que la sensibilité des types fonctionnels au climat et au sol est identifiée et formulée dans le modèle, celui-ci évalue l'interaction entre ces groupes. Les processus de compétition vis-à-vis des ressources du milieu sont alors simulés et la capacité des différents groupes à acquérir ces ressources détermine la composition végétale de la communauté (Prentice et al. 1992).

Une limite des modèles DGMV est de n'intégrer que trop peu de données écologiques et écophysologiques dans la définition des types fonctionnels impliquant parfois des prédictions incertaines (Purves & Pacala 2008). Dans ce contexte, une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes, en se plaçant à l'échelle de l'arbre, paraît donc nécessaire (Hansen et al. 2001, Iverson et al. 2008, Purves & Pacala 2008).

Malgré leurs limites, la plupart des modèles prévoient une migration des espèces de l'hémisphère nord vers de plus hautes latitudes en réponse au réchauffement climatique, comme cela s'est produit lors des réchauffements passés (Hansen et al. 2001, Chiang et al. 2008, Iverson et al. 2008). Cependant, en raison de l'augmentation rapide des taux de CO₂, la distribution des espèces telle qu'on la connaît va être amenée à changer plus rapidement (Chiang et al. 2008, Iverson et al. 2008) au risque que certaines espèces, incapables de migrer si rapidement et ne tolérant plus les conditions de leur environnement, déclinent et disparaissent (Hansen et al. 2001, Iverson et al. 2008, Petit et al. 2008). Les processus ont déjà commencé et des phénomènes de migration et de dépérissement sont notamment observés

chez des essences comme le pin, le chêne et le hêtre (*e.g.* Lloyd 2005, Bréda et al. 2006, Jump et al. 2006, Soja et al. 2007, Bréda & Badeau 2008, Zweifel et al. 2009).

I.3 Objectif du travail

Dans ce contexte, d'importants programmes de recherche portant sur l'écophysiologie comparative d'espèces ont été initiés. Ce travail s'y inscrit en étudiant les paramètres liés à l'acquisition et à la régulation de l'eau de différentes espèces présentes au sein d'une jeune forêt feuillue mélangée, en condition de sécheresse.

Si un certain nombre de résultats sont acquis sur la réponse des arbres à la sécheresse, la plupart du temps les études concernent des espèces d'intérêt économique (chêne et hêtre pour les espèces feuillues), en peuplement pur (*e.g.* Bréda et al. 1993, Čermak et al. 1993, Leuschner et al. 2004b, Granier et al. 2007), ou en mélange (*e.g.* Bréda et al. 1995, Leuschner et al. 2001, Coners & Leuschner 2002, Leuschner et al. 2004, Coners & Leuschner 2005), mais peu d'informations sont disponibles sur le fonctionnement de forêts mixtes comprenant plusieurs espèces. Il convient néanmoins de mentionner les travaux de Pataki et al. 2000, Holscher et al. 2005, Leuzinger et al. 2005, Kocher et al. 2009, Zweifel et al. 2009 sur des forêts matures d'Europe. Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a porté sur le fonctionnement de jeunes peuplements dans lequel les différents groupes successionnels (pionnier, post-pionnier, nomade et dryade ; Rameau et al. 1994) coexistent. Ce stade de développement est particulièrement intéressant à analyser, car des arbres appartenant aux différentes stratégies pour l'acquisition des ressources peuvent cohabiter dans l'étage dominant de la canopée. Il est alors possible d'en étudier la réponse en conditions microclimatiques similaires.

Ce travail d'écophysiologie est avant tout analytique, avec pour objectif général la description de l'évolution du fonctionnement hydrique de différentes espèces co-existant dans un jeune peuplement forestier lorsqu'une sécheresse s'installe. Différentes échelles d'approche ont été nécessaires, afin de décomposer les mécanismes mis en jeu : l'organe (feuilles, racines), l'arbre entier et finalement le peuplement.

Pour cela, la démarche envisagée consistait à décrire l'écophysiologie des arbres : des mesures de croissance et de phénologie ainsi l'étude des flux de vapeur (conductance stomatique et conductance de canopée) et liquide (flux de sève et transpiration) chez les différentes espèces ont été menées. Ces données ont été complétées par des mesures de potentiels hydrique foliaires de base, permettant d'évaluer le niveau de contrainte hydrique subie par les arbres (Aussenac et al. 1984). Pour mener à bien ces descriptions, les données de différentes années de mesures ont été compilées afin d'obtenir un large éventail de conditions climatiques, pour un maximum d'espèces. L'aspect hydraulique de ce premier objectif a fait l'objet d'une publication (I) en préparation pour le journal « *Annals of Forest Science* »

Parallèlement, nous avons cherché à connaître la cause des différences de comportement observées entre les espèces. Ainsi, nous nous sommes intéressés à la vulnérabilité à la cavitation de leurs tiges. D'autre part, une importante partie de notre travail a concerné l'étude de la dynamique de l'eau dans le sol en relation avec l'enracinement (mesures de potentiels de sol, d'humidité volumique, utilisation de traceurs isotopiques et études de distribution racinaire). Cette étude a nécessité la mise en œuvre de moyens techniques importants (mise en place d'un équipement lysimétrique, d'expérimentations de marquage isotopique et de fosses pédologiques). Cette dernière partie fait l'objet d'une publication (II) en préparation pour le journal « *Plant and Soil* ».

Nous avons également essayé de décrire d'éventuelles interactions hydriques entre espèces, et notamment le phénomène d'ascenseur hydraulique déjà mis en évidence dans certains écosystèmes (voir Caldwell et al. 1998). Pour ce faire, une expérimentation de marquage isotopique du sol, destinée à mettre en évidence de possibles redistributions d'eau dans le sol, *via* le système racinaire des arbres, a été réalisée et fait elle aussi l'objet d'une publication (III) en préparation pour le journal « *Functional Ecology* ».

En dernier lieu, la contribution de chaque espèce au sein du peuplement a été analysée afin de discuter de l'effet de la biodiversité sur la transpiration, à l'échelle de la parcelle.

L'ensemble des données acquises a fourni une vision globale des réponses des différentes espèces de ce peuplement vis à vis de la sécheresse, permettant ainsi de définir des groupes fonctionnels qui décrivent différentes stratégies de réponses à la sécheresse. Ils permettront par la suite de simplifier la composition de l'écosystème étudié, tout en tenant compte de la diversité et de la multifonctionnalité. Cette simplification permettra l'optimisation des modèles de dynamique forestière et fait l'objet d'une quatrième publication, en préparation pour le journal « Tree Physiology ».

La suite de ce manuscrit est organisée autour de différentes parties :

- La description du site expérimental et des différentes études qui y ont été menées, ainsi que les caractéristiques climatiques des années étudiées,
- Les parties suivantes présentent les résultats obtenus dans les différentes expérimentations qui constituent notre travail :
 - Une première partie, consacrée à la croissance et au développement des arbres, décrit les principaux résultats relatifs à la phénologie et à la croissance des espèces,
 - Une deuxième partie traite du fonctionnement hydrique des arbres, et plus particulièrement de leur réponse à la sécheresse édaphique et atmosphérique. Le compromis entre accroissement radial et transpiration saisonnière y est également abordé,
 - La troisième partie a pour objet l'étude de la vulnérabilité à la cavitation des différentes espèces,
 - La quatrième partie traite de l'interface sol-racines, avec une approche descriptive des systèmes racinaires et l'étude des profondeurs d'absorption d'eau des espèces étudiées,
 - Enfin, la dernière partie est consacrée à l'étude du mécanisme d'ascenseur hydraulique.
- Une discussion générale, centrée sur une analyse en composantes principales réalisée sur l'ensemble de nos données, permet de distinguer différentes stratégies de réponse

à la sécheresse au sein du peuplement et de discuter de l'importance de cette diversité fonctionnelle,

- Le mémoire présente enfin les conclusions et les perspectives ouvertes par cette étude.

Dans la suite de ce document, les renvois aux figures et tableaux de la synthèse sont indiqués en gras. Les renvois aux figures et tableaux des publications sont indiqués en gras et italiques, et suivis du numéro de l'article en chiffres romains

II. Site expérimental, dispositif et études menées

La forêt domaniale de Hesse, située près de Sarrebourg, en Moselle ($48^{\circ}40'27''\text{N}$; $7^{\circ}03'53''\text{E}$; altitude 305 m), comporte 2 parcelles expérimentales (**figure 2**). Chacune est issue d'une régénération naturelle et est équipée d'une tour de mesure des à flux (**tableau 2**) et d'un ensemble de capteurs microclimatiques au-dessus et dans le couvert. Des suivis de teneurs en eau du sol, de croissance radiale, d'indice foliaire, de mortalité et de chutes de litières sont également réalisés depuis la création des sites. Le site de Hesse est l'un des plus anciens dans le réseau mondial de mesures de flux d'eau et de CO_2 . C'est ainsi un élément du réseau national F-ORE-T (observatoire de recherche en environnement sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers), qui vise à mieux appréhender les flux de carbone, d'eau et d'éléments minéraux. Ce réseau s'insère dans un autre réseau, Européen (CARBOEUROPE), lui-même inclus dans le réseau mondial FLUXNET.

Le premier site de mesures, mis en place en hiver 1995-1996 dans une hêtraie de la forêt de Hesse (parcelle 217 stade perchis), a fait l'objet de nombreuses publications (Granier et al. 2000, Granier et al. 2002, Epron et al. 2004, Ngao et al. 2005, Ngao et al. 2007, Granier et al. 2008) ; le second site, « Hesse 2 », sur lequel ont été réalisées toutes nos mesures, a été mis en place en 2002 à proximité, dans une jeune parcelle d'espèces feuillues mélangées (stade gaulis) dans laquelle la seule intervention sylvicole a été la réalisation de dégagements et de cloisonnements (**tableaux 3, 4 & 5**). A ce stade de la régénération, toutes les espèces présentes au sein de la parcelle (**tableau 3**) sont susceptibles d'occuper la strate dominante de la canopée.

Historique du dispositif expérimental de Hesse 2 :

- 2002 : installation d'un premier échafaudage avec un système de mesure des flux par corrélations turbulentes et des capteurs météorologiques (**tableau 2**). Des tubes d'accès pour sonde à neutron, permettant des mesures d'humidité volumique ont également été installés,
- 2002 : Inventaire des espèces et des surfaces terrières,
- 2003 et 2004 : mesures de respiration du sol (Ngao et al. 2007),



Figure 2 : Localisation de la forêt de Hesse et position des deux sites expérimentaux. (Images Google Earth, le 19 Août 2003).

Pyranomètre	CM6, Kipp & Zonen model SKP 215, SKYE Instruments Ltd 21, Ddole	12 m
Capteur de PAR	Enterprise Park, Llandrindod Wells, Powys LD1 6DF United Kingdom	0/12m
Pluviomètre automatique	Model ARG 100, Campbell Scientific, Logan, UT	12m
Capteur de température et d'humidité	HMP45 model Vaisala, Helsinki, Finland	12m
Anémomètre ultrasonique	Solent R3 Windmaster, Gill Instruments Ltd., Lymington, U	12m

Tableau 2 : Equipement météorologique de la parcelle.

















nom vernaculaire	nom latin	nom anglais	symbole	groupe successional*
Bouleau	<i>Betula pendula</i>	silver birch	Bp  	pionnière
Saule	<i>Salix capreae</i>	goat willow	Sc  	pionnière
Tremble	<i>Populus tremula</i>	trembling aspen	Pt  	pionnière
Chêne pédonculé	<i>Quercus robur</i>	pedunculate oak	Qr  	post-pionnière, nomade
Chêne sessile	<i>Quercus petraea</i>	sessile oak	Qp  	post-pionnière
Merisier	<i>Prunus avium</i>	wild cherry	Pa  	post-pionnière
Charme	<i>Carpinus betulus</i>	hornbeam	Cb  	post-pionnière
Hêtre	<i>Fagus sylvatica</i>	beech	Fs  	dryade

Tableau 3 : Espèces présentes sur le site (* d'après Rameau et al. 1994). Les symboles présentés sont ceux utilisés dans tout le manuscrit.

Espèce	Nb/ha *		Surface terrière * (m ² /ha)		Indice foliaire (m ² /m ²) **	
		%		%		%
Bp	119.2	<i>0.66</i>	0.16	<i>1.28</i>	0.05	<i>0.77</i>
Sc	641.7	<i>3.58</i>	0.30	<i>2.39</i>	0.06	<i>0.84</i>
Pt	102.2	<i>0.57</i>	0.08	<i>0.61</i>	0.03	<i>0.42</i>
Q	835.0	<i>4.70</i>	0.84	<i>6.67</i>	0.41	<i>6.16</i>
Pa	11.36	<i>0.06</i>	0.04	<i>0.32</i>		
Cb	8887	<i>49.5</i>	3.28	<i>26.0</i>	1.44	<i>21.6</i>
Fs	7337	<i>40.9</i>	8.00	<i>62.7</i>	4.69	<i>70.2</i>

Tableau 4 : Caractéristiques des espèces présentes sur le site : nombre de tiges à l'hectare, surface terrière, indice foliaire en valeur absolue et en pourcentage (en italique). (* Le Goff et Ottorini, communication personnelle ; ** d'après les données des bacs à litière).

Température annuelle moyenne °C	2003	10.7
	2004	9.9
	2005	9.5
	2006	10.5
	2007	10.4
Précipitation annuelle (mm)	2003	648
	2004	880
	2005	716
	2006	1005
	2007	1207
Age		15-25 ans
Hauteur moyenne (m)		9
Surface terrière (m ² /ha) (2002)*	totale	12.6
Nombre de tiges (N/ha)(2002) *	total	17938
Indice foliaire (LAI-2000)	2006	7.6
	2007	7.55
Leaf Area Index (collecte de litière)	2006	6.68
Type de sol **	néoluvisol mésosaturé à caractère rédoxique	

Tableau 5 : Caractéristiques générales du site d'étude. (*Le Goff et Ottorini, Communication personnelle ; ** Lefèvre, communication personnelle).

- 2003 : mesures écophysiologicals (flux de sève et potentiel hydrique foliaire sur 4 espèces) (UMR EEF ; N. Bréda, D. Le Thiec et M. Peiffer ; Peiffer et al., in prep.),
- 2004 : mesures des flux de sèves (4 espèces ; UMR EEF),
- 2005 : étude de la variabilité interspécifique de l'efficacité d'utilisation de l'eau de 5 espèces feuillues (M. Zapater, DEA),
- 2006-2008 : Etude de la diversité fonctionnelle d'acquisition et d'utilisation de l'eau des différentes espèces de la parcelle (ce présent travail de thèse).

Toutes les mesures écophysiologicals (2003-2008) ont été réalisées sur des arbres dominants ou codominants afin de ne pas engendrer de limiter les biais dans les analyses. Les mesures foliaires ont nécessité l'installation d'échafaudages supplémentaires au cours de toutes ces années. Plus particulièrement, durant mon travail de thèse, deux dispositifs d'exclusion des pluies ont été mis en place (**figures 3, 4 & 5**) afin de simuler des sécheresses estivales et de permettre les expérimentations de marquage isotopique. Le dispositif mis en place en 2006 (**figure 3**) ne s'étant pas avéré suffisamment efficace, en 2007 un lysimètre simplifié recouvert d'un toit a été construit à la base du houppier des arbres et entouré d'un fossé de 90 à 110 cm de profondeur (**figures 4 & 5**).

En 2006, 7 fosses pédologiques ont été creusées dans la parcelle expérimentale ou proche de celle-ci, permettant la description des sols. Le substratum géologique est une altérite sur grès et silts de la zone moyenne argileuse du Muschelkalk inférieur (carte géologique de Sarrebourg, 1/50000, BRGM, 1968). Le sol est un néoluvisol mésosaturé à caractère rédoxique et présente un horizon d'accumulation d'argile (horizon BT) à structure polyédrique moyennement développée, avec des enrobements brun rouille, 10% de taches de décoloration peu contrastées et 7% de concrétions ferro-manganiques. L'ensemble du profil est décarbonaté et présente un pH (eau) compris entre 4.5 et 4.9. La **figure 3, II** présente les caractéristiques de densité du sol mesurées par gammamétrie et la granulométrie de la terre fine analysée en 5 fractions. Un changement textural et structural net apparaît à la transition avec l'horizon BT, avec, de plus, la présence de traces d'hydromorphie (taches de décoloration et d'oxydation) liée à la nappe temporaire.

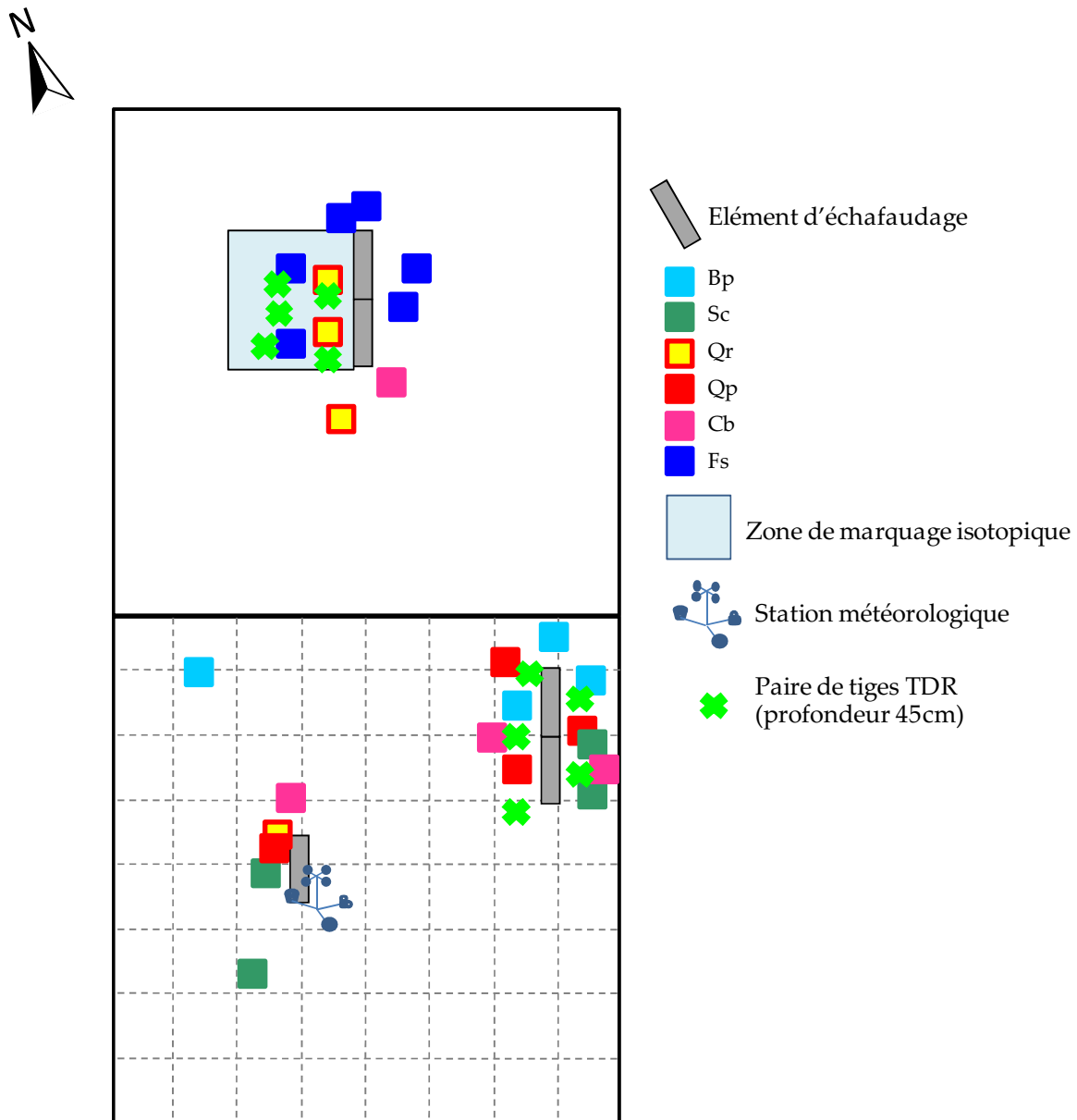


Figure 3 : Schéma du dispositif expérimental « Hesse 2 » en 2006.

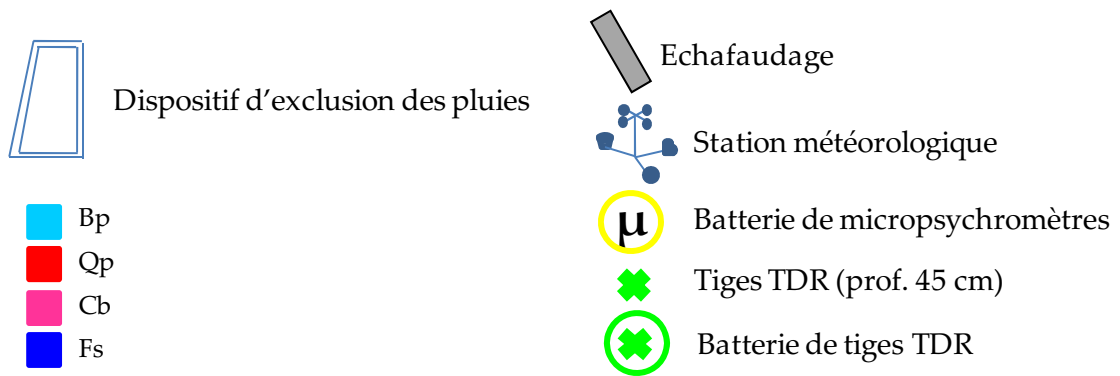
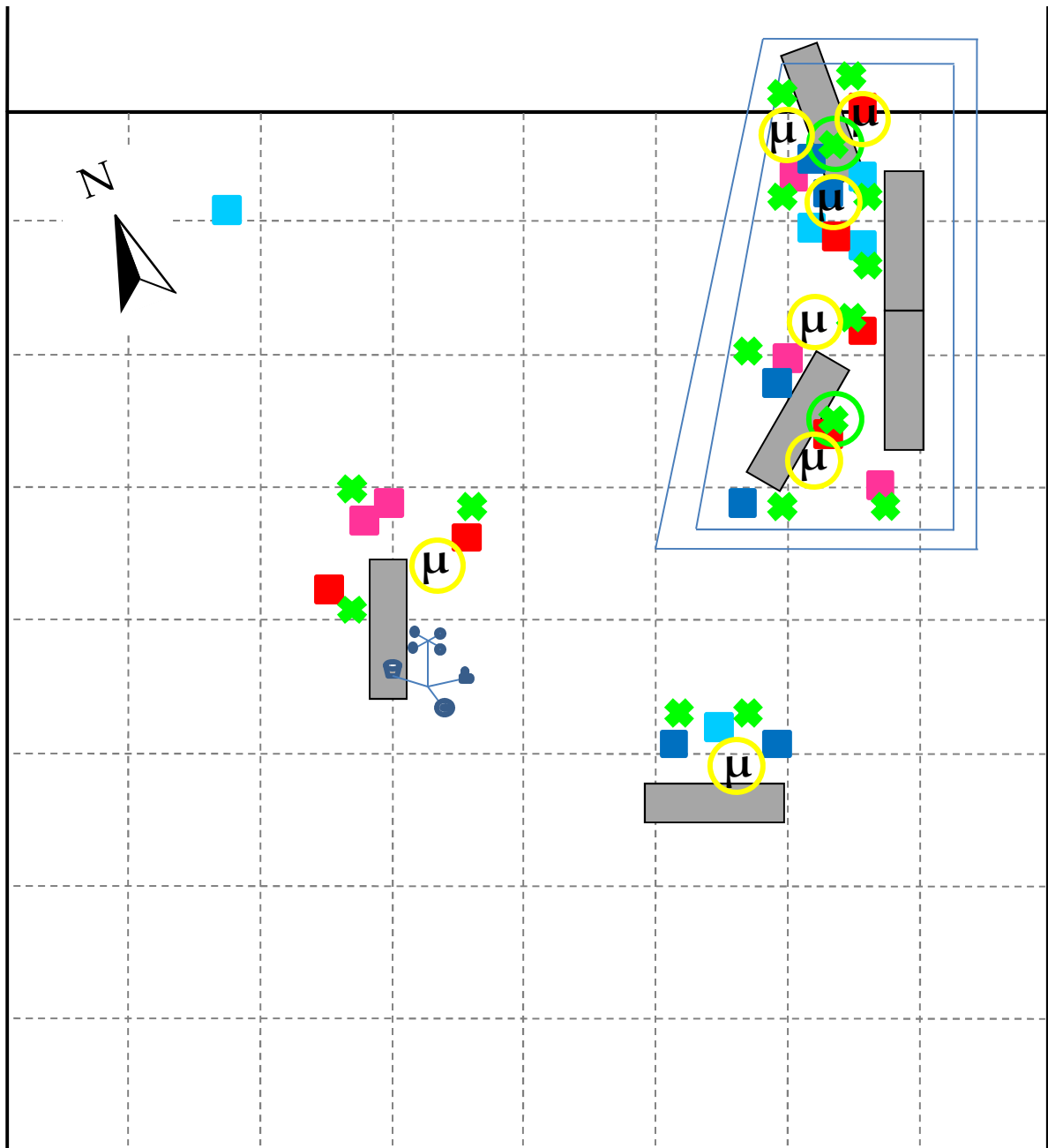


Figure 4 : Schéma du site expérimental « Hesse 2 » en 2007



Figure 5 : Site expérimental : dispositif d'exclusion des pluies en 2006 (a) et 2007 (c, d) et vue d'ensemble (b).

L'état hydrique du sol a été mesuré par différentes méthodes. En 2002, l'installation de 3 tubes de sonde à neutrons (humidimètre Nordisk Elektrisk Apparatfabrik, Danemark) a permis de mesurer l'humidité volumique du sol sur 160 cm, notamment durant l'exceptionnelle sécheresse de 2003. Malheureusement, l'utilisation de cet appareil a été interdite dès la fin de cette année. En 2005, le site a donc été équipé de 5 paires de tiges TDR (45 cm de profondeur) (TDR TRASE System 6050X1). Puis, le nombre de tiges a été doublé en 2006, lors de l'extension de la parcelle et de l'installation d'un nouvel échafaudage (**figure 3**). En 2007, la mise en place du dispositif d'exclusion des pluies a permis la comparaison de l'évolution des arbres dans ce traitement « sec » par rapport aux autres arbres de la parcelle (traitement « témoin »). Une réorganisation du site s'est alors imposée : 15 paires de tiges TDR implantées à 45 cm de profondeur et 3 batteries (profondeurs 15, 30, 45 et 60) ont été réparties dans les deux traitements (traitement « sec » : 10 paires de tiges à 45 cm et deux batteries ; traitement témoin : 5 paires de tiges à 45 cm et 1 batterie) (**figure 4**). Parallèlement, depuis 2007, des mesures de potentiel hydrique de sol ont été effectuées. Cinq batteries de micropsychromètres à effet Peltier (modèle céramique PCT-55-15-SF WESCOR, Logan, Utah) ont été installées dans la cuve de dessèchement, à différentes profondeurs (15, 30, 60, 90, 120 cm). Quand il n'était pas possible d'installer les psychromètres à 120 cm de profondeur, nous les avons positionné à 45 cm, zone de transition avec l'horizon BT) (**figure 4**). Deux batteries micropsychromètres ont été installées à proximité des arbres témoins (**figure 4**).

Pour plus de clarté dans la suite de ce travail, le **tableau 6** synthétise les principales expérimentations menées sur le site de 2005 à 2008, et le **tableau 7** le nombre d'arbres étudiés par espèce pour chaque trait étudié entre 2003 et 2008.

	Méthodes	fréquence	période	Espèces considérées
Mesures météorologiques				
		semi-horaire	2002-2008	
Caractéristique des sols				
Description des sols			Juillet Aout 2006	
Etat hydrique du sol				
Humidité volumique	TDR (TRASE Ssystem) 6050X1	hebdomadaire ponctuelle	Juin-octobre 2006, 2007 2008	
Potentiel hydrique	μpsychromètre (PCT 55 15 SF WESCOR, Logan, Utah)	hebdomadaire ponctuelle	Juin-octobre 2006, 2007 2008	
Signature isotopique du sol	Spectromètre de masse isotopique (Delta S; Thermo Finnigan, Bremen, Germany)	ponctuelle ponctuelle ponctuelle	Juin 2006 Juillet 2007 Juillet 2008	
Croissance et développement				
mesure de photosynthèse	Li-6200	hebdomadaire	Mai Juin 2005	Bp, Pt, Cb, Qp, Fs
mesures de circonférence	mètre ruban	hebdomadaire	Mars à Octobre 2005-2007	Bp, Sc, Pt, Qr, Qp, Cb, Fs
mesures de observations phénologiques	perche téléscopique	annuelle	hiver 2006-2007	Bp, Sc, Pt, Qr, Qp, Cb, Fs
LAI	Estimation (annexe 1)	2 à 3 fois par semaine	Février à Mai (2005-2007)	Bp, Sc, Pt, Qr, Qp, Cb, Fs
Chute de feuilles	Li-2000	annuelle	Plein été (2005-2008)	
	Bac à litière	bi-mensuelle	Octobre à Février (2003-2008)	Fs, Cb, Q, divers (Bp, Sc, Pt)
Paramètres foliaires				
LMA		ponctuelle	juillet 2006	Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs
Estimation du contenu en chlorophylle	CCM (Mettler Toledo, Switzerland)	hebdomadaire	Juillet-septembre 2006	Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs
δ ¹³ C	Spectromètre de masse isotopique	3 campagnes	mai-juin 2006	Bp, Pt, Cb, Qp, Fs
densité stomatique	microscope électronique	1 campagne	juin-06	Bp, Pt, Cb, Qp, Fs
Etat hydrique des arbres				
Flux de sève	Capteurs type Granier	semi-horaire	Avril-Octobre de 2003-2008	Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs
Conductance stomatique	Li- 6200 (Licor)	hebdomadaire	Mai à Juin 2005	Bp, Pt, Cb, Qp, Fs
	Li-6000 (Licor)	hebdomadaire	Juin-Juillet 2006	Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs
Potentiel hydrique de base	Bombe Scholander (PMS instrument, Corvallis, Oregon, USA).	hebdomadaire ponctuelle	Mai à Juin 2005; Juin à Sept 2006-2007 2008	Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs Bp, Qp, Cb, Fs
Potentiel hydrique minimum		hebdomadaire ponctuelle	Juin-Juillet 2006 2007-2008	Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs Bp, Pt, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs
Système racinaire et absorption de l'eau				
Comptage racinaire	cartographie racinaire 2 D	1 campagne	Juillet Aout 2006	Bp, Sc, Pt, Qr, Pa, Cb, Fs
détermination de la profondeur d'absorption d'eau par marquage	Marquage, prélèvement de sève xylémique, d'échantillon de sol, extraction d'eau et analyse des échantillons (IRMS)	4 campagnes	Aout Septembre 2006	Qr, Fs
		3 campagnes	Aout-Septembre 2007 Juillet 2008	Bp, Qp, Cb, Fs
Etude de la redistribution de l'eau dans le sol	Marquage, prélèvement de sève xylémique, d'échantillon de sol, extraction d'eau et analyse des échantillons (IRMS)	4 campagnes	Juin-Juillet 2008	Qp, Fs
Résistance hydraulique dans l'arbre				
Courbe de vlnérabilité	Xyl'EM (Xylem Embolism Meter, Instrutec, Montigny les Cormeilles, France)		Aout-Sept. 2007; Juillet Aout 2008	Bp, Sc, Pt, Qr, Qp, Pa, Cb, Fs

Tableau 6: Synthèse des expérimentations menées de 2005 à 2008. Les mesures de potentiels hydriques minimums, de conductance stomatique et d'assimilation étaient prévues à un pas de temps hebdomadaire, sous réserve que les conditions météorologiques le permettent (ciel dégagé, uniforme, sans nuages.)

		Bp	Pt	Sc	Qr	Qp	Pa	Cb	Fs
Flux de sève	2003				1	2		3	3
	2004				1	2		3	3
	2005	3	1			3		2	3
	2006	4		4	4			4	4
	2007	5				6		5	6
	2008	2				2		2	2
conductance stomatique	2005	3	1			3		3	3
	2006	3	2	3	4	4		4	4
Ψ_{wp}	2003				1	2		3	3
	2005	3	1			3		2	3
	2006	3	2	3	4	4		4	4
	2007	4				6		5	6
	2008	3				4		3	4
Ψ_{md}	2005	3	1			3		2	3
	2006	3	2	3	4	4		4	4
	2007	4				6		5	6
Vulnérabilité à la cavitation		3	3	3	3	3	3	3	3
comptage racinaire		1	1	1	1		1	1	1
marquage isotopique (manip préliminaire)	2006				2				2
marquage isotopique (manip SEC)	2007-2008	3				4		3	4
marquage isotopique (manip HL)	2008					2			2
Photosynthèse	2005	3	1			3		2	3
Croissance	2005	3	1			3		2	3
	2006	10	6	9	11	11		10	14
	2007	12	4	10	11	15		20	31
observation phénologique	2005	3	1			3		3	3
	2006	4	2	4	4			4	4
	2007	9	5	12	7	8		18	22
Effizienz d'utilisation de l'eau (feuille)	2005	3	1			3		2	3
Effizienz d'utilisation de l'eau (arbre)	2006	4		4	4			4	4
$\delta^{13}C$	2005	3	1			3		2	3
Densité stomatique	2005	3	1			3		2	3

Tableau 7: Récapitulatif du nombre d'arbres étudiés par espèce pour chaque trait mesuré entre 2003 et 2008.

III. Caractéristiques des différentes années de mesures

Ce travail synthétise 5 années de mesure de différents paramètres (**tableau 7**). Ces années sont caractérisées par des conditions climatiques variées, tant au niveau atmosphérique qu'au niveau des précipitations. Une attention particulière est portée aux années 2003, caractérisée par une exceptionnelle sécheresse, et 2006, au cours de laquelle nous avons suivi différentes variables écophysiologiques au fil de la saison (flux de sève, potentiel hydrique et croissance en diamètre).

III.1 Conditions climatiques

Les principaux paramètres climatiques utilisés dans cette étude sont le rayonnement global (R_g) et le déficit de pression partielle de vapeur d'eau (VPD). Ponctuellement, nous avons également utilisé l'ETP Penman, que nous avons alors considéré comme une variable climatique et non comme une sortie de modèle.

Les évolutions saisonnières de VPD et de R_g sont présentées **figure 6**. Le rayonnement maximum journalier est observé au cours de l'été et atteint chaque année le seuil d'environ 26 MJ.m^{-2} . Notons toutefois que ce maximum se maintient plus ou moins longtemps selon les années (comparaison entre 2003 et 2006 par exemple), caractérisant des étés plus ou moins lumineux. Le VPD suit la même évolution que le R_g ; cependant, les variations interannuelles sont plus marquées : alors que les valeurs estivales atteignent 3 kPa en moyenne, le mois d'août 2003 se caractérise par des valeurs journalières extrêmes atteignant plus de 4 kPa. A l'inverse, on note une forte chute des valeurs de VPD entre fin juillet et début août 2006, chute concomitante à une augmentation des précipitations.

III.2 Précipitations et évolution de l'eau dans le sol

Les 5 années de mesures se caractérisent par des pluviométries contrastées. Ainsi les précipitations annuelles peuvent presque varier d'un facteur 2 d'une année à l'autre (1200 mm en 2007 contre 650 en 2003). Cependant, au-delà du cumul annuel, la répartition temporelle de ces pluies est une composante importante à prendre en compte. Signalons par

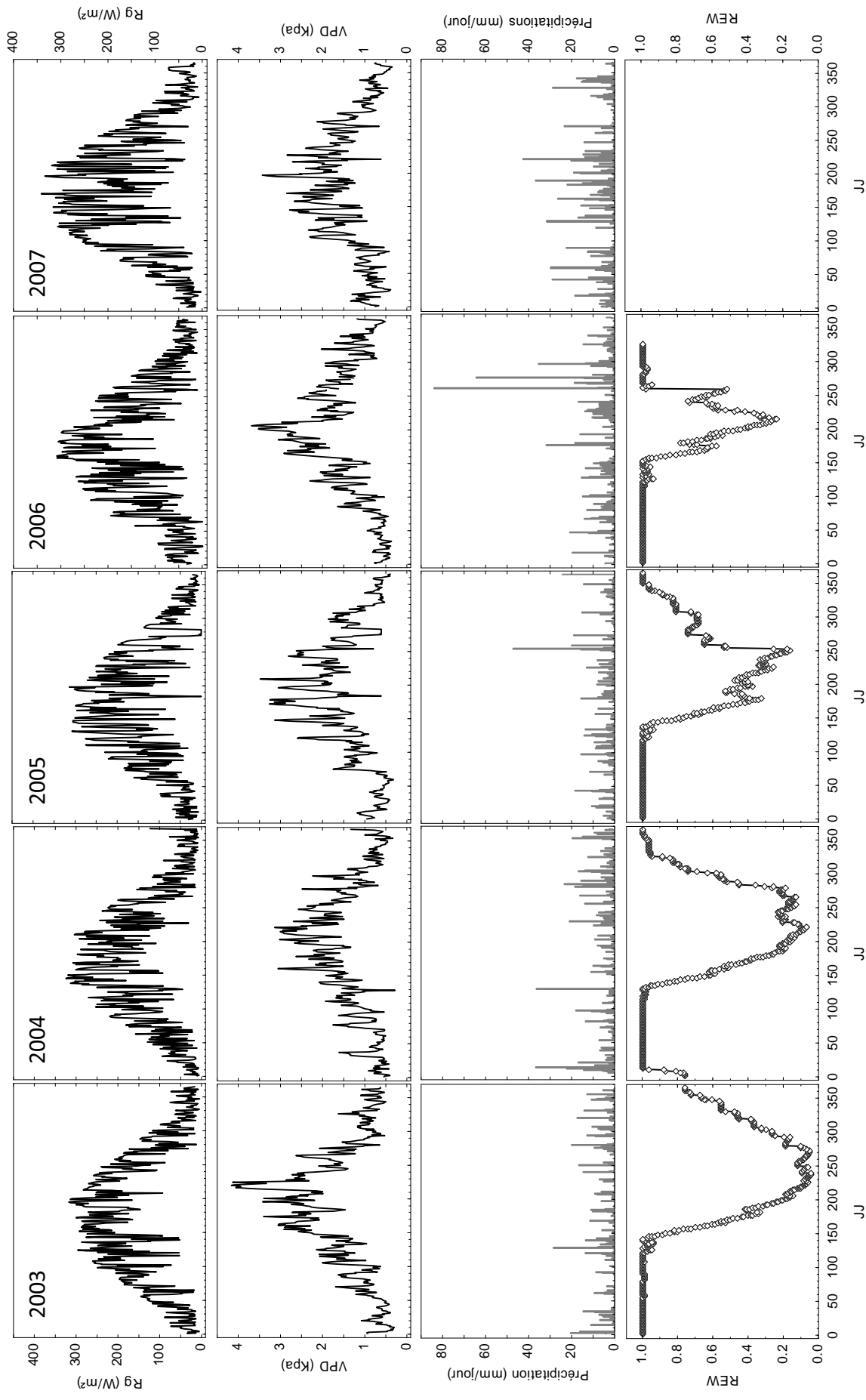


Figure 6 : Evolution des paramètres climatiques lors des différentes années de mesures (2003 à 2007) (Rayonnement global, R_g ; déficit de pression partielle de vapeur d'eau, VPD ; précipitation journalière et réserve hydrique extractible relative du sol REW. En 2007, le REW n'a pas été calculé dans la cuve de dessèchement.

exemple les très forts épisodes pluvieux du mois d'août 2006 de l'ordre de 80 mm en une seule journée (**figure 6**). De la même manière, il est intéressant de regarder l'évolution des cumuls de précipitations au cours de la saison de végétation (**figure 7**). On peut alors noter une forte disparité selon les années : (i) l'année 2007 présente une plus forte pluviométrie que les autres, quel que soit le mois considéré, (ii) les disparités sont surtout marquées après le mois de juillet (indiqué en jaune), (iii) le mois de juillet a été le mois le moins pluvieux quelles que soient les années (excepté 2007) ; remarquons également que ce mois est plus sec en 2006 qu'en 2003.

Dès son installation, la placette a été dotée d'équipements permettant d'effectuer les différentes mesures nécessaires au calcul de la réserve relative en eau du sol (REW, qui varie entre 0 et 1 ; voir Granier et al. 1999). De plus amples détails sur le calcul de ce paramètre sont donnés dans la *publication I*. La **figure 6** présente l'évolution annuelle du REW pour les années d'intérêt, excepté 2007 (une partie des mesures se faisant dans la cuve de dessèchement, nous ne pouvions utiliser ce paramètre et lui avons préféré des mesures directes d'humidité volumique (HV)). Les quatre années se caractérisent par une diminution des REW en dessous du seuil de 0.4, seuil de déficit hydrique induisant des restrictions de croissance et de transpiration (Bréda et al. 2004). Cependant, l'intensité de la contrainte hydrique varie en fonction des années : en 2003 et 2004, la sécheresse est plus précoce de plus d'un mois (JJ 165 : mi-juin) qu'en 2005 et 2006 (JJ 200 : mi-juillet) et dure plus longtemps. La durée de ce déficit hydrique est de 21 jours en 2006, 48 en 2005, 112 en 2004 et 140 en 2003.

Les précipitations au cours des mois de juin, juillet et août 2007 s'élèvent à 450 mm soit 37% des précipitations annuelles contre 20 à 25% pour les autres années. Les mesures d'HV (**figure 8**) indiquent des différences significatives entre le traitement sec, dans la cuve de dessèchement et la zone témoin, dès le mois de juillet, soit 3 mois après exclusion totale des pluies. Malheureusement, pour des raisons techniques, les mesures n'ont pu débuter avant début juillet. Notons que l'augmentation de HV observée dans le traitement sec au jour 230 (mi-août) est le résultat de l'arrosage avec de l'eau deutérée pour les expérimentations de marquage isotopique (simulation d'une pluie de 10 mm, voir *publication II* pour plus de détails).

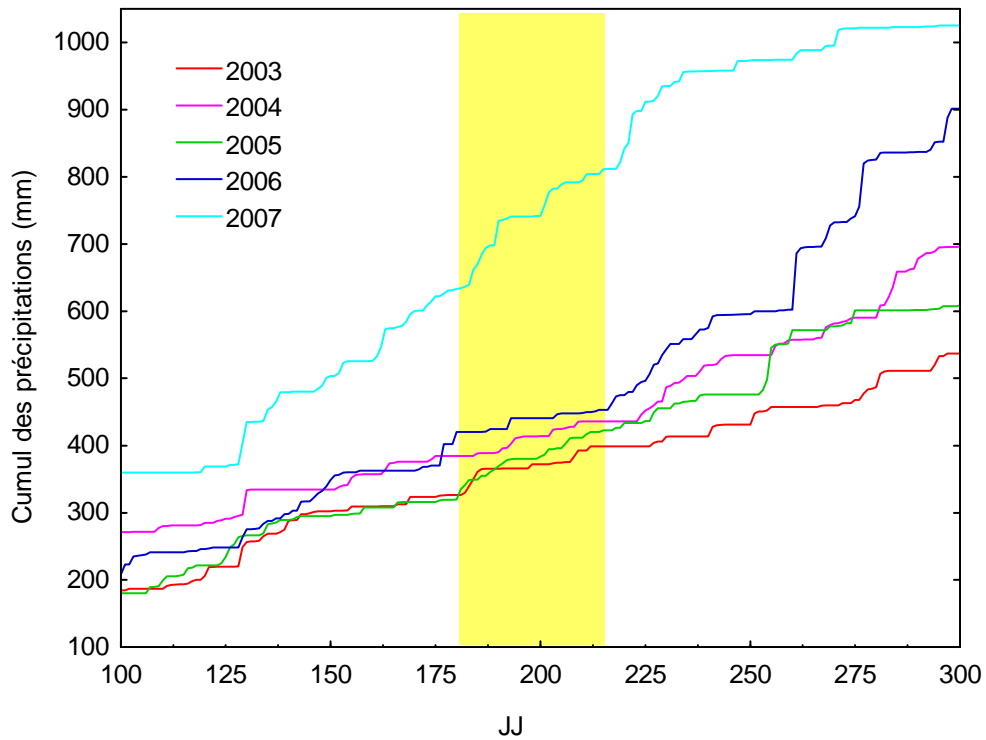


Figure 7 : Cumul des précipitations en 2003, 2004 2005 2006 et 2007 durant la saison de végétation entre les jours 100 (mi-avril) et 300 (fin octobre). La zone en jaune correspond au mois de juillet.

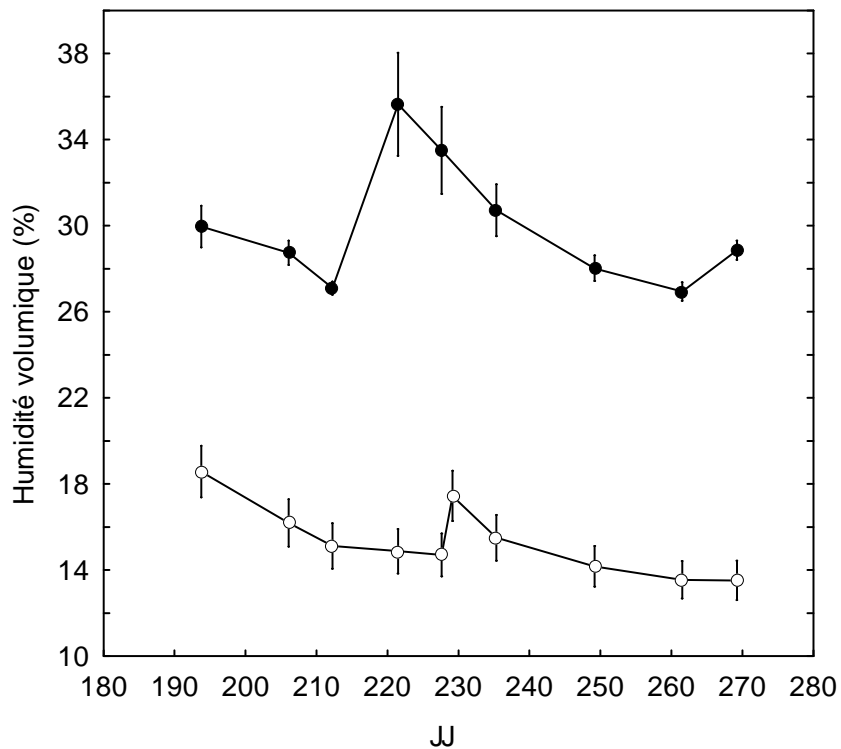


Figure 8 : Evolution saisonnière de l'humidité volumique mesurée sur 45 cm dans la cuve de dessèchement (en blanc) et dans la parcelle (zone témoin en noir) de début juillet à fin septembre 2007. Moyenne \pm erreur standard (12 paires de tiges TDR dans la cuve et 5 dans la zone témoin)

IV. Croissance et développement

IV.1 Phénologie

IV.1.a Cinétique de développement des bourgeons et de chute des feuilles

Parce qu'elle détermine la durée de la saison de végétation, la phénologie est un élément clef du fonctionnement des arbres et des forêts, influençant les gains de carbone aussi bien que le bilan hydrique des peuplements (Bréda 1994). La levée de dormance et le développement des feuilles sont sous la dépendance de facteurs endogènes et exogènes, dont les plus importants semblent être les températures hivernales et printanières ainsi que la photopériode (Kramer 1995, Penuelas et al. 2002, Vitasse et al. 2009). Depuis quelques décennies, le réchauffement de la planète provoque des modifications dans la phénologie de certaines espèces : la précocité des dates de feuillaison (Menzel et al. 2006) et, pour certaines espèces, des modifications des dates de jaunissement des feuilles. Ainsi, Kramer (1995) met en évidence une durée de saison de végétation réduite chez le chêne pédonculé attribuable à une précocité plus importante pour la chute des feuilles que pour leur développement, et, inversement, une saison de végétation plus longue chez le hêtre et une saison de végétation simplement plus précoce mais de même durée chez le bouleau. Par ailleurs, une feuillaison plus précoce peut être conduire à un risque plus élevé de gelées tardives, pouvant provoquer un retard dans le développement complet du houppier (Bréda 1994).

Dans cette étude, le stade de développement des bourgeons a été estimé tous les 2 à 4 jours de fin mars à début mai durant 3 années (de 2005 à 2007, **tableaux 6 & 7**, *annexe 1*). La date de débourrement correspond à celle où l'indice de développement des bourgeons atteint 80%. A ce stade de développement, Bréda (1994) a montré que la transpiration (rapport T/ETP) devenait décelable par mesure de flux de sève brute. Les cinétiques de développement des bourgeons mettent en évidence des différences entre espèces ainsi que des différences entre les 3 années de mesures pour une même espèce (**tableau 8**, **figure 9**). Les dates de débourrement des bouleaux hêtres et chênes corroborent celles reportées par Kramer (1995) . La précocité du développement des bourgeons en 2007 est remarquable chez toutes les espèces (**tableau 8**), et peut être reliée à des températures hivernales et printanières très

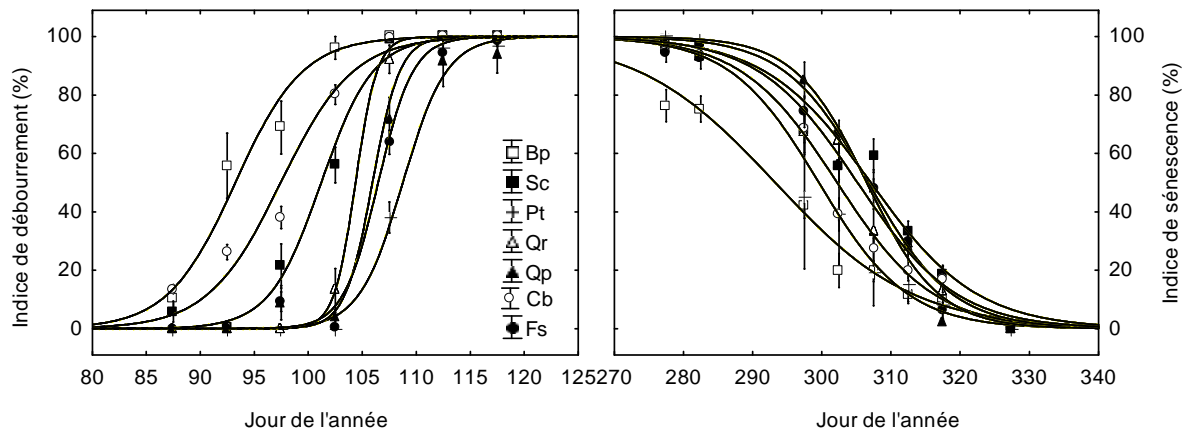


Figure 9 : Cinétique de développement des bourgeons (en 2007 à gauche) et de sénescence des feuilles (en 2006 à droite) pour 7 espèces présentes dans le peuplement (moyenne \pm erreur standard). Le nombre d'arbres pris en compte pour chaque espèce est donné dans le **tableau 7**. Les ajustements sigmoïdes ont été réalisés avec Statgraphics Plus for Windows 4.1 (Statistical graphics Corp., Herndon, VA, USA) selon l'équation suivante :

$$Indice = \frac{100}{1 + \exp^{\frac{a}{25}(JJ-b)}}$$

Où a et b sont les paramètres à estimer et correspondent respectivement à la pente au point d'inflexion de la courbe et à un indice de débournement (ou de sénescence) de 50% (voir Annexe 1).

Espèce	Date de débournement			Date de sénescence	Durée de la saison de végétation 2006
	2005	2006	2007	2006	
Bp	104	111	98	280	169
Sc		117	105	291	174
Pt	117	122	112	296	174
Qr		123	106	295	172
Qp	121		108	299	
Pa				290	
Cb	104	112	102	293	181
Fs	121	121	109	298	177

Tableau 8 : Date de débournement en 2005, 2006 et 2007; date de sénescence en 2006 (jours juliens) et durée (en nombre de jours) de la saison de végétation en 2006 des différentes espèces. Les dates de débournement et de sénescence correspondent à un indice de développement des bourgeons ou de sénescence de 80%, comme décrit dans Bréda (1994) et Lebaube et al. (2000).

douces (8.1°C en moyenne sur les mois de janvier à avril contre 5.1° et 4.1° en 2005 et 2006 respectivement). De telles variations interannuelles ont déjà été mises en évidence pour de nombreuses espèces (Kramer 1995, Wesolowski & Rowinski 2006), notamment dans le suivi de réseaux d'observation tels que le « Réseaux National de suivi à long terme des écosystèmes forestiers » (RENECOFOR) en France ou des « International Phenological Garden » (IPG) en Europe.

Signalons tout de même que la sensibilité à la température n'est pas identique d'une espèce à l'autre ; Vitasse et al. (2009) mettent notamment en évidence une forte sensibilité à la température chez le chêne sessile mais pas chez le hêtre, hêtre qui pourrait être plus sensibles à la photopériode. Néanmoins, ce dernier point est l'objet d'une controverse (Vitasse et al. 2009).

Les différences de feuillaisons entre espèce ne semblent pas liées à leur statut dans la succession forestière, les espèces de même statut ne débouillant pas de manière synchrone. Néanmoins, nous avons pu noter une relation entre la date de feuillaison des espèces et le contrôle de la propagation de l'embolie estivale (*cf* chapitre VI).

A titre de remarque, la comparaison de l'évolution du développement des bourgeons en 2008 n'a pas montré de différences entre les traitements « sec » et « témoin ». Bréda (1994), observe dans un dispositif d'exclusion de pluies similaire au nôtre, un retard du développement des bourgeons des chênes sessiles et pédonculés seulement après 3 années consécutives de sécheresse.

Tout comme les dates de feuillaison, celles de chute des feuilles s'échelonnent sur une vingtaine de jours (**tableau 8, figure 9**) et sont semblables à celles reportées par (Kramer 1995) chez *Quercus*, *Fagus* et *Betula*. Nous pouvons ainsi noter une sénescence foliaire plus précoce chez le bouleau et plus tardive chez les chênes et les hêtres, avec des durées de saison de végétation similaires, de 170 à 180 jours selon les espèces. Ces valeurs sont semblables à celle relevées dans le réseaux RENECOFOR pour les espèces communes (Lebourgeois et al. 2002, Delpierre et al. 2009). Ces saisons sont en revanche un peu plus longues que celles rapportées par Bréda & Peiffer (1999) sur l'Observatoire Ecologique de la

Harth et Kramer (1995) à partir du réseau IPG (International Phenological Garden) et de stations phénologiques en Allemagne.

Parallèlement aux observations de chute des feuilles, nous avons mesuré l'indice de contenu en chlorophylle des arbres de mi-juillet à mi-novembre (**figure 10**). La cinétique de jaunissement varie d'une espèce à une autre. Globalement l'indice de contenu en chlorophylle reste stable ou diminue faiblement jusqu'à fin août (JJ 240) à mi-septembre (JJ 265). Dès cette rupture, la décroissance de l'indice de contenu en chlorophylle diminue franchement chez toutes les espèces. Notons que cette diminution est moins spectaculaire chez le saule, ce qui est en accord avec la cinétique de jaunissement et de chute des feuilles chez cette espèce (**figure 9**).

IV.1.b Indice foliaire

L'indice foliaire du peuplement ou LAI (Leaf Area Index) a été estimé selon trois méthodes indépendantes, telles que décrites dans Bréda et al. (2002) :

- Mesure directe par collecte de litières (29 bacs à litières de 0.25 m² sont installés sur la parcelle de Hesse 2). Durant l'automne et le début de l'hiver 2006-2007, les litières ont été récoltées bimensuellement. Les feuilles de différentes espèces ont été séparées (hêtre, charme, chêne (sessile et pédonculé) et « divers » (regroupant, saule, bouleau tremble et merisier)), puis l'indice foliaire a été estimé comme décrit dans Bréda et al. (2002) (**tableaux 4 et 5**) en passant par la mesure du rapport entre la surface foliaire, mesurée au planimètre, et le poids sec,
- Mesure indirecte, en utilisant un analyseur de couvert (LAI 2000, LiCor Lincoln, Nebraska, USA) (**tableau 5**),
- Utilisation de la loi de Beer-Lambert, à partir des mesures de rayonnement incident (I_0) et sous couvert (I) et la détermination du coefficient d'extinction k .

Pour rappel : $I = I_0 \exp^{-kLAI}$

Dans notre étude, k a été estimé à 0.62 (**figure 11**).

Rappelons que la collecte de litière est la mesure de référence de l'indice foliaire ; dans notre cas, c'est surtout la seule qui donne accès à la contribution de chaque espèce à l'indice foliaire

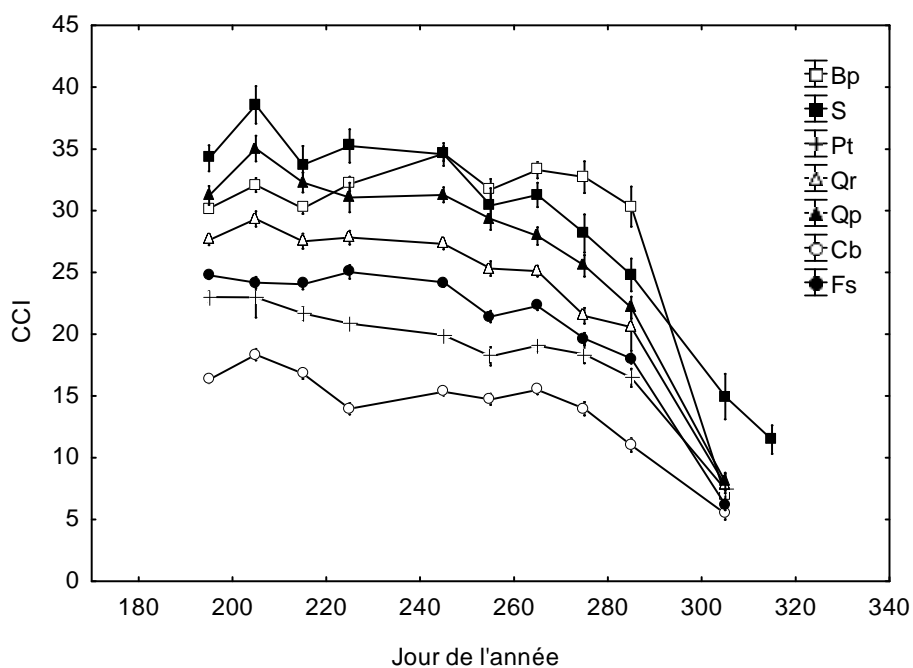


Figure 10 : Evolution saisonnière de l'indice de contenu en chlorophylle (CCI sans unité), mesuré hebdomadairement en 2006 sur 3 arbres de chaque espèce (9 points par arbre) de mi Juillet à mi Novembre. Les mesures ont été faites avec un Chlorophyl Content Meter (CCM; Opti Science, Tyngsboro, MA, USA).

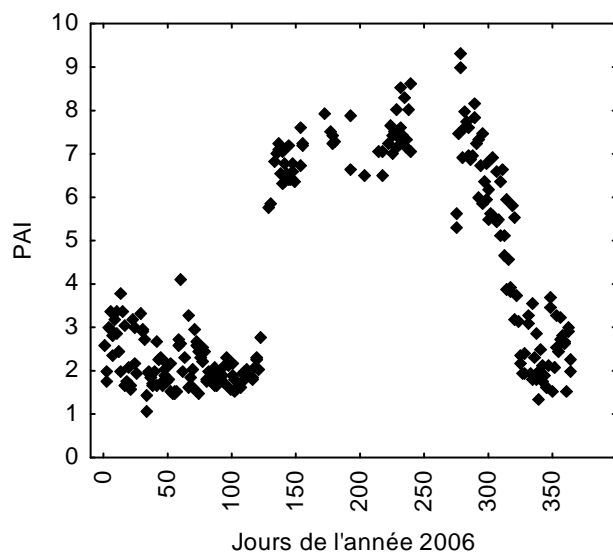


Figure 11 : Evolution saisonnière de l'indice de surface total (PAI) estimé par inversion de la loi de Beer-Lambert à Hesse 2 en 2006 à partir des mesures de rayonnement intercepté.

total (**tableau 4**). Les mesures indirectes (LAI-2000 et inversion de Beer-Lambert) sont basées sur de nombreuses hypothèses qui n'estiment pas seulement l'indice foliaire mais aussi un indice du bois relatif aux parties corticales (troncs, branches et rameaux) (Bréda et al. 2002). Ainsi les différences entre chaque méthode expliquent notamment l'écart entre le LAI mesuré en 2006 *via* l'analyseur de couvert (LAI = 7.6) et par collecte de litière (LAI = 6.7) (**tableau 5**). L'indice de bois (WAI, pour Wood Area Index, en période défeuillée) est relativement élevé, en raison de la très forte densité de tiges à ce stade de développement du peuplement (**figure 11**).

Dans notre peuplement, l'indice foliaire maximum de la saison de végétation est atteint dès le jour 135 (mi-mai) et le reste jusqu'au jour julien 290 (mi-octobre, **figure 11**). Ainsi, la saison de végétation durant laquelle l'indice foliaire est maximal est de 155 jours environ.

La différence de 15 jours entre cette saison de végétation et celle estimée *via* les cinétiques de développement de bourgeons et de chute de feuilles pourrait s'expliquer par le temps nécessaire à l'extension des feuilles jusqu'à acquisition de la surface foliaire maximum et par le fait que les espèces présentent des différences de cinétique de mise en place des feuilles.

IV.2 Croissance radiale

Les vitesses de croissance radiale dépendent des ressources du milieu et varient en fonction des espèces et du stade de la succession forestière.

La régénération de la parcelle de Hesse 2, au stade gaulis (Lanier 1996), se caractérise par la présence de toutes les espèces dans la strate dominante de la canopée. Notons tout de même la prédominance du hêtre en surface terrière et en indice foliaire, et celle du charme en nombre de tiges, indiquant que les charmes sont donc moins présents dans la strate dominante (**tableau 4**).

L'étude de la croissance radiale a été menée en 2006 et 2007 sur une dizaine d'arbres par espèce, à partir des mesures hebdomadaires de circonférence à 130 cm (mètre-ruban) de mars à novembre.

La **figure 12** représente un histogramme de la répartition des arbres étudiés par espèce. Ces derniers appartenant à différents statuts sociaux (dominant, codominant, dominé), nous avons normalisé les mesures de circonférence (rapport entre la circonférence mesurée à chaque date et la circonférence initiale de chaque arbre).

En 2007 la croissance des arbres a débuté entre les jours 100 et 120 selon les espèces : les bouleaux ont présenté la croissance la plus précoce, au jour 100, concomitante à leur débourrement (**tableau 8**), alors que celle des charmes débute près de 20 jours après leur débourrement, bien qu'il soit précoce (**tableau 8**). Ces différences dans les caractéristiques de croissance et de développement s'observent également chez les chênes et les hêtres : malgré une date de débourrement proche pour ces deux espèces, les chênes débutent leur croissance plus précocement que les hêtres.

La vitesse de croissance est plus élevée en début de saison, quelle que soit l'espèce considérée (**figures 13 et 14**) et se maintient, en l'absence de déficit hydrique (année 2007 pour les arbres témoins **figure 13**), jusqu'au jour 200 environ (mi-juillet). A partir de cette date, la croissance diminue, plus ou moins fortement, selon l'espèce considérée. Il est alors possible de classer les espèces selon l'importance de cette diminution, avec dans un ordre décroissant : Bp > Fs > Cb > Qp. En condition de sécheresse, les croissances sont très fortement réduites chez le bouleau, le charme et le hêtre, mais de manière plus ou moins précoce (**figure 13**). Ainsi, les différences entre traitements deviennent significatives dès le jour 136 pour les bouleaux et 159 pour les charmes et hêtres. Les chênes, quant à eux, ne montrent aucune différence entre traitements.

Les cinétiques de vitesse d'accroissement sur la saison de végétation 2006 sont modulées par la contrainte hydrique. Ainsi, la zone grisée clair de la **figure 14** représente la transition entre condition non limitante en eau (REW=1) et déficit hydrique du sol (REW=0.4) et la zone grisée foncé, indique la période durant laquelle $REW < 0.4$, caractérisant chez de nombreuses espèces le seuil de fermeture stomatique (Bréda et al. 2004). Nous pouvons noter, comme précédemment, que les espèces réagissent de manière différente à la diminution de la réserve en eau du sol. Toutefois, en 2006, la courte sécheresse édaphique a été suivie d'une période très pluvieuse (**figure 6**). Ainsi, les vitesses d'accroissement observées en 2006 ne permettent pas de séparer les réponses aux différents facteurs climatiques (disponibilité en eau, R_g , VPD) et le potentiel intrinsèque de croissance de chaque espèce.

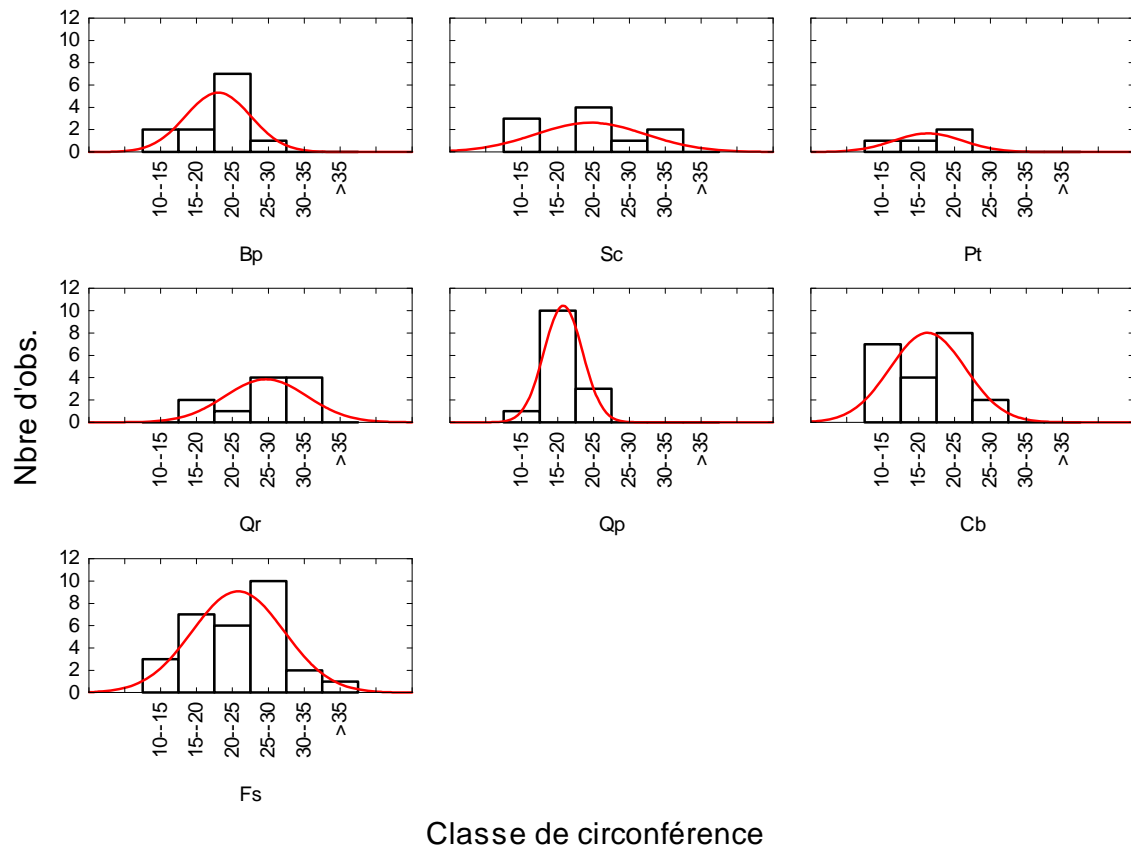


Figure 12 : Histogramme de répartition des arbres étudiés pour la croissance radiale (en 2006 et 2007) selon leur classe de circonférence initiale.

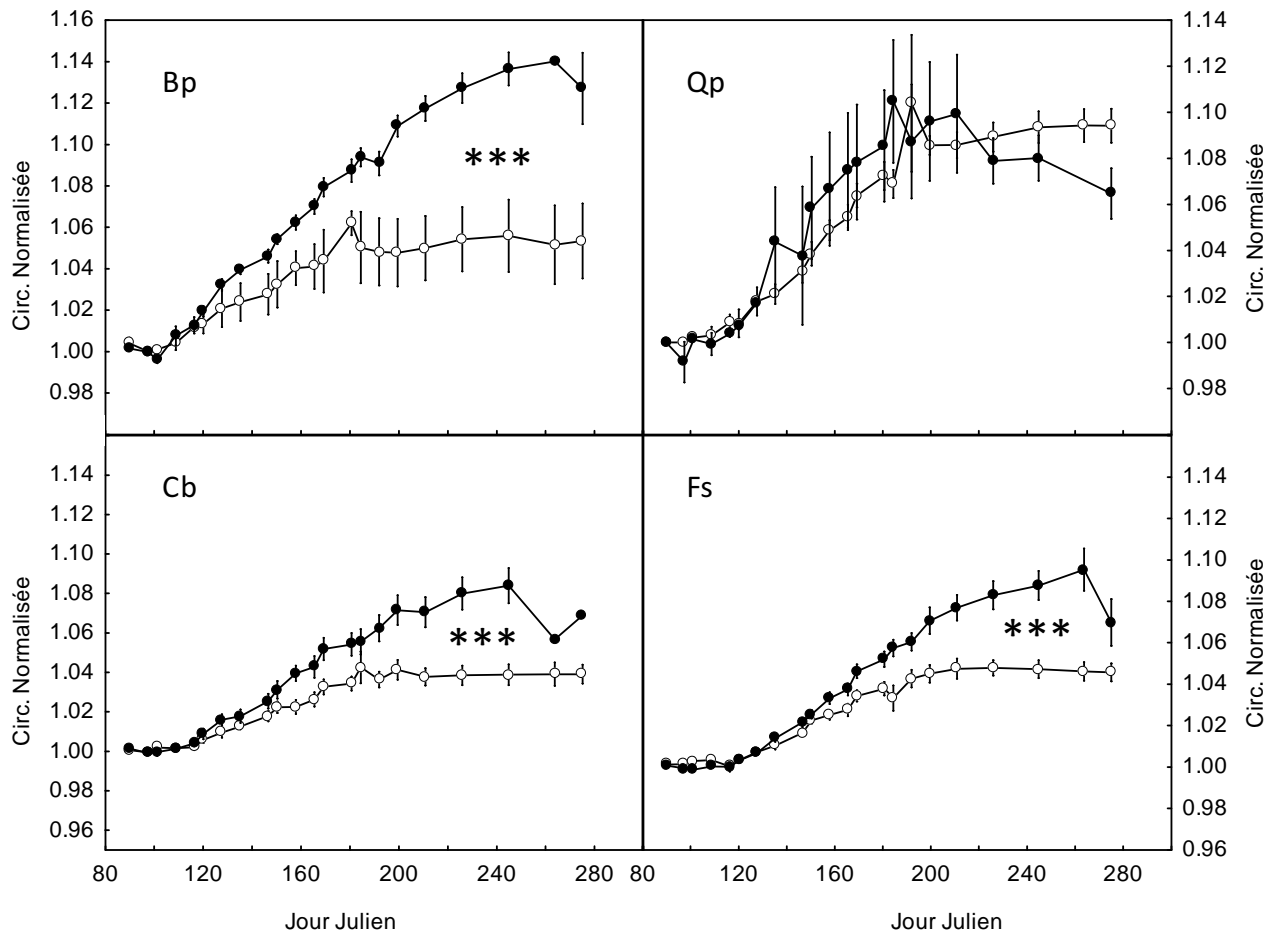


Figure 13 : Evolution saisonnière des circonférences normalisées (rapport des circonférences mesurées sur les circonférences initiales) dans la cuve de dessèchement (en blanc) et dans la zone témoin (en noir) entre mi-mars et début octobre 2007. Chaque point représente la moyenne des arbres étudiés dans chaque traitement pour une date de mesure. Les barres représentent les erreurs-standard (***) différences significatives à 0.001 entre les 2 traitements au jour 240)

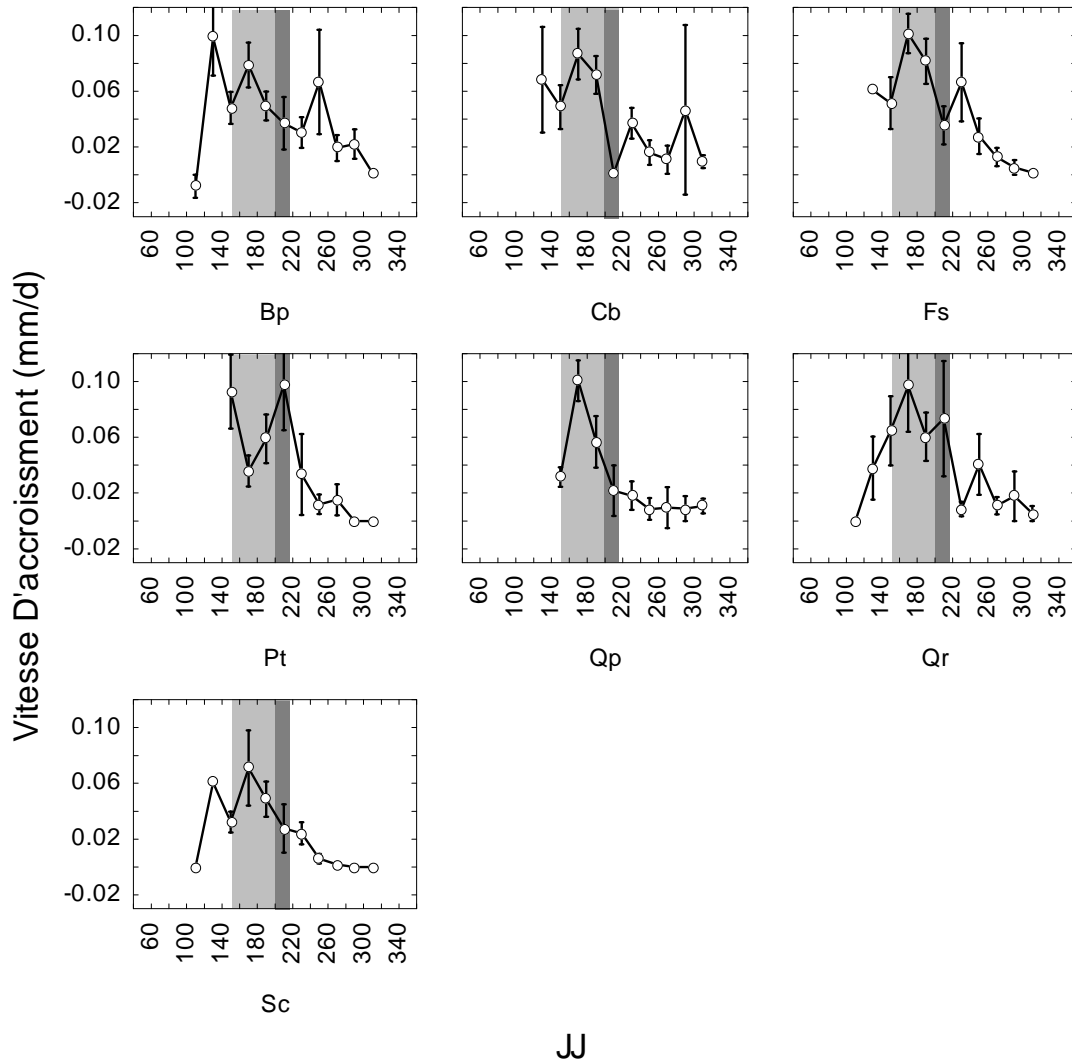


Figure 14 : Vitesse d'accroissement en circonférence des différentes espèces entre mi-avril et début novembre 2006 (mesures hebdomadaires à bi-mensuelles), pour les espèces présentes sur la parcelle. Chaque point représente la moyenne du nombre d'arbres par espèce compris dans la classe de circonférence initiale 20-25 cm (voir **figure 12**) sur 2 dates de mesures consécutives ; les barres représentent les erreurs standards. Les zones grisées en clair représentent la phase de diminution du REW (de 1 à 0.4) et en gris foncé, $REW < 0.4$ (**figure 6**) entre les jours 155 et 215.

En résumé

La phénologie des arbres montre des durées de saisons de végétation similaires entre espèces, mais décalée dans le temps, certaines espèces, notamment le bouleau et le charme, étant plus précoces que les autres. Ce décalage pourrait permettre de diminuer la compétition entre espèces au sein du peuplement.

Les sécheresses estivales, influencent fortement la croissance radiale des arbres : notre comparaison des traitements « sec » et « témoin » en 2007 met en évidence une forte réduction de la croissance chez trois espèces (bouleau, charme et hêtre) et une absence de réduction de croissance chez les chênes.

Ces paramètres, liés au développement et à la croissance des arbres, pourraient à long terme impliquer des modifications de la succession forestière telles que nous la connaissons actuellement si les contraintes hydriques évoluent, entravant le développement des espèces de fin de succession au profit d'autres espèces. Il paraît alors important de s'intéresser aux relations hydriques au sein de ces différentes espèces, notamment en condition de sécheresse.

V. Fonctionnement hydrique des arbres

V.1 Déficit hydrique et sécheresse subie par les arbres

Jusqu'à présent, nous avons évalué la sécheresse au moyen des mesures d'humidité volumique du sol (**figure 8**) ou à partir du REW (**figure 6**), calculé par le modèle de bilan hydrique BILJOU (Granier et al. 1999). Cependant, ces variables présentent l'une comme l'autre des limites : bien souvent, l'humidité volumique n'est mesurée que dans les couches superficielles de sol (45 cm dans notre cas), pas dans les couches profondes ; or, ces dernières jouent un rôle important dans le fonctionnement hydrique en condition de sécheresses. Par ailleurs, la réserve relative en eau du sol (REW) utilisée ici est une sortie de modèle qui dépend de nombreux facteurs, en particulier de la réserve utile, elle-même dépendante de la profondeur de sol colonisé par les racines (voir Granier et al. 1999). Ce dernier paramètre, déjà délicat à estimer en peuplement pur, s'avère très difficile à évaluer en peuplement mélangé, puisque les différentes espèces peuvent coloniser différentes couches de sol, ce qui implique des dynamiques de prélèvement d'eau hétérogènes dans le peuplement.

Au vu de ces limites, il apparaît nécessaire d'utiliser une variable individuelle pour caractériser le niveau de sécheresse subie par chacun des arbres : le potentiel hydrique de base. Mesuré à l'aube, en l'absence de transpiration, le potentiel hydrique de la feuille ou du rameau est en équilibre avec la couche de sol la plus humide colonisée par les racines (Aussenac et al. 1984). Même si certaines études ont reporté des déséquilibres entre les potentiels hydriques au niveau du sol et de la plante (Donovan et al. 2001), le potentiel hydrique de base (Ψ_{wp}) paraît être le meilleur indicateur disponible pour les études menées sur le terrain (Rambal et al. 2003).

Outre la contrainte relative à l'heure matinale des mesures de Ψ_{wp} , d'autres contraintes d'ordre climatique règlementent les campagnes de mesures. Ainsi, les mesures ne doivent pas être réalisées après une pluie (au risque que les potentiels soient biaisés) et dans la mesure du possible, les feuilles ne doivent pas être mouillées (pluie ou rosée).

Ces contraintes dans le suivi saisonnier des potentiels de base réduisent le nombre de campagnes de mesures ; en conséquence, nous avons regroupé toutes les données de potentiel de base réalisées au cours des années 2003 à 2007, années pour lesquelles nous

avons estimé le REW (**tableau7**). Pour disposer de plus de données, avons utilisé ces mesures pour modéliser Ψ_{wp} en fonction du REW selon l'équation suivante (hyperbole non équilatère) :

$$\Psi_{wp} = -a + \frac{b + c \times REW - \sqrt{(b + c \times REW)^2 - 2.8 \times b \times c \times REW}}{1.4}$$

Où a, b et c sont les paramètres à ajuster.

REW a été calculé à partir d'une réserve utile du sol de 175 mm. Elle a été estimée par mesure de sonde à neutrons sur un profil de 1,4 m de profondeur, sur une moyenne de 3 tubes d'accès. La capacité au champ a été estimée par la méthode de paliers (Bréda et al. 2002b) et la réserve minimum a été enregistrée au maximum de la sécheresse exceptionnelle de l'été 2003 (au 12 août 2003). Cette estimation est donc une valeur moyenne du peuplement, qui ne prend en compte que partiellement la variabilité spatiale de la composition spécifique et du sol au sein de la parcelle.

Les données acquises les jours de pluie ainsi que durant les trois jours consécutifs à une pluie ont été éliminés des analyses.

L'évolution des Ψ_{wp} en fonction de la réserve relative en eau du sol (REW) (**figure 15**) est différente selon les espèces. Les R^2 des ajustements sont compris entre 0.73 et 0.99.

Globalement, les potentiels de base se maintiennent jusqu'à ce que REW atteigne un seuil voisin de 0.4, appelé seuil de déficit hydrique (Black 1979, Bréda et al. 2004). L'absence de mesures en condition de très forte sécheresse (en 2003) chez le tremble, le saule et le bouleau explique les valeurs de Ψ_{wp} moins négatives chez ces espèces. Au plus fort de la sécheresse de 2006 (REW = 0.19), année où toutes les espèces ont été étudiées, les Ψ_{wp} extrêmes varient d'une espèce à l'autre. Ainsi, Bp, Cb et Fs se caractérisent par les valeurs les plus faibles (-1.3 à -1.4 MPa) alors que Qp et Qr présentent les potentiels les plus élevés (-0.4 et -0.5 MPa respectivement) ; enfin, Sc et Pt montrent des valeurs intermédiaires (-0.95 MPa). Il apparaît qu'un REW moyen n'est pas un estimateur pertinent de la sécheresse du sol pour l'étude du comportement des différentes espèces à enracinement contrasté. Il faudrait calculer un REW pour chaque espèce, en tenant compte de la profondeur d'extraction par les racines. Ainsi,

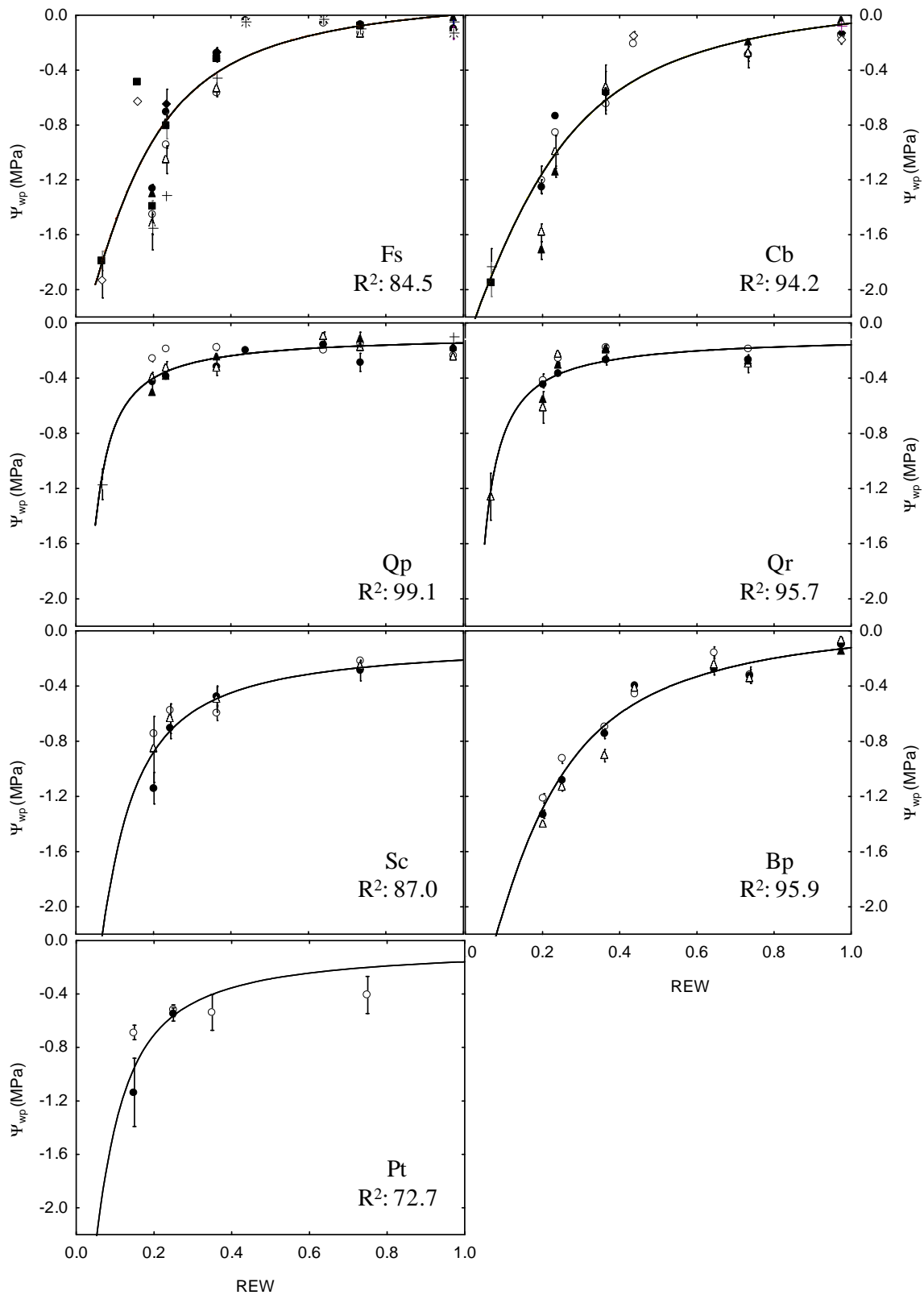


Figure 15 : Relation entre potentiel de base (Ψ_{wp} ; MPa) et réserve relative en eau du sol (REW) pour les 7 espèces étudiées entre 2003 et 2007. Chaque point correspond à la moyenne de 3 feuilles par arbre ; le nombre d'arbres pris en compte pour chaque espèce est indiqué **tableau 6**. Les barres représentent les erreurs standards. L'ajustement suit une hyperbole non équilatère.

dans la suite de ce travail, nous avons caractérisé les niveaux de sécheresse par les Ψ_{wp} : absence de contrainte hydrique ($\Psi_{wp} < -0.4$ MPa) et contrainte hydrique ($-0.8 < \Psi_{wp} < -1.4$ MPa), rappelons aussi que REW n'a été utilisé que pour estimer Ψ_{wp} espèce par espèce. Concernant la contrainte hydrique, nous avons fixé le seuil à -1.4 MPa pour deux raisons : (i) le maximum de différence entre espèces est observé pour des niveaux de contrainte hydrique modérée et non extrême, (ii) ce seuil nous permettait d'homogénéiser le nombre de mesures prises en compte pour chaque espèce, évitant les valeurs extrêmes obtenues en 2003 pour Cb et Fs.

V.2 Réponse à la sécheresse des différentes espèces

Plusieurs paramètres liés au fonctionnement hydrique des arbres ont été étudiés. Notre échelle de travail de référence, ici, est l'arbre, à partir des mesures de flux de sève. Ces mesures ont permis (i) de décrire le fonctionnement hydrique des espèces lorsqu'une sécheresse s'installait, (ii) de déterminer la transpiration des arbres et du peuplement et (iii) d'accéder à la conductance de couvert par inversion de la formule du modèle de Penman Monteith. Ces différents travaux sont détaillés dans la *publication I*.

La réponse écophysiological des arbres dépend de nombreux facteurs (conditions climatiques, édaphiques, caractéristiques spécifiques) mais relève également de la variabilité intra-spécifique. Celle-ci est en grande partie liée au statut social de l'arbre, qui détermine la disponibilité en lumière ainsi qu'aux ressources du sol (Bréda 1994, Granier et al. 2000) ; cette variabilité est d'autant plus importante que les conditions de concurrence sont fortes. La question centrale de ce travail étant de déterminer le comportement hydrique de différentes espèces, nous avons travaillé sur des arbres de même statut (dominant et/ou codominant) afin de réduire au maximum cette variabilité intra-spécifique.

V.2.a Variabilité intra-spécifique de la densité de flux de sève

La variabilité intra-spécifique des densités de flux de sève est présentée **figure 16**. Les caractéristiques des arbres étudiés ne permettent pas d'expliquer totalement cette variabilité.

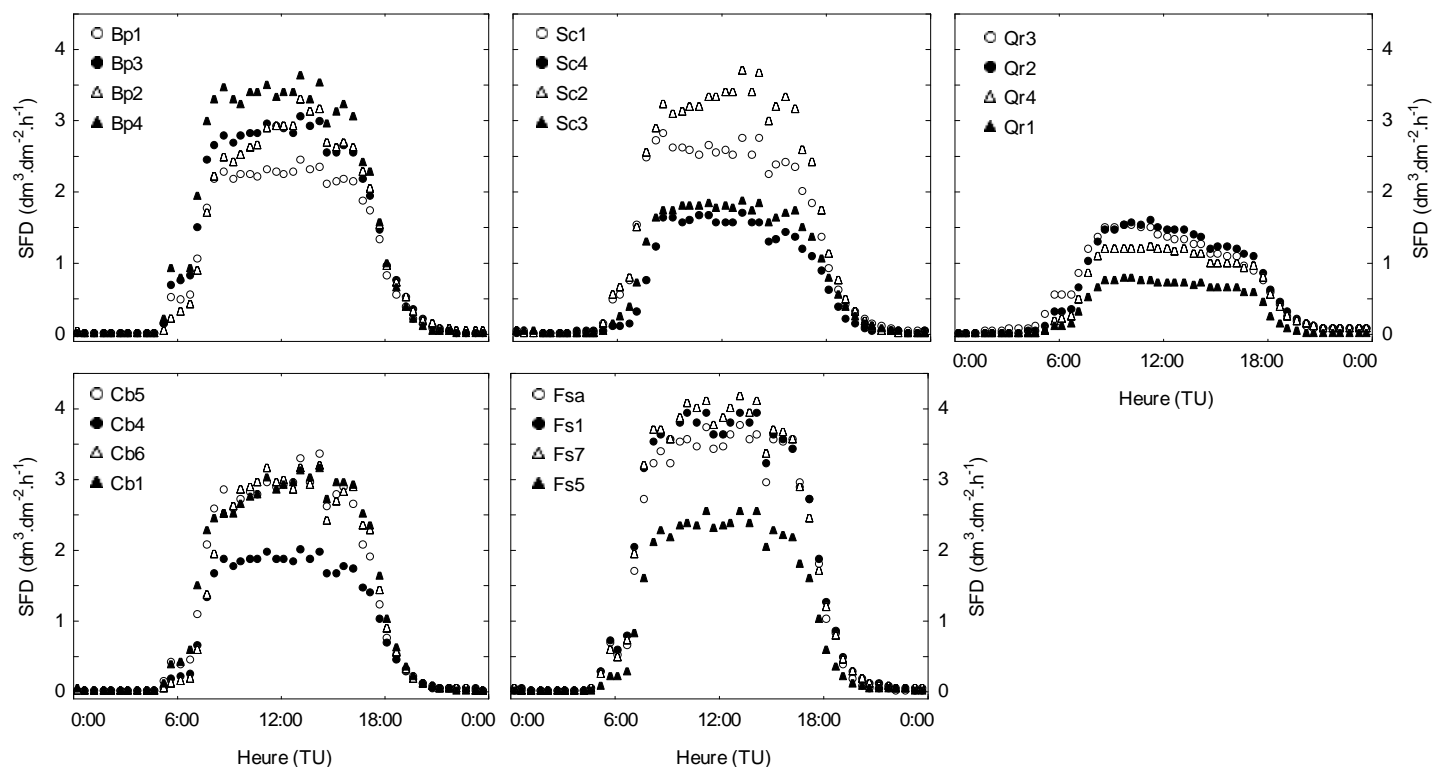


Figure 16 : Variabilité intra-spécifique des densités de flux de sève au jour 166 de l'année 2006, pour chacune des espèces étudiées.

Espèce	Arbre	DBH (cm)	hauteur (m)
Bp	Bp1	7.20	9.3
	Bp2	6.00	8.5
	Bp3	5.50	8.9
	Bp4	7.10	9.1
Sc	Sc1	7.60	9.3
	Sc2	9.80	9.6
	Sc3	4.40	8.4
	Sc4	8.90	9.7
Qr	Qr1	7.10	8.4
	Qr2	8.10	8.8
	Qr3	9.60	8.9
	Qr4	8.30	7.7
Cb	Cb1	6.00	8.3
	Cb4	7.20	8.2
	Cb5	7.00	8.5
	Cb6	4.30	8.4
Fs	Fs1	8.90	8.3
	Fsa	10.6	9.0
	Fs2	7.00	8.2
	Fs4	7.70	7.8
	Fs5	9.30	8.8
	Fs7	8.00	8.7

Tableau 9 : Caractéristiques des arbres équipés de capteurs de flux de sève en 2006. DBH : diamètre à 1.3 m.

Prenons l'exemple du saule : Sc 3 et 4 (représentés en symboles noir) sont deux arbres de statuts différents, qui présentent pourtant les mêmes densités de flux de sève. Il est en de même pour les autres espèces : Cb4 et 5 présentent les mêmes caractéristiques allométriques mais des densités de flux de sève différentes. Dans notre cas, la variabilité observée pourrait provenir de l'environnement immédiat de l'arbre (dominant fortement concurrencé ou co-dominant moins concurrencé) ou de la position des capteurs dans l'aubier des arbres, impliquant différentes conductivités hydrauliques, comme suggéré dans Kocher et al. (2009). Notons qu'au stade de développement très dense étudié ici, le statut de dominance est difficile à apprécier et peut être peu pertinent.

V.2.b Réponse à la sécheresse édaphique

V.2.b.α : Densité de flux de sève relative (SFD%)

Nous avons étudié les variations des densités de flux de sève relatives (SFD%) de chaque arbre, exprimées par rapport au maximum saisonnier atteint (au cours de belles journées du mois de juin, en l'absence de déficit hydrique (voir la *publication I* pour plus de détails)). L'étude des SFD% nous permet en effet de réduire la variabilité intra-spécifique (les différents arbres d'une même espèce évoluant dans notre étude de la même manière en réponse aux contraintes climatiques), et de comparer sur une même échelle les différentes espèces.

La réponse des différentes espèces à la sécheresse est présentée *figure 4, I*. Cette figure montre la réponse de six espèces (Bp, Sc, Qr, Qp, Cb, Fs) lors de 4 années de mesures de flux de sève et de potentiels de base (**tableau 7**). Cette réponse est très contrastée. Le bouleau, le charme et le hêtre diminuent fortement leur SFD% dès lors que leur potentiel de base diminue. A l'inverse, la SFD% des chênes ne diminue pas, même pour de très faibles potentiels de base (-2 MPa). Le saule, quant à lui, ne diminue pas son flux de sève de manière progressive, mais brutalement, dès que les potentiels de base atteignent le seuil de -0.8 MPa. Ces différences de régulation sont largement discutées dans la *publication I*.

Ce type de réponse a également été mis en évidence en Suisse, durant l'été 2003 chez le hêtre, le charme et le chêne sessile (Leuzinger et al. 2005).

V.2.b.β : Transpiration

Les flux de sève permettent de mesurer la transpiration des arbres. Le **tableau 10** reporte les valeurs de transpiration journalière pour l'année 2006, année caractérisée par une sécheresse estivale et au cours de laquelle 5 espèces ont été étudiées (**tableaux 6 et 7**). Ces résultats sont largement discutés dans la *publication I*, mais soulignons les fortes disparités des valeurs de transpiration entre les différentes espèces (**figure 5, I**), liées en premier lieu aux différences de SFD et à la surface d'aubier de chacun des arbres (**figure 16, figure 3, I**). Sur la saison de végétation, il est possible de classer les espèces selon leur transpiration moyenne : $Fs > Sc > Qr > Bp > Cb$. Cependant, le classement entre espèces des maximums saisonniers, obtenus lors de belles journées en l'absence de déficit hydrique diffère légèrement ($Fs > Sc > Bp > Cb > Qr$), soulignant les faibles taux chez le chêne. Le chêne est la seule espèce à zone initiale poreuse de notre étude, avec de gros vaisseaux dans le bois initial. Les densités de flux de sève de chênes de l'ordre de 1,5 sont comparables à celles rapportées par Bréda et al. (1993a). A titre de remarque, la forte réduction de transpiration du hêtre au mois de juillet 2006 entraîne des niveaux de transpiration similaires à ceux du chêne, qui pourtant n'a pas régulé sa transpiration (**figure 5, I**).

V.2.c Modélisation de la conductance de couvert

L'inversion de la formule de Penman Monteith (1973, voir équation 5 de la *publication I* pour plus de détails sur les calculs) nous a permis de calculer puis de modéliser la conductance de couvert (g_c) à partir des données de transpiration du peuplement.

Le modèle de Penman Monteith prend en compte la demande climatique et les caractéristiques de la parcelle (rugosité, hauteur moyenne des arbres) et suppose un couvert homogène. Cette dernière hypothèse ainsi que la rugosité du couvert constituent des limites de cette approche dans un peuplement mélangé. Cependant, comme notre placette présente un couvert continu (pas de trouées) et en l'absence de sous étage, nous pouvons accepter cette hypothèse et nous supposons que le couvert est « mono-couche », ce qui autorise une approche de type « Big leaf ».

Le but d'une telle approche était d'une part de modéliser la réponse des différentes espèces aux paramètres climatiques ainsi qu'à la sécheresse endurée (équation 6 *publication I*) et

Espèce	Moyenne (dm ³ /jour)	Minimum (dm ³ /jour)	Maximum (dm ³ /jour)
Bp	5.99	0.27	16.40
Sc	9.23	0.30	30.11
Cb	5.48	0.09	14.99
Qr	6.30	0.09	12.67
Fs	10.33	0.30	33.84

Tableau 10 : Transpiration moyenne des arbres, maximum et minimum entre les jours 124 et 288 de l'année 2006.

Espèce	A/T (cm ² .L ⁻¹)	δ ¹³ C (‰)
Bp	0.44 ± 0.17	-26.29*
Sc	0.49 ± 0.16	-27.09**
Qr	0.80 ± 0.25	-25.7***
Cb	0.71 ± 0.41	-27.74*
Fs	0.50 ± 0.12	-28.77*

Tableau 11 : Rapport entre l'accroissement en surface terrière et la quantité d'eau transpirée durant la saison de végétation 2006 (A/T) et composition isotopique relative en carbone 13 (δ¹³C (‰)) de la matière organique des feuilles de lumière de 5 espèces. * d'après les données du DEA M Zapater, ** d'après Weih & Nordh 2002, *** d'après Ponton et al. 2002.

d'autre part d'estimer la sensibilité des stomates au VPD pour chacune des espèces, en conditions optimale puis limitante en eau (voir paragraphe suivant et *publication I*).

Pour ce faire, nous avons calculé la conductance de couvert pour chaque espèce, dans une situation théorique où chaque espèce constituait un peuplement pur. Ce type d'approche a déjà été utilisé par Wullschleger et al. (2000) pour définir la conductance de couvert d'individus de différents statuts sociaux.

La conductance de couvert a été modélisée dans l'article 1 selon l'équation suivante :

$$g_c = \frac{Rg}{Rg+a} \times \frac{b}{1+c \times VPD} \times (\exp(\Psi_{wp} \times d))$$

Les paramètres du modèle (*tableau 3, I*) permettent de révéler l'importance des différentes variables Rg, VPD et Ψ_{wp} , et de comparer les différentes espèces. Ainsi nous pouvons classer les espèces selon leur réponse au Ψ_{wp} grâce au paramètre d : de la plus sensible à la moins sensible, nous obtenons : Bp > Fs > Cb > Sc > Qr.

V.2.d Sensibilité des stomates à la sécheresse atmosphérique

Différents travaux ont montré que la sensibilité des stomates au déficit de pression de saturation de l'air (VPD) variait d'une espèce à l'autre (*e.g.* Oren et al. 1999, Herbst et al. 2008, Kocher et al. 2009).

Généralement, sécheresse édaphique et sécheresse atmosphérique sont concomitantes ; néanmoins, de forts VPD journaliers peuvent aussi être observés en début de saison lors de journées chaudes, avant l'apparition de déficit hydrique. Ainsi, dans ce travail, nous avons choisi d'estimer la sensibilité stomatique dans les deux situations : $\Psi_{wp} < -0.4$ MPa et $-0.8 < \Psi_{wp} < -1.4$ MPa. Les résultats sont décrits et discutés dans la *publication I*. En l'absence de déficit hydrique, les 5 espèces considérées dans l'étude (Bp, Sc, Qr, Cb et Fs) se caractérisent par des sensibilités stomatiques au VPD relativement proches : la conductance de couvert diminue de 35% (pour l'espèce la moins sensible Bp) à 42% (pour l'espèce la plus sensible Cb), lorsque le VPD augmente de 1 kPa à 3 kPa (gamme de VPD fréquemment observée sur le site). Lorsque les potentiels de base décroissent, la sensibilité de toutes les espèces à la sécheresse atmosphérique est accrue. Les espèces pionnières (Bp, Sc) se caractérisent alors

par des sensibilités moins importantes que les espèces de fin de succession (Cb, Fs) (45% contre 55% respectivement).

V.3 Efficience d'utilisation de l'eau

L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE pour Water Use Efficiency) est définie par le rapport entre la quantité de carbone fixé dans la biomasse et la quantité d'eau transpirée par la plante sur une période de temps déterminée. Ainsi, WUE traduit l'équilibre (ou compromis) entre gain de carbone et pertes en eau et, de ce fait, nous renseigne sur les performances de la plante. Dans le contexte des changements globaux, l'étude de l'efficience d'utilisation de l'eau est intéressante en ce sens qu'elle permet de coupler les cycles de carbone et d'eau (Guehl et al. 1994).

WUE peut intégrer des périodes de temps plus ou moins longues selon la méthode de mesure (*annexe 2*). Elle peut également être évaluée indirectement *via* des mesures de la discrimination isotopique du carbone lors de la photosynthèse, à condition d'avoir vérifié qu'il existe bien une relation linéaire entre les deux paramètres pour l'espèce considérée (*annexe 3*). Le $\delta^{13}\text{C}$ peut être mesuré sur différents organes (bois, feuilles) ou composés (matière organique totale, sucre, amidon...), intégrant alors des périodes plus ou moins longues.

Dans ce travail, nous avons considéré le $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique totale des feuilles de lumière et le rapport entre accroissement de la surface terrière des tiges et la quantité d'eau transpirée, noté A/T, sur la saison 2006 (**tableau 11**). Toutefois, nous devons rester critique quant à ces deux paramètres : en effet, la relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et WUE n'est pas toujours vérifiée lors de comparaisons interspécifiques (Froux et al. 2002) et, dans notre étude, le $\delta^{13}\text{C}$ n'a pas été mesuré chez toutes les espèces (voir **tableau 11**) ; par ailleurs, même si A/T peut se rapprocher de l'efficience de transpiration, gardons à l'esprit que nous ne prenons pas en compte la croissance du système racinaire, des branches et des feuilles, ce qui peut conduire à un biais.

La **figure 17** représente le rapport A/T en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ des différentes espèces. La droite indiquée en pointillée représente la relation entre les deux paramètres, lorsque tous les

arbres sont pris en compte ($p > 0.5$). La droite en noir indique la relation entre les deux paramètres en excluant de l'analyse Cb6, un charme au statut co-dominant (**tableau 9**).

La forte valeur du rapport A/T chez cet arbre comparativement aux autres pourrait s'expliquer par une plus forte allocation du carbone à la croissance radiale qu'au système racinaire chez les arbres co-dominants de cette espèce. Nous l'avons exclu de l'analyse car les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ associées ont été obtenues sur des arbres dominants lors d'une précédente étude (Zapater, 2005, mémoire de DEA), au cours de laquelle nous avons mis en évidence l'importance du statut de l'arbre sur ce facteur.

La relation entre A/T et $\delta^{13}\text{C}$ est alors significative et expliquerait 15% de la variance observée. Le faible r^2 provient probablement des différences d'intégration spatiale et temporelle des deux estimateurs.

Ces relations positives nous montrent la cohérence des deux approches : plus les arbres sont efficaces au niveau foliaire ($\delta^{13}\text{C}$ négatif) moins ils consomment d'eau pour accomplir leur accroissement radial.

De plus, les espèces pionnières et nomades (Bp, Sc, Qr) apparaissent plus efficaces que les espèces post-pionnières ou de fin de succession (Cb et Fs) (**figure 17**). Ce type de regroupement a déjà été mis en évidence en forêt tropicale humide (Bonal et al. 2000).

V.4 Comportement hydrique des différentes espèces

Dans l'optique de mettre en évidence les différences de comportement des espèces face au déficit hydrique, nous avons représenté leur densité de flux de sève relative en fonction de leur potentiel hydrique de base, lorsque le REW était compris entre 0.1 et 0.3 avec un R_g saturant (R_g étant compris entre 17 et 21 MJ.m^{-2}) (**figure 18**). Toutes les données recueillies entre 2003 à 2007 ont été utilisées. Il en résulte trois types de comportements différents : le premier, caractérisé par des potentiels de bases très négatifs et une réduction importante de SFD% regroupe Bp, Cb et Fs ; le second, défini par une absence de régulation stomatique ainsi que des potentiels de bases élevés, regroupe les deux chênes; enfin, le troisième, observé chez le saule, met en évidence un comportement intermédiaire tant au niveau des potentiels de base que de la régulation des flux.

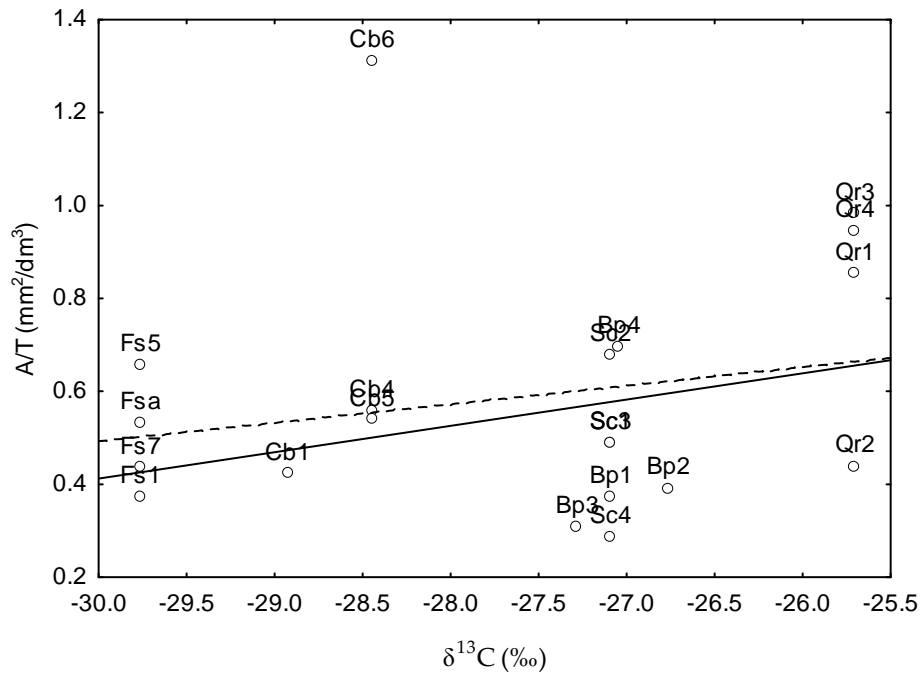


Figure 17 : Relation entre le rapport A/T et la signature isotopique en carbone 13 ($\delta^{13}\text{C}$) pour chez les arbres étudiés en 2006 (**tableau 9**). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont issues de plusieurs études, voir **tableau 11**. La droite de la relation est indiquée en pointillée ($p = 0.55$). la droite en noir représente cette même relation en retirant de l'analyse Cb6 ($p = 0.099$, $r^2 = 0.15$, $r = 0.39$).

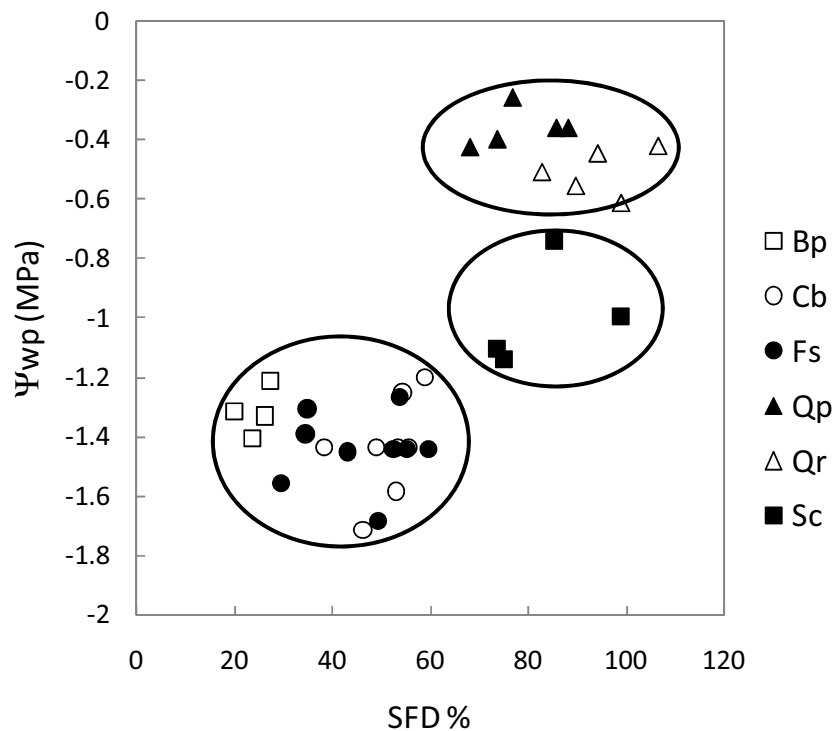


Figure 18: Représentation des arbres de 6 espèces selon leur densité de flux de sève relative (SFD%) et leur potentiels de base (Ψ_{wp} , mesuré au plus fort de la sécheresse 2003) lorsque REW est compris entre 0.1 et 0.3 et R_g entre 17 et 21 $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$.

Les valeurs respectives de ces deux paramètres, SFD% et Ψ_{wp} , sont fondamentales pour la caractérisation des stratégies de réponse à la sécheresse entre les différentes espèces.

En résumé

Lorsque le sol se dessèche, Bp, Cb et Fs réduisent drastiquement leur flux de sève et leur transpiration, alors que Sc, Qp et Qr la maintiennent. De plus, en condition de sécheresse, les stomates des espèces pionnières (Bp et Sc) sont moins sensibles au VPD que les stomates des autres espèces (charmes et hêtres).

Ces résultats sur le comportement hydrique en condition de sécheresse, nous permettent de dégager trois comportements principalement en fonction de la régulation du déficit hydrique et du niveau de sécheresse enduré par les arbres.

VI Vulnérabilité à la cavitation

Le flux de sève dans le xylème dépend du gradient de potentiels entre les interfaces sol/racines et feuilles/atmosphère. Il dépend donc directement des conditions environnementales (demande évaporative et disponibilité en eau du sol). Lorsque le gradient devient trop important, par diminution de la disponibilité en eau dans le sol, en condition de forte demande évaporative, on peut atteindre un seuil de rupture des colonnes d'eau. La cavitation résulte de l'expansion de bulles d'air dans la sève, sous l'augmentation de sa tension. Plusieurs théories ont été décrites quant au développement de l'embolie (Tyree et al. 1994), mais les auteurs s'accordent à penser que l'hypothèse du germe d'air (air seeding) est la plus probable (Tyree & Sperry 1989, Tyree et al. 1994, Tyree & Zimmermann 2002). L'embolie apparaît lorsque la tension de la sève atteint la valeur maximale (en valeur absolue) que peuvent supporter les ménisques des pores situés entre deux vaisseaux (dont l'un est rempli d'air et l'autre de sève). Quand la différence de pression entre les deux côtés du ménisque dépasse ce seuil, une bulle d'air est aspirée dans le conduit fonctionnel et provoque la cavitation puis l'embolie du vaisseau (Sperry 1995). Ainsi, la structure et le diamètre des pores de la paroi primaire des punctuations entre les vaisseaux conditionneraient directement le seuil de résistance à la propagation des bulles d'air (Sperry et al. 2003).

La vulnérabilité des vaisseaux à la cavitation peut être représentée par les courbes de vulnérabilité, qui représentent le taux de perte de conductivité hydraulique (PLC%) en fonction du potentiel hydrique dans le xylème. Ces courbes nous donnent accès à deux paramètres importants que sont le potentiel qui induit une perte de conductivité hydraulique de 50% (Ψ_{50}) ainsi que la pente en ce point, qui nous renseigne sur la capacité à contrôler l'emballement de l'embolie (Sperry 2000) : une pente douce signifie un meilleur contrôle qu'une pente forte. Dans cette étude, nous comparons les différentes espèces au regard de ces deux paramètres, et mettons ainsi en évidence une large gamme de variation de la vulnérabilité à la cavitation selon les espèces ainsi que de leur capacité à contrôler l'embolie (**figure 19, tableau 12**) (voir *publication IV*). Malgré des conditions d'études différentes (âge des arbres, sites différents) les Ψ_{50} obtenus dans cette étude sont proches de

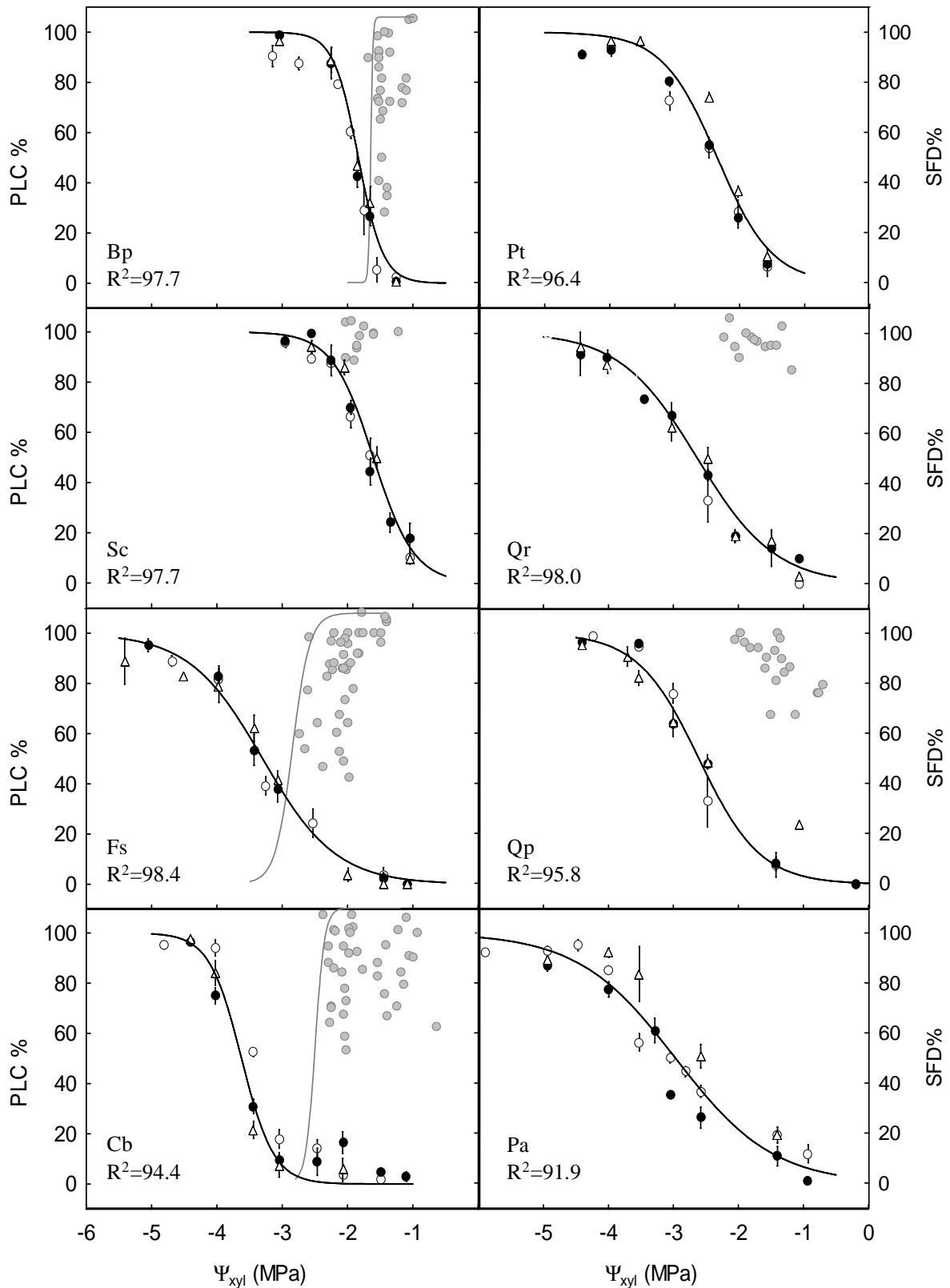


Figure 19 : Courbes de vulnérabilité à la cavitation de branches de lumière de l'année de différentes espèces (en noir) et densité de flux de sève relative durant les étés 2006 et 2007 (en gris) en fonction des potentiels de xylème. Chaque symbole des courbes de vulnérabilité représente un arbre. Chaque point en gris représente une moyenne journalière de densité relative de flux de sève (SFD%) pour un arbre. Les barres représentent les erreurs standards (n= 5 à 10 points)

ceux reportés dans la littérature (**tableau 13**), excepté pour le merisier et le tremble. En effet, les Ψ_{50} obtenus par Tognetti et al. (1999) sur le tremble sont moins négatifs que les nôtres (= -1.2 MPa contre -2.35 MPa ici). Cette divergence peut être attribuée au fait que l'étude de Tognetti et al. avait été menée sur des branches de 3 à 5 ans, et, de ce fait, probablement partiellement embolisées. Ainsi, pour déterminer les courbes de vulnérabilités, les auteurs ont été obligés de dissoudre l'embolie résiduelle en envoyant de l'eau sous pression (150 kPa, 1h30 de perfusion) dans les branches. Cette méthode est connue pour induire le phénomène de « fatigue » de la cavitation, en fragilisant la résistance à la cavitation. Il a été mis en évidence chez certaines espèces, dont le tremble (Hacke et al. 2001 b).

Les Ψ_{50} mis en évidence par Cochard et al. (2008) chez le merisier sont plus négatifs que les nôtres (-4.7 MPa contre -2.8 MPa ici). Cette différence réside probablement dans la méthode utilisée pour déterminer les courbes de vulnérabilités : Cochard et al. utilisent la méthode de centrifugation (cavitron) alors que nous utilisons une méthode hydraulique standard. Une telle divergence entre les deux méthodes a déjà été reportée chez le pêcher, autre espèce du genre *Prunus*, et elle serait liée à la longueur des vaisseaux (Cochard et al. 2005, Cochard et al. 2008).

Les variations de la pente, quant à elles, ont été beaucoup moins étudiées (Jones & Sutherland 1991, Pammenter & Vander Willigen 1998, Sperry 2000, Cochard et al. 2008) ; il semblerait que cette pente soit liée à l'hétérogénéité du xylème impliquant des vaisseaux avec des vulnérabilité différentes à la cavitation (Pammenter & Vander Willigen 1998).

Nous avons cherché à corréliser ces paramètres avec différentes variables (**tableau 14**). Le paramètre Ψ_{50} est relié à des caractéristiques structurelles (densité du bois² et profondeur d'enracinement) ou écophysiologicals comme l'efficacité d'utilisation de l'eau, approchée par le $\delta^{13}\text{C}$. Ainsi, les arbres les plus résistants à la cavitation semblent se caractériser par de plus faibles efficacités d'utilisation de l'eau. En d'autres termes, ces espèces utilisent plus d'eau pour fixer le carbone durant les processus photosynthétiques. Ceci a déjà été mis en évidence chez différentes provenances de cèdre (Ducrey et al. 2008). En outre, plus l'arbre est résistant à la cavitation et plus son bois est dense. Ce type de relation a déjà été observé ; les variations de densité et de structure du bois permettraient d'éviter l'implosion due aux

² Les densités de bois des différentes espèces sont issues du livre « le bois, matériau d'ingénierie » (Nepveu 1994)

Espèce	Ψ_{50}	Pente
Bp	-1.83 ± 0.02	134.9 ± 15.7
Sc	-1.58 ± 0.07	82.80 ± 9.20
Pt	-2.35 ± 0.16	61.60 ± 15.9
Qr	-2.63 ± 0.05	41.50 ± 3.40
Qp	-2.61 ± 0.07	59.80 ± 27.3
Pa	-2.84 ± 0.36	35.70 ± 4.90
Cb	-3.61 ± 0.17	103.7 ± 32.0
Fs	-3.30 ± 0.02	46.90 ± 4.40

Tableau 12 : Estimation des Ψ_{50} et de la pente en ce point des différentes espèces. Moyenne ± écart type (3 arbres par espèces, 5 à 10 mesures par points (voir *publication IV*).

	Ψ_{50}	Pente
Ψ_{50}	*	-
Pente	-	*
Densité du bois	-0.79 [21] $-(Pt)$	-
$\delta^{13}C$	0.67 [15] $-(Sc, Pa, Qr)$	-
Date de débourrement	-	-0.80 [21] $-(Pa)$
SFD% (DOY 213)	-	-0.57 [15] $-(Pa, Pt, Qp)$
Ψ_{wm} (MPa, DOY 206)	0.45 [21] $-(Pa)$	0.74 [21] $-(Pa)$
Ψ_{wp} (MPa, DOY 213)	-	-0.46 [21] $-(Pa)$
Racine%	0.65 [24]	0.42 [24]

Tableau 14 : Coefficients de corrélation (R) des régressions entre le Ψ_{50} ou la pente des courbes de vulnérabilité avec différents paramètres : densité du bois (d'après Nepveu 1994), discrimination isotopique du carbone ($\delta^{13}C$, mesuré en 2005 sur la matière foliaire totale, voir *publication IV*), date de débourrement, densité de flux de sève relative (SFD%), potentiel minimum (Ψ_{wm}), potentiel de base (Ψ_{wp}) durant la période la plus sèche en 2006 et proportion de racines fines en profondeur (sous l'horizon BT : Racine%, voir paragraphe suivant pour plus d'explications sur ce paramètre et *publication II*). Pour chaque relation, le nombre d'arbres est indiqué entre crochets. Les noms d'espèces entre parenthèses représentent celles pour lesquelles nous n'avons pas de données pour l'un ou l'autre des paramètres. Elles ne sont donc pas incluses dans les analyses.

Espèce	Ψ_{50} (MPa)	matériel	age de l'arbre	méthode	références
<i>Betula pendula</i>	-2.13 ± 0.04	branches	jeunes arbres	injection d'air	Barigah et al. 2006
	-2.31 ± 0.12	tiges		standard	Cochard et al. 2005
	-2.34 ± 0.03			centrifuge	
<i>Populus tremula</i>	≈ -1.20	segments de branches agés de 3 à 5 ans	arbres matures (9m de haut)	déshydratation de branches	Tognetti et al. 1999
<i>Salix capreae</i>	-2.22	pousses		centrifuge	Cochard et al. 2005
<i>Quercus robur</i>	-2.91 ± 0.04	branches	jeunes arbres	injection d'air	Barigah et al. 2006
	-2.7	branches de l'année		déshydratation de branches ou injection d'air	Tyree and Cochard 1996
	-2.85	pétioles	30 ans (données d'après Cochard et al. 1992 b)	standard	Bréda et al. 1993b
<i>Quercus petraea</i>	-3.3	pétioles	30 ans (données d'après Cochard et al. 1992 b)	standard	Bréda et al. 1993b
	-2.94 ± 0.03	branches	jeunes arbres	injection d'air	Barigah et al. 2006
	-3.3	branches de l'année		déshydratation de branches ou injection d'air	Tyree and Cochard 1996
<i>Prunus avium</i>	≈ -4.70	pousses	adultes	centrifuge	Cochard et al. 2008
<i>Carpinus betulus</i>	-3.95 ± 0.06	pousses	adultes	centrifuge	Cochard et al. 2005
<i>Fagus sylvatica</i>	-2.94 ± 0.04	branches	jeunes arbres	injection d'air	Barigah et al. 2006
	-3.22 ± 0.07	branches de lumière de l'année	70 ans	déshydratation de branches	Cochard et al. 1999
	-2.92	branches entre nœud	jeunes arbres en pots		
	-3.15 ± 0.18	pousses		standard	Cochard et al. 2005
	-3.16 ± 0.14			centrifuge	
	-3.1	branches de lumière	30 ans	injection d'air	Lemoine et al. 2002

Tableau 13: Synthèse non exhaustive des valeurs de Ψ_{50} trouvées dans la littérature pour les espèces étudiées.

pressions négatives (tension) dans les vaisseaux (voir Hacke et al. 2001 a pour plus de détails). De la même manière, nous montrons que plus l'arbre est résistant à la cavitation, moins son système racinaire est profond.

Aux vues de ces relations, nous pouvons faire l'hypothèse de stratégies d'allocation du carbone différentes entre espèces vulnérables et plus résistantes à la cavitation : si le carbone est investi dans les branches (branches plus denses et donc moins vulnérables à la cavitation), il est relativement moins alloué aux racines, ces espèces présenteront alors un enracinement plus superficiel. Ce type de compromis a été mis en évidence chez des arbustes désertiques (Sperry & Hacke 2002) et chez *Populus euphratica*, en Asie centrale (Hukin et al. 2005).

Par ailleurs, les espèces pionnières (Bp, Sc, et Pt) présentent une vulnérabilité à la cavitation plus importante que les espèces de fin de succession, notamment Fs et Cb (**tableau 12**), comme l'ont montré Sobrado (2003) en forêt tropicale et Barigah et al. (2006) sur des semis d'espèces tempérées. Considérant l'ensemble des résultats, il serait possible de lier la stratégie d'allocation de carbone (croissance racinaire ou résistance à la cavitation) aux stratégies de croissance dans l'évolution de la sylvigénèse, les espèces pionnières étant définies par une croissance plus rapide.

Tout comme nous observons une relation positive entre Ψ_{50} et profondeur d'enracinement, nous trouvons également une relation positive entre cette dernière variable et la pente de la courbe de vulnérabilité, bien que moins évident ($r=0.65$ et 0.42 respectivement) (**tableau 14**). Nous pouvons également relier cette pente à la régulation stomatique (estimée par SFD%), au niveau de sécheresse subie par les arbres (Ψ_{wp}) et au potentiel minimum (Ψ_{wm}). Ainsi les arbres les plus stressés (fortes réductions des flux de sève et potentiels de base très négatifs) semblent présenter un faible contrôle de l'emballlement de l'embolie.

Plus étonnamment, nous pouvons noter une forte relation entre la date de débourrement des espèces et le contrôle de l'embolie : les espèces qui contrôlent le moins efficacement l'emballlement de l'embolie (Bp, Cb) sont également caractérisées par une date de débourrement plus précoce et une saison de végétation décalée par rapports aux autres

(**figure 9, tableau 8**). Malheureusement, aucun mécanisme direct ne nous permet d'expliquer cette relation.

En général les espèces fonctionnent à la limite du seuil critique de développement de l'embolie, limitant la tension dans le xylème *via* leur la régulation stomatique (Jones & Sutherland 1991, Tyree & Ewers 1991...). L'embolie complète du xylème peut en effet être évitée en limitant la transpiration et donc la chute des potentiels foliaires (Tyree 1988). Notons toutefois que les mécanismes ainsi que les potentiels hydriques qui induisent la fermeture stomatique sont variables d'une espèce à l'autre (voir Bréda et al. 2006). Dans cette étude, nous avons superposé sur un même graphique la fermeture stomatique (représentée par la réduction de SFD%) et la vulnérabilité à la cavitation (**figure 19**). L'objectif d'une telle représentation est, d'une part, de savoir si, aux niveaux de potentiels hydriques auxquels les arbres fonctionnent, il y a cavitation des vaisseaux, et, d'autre part, de déterminer le seuil de mise en place de la régulation stomatique et la proportion de vaisseaux cavités.

Il faut noter que pour ce graphique, nous avons indiqué sur le même axe des abscisses les potentiels de xylème pour les courbes de vulnérabilité et les potentiels hydriques minimum pour la réponse stomatique, les potentiels de xylème n'ayant pas été mesurés *in situ*. Or, puisque ces derniers sont moins négatifs que les potentiels hydriques foliaires, et que l'écart entre potentiel hydrique minimum et potentiel de xylème peut varier d'une espèce à l'autre, notre approximation se traduit par une surestimation, plus ou moins importante selon l'espèce, du seuil de fermeture stomatique et du pourcentage de cavitation estimé. Néanmoins, cette figure montre des résultats intéressants ; nous pouvons notamment distinguer les types de fonctionnement annoncés auparavant : (i) les deux chênes ne diminuent pas leur flux et fonctionnent à des potentiels minimum de l'ordre de -2 MPa. Ces valeurs ont également été reportées par Cochard et al. (1992 b) lorsque les conditions en eau ne sont pas limitantes ; (ii) le bouleau, le charme et le hêtre diminuent fortement et efficacement leur flux de sève et maintiennent ainsi l'intégrité du système vasculaire ; (iii) le saule, quant à lui, présente un comportement assez extrême : d'une part cette espèce ne présente qu'une faible régulation stomatique lorsque le sol s'assèche (*cf* le chapitre sur le comportement hydrique des arbres et **figure 4, I**) et d'autre part elle fonctionne à des potentiels minimum qui induiraient, s'ils représentaient des potentiels de xylème, une perte de conductivité hydraulique de 80%. Notons que même si l'approximation potentiel de

xylème ~ potentiel minimum surestime ce taux, il n'en reste pas moins que le saule ne préserve pas l'intégrité de son système conducteur. Ce comportement peut se rapprocher de celui de *Populus euphratica*, espèce présente à proximité des rivières dans les régions arides d'Asie centrale et qui se caractérise par une plus forte vulnérabilité à la cavitation que les autres espèces du genre *Populus*, entraînant d'importants taux de cavitation des tiges au cours de la saison de végétation (Hukin et al. 2005). Ces auteurs concluent que la distribution de ces arbres dans ces régions est seulement due à leur capacité à accéder à l'eau en profondeur.

En résumé :

Les huit espèces étudiées présentent des différences au niveau de la résistance à la cavitation (Ψ_{50}) et du contrôle de l'emballement de l'embolie (pente). Les espèces qui ressentent le plus la sécheresse édaphique (faible Ψ_{wp}) présentent également un faible contrôle de l'emballement de l'embolie, faiblesse qu'elles compensent par une régulation stomatique efficace. Le comportement du saule est également à souligner : nous avons vu dans le chapitre précédent que cette espèce ne régule que très peu ses flux de sève en situation de sécheresse édaphique ; cette absence de régulation se traduit très probablement par de forts taux de cavitation.

Par ailleurs, signalons le compromis mis en évidence entre allocation du carbone vers les branches (impliquant un bois plus dense et, de ce fait, une meilleure résistance à la cavitation) ou vers le système racinaire. Ce dernier point est essentiel dans l'acquisition de l'eau et donc de la stratégie de réponse à la sécheresse des arbres.

VII. Interface sol-racines

VII.1 Système racinaire et profondeur de prélèvement d'eau

Les difficultés techniques inhérentes à l'étude *in situ* du système racinaire expliquent le fait qu'à l'heure actuelle, le fonctionnement de ce compartiment soit moins bien connu que celui des parties aériennes des arbres. Toutefois, l'étude du système racinaire est indispensable dans une approche intégrée telle que la nôtre, où l'un des enjeux est de mettre en évidence et de comprendre si les stratégies d'acquisition de l'eau et de régulation sont cohérentes en condition de sécheresse. Nous avons donc étudié la distribution racinaire *via* des cartographies bidimensionnelles du système racinaire de différentes espèces (d'après Bréda et al. 1995, van Noordwijk et al. 2000), ainsi que les caractéristiques d'absorption de l'eau du sol en mettant en œuvre des expérimentations de marquages isotopiques.

VII.1.a Distribution racinaire

Différents facteurs conditionnent la croissance et la distribution racinaire. En premier lieu, la texture et la structure du sol dirigent l'enracinement (*e.g.* Kramer 1983b, Bréda et al. 1995, Jackson et al. 2000, Bréda et al. 2006). La quantité d'eau disponible dans le sol, liée à la texture et la structure du sol, est également une caractéristique à prendre en compte (Kramer 1983a, Sanchez-Perez et al. 2008). Enfin, il existe un déterminisme génétique de la distribution racinaire, avec des différences interspécifiques dans leur capacité à coloniser des horizons du sol (Kramer 1983b, Rojas-Jimenez et al. 2007).

Dans ce travail, nous avons déterminé la distribution racinaire de 7 espèces co-occurentes (*B. pendula*, *S. capreae*, *P. tremula*, *Q. robur*, *P. avium*, *C. betulus*, *F. sylvatica*), à partir de fosses de comptage (voir *publication II* pour plus de détails sur la technique) au début de l'été 2006 (**tableaux 6 et 7, figure 20**). Soulignons qu'à cette période de l'année, les vagues de croissance du printemps et de l'automne (Kramer 1983a, Rojas-Jimenez et al. 2007) sont terminées, et que les conditions climatiques (absence de sécheresse) ne devaient pas avoir perturbé la croissance racinaire (Kramer 1983b). Globalement, la distribution racinaire des espèces étudiées est inversement corrélée à la texture du sol (voir l'exemple chez 4 de ces espèces

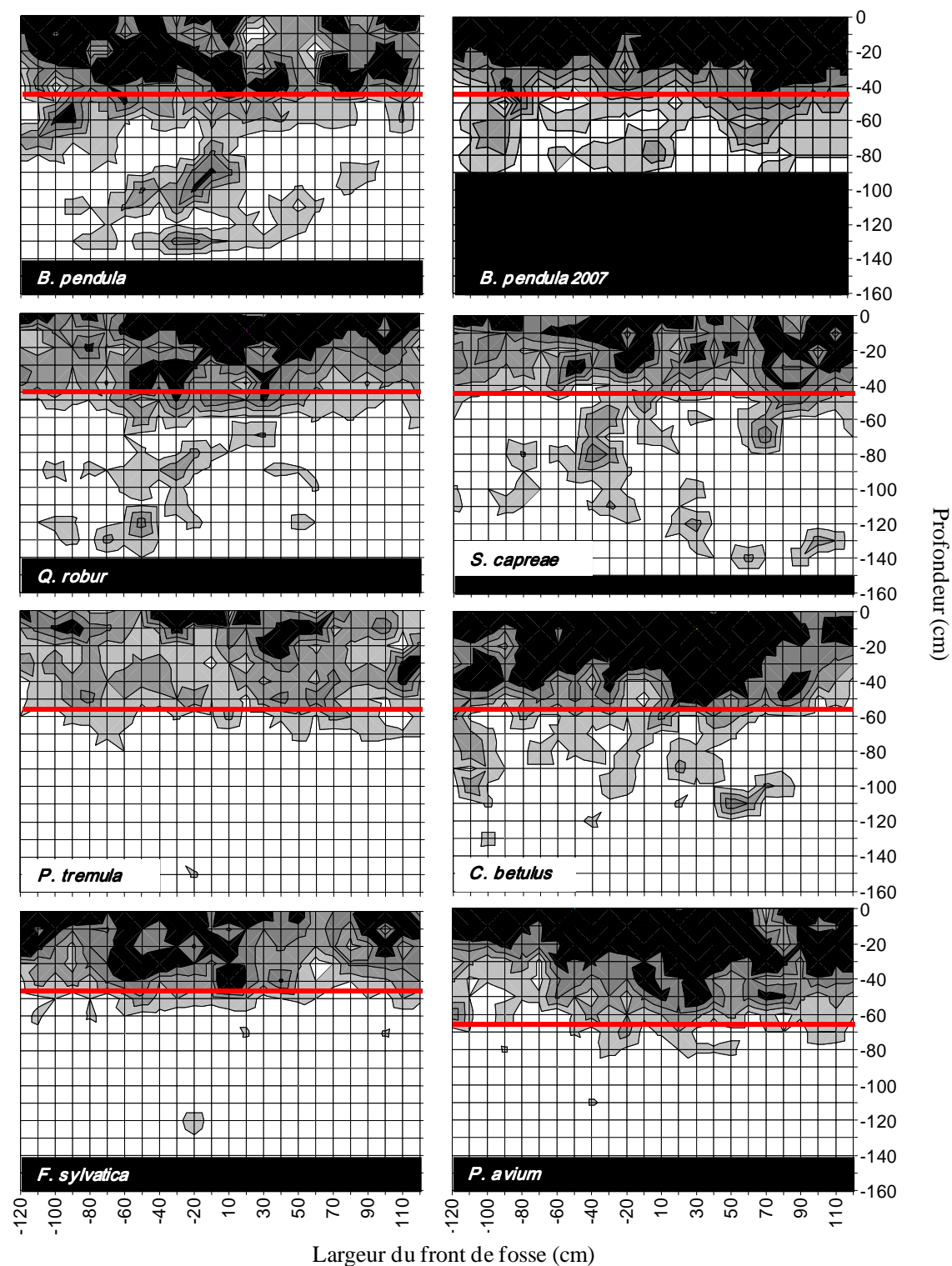


Figure 20 : Cartographie racinaire bidimensionnelle des 7 espèces étudiées. La profondeur de chaque fosse varie entre 90 et 160 cm. Les caractéristiques des arbres mesurés sont présentées dans le **tableau 15**. La ligne rouge représente le changement brutal de texture du sol (augmentation de la teneur en argile), à l'apparition de l'horizon BT. Noter que chaque fosse est centrée sur le tronc de l'arbre étudié.

figure 4, II). Néanmoins, leurs capacités à coloniser les horizons profonds et riches en argile sont différentes (**figure 20, tableau 15**). Il est possible de classer les espèces selon leur proportion de racines fines en profondeur : Bp > Qr = Sc > Pa > Cb > Pt > Fs. Hormis pour le bouleau, dont la spécificité sera discutée ci-après, ces résultats corroborent ceux obtenus pour les potentiels de base : les plus faibles étant observés chez les espèces à enracinement superficiel et vice versa.

La plupart des études sur l'enracinement des espèces feuillues tempérées a porté sur les essences de production, telles que le chêne et le hêtre. Nos mesures confirment que le hêtre est caractérisé par un système racinaire relativement superficiel, qui colonise efficacement les premiers horizons (Curt & Prévosto 2003 a). De plus, une étude antérieure réalisée en novembre 2003 dans la même placette, conduisait à des résultats similaires aux nôtres (Peiffer, communication personnelle) en termes de densité racinaire et de profondeur d'enracinement. Notons que la contrainte à la prospection en profondeur du hêtre sur ce néoluvisol rédoxique est l'horizon BT, qui constitue le plancher d'une nappe temporaire fréquente en début de saison, à laquelle le hêtre est très sensible. Les observations de débourrement et de reprise de croissance réalisées par Bouriaud (2003) sur ce site ont ainsi montré un retard en cas de printemps très pluvieux. Le chêne, quant à lui, présente un enracinement plus profond (Bréda et al. 1993a, Thomas & Hartmann 1998, Leuschner et al. 2001), capable de coloniser les horizons riches en argile (Bréda et al. 1995). Nos résultats sur le bouleau, obtenus dans deux fosses de comptage différentes (**figure 20**) sont en désaccord avec les caractéristiques généralement attribuées à cette espèce : système racinaire dense dans les horizons superficiels (30 premiers cm) et présence de quelques racines plus en profondeur (Mathieu 1897, Kramer 1983b, Curt & Prévosto 2003 a, Curt & Prévosto 2003 b). Toutefois, Barigah et al. (2006) mettent en évidence un système racinaire très ramifié qui lui confère une meilleure capacité d'exploration du sol par rapport aux autres espèces tempérées de l'étude (Qp, Qr ou Fs). Le saule présente dans notre étude un enracinement assez profond. Ce trait rappelle le parallèle établi précédemment avec *Populus euphratica* (Hukin et al. 2005). Nous pouvons aussi nous demander si la présence d'une forte proportion de racines fines en profondeur (**figure 20, tableau 15**) pourrait être un arrière-effet de la sécheresse exceptionnelle de 2003 : en effet, des travaux sur des clones hybrides de saules ont montré que les clones sensibles à la sécheresse (*Salix schwerinii* E. Wolf x *Salix viminalis* L.)

Espèce	DR totale	DR sous l'horizon BT	% de racine sous l'horizon BT
<i>B. pendula</i>	14988	5949	40
<i>C. betulus</i>	16363	3786	23
<i>F. sylvatica</i>	10046	1533	15
<i>S. Capreae</i>	11733	3912	33
<i>Q. robur</i>	12871	4194	33
<i>P. tremula</i>	8554	1671	20
<i>P. avium</i>	14592	3826	26

Tableau 15 : Densité racinaire (DR, nombre de racines fines comptées par m² sur 150 cm de profondeur) totale et sous l'horizon BT ainsi que la proportion de racines présentes sous cet horizon (%).

répondaient par une réduction du rapport entre surface foliaire et longueur du système racinaire, correspondant à une augmentation de l'allocation du carbone vers les racines aux dépens des parties aériennes (Weih 2001). De plus, Leuschner et al. (2001a) ont montré une production de racines fines chez le hêtre durant les sécheresses estivales dans les horizons superficiels. Nous émettons toutefois des réserves quant à cette hypothèse chez le saule, d'une part parce que nos mesures ont été effectuées trois ans après la sécheresse de 2003, d'autre part parce que ces résultats n'ont pas été observés sur l'espèce naturelle *Salix viminalis* (Weih 2001) alors qu'ils ont été observés sur des clones hybrides et enfin parce qu'il existe un fort contrôle génétique (réponse spécifique de l'espèce) de la croissance racinaire après un épisode de sécheresse (Joslin et al. 2000).

Les caractéristiques de l'enracinement des autres espèces (tremble, merisier et charme) n'ont été étudiées que sporadiquement : les études sur le tremble portent par exemple sur les propriétés phyto-rémediatrices de l'espèce (e.g. Brunner et al. 2008, Krpata et al. 2008). Signalons toutefois que Rameau et al. (1994) le décrivent comme une espèce drageonnante, à enracinement superficiel lui permettant de s'installer sur sol très humide et peu profond. Le système racinaire du merisier, quant à lui, a été étudié en termes de compétition avec les herbacées dans des systèmes agro-pastoraux (Dawson et al. 2001) ou encore en termes de survie, production et mortalité racinaire face à différents facteurs (Baddeley & Watson 2005). Malheureusement les mesures dans ces études ne traitent pas de profondeurs supérieures à une trentaine de centimètres. Enfin, à notre connaissance, le système racinaire du charme n'a été que très peu étudié ; le travail disponible date d'une centaine d'années, et décrit le charme comme une espèce possédant un système racinaire superficiel et composé d'un faible nombre de racines (Mathieu 1897).

Bien que l'enracinement soit considéré comme un paramètre majeur de la tolérance à la sécheresse (les espèces profondément enracinées ayant accès à l'eau quand les couches superficielles du sol sont sèches), la distribution racinaire n'est pas un caractère fonctionnel, ne révélant pas la fonction d'absorption (Nordén 1990, Ehleringer & Dawson 1992, Leuschner 1998, Plamboeck et al. 1999). Ainsi, il nous a paru nécessaire de mener conjointement une étude spécifique sur l'absorption de l'eau par les systèmes racinaires des différentes espèces.

VII.1.b Absorption de l'eau

VII.1.b.α Méthodes d'études de l'absorption de l'eau

L'étude de l'absorption de l'eau nécessite des mesures lourdes : suivi temporel de l'humidité volumique et/ou du potentiel hydrique du sol (Bréda et al. 1995, Milikin-Ishikawa & Bledsoe 2000, Domec et al. 2004, Espeleta et al. 2004, Warren et al. 2005, Meinzer et al. 2007, Bauerle et al. 2008), ce qui a incité certains auteurs à la simuler (Musters et al. 2000).

L'apparition des méthodes isotopiques au début des années 80 a représenté une nette avancée dans l'étude de l'absorption racinaire (White et al. 1985, Dawson 1993b, Brunel et al. 1995). L'utilisation des isotopes, stables ou radioactifs, est intéressante du fait de l'absence de discrimination lors de l'absorption de l'eau du sol et du transport de celle-ci vers les feuilles (White et al. 1985, Dawson & Ehleringer 1991) en milieu non salin (Lin & da Sternberg 1993, Ellsworth & Williams 2007). Ainsi, la signature isotopique de la sève xylémique reflète la moyenne de la signature isotopique de l'eau prélevée par les racines dans les différentes couches de sol. Dans certains cas, il est possible d'utiliser le gradient naturel isotopique du sol, gradient dépendant d'une part de la signature isotopique des précipitations (et donc de l'époque dans la saison) (Ehleringer & Dawson 1992) et d'autre part de l'évaporation de l'eau, favorisant un enrichissement en ^{18}O et D en surface (il faut noter que les deux traceurs co-évoluent dans le sol (Thornburn & Walker 1993)). Par ailleurs, certains écosystèmes se caractérisent par la présence de sources d'eau comme des nappes, qui ont assez souvent une signature isotopique différente de celle des couches superficielles de sol, permettant ainsi de réaliser des études sur la profondeur d'extraction d'eau (Dawson & Ehleringer 1991, Thornburn & Walker 1993, Drake & Franks 2003). En dehors de ces situations, dans bien des écosystèmes, il n'y a pas de gradient isotopique naturel ou bien il est trop faible pour permettre d'analyser l'absorption de l'eau du sol (*figure 6a, II*). Sur notre site d'étude, des carottes de sols ont été prélevées en août 2003 sur différentes parcelles : même au plus fort de cette sécheresse extrême, aucun gradient isotopique en ^{18}O significatif n'a été mis en évidence. Dans de telles conditions, il est nécessaire de recourir au marquage isotopique. De telles expériences de marquages sont réalisées par arrosage pour marquer les couches superficielles (Bishop & Dambrine 1995, Plamboeck et al. 1999), mais certains auteurs ont

également enrichi les racines à partir d'un réseau karstique (Peñuelas & Fillela 2003), ou bien en excavant des racines en profondeur (Moreira et al. 2003).

Nous avons réalisé des marquages superficiels et profonds, en mettant en œuvre pour ces derniers une nouvelle technique, par carottage du sol et injection au fond des trous d'un volume défini de solution enrichie (voir section suivante et les *publications II & III*).

VII.1.b.β Expérimentations de marquage isotopique

Durant les étés 2006 et 2007, nous avons mené ces expérimentations de marquage isotopique afin d'étudier l'absorption racinaire de nos différentes espèces.

→ *Marquage prospectif*

L'expérimentation préliminaire de 2006 consistait en un double marquage isotopique : deutérium (D) en surface et oxygène 18 (^{18}O) en profondeur, sur un plateau d'une vingtaine de m^2 constitué de chênes pédonculés et de hêtres (**figures 3 et 5a**). Quatre arbres ont été étudiés : deux chênes pédonculés (Qr1 et Qr2) et deux hêtres (Fs2 et Fs4) dont les caractéristiques sont présentées dans le **tableau 9**. Le marquage en surface a été réalisé le 9 août 2006 (JJ 221) comme expliqué dans la *publication II*. Nous avons choisi d'enrichir fortement les 30 premiers centimètres de sol en deutérium, par un arrosage qui simulait 10 mm de pluie. Ainsi, la solution de marquage au deutérium a été fixée à 23180‰ (soit 0.3752 atome%), pour obtenir, d'après nos estimations, un marquage dans le sol proche de 5000‰. Notons que la litière avait été enlevée avant marquage, puis remise ensuite, et que le plateau a été recouvert d'une bâche pour éviter, d'une part la dilution et/ou la poussée du marquage vers les horizons plus profonds par les pluies et, d'autre part, l'évaporation.

15 jours avant la date du marquage, 23 trous de profondeurs comprises entre 90 et 115 cm ont été creusés à l'aide d'une foreuse à percussion (Makita, 32 mm de diamètre). Cette foreuse s'est avérée mal adaptée à notre utilisation : en effet, la rotation de la mèche dans le sol argileux a provoqué une surchauffe de l'appareil ainsi que la formation d'une couche de sol compacté et lissé imperméable sur les parois des trous. Afin de rétablir la perméabilité au fond de chaque trou, nous avons gratté les parois à l'aide d'un outil adapté. Ceci a malheureusement provoqué le rebouchage partiel des trous, dont la profondeur n'était alors plus que de 70 à 105 cm (contre 90 à 115 cm précédemment).

Les deux solutions de marquage, enrichies en deutérium et ^{18}O , ont été ajoutées le même jour ; les 23 trous ont été protégés lors du marquage superficiel.

L'expérimentation reposait ensuite sur plusieurs campagnes de mesures, comprenant des prélèvements de sol et de sève xylémique au lever du jour (protocole présenté dans la *publication II*, **tableau 6**), et complétés par des mesures de potentiel de base, lorsque les conditions météorologiques le permettaient.

Cette expérimentation était prospective et destinée à définir en détail des protocoles. Il a été nécessaire (i) d'estimer la signature isotopique du sol et de l'eau que nous utilisons pour la solution de marquage (*via* le réseau GNIP Global Network of Isotopes in Precipitation), (ii) de fixer un volume d'eau dans le sol à partir des mesures d'humidité volumique, (iii) de fixer la signature isotopique voulue dans le sol, (iv) d'estimer le volume de sève contenu dans les mini-carottes que nous prélevions au collet des arbres, afin d'obtenir suffisamment de matériel pour réaliser les analyses à l'IRMS (Isotope Ratio Mass Spectrometer), (v) de trouver des matériels appropriés pour prélever les carottes de terre.

Au regard de toutes ces incertitudes, les résultats de cette première expérimentation ont été prometteurs. Nos estimations de la signature isotopique du sol, de l'eau du réseau (utilisée pour diluer la solution mère en deutérium) ainsi que le volume de sol à marquer se sont révélées assez justes. En effet, la signature isotopique du sol, après marquage, a montré un enrichissement dans les horizons superficiels qui pouvait atteindre 3500 ‰ 30 à 40 jours après le marquage (**figure 21**). Concernant, les prélèvements de sol, nous avons utilisé dans un premier temps une tarière à main, mais nous avons été dans l'incapacité d'extraire du sol sur plus qu'une trentaine de centimètres (**figure 21**), du fait de la compacité du sol. La dernière campagne de prélèvements de terre, quant à elle, a été effectuée par une entreprise de forage (Agrofore, Touzain, France). Six carottes de terre de 130 cm de longueur ont alors été prélevées (**figure 22**). L'examen des gradients isotopiques du sol dans ces six carottes met en évidence une forte variabilité spatiale du marquage malgré notre soin à apporter la solution marquée par m^2 de sol (**figure 22**), variabilité que l'on peut attribuer à la microtopographie, à la texture et structure du sol, et que l'on a retrouvée lors de l'expérimentation de 2007 (**figure 6, II**).

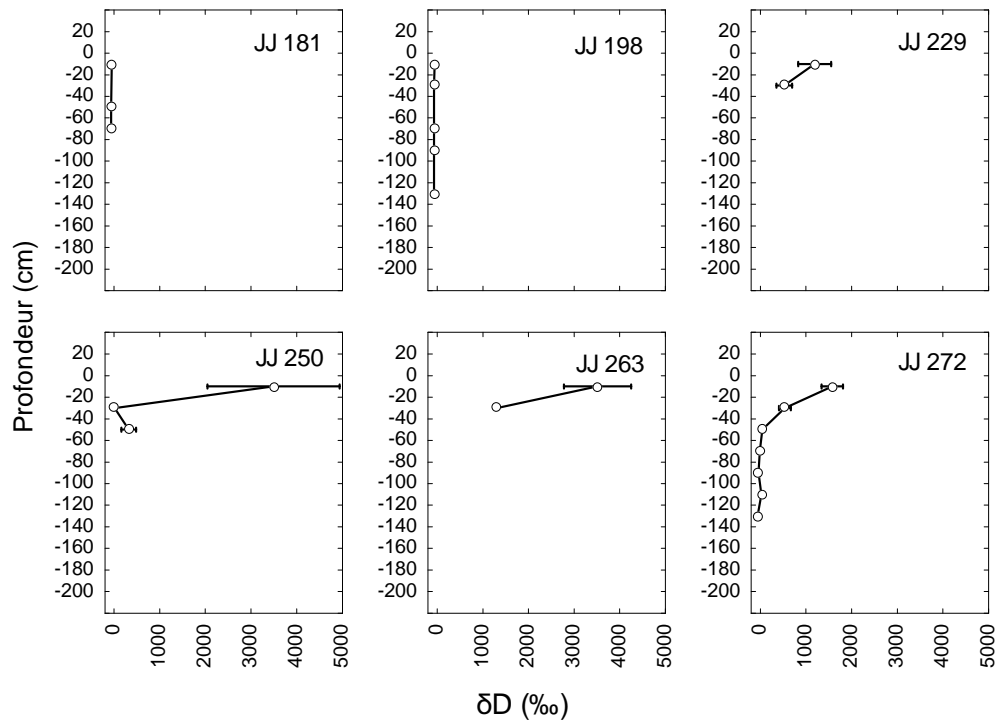


Figure 21 : Evolution temporelle des gradients de signatures isotopiques en deutérium du sol, avant (JJ 181 et 198) et après le marquage (respectivement 8, 29, 42 et 51 jours) en 2006. Chaque point représente la moyenne des carottes (n=2 excepté pour le jour 272 où n=6) et des répétitions analytiques (n=3).

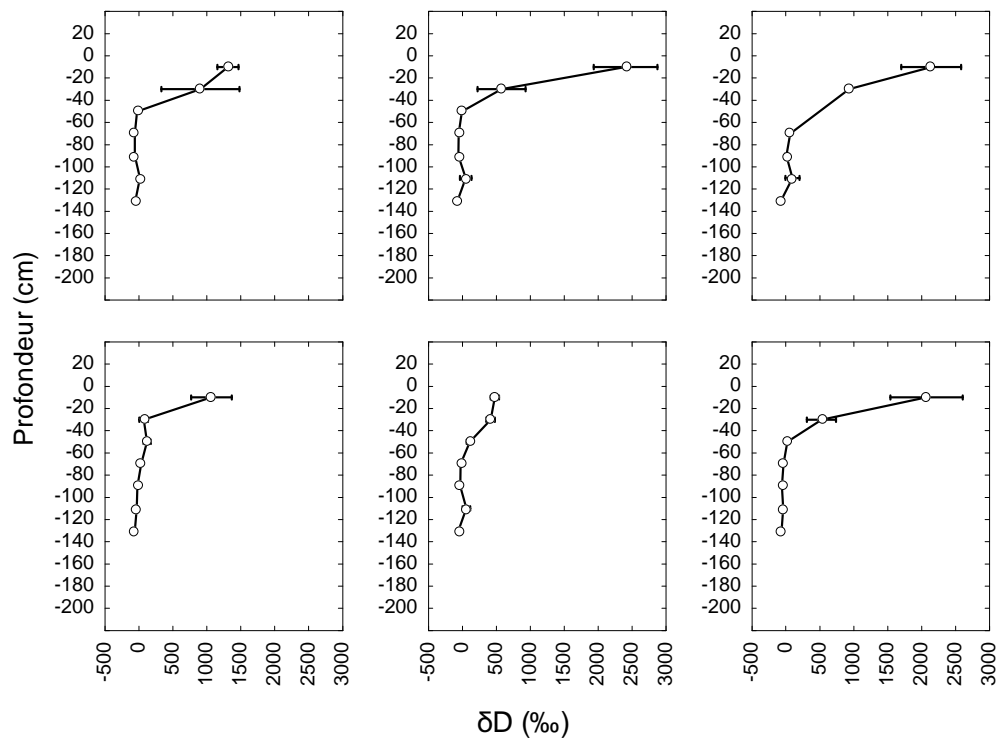


Figure 22 : Variabilité spatiale du gradient isotopique en deutérium dans le sol, 51 jours après le marquage en 2006 (JJ 272). Chaque figure représente le profil isotopique réalisé à partir d'une carotte.

Cette expérience préliminaire a également révélé la difficulté d'obtenir suffisamment de sève xylémique sur des arbres faibles dimensions (**tableau 9**). Lors des premières campagnes de prélèvement, deux mini-carottes par arbre ont été prélevées au collet, mais une trentaine de jour après le marquage, chaque campagne ne comptait plus qu'une seule mini-carotte par arbre, afin de préserver au maximum le système vasculaire. De ce fait, nous n'avons malheureusement pu analyser que 3 échantillons de xylème 15 jours environ après marquage. Nous avons mis en évidence un fort enrichissement en deutérium : $Qr1 = 426.5 \text{ ‰}$, $Qr2 = 299.5 \text{ ‰}$ et $Fs2 = 1312.7 \text{ ‰}$. Ces premiers résultats témoignent déjà d'une profondeur d'extraction contrastée entre chênes et hêtres et ont été corroborés lors des expérimentations menées ensuite à plus grande échelle en 2007 et 2008 (*figure 7, II*).

N'ayant pu prélever des échantillons de terre en profondeur que lors de la dernière campagne et n'ayant pu extraire assez de sève xylémique pour conduire des analyses du ^{18}O , l'expérimentation de marquage en profondeur en 2006 n'a pas été analysée.

Malgré le nombre peu élevé d'analyses qui ont pu être menées à terme dans cette expérimentation préliminaire, nous avons tiré plusieurs conclusions importantes :

- (i) nous avons pu réaliser un marquage suffisant de l'eau du sol pour créer un gradient isotopique et différencier le comportement du chêne et du hêtre,
- (ii) au vu des fortes différences entre espèces, il s'avérait possible de diminuer l'enrichissement de la solution de marquage tout en maintenant le contraste entre espèces,
- (iii) nous avons mis en relief l'importance de maintenir un système où le sol ne serait pas tassé, ainsi que l'importance de trouver un système de prélèvement de carottes de sol plus performant qu'une tarière à main, moins onéreux et plus réactif que ceux proposés par une entreprise de forage,
- (iv) enfin, nous avons révélé la difficulté d'obtenir des volumes de sève suffisants pour les analyses sans endommager les arbres.

→ Détermination des profondeurs d'absorption de l'eau chez quatre espèces

Forts de notre expérience de l'été précédent, nous avons mis en place une seconde expérimentation de marquage isotopique en 2007. Nous avons alors abandonné le marquage

en profondeur à cause de toutes les difficultés soulignées plus haut, pour se consacrer à un marquage superficiel au deutérium, non plus sur deux, mais sur quatre espèces : Bp, Qp, Cb et Fs, espèces dont nous avons précédemment caractérisé leurs réponses contrastées à la sécheresse, en termes de régulation des flux de sève, de contrainte hydrique subie et de distribution de l'enracinement. Cette expérimentation a été conduite dans la cuve de dessèchement (80 m² **figure 5 c & d**) et s'est déroulée sur 2 saisons consécutives. Elle fait l'objet de la *publication II*.

Les principaux résultats mettent en évidence des signatures isotopiques différentes selon les espèces (**figure 7, II**). De la plus à la moins enrichie en D₂O, nous pouvons classer les espèces selon cet ordre : Fs = Bp > Cb > Qp. Soulignons le fait que le classement soit détectable en l'absence de marquage et un an après le marquage, indique une forte caractéristique de l'espèce (**figure 7a, II**). Par ailleurs, lorsque nous déterminons les proportions d'eau absorbée au-dessus et en dessous de la principale limitation à l'enracinement (l'horizon BT), nous retrouvons ce même classement (**tableau 3, II**), avec le hêtre et le bouleau qui absorbent près de 77% de l'eau en surface, contre 35% pour le charme et à peine 9% chez le chêne.

Ces résultats sur la profondeur moyenne des zones d'absorption des espèces ont été confrontés aux différents paramètres précédemment décrits (**figure 23**). Ainsi, nous ne relevons aucune corrélation entre distribution racinaire (paramètre structurel) et profondeur moyenne d'absorption (paramètre fonctionnel) (**figure 23 a**). Ces résultats sont discutés dans la *publication II*. Néanmoins, il est possible de relier la signature isotopique de la sève au potentiel hydrique de sol dans la zone la plus humide colonisée par les racines, autre paramètre fonctionnel estimé par les Ψ_{wp} (**figure 23b**).

De la même manière, nous observons une relation entre la régulation des flux de sève (**figure 23 c**) mais aucune avec la transpiration (**figure 23 d**). Ainsi la régulation stomatique semble dépendante de la profondeur de la zone d'absorption de l'eau : plus la zone de prélèvement est profonde, plus la quantité d'eau disponible est importante et moins les espèces régulent leurs flux.

En observant plus finement la réponse des différentes espèces, nous notons le comportement étrange du bouleau : après 4 mois dans le traitement sec, cette espèce manifeste une forte chute des Ψ_{wp} ainsi que des SFD% (**figure 1, II**) ; en outre, 76% de l'eau absorbée est prélevée

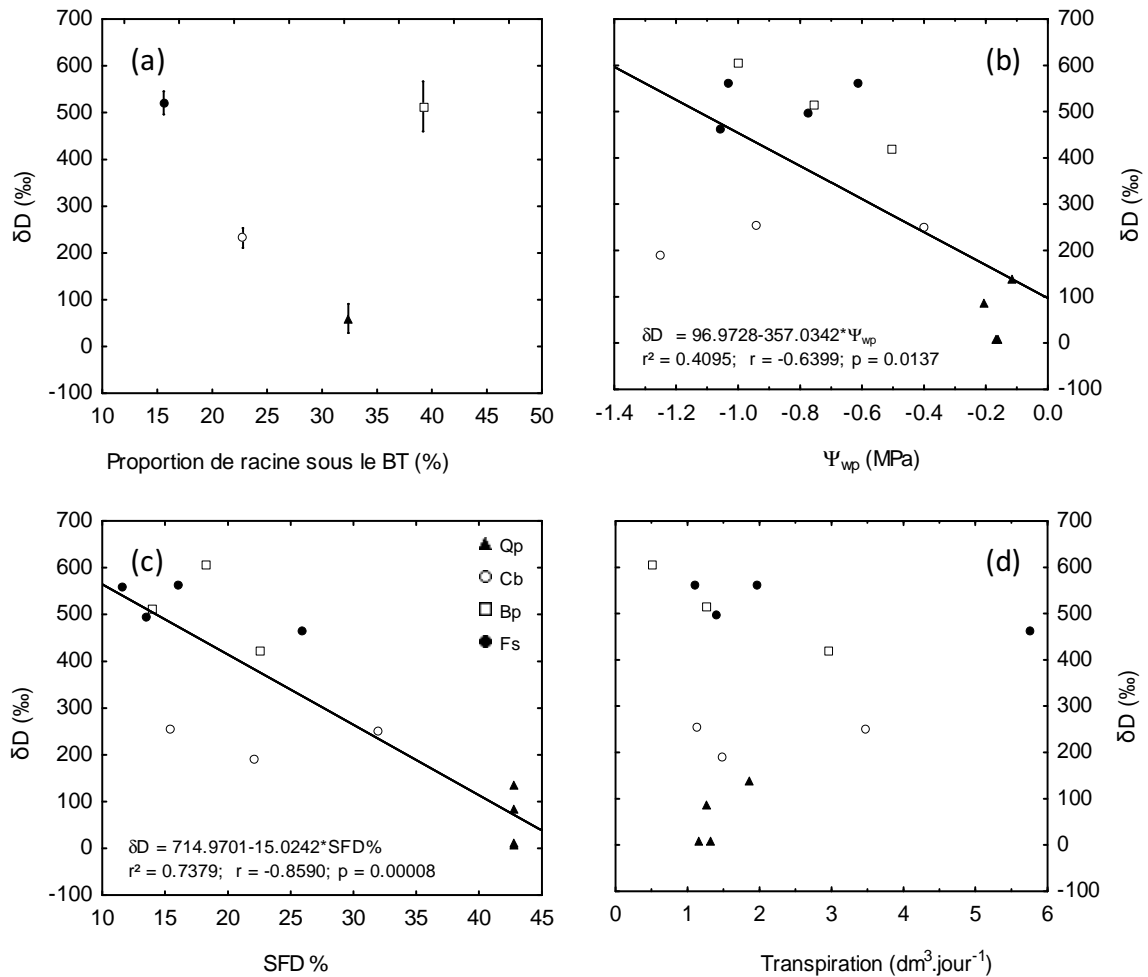


Figure 23 : Relation entre signature isotopique de la sève xylémique (δD , ‰ campagne 1 2007) et différents paramètres : (a) proportion de racines fines sous l'horizon BT, (b) potentiel hydrique de base mesuré le même jour, (c) densité de flux de sève relative et (d) transpiration le jour précédent la campagne.

dans les horizons superficiels (**tableau 3, II**). Or, la distribution racinaire, déterminée en 2006 et 2007 (**figure 20**) indique un enracinement profond de cette espèce. Nous sommes donc face à un paradoxe : pourquoi le bouleau investit-il autant de carbone dans le système racinaire, si celui-ci ne permet pas d'absorber de l'eau en profondeur en période de sécheresse ? Bien que n'ayant pu répondre de manière certaine à cette question, nous pouvons avancer quelques hypothèses pour expliquer ce comportement (*cf publication II*). En premier lieu, le bouleau n'est pas une espèce xérique, de ce fait nous pouvons supposer que le système racinaire est impliqué dans d'autres processus que ceux de tolérance à la sécheresse. En outre, le bouleau est une espèce pionnière, qui présente à la fois un débourrement et une sénescence foliaire plus précoces que les autres espèces (**figure 9, tableau 8**). Ces deux caractéristiques nous mettent sur la voie d'un mécanisme d'évitement de la sécheresse : en fonctionnant plus précocement et lorsque les disponibilités en eau sont importantes, l'impact d'une sécheresse estivale serait moins dommageable. De plus, le fait que cette espèce tolère assez bien l'ennoyage (Ranney & Bir 1994) nous autorise à supposer un rôle potentiel des racines profondes dans la disparition des nappes d'eau temporaires en fin de printemps. Enfin, et surtout, nous avons vu que le bouleau était une espèce très vulnérable à la cavitation (voir paragraphe III). Or, de nombreux travaux ont montré une vulnérabilité plus importante des racines que des branches et des rameaux chez différentes espèces (Hacke et al. 2000, Hukin et al. 2005, Pockman & Sperry 2000, Sperry & Saliendra 1994, Sperry et al. 2003). Ainsi l'absence de relation entre paramètres structurels (distribution racinaire) et fonctionnels (SFD%, Ψ_{wp} et absorption racinaire) pourrait s'expliquer par le fait que les racines profondes du bouleau aient cavité et n'étaient plus fonctionnelles au moment de nos mesures.

Ainsi, les différences entre espèces observées au niveau de la croissance et du développement, ainsi que du fonctionnement hydrique des arbres, se retrouvent en analysant les informations sur les systèmes racinaires, que ce soit en termes d'architecture ou d'absorption de l'eau. De telles différences soulignent, particulièrement au niveau racinaire, des stratégies d'acquisition de l'eau complémentaires entre les différentes espèces.

En résumé :

L'étude de la distribution racinaire et de la profondeur d'absorption de l'eau met en évidence des caractéristiques contrastées selon les espèces. Les espèces qui ressentent la sécheresse (diminution des SFD%, Ψ_{wp}) sont aussi celles qui absorbent l'eau le plus superficiellement (Bp, Cb, Fs). Leur incapacité à absorber l'eau en profondeur révèle que : soit le système racinaire ne peut pas se développer en profondeur (Cb, Fs) en raison de la compacité du BT ou de l'excès d'eau qui peut s'y produire, soit que le système racinaire peut pénétrer les horizons profonds, mais que les racines ne sont plus fonctionnelles (très forte vulnérabilité à la cavitation).

Ainsi, la distribution racinaire est une caractéristique importante, mais il convient de garder à l'esprit que ce paramètre n'est que structurel et ne reflète pas forcément le fonctionnement d'une espèce (cf le cas du bouleau).

La principale conséquence d'une telle diversité de fonctionnement réside dans la complémentarité temporelle (décalage phénologique) ou spatiale (profondeur extraction) de l'utilisation des ressources qu'elle procure. La compétition entre arbres, du fait de stratégies différentes, est probablement plus faible que dans un peuplement monospécifique.

Enfin, d'autres mécanismes sont susceptibles de réduire la compétition entre espèces ; dans l'étude qui suit, nous avons cherché à établir de possibles phénomènes de facilitation entre espèces, notamment par des mécanismes de redistribution d'eau du sol.

VII.2 Redistribution d'eau dans le sol : le mécanisme d'ascenseur hydraulique

Cette partie de la thèse a fait l'objet d'une publication, en préparation pour le journal « Functional Ecology » (*publication III*). Nous présentons ici un bref résumé de ces travaux.

Dans certains écosystèmes, principalement xériques, mais aussi mésiques ou dans les régions tempérées froides, des études ont mis en évidence le phénomène de redistribution d'eau par les arbres forestiers, appelé mécanisme d'ascenseur hydraulique (hydraulic lift). Le principe est le suivant : l'eau, captée dans les horizons profonds et humides du sol par un système racinaire, est relâchée en surface, dans les horizons les plus secs. Le moteur thermodynamique de cette redistribution d'eau est le gradient de potentiels entre les couches profondes et superficielles de sol, l'ascension de l'eau et la redistribution de l'eau se faisant durant la nuit. Différents facteurs sont nécessaires pour que la redistribution puisse se faire, notamment un enracinement profond et un gradient de potentiels hydriques suffisant. Plus de précisions sur les mécanismes et les techniques de mise en évidence de ce phénomène sont données dans la *publication III*.

Dans ce travail, nous avons voulu vérifier si le chêne sessile, espèce à enracinement profond, était capable de redistribuer de l'eau captée en profondeur vers les horizons de surface. Cette hypothèse avait déjà été avancée par Barataud et al. (1995) à partir des résultats d'un modèle d'absorption de l'eau dans un peuplement de chêne de Lorraine. Pour vérifier cela, nous avons mis en place une nouvelle méthodologie de marquage en profondeur, décrite en détail dans la *publication III*. Lorsque la sécheresse édaphique nous a paru suffisante, avec un gradient de potentiels hydriques important entre les horizons de surface et à un mètre de profondeur, proche de 0.8 MPa (Milikin-Ishikawa & Bledsoe 2000) (*figure 2, III*), nous avons ajouté une solution très enrichie en ^{18}O , au coucher du soleil (voir Article III) entre 70 et 90 cm de profondeur, au moyen de 44 tubes de PVC insérés dans le sol (*figure 24*). La veille du marquage, à l'aube, nous avons prélevé des échantillons de sol et de sève xylémique, au collet des arbres (voir la *publication III*). Par la suite, 3 autres campagnes de prélèvement ont été menées, respectivement quelques heures, 6 jours et un mois après le marquage.

Les résultats de cette expérimentation nous montrent que, d'une part, notre marquage en profondeur a été efficace (*figure 5, III*) et que d'autre part, il y avait bien un phénomène de



Figure 24: dispositif de l'expérimentation d' « ascenseur hydraulique ». 21 tubes ont été insérés obliquement depuis le front de fosse à une profondeur de 70- 90 cm (a). 24 tubes ont été placés verticalement, à proximité des arbres d'intérêt (b) à une profondeur de 90 cm. Dans chaque cas, les tubes ont ensuite été relevés de 25 cm, offrant ainsi un volume libre de 25 mL, situé au plus haut à 65 cm de profondeur. Ce volume libre empêche les risques de remontées capillaires le long des tubes.

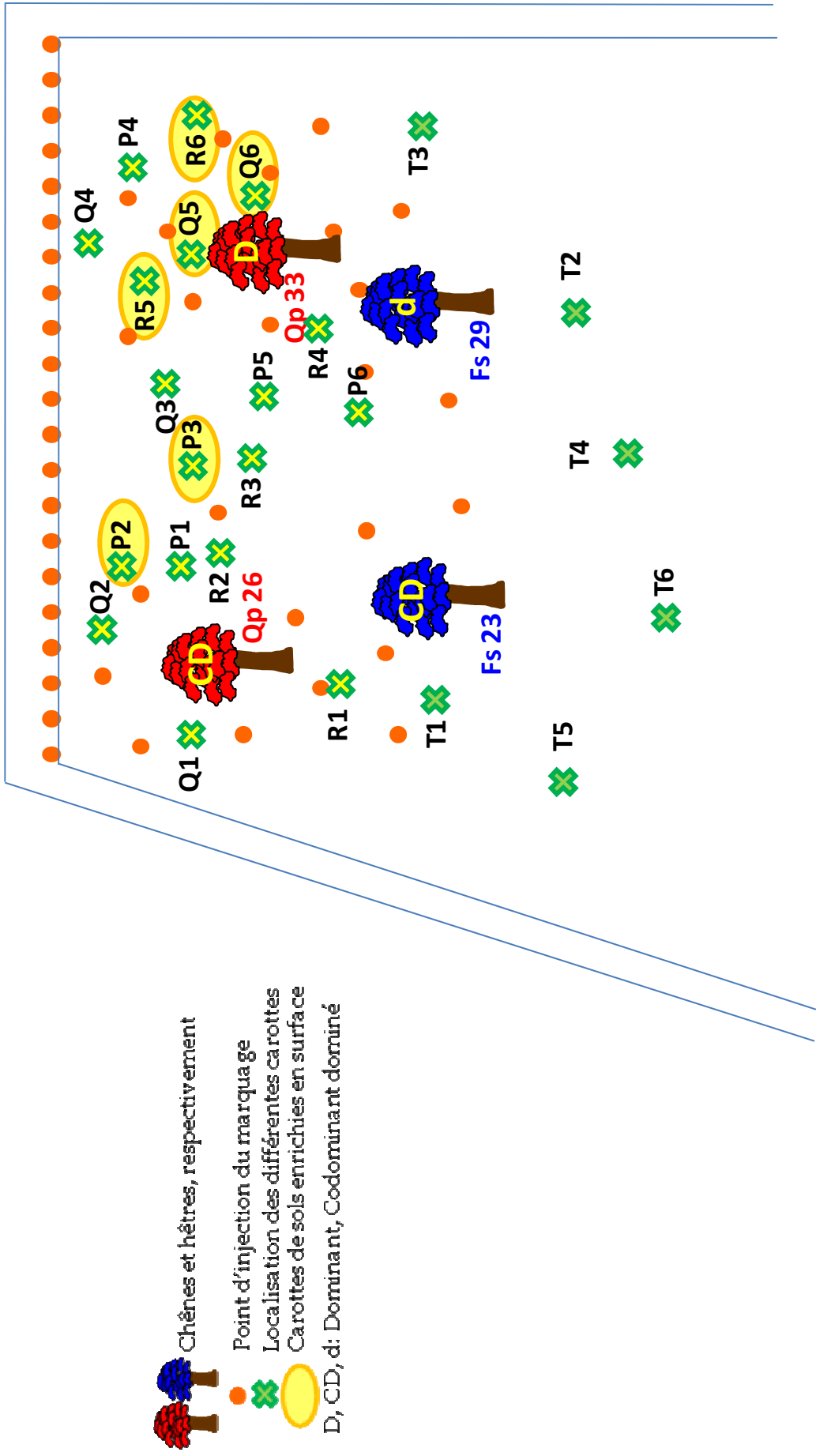


Figure 25 : Schéma du dispositif de l'expérimentation « ascenseur hydraulique ». Les carottes de sol T1-T6 représentent les carottes de références, P1-P6 les carottes de la première campagne, quelques heures après le marquage, Q1-Q6 les carottes de la campagne 2, 6 jours après marquage et R1-R6, les carottes de la campagne 3, 1 mois après le marquage.

redistribution de l'eau dans nos forêts tempérées européennes (*figure 5, III*). Un examen plus précis des données nous indique que les redistributions d'eau se font à proximité des deux chênes étudiés et plus principalement du plus dominant (Qp 33) (*figure 25*). De plus, seul cet arbre présentait un enrichissement au niveau sa sève xylémique (*figure 6, III*).

Ainsi, le chêne, au contraire du hêtre, est capable de redistribuer l'eau en surface et ce, dès quelques heures après le marquage, *via* un système racinaire profond et actif.

La mise en évidence d'un tel phénomène en forêt tempérée, et, qui plus est, dans un jeune peuplement est un résultat original. Une telle capacité du chêne à redistribuer l'eau profonde en condition de sécheresse modérée ($-2 < \Psi_{\text{sol}} < -1.2$ MPa en surface, *figure 2, III*) leur confère des avantages, notamment en termes d'utilisation des ressources du milieu. Cette aptitude est particulièrement intéressante dans la perspective de fortes sécheresses, en ce sens qu'elle pourrait permettre un maintien des taux de croissance des arbres.

En résumé

Cette étude met en avant, pour la première fois dans ce type d'écosystème, le phénomène d'ascenseur hydraulique via le système racinaire des chênes sessiles, dans un jeune peuplement forestier. Ce mécanisme présente un effet positif sur le bilan hydrique de la parcelle. La complémentarité des différentes espèces, illustrée par des enracinements et des régulations stomatiques différentes, conduit à des dynamiques de dessèchement du sol différentes que celles observées en peuplement pur. Ainsi, les réponses à la sécheresse peuvent se trouver modifiées, ou du moins retardées, conférant un avantage certain aux peuplements mélangés avec espèces à enracinement profond en termes de croissance.

L'intérêt de la diversité à l'échelle de la parcelle est discuté dans la section suivante.

VIII. Etude à l'échelle du peuplement

Un des objectifs de cette thèse était de tenter d'étudier les conséquences de l'effet potentiel de la présence de plusieurs espèces au sein d'une même parcelle en comparaison avec un peuplement pur.

Dans cette étude, il nous a été possible d'estimer la transpiration du peuplement, à partir de la transpiration des arbres (flux de sève) et de la surface d'aubier par espèce dans le peuplement. Les calculs sont précisés dans la *publication I*.

A l'échelle du peuplement et de la saison de végétation, les transpirations cumulées des parcelles Hesse 1 et 2 sont remarquablement proches (**tableau 16**), malgré les différences de composition (peuplement pur *vs* mélangé), d'âge (40 et 15-25 ans respectivement) et de LAI (6.5 et 7.6 respectivement). A l'inverse, les valeurs de transpiration journalières de Hesse 1 sont légèrement plus faibles que celles de Hesse 2 sous l'hypothèse d'une hêtraie pure (Hesse2(Fs) **figure 26**) lorsque les disponibilités en eau ne sont pas limitantes. Ceci peut être en partie attribué à la forte compétition intra-spécifique à Hesse 1, compétition qui n'est pas prise en compte dans la simulation de Hesse 2, mais surtout à l'indice foliaire plus faible de Hesse 1.

Lorsque l'on considère la réponse des peuplements à une diminution de la réserve relative en eau du sol (**figure 26**), on peut noter que les différences entre peuplements mélangé (Hesse 2) et pur (Hesse2 (Fs) ou Hesse 1) s'estompent au fur et à mesure que la sécheresse progresse. Ceci est attribuable aux différences de fonctionnement dans ces deux situations : (i) au niveau des quantités d'eau transpirées : bien que minoritaires dans le peuplement (**tableau 3**), les espèces autres que le hêtre présentent une transpiration plus faible, de l'ordre d'un tiers, en condition non limitante en eau (**figure 26 ; figure 5, I**), (ii) au niveau de la régulation stomatique : les espèces qui régulent peu leur transpiration (telles que le chêne et le saule), ralentissent la diminution de la transpiration que l'on observe en hêtraie pure (Hesse 1 ou Hesse 2 (Fs)) et enfin (iii) au niveau du mécanisme d'ascenseur hydraulique, qui peut avoir une incidence non négligeable sur le bilan hydrique de la parcelle (Caldwell et al. 1998 ; Dawson 1996b, Jackson et al. 2000) et qui, comme nous l'avons vu, pourrait ne pas s'observer en peuplement pur de hêtre.

Espèce	Estimation du cumul saisonnier de la transpiration (mm/jour)
Hesse 2	170.3
Hesse 1	183.6
Bp	112.2
Sc	154.4
Qr	83.2
Cb	103.2
Fs	210.3

Tableau 16 : estimation du cumul de la transpiration saisonnière entre les jours 124 et 288 de l'année 2006 pour les parcelles Hesse 1 et 2 ainsi que pour chacune des espèces présentes au sein de Hesse 2. Pour cela, nous avons attribué les caractéristiques du peuplement à chacune des espèces, considérant alors qu'il s'agissait d'un peuplement monospécifique.

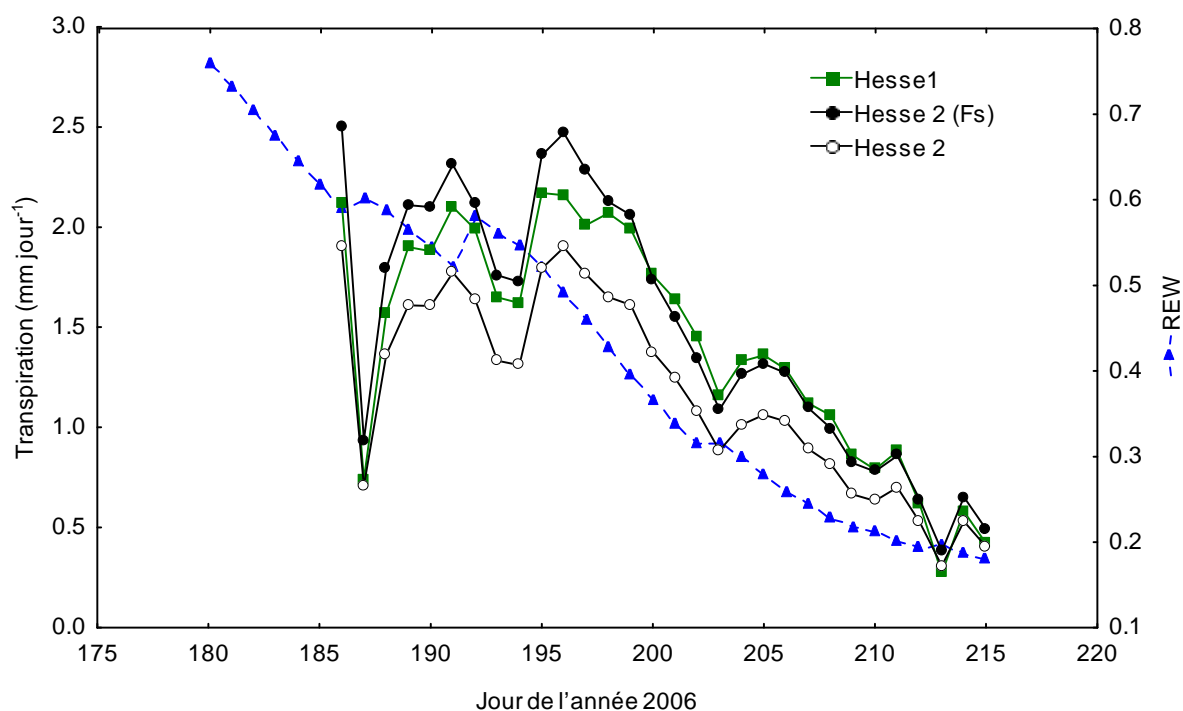


Figure 26 : Transpiration des peuplements de Hesse1 (hêtraie pure, 40 ans ■), Hesse 2 (gaulis, mélange de feuillus, 15-25 ans ○) et de la simulation de Hesse 2 en hêtraie pure (●, voir *publication 1* pour plus de détails) au cours de la sécheresse de 2006. En parallèle, l'évolution du REW durant la même période est représentée (▲).

IX. Discussion générale:

IX.1 Stratégies des différentes espèces

L'analyse du fonctionnement hydrique intégré de différentes espèces co-occurrentes menée dans ce travail s'articule autour des mécanismes d'absorption de l'eau, de son transport et de la régulation de son flux.

Différentes stratégies ont été mises en évidence pour chacune de ces composantes, chaque stratégie reposant sur des compromis entre les différents paramètres. Ainsi nous pouvons séparer :

- (i) les espèces qui subissent le plus fortement la sécheresse et qui réduisent le plus leur transpiration, de celles qui ne montrent pas ou peu de réaction ; ceci est montré par les mesures de potentiels hydriques de base et densité de flux de sève (**figure 18**),
- (ii) Les espèces qui sont vulnérables à la cavitation de celles qui ne le sont pas (**figure 19**, **tableau 12**), ainsi que celles qui contrôlent l'emballement de l'embolie de celles qui la contrôlent peu,
- (iii) Les espèces qui absorbent l'eau du sol en profondeur et celle qui l'absorbent superficiellement (**figure 7, II**, **figure 20**, **tableau 15**).

Une analyse en composantes principales (ACP) permet de dégager les différentes stratégies de réponse à la sécheresse sur l'ensemble des paramètres étudiés (**figure 27**).

Ainsi, notre analyse prend en compte des paramètres : 1) liés à la sécheresse endurée par les arbres (Ψ_{top} , Ψ_{wm} , $SFD\%$, *proportion de racines en profondeur*), 2) à la vulnérabilité à la cavitation du système conducteur (Ψ_{50} et *pente*), ainsi que 3) la précocité/tardivité des espèces (*date de débourrement*). Enfin, deux variables supplémentaires, relatives à l'efficacité d'utilisation de l'eau ($\delta^{13}C$, et rapport A/T), sont indiquées dans l'ACP, mais n'ont pas été intégrées dans l'analyse, car les mesures de $\delta^{13}C$, conduites à l'échelle foliaire, ne concernent pas toutes nos espèces et le rapport A/T ne prend pas en compte l'allocation du carbone vers les branches ni vers les racines (voir le paragraphe correspondant). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent à eux seuls près de 88% de la variabilité observée. Le premier axe (52.9 %) sépare

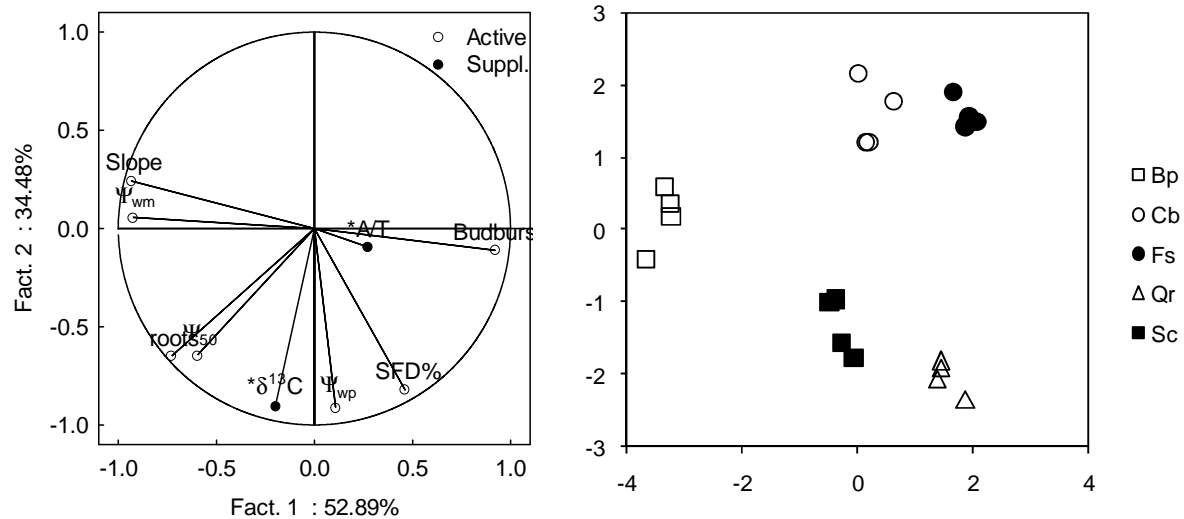


Figure 27: Projection des 9 variables (à gauche) et des 5 espèces (à droite) selon le plan factoriel F1xF2 de l'analyse en composante factorielle. Les 7 variables actives (en blanc) sont relatives à l'enracinement (roots), à la précocité de débourrement (Budburst), au statut hydrique des arbres (SFD%, Ψ_{wp} , Ψ_{wm}) et aux paramètres liés à la vulnérabilité à la cavitation (Ψ_{50} , pente). Les flux de sève correspondent à la moyenne par arbre des flux de sève lorsque REW est compris entre 0.1 et 0.3 et R_g entre 17 et 21 MJ.m⁻² ; les potentiels de base (Ψ_{wp}) et minimum (Ψ_{wm}) ont été mesurés au plus fort de la sécheresse de 2006 (JJ 213 et 206 respectivement) ; les caractéristiques des courbes de vulnérabilité, d'enracinement et phénologiques sont respectivement issues des **tableaux 12, 15** et **8**. Noter que 2 variables supplémentaires (en noir), en relation avec l'efficacité d'utilisation de l'eau ont été ajoutées après analyse de la matrice des corrélations. Nous avons choisi de ne pas les prendre en compte pour l'analyse, le $\delta^{13}C$ n'étant pas mesuré pour toutes nos espèces et restant un paramètre foliaire, et d'autre part, le rapport A/T ne prenant pas en compte la biomasse allouée au système racinaire, aux branches et aux pousses.

les espèces selon : la précocité de leur date de débourrement, le contrôle de l'emballement de l'embolie et les seuils de potentiels minimums auxquels les espèces fonctionnent. Ces caractéristiques, particulièrement la première, rejoignent les stratégies d'évitement définies dans de nombreux travaux (Parker 1968, Kramer & Kozlowski 1979, Levitt 1980, Jones et al. 1981, Kramer 1983c).

Le second axe explique près de 35% de la variabilité observée et est défini par la sécheresse subie par les arbres (Ψ_{wp}), ainsi que par le contrôle stomatique ($SFD\%$). La profondeur d'enracinement des arbres ainsi que leur vulnérabilité à la cavitation (Ψ_{50}) contribuent également à la définition de cet axe, mais notons qu'ils interviennent également, bien qu'avec moins de poids, dans la définition du premier axe. Tout comme ce dernier met en jeu des propriétés d'évitement de la sécheresse, les caractéristiques du second axe - enracinement (avec les profondeurs des systèmes racinaires et les potentiels de bases) et contrôle stomatique - suggèrent des propriétés liées à la tolérance à la sécheresse des arbres au travers de leurs capacités à retarder la déshydratation (Parker 1968, Kramer & Kozlowski 1979, Kramer 1983c).

Au travers de ces deux axes, nous pouvons donner une définition des stratégies de nos espèces, selon les paramètres de réponse à la sécheresse décrits précédemment. Ainsi, chaque espèce se distingue des autres et il est possible de regrouper leur fonctionnement en trois types :

- (i) les espèces les plus tolérantes à la sécheresse (Sc et Qr). Elles se caractérisent par un enracinement profond (**figure 20**), des potentiels de base peu négatifs et une faible régulation stomatique au plus fort de la sécheresse (2006),
- (ii) à l'inverse, les espèces les moins tolérantes (les plus sensibles) à la sécheresse (Cb, Fs). Elles présentent un enracinement superficiel qui se traduit par des potentiels de base très négatifs et une forte régulation stomatique en conditions de sécheresse. Notons par ailleurs que ces espèces se caractérisent par une forte résistance à la cavitation, contrairement aux deux espèces citées précédemment,
- (iii) Le bouleau quant à lui, présente une stratégie qui se rapproche en un certain sens de la stratégie d'évitement : bien que non tolérant à la sécheresse (potentiel de base très négatif et forte réduction des flux de sève en conditions de sécheresse), il se distingue du charme et du hêtre par un système racinaire profond et une date de

débourrement précoce. En outre, cette espèce est vulnérable à la cavitation et présente un faible contrôle de l'emballement de l'embolie ; la nécessité pour cette espèce est de fonctionner à des potentiels hydriques peu négatifs, limitant le risque de cavitation.

Il faut noter que la séparation des espèces à l'intérieur des groupes « tolérant » (Qr, Sc) et « non tolérant » (Cb, Fs) résulte de leurs propriétés d'évitement. Ainsi, le charme présente une saison de végétation plus précoce et un contrôle de l'embolie moins important que le hêtre ; il en est de même entre le saule et le chêne.

L'efficacité d'utilisation de l'eau estimée au niveau foliaire indiquerait que plus les espèces sont tolérantes à la sécheresse, plus elles sont efficaces ; à l'échelle de l'arbre, il semblerait que moins les espèces soient évitantes, moins elles utilisent d'eau pour mettre en place la croissance radiale au niveau des troncs. Notons toutefois que (i) ce dernier paramètre ne contribuerait que peu à la définition des axes mis en évidence (ii) l'efficacité d'utilisation de l'eau n'est pas un bon indicateur de la résistance à la sécheresse, comme l'a montré l'étude de Guehl et al. (1995) sur différentes provenances de pins.

Le compromis entre résistance à la cavitation et profondeur d'enracinement, déjà discuté auparavant, met en évidence l'importance du système racinaire dans les mécanismes de tolérance à la sécheresse et la capacité à continuer à croître au sein d'espèces mésophile, comme cela a été montré dans les écosystèmes xériques, pour les espèces à tendances phréatophytes (Sperry & Hacke 2002, Hukin et al. 2005).

Ces résultats posent la question suivante : quelle stratégie paraît la mieux adaptée à la sécheresse ?

Pour y répondre, il convient en premier lieu d'examiner les principaux indicateurs de déclin des arbres à la suite d'une sécheresse. En effet, outre les réponses immédiates des arbres - fermeture stomatique, diminution de l'assimilation de CO₂, protection contre les dommages hydrauliques par chute prématurée des feuilles, comme observés sur hêtre et bouleau en 2003 sur la forêt de Hesse (Bréda et al. 2006) - l'impact d'une sécheresse sur les arbres est

aussi caractérisé par des réponses sur le plus long terme : mortalité des pousses, tiges ou houppiers clairsemés au moment du débourrement de l'année consécutive au stress, diminution des taux de croissance des arbres ainsi qu'une sensibilité importante aux agents pathogènes (Bréda et al. 2006, McDowell et al. 2008). Ces arrières-effets, décalés d'une ou plusieurs années par rapport à l'accident climatique, ont été reliés à des dysfonctions hydrauliques (Pockman & Sperry 2000) ainsi qu'à une diminution de la quantité de carbone mise en réserve par les arbres en fin de saison de végétation, notamment chez les chênes et hêtres (Bréda et al. 2006). Ils sont souvent décrits dans les études dendrochronologiques (Bréda & Badeau 2008), les largeurs de cernes étant étroitement dépendantes des contraintes climatiques et biotiques. Ainsi des années « caractéristiques » au niveau des conditions climatiques ou biotiques se retrouvent dans la croissance radiale des arbres. De manière logique, tout comme la réponse des arbres à la sécheresse est différente d'une espèce à l'autre, les arrières-effets ne présentent pas la même intensité selon les espèces et peuvent être influencés par des facteurs écologiques, comme le fait qu'une espèce ne soit pas dans son optimum écologique (Bréda & Badeau 2008).

Ces indicateurs de déclin des espèces en réponse à la sécheresse s'échelonnent donc sur les années consécutives à l'incident climatique. Notre étude ne permet pas un recul suffisant vis à vis de l'évolution de la circonférence radiale des arbres puisque nous n'avons pas de mesures de circonférences dans le peuplement avant la sécheresse de 2003. Nous ne remarquons toutefois aucune modification de la réponse stomatique avant et après 2003, pour les espèces qui ont été étudiées au cours des différentes années (chênes, hêtres et charmes). Par ailleurs, le Département de Santé des Forêts Française (DSF) a publié une augmentation de la mortalité des arbres de 0.2 à 0.5% entre 2003 et 2004 chez les espèces feuillues (Renaud & Nageleisen 2005). Cette étude de la mortalité s'accompagne de mesures de l'indice de déficit foliaire entre les deux années. Il apparaît que charme, bouleau et hêtre sont les espèces qui présentent le plus de déficit foliaire en 2004. Comparativement, dans leur étude, chênes sessiles et pédonculés ne présentent pas de déficits foliaires plus importants en 2004 (Renaud & Nageleisen 2005).

Ainsi, même si nos données, à elles seules, ne permettent pas de conclure si une stratégie, ou une ou des espèce(s) sont mieux adaptées à la sécheresse, la discussion ci-dessus permet de dégager quelques pistes. En ce sens, même si les espèces considérées ne sont pas des espèces

« résistantes » à la sécheresse en comparaison aux buissons désertiques ou aux arbres des écosystèmes méditerranéens, certaines d'entre elles (chênes et saule) maintiennent des flux de sève et des potentiels de base élevés en condition de dessèchement du sol. De ce fait, elles maintiennent des taux de photosynthèse élevés et peuvent donc stocker suffisamment de réserves pour ne pas présenter de déclin les années suivantes. Il faut toutefois souligner qu'entre les deux espèces, le chêne paraît plus adapté à la sécheresse, puisque contrairement au saule, il maintient l'intégrité de son système vasculaire alors que nous avons vu que le saule présentait une perte de conductivité hydraulique des tiges importante (*cf* paragraphe VI).

A l'inverse, bouleaux, charmes et hêtres présentent de fortes réductions de leur flux de sève par régulation stomatique et, de ce fait, de la photosynthèse. La stratégie plus évitante du bouleau lui permettrait de ne pas subir de plein fouet les sécheresses estivales, lui conférant un léger avantage par rapport au charme et au hêtre. D'un autre côté, ces dernières espèces, grâce à leurs meilleures résistances à la cavitation compensent ce « handicap » en tolérant des potentiels hydriques minimum plus négatifs que ceux du bouleau, préservant ainsi l'intégrité de leur système conducteur lorsque les sécheresses s'intensifient. Ainsi les deux stratégies des espèces non tolérantes sont basées sur des compromis, et il paraît difficile d'indiquer lequel de ces compromis s'avère le plus efficace en condition de déficit hydrique, la réponse dépendant en partie de l'intensité et de la période de l'année à laquelle se produit la sécheresse.

Quoi qu'il en soit, dans notre peuplement mixte, il semblerait que les espèces tolérantes à la sécheresse soient plus à même de se développer en conditions de sécheresse. Néanmoins, il convient de tempérer ces propos du fait de l'effectif d'arbre pris en compte (compromis entre faisabilité expérimentale et nombre minimal d'individus par espèce). D'autre part, différentes études ont rapporté un avantage compétitif du hêtre par rapport au chêne en condition de déficit hydrique : au niveau racinaire (production de racines en surface chez le hêtre et pas chez le chêne (Leuschner et al. 2001a)) comme au niveau de la croissance radiale des tiges, (reprise de la croissance chez le hêtre mais pas chez le chêne, après l'exceptionnelle sécheresse de 2003 (van der Werf et al. 2007)). Cet avantage compétitif se retrouverait aussi au niveau de la durée de la saison de végétation qui pourrait augmenter chez le hêtre et diminuer chez le chêne si les températures augmentent (Kramer 1995). Enfin, des

dépérissements massifs ont été observés dans les chênaies quelques années après des épisodes de sécheresse importants (Bréda et al. 2006, Bréda & Badeau 2008), témoignant que chênes sessiles et pédonculés peuvent se révéler affaiblis à moyen terme.

De manière générale, les contraintes climatiques imposent différents stress en même temps : en 2003 par exemple, la saison de végétation a été caractérisée par une très forte sécheresse estivale, accompagnée d'une remarquable vague de chaleur (Ciais et al. 2005). Comme nous l'avons vu précédemment, la température conditionne le VPD, et la sensibilité des stomates au VPD varie selon les espèces (*tableau 4, I & figure 8, I*). D'autre part, les modèles climatiques prévoient, sous nos latitudes, non seulement une augmentation des périodes de sécheresses, mais également une augmentation des excès d'eau au printemps (Tebaldi et al. 2006). Cette contrainte affecte particulièrement le hêtre, comme mentionné à propos de son enracinement (Dreyer 1994).

Ainsi, pour tenter de définir une stratégie d'adaptation dans ce contexte d'accidents climatiques et de changements globaux, il faut prendre en compte un ensemble de paramètres, parmi lesquels la réponse aux fortes températures et aux gelées, à l'ennoyage, à la sécheresse édaphique, à la disponibilité en nutriments, aux attaques pathogènes, etc.

De plus, les performances d'une espèce face à un stress se manifestent souvent aux dépens de celle à un autre stress. Prenons par exemple la comparaison entre les chênes sessiles et pédonculés : ces deux espèces, sympatriques et très proches, se distinguent dans leurs réponses à la sécheresse ainsi qu'à l'ennoyage. Le chêne sessile est reconnu comme plus tolérant à la sécheresse (Bréda et al. 1993b) alors que le chêne pédonculé est plus résistant à l'hypoxie (Colin-Belgrand et al. 1991, Parelle et al. 2007).

Enfin, les performances d'un arbre ne sont pas seulement liées à l'acquisition et l'utilisation de l'eau ; la gestion du carbone, des nutriments et la croissance, notamment pour l'accès à la lumière sont également déterminante et à prendre en considération lorsqu'il s'agit d'évaluer les stratégies de réponse des espèces.

IX.2 Importance de la diversité fonctionnelle

Tout au long de ce travail, nous avons analysé des différences de fonctionnement entre espèces. Pour Hooper et al. (2005), la diversité fonctionnelle permet d'assurer une meilleure gestion des ressources du milieu. Ainsi, la comparaison tentée dans ce travail, entre fonctionnement d'un peuplement pur et d'un peuplement mixte, a montré une série d'avantages pour les peuplements mixtes :

- (i) En termes d'acquisition de l'eau, nos observations de distributions racinaires et d'absorption de l'eau montrent des dynamiques très contrastées selon les espèces. Les peuplements mixtes conduisent à des niveaux de compétition entre espèces moins forts, particulièrement en profondeur (voir *publication II*). Cela se traduit par un accès à l'eau sur des périodes plus longues, ce qui a notamment permis aux chênes en peuplements mixtes de ne pas trop réduire leur transpiration durant l'été 2003 (*publication I*, Leuzinger et al. 2005), contrairement à ce qui a été observé en peuplements purs, ou bien constitués de chênes sessile et pédonculés en mélange, deux espèces à enracinement profond (Bréda et al. 1993b, Bréda et al. 1995). En outre, l'analyse plus fine du fonctionnement du bouleau nous incite à penser que cette espèce joue un rôle dans la résorption des nappes temporaire au printemps (voir chapitre IV, *publication II*), dégorgeant ainsi les sols et facilitant ainsi la reprise de croissance des autres espèces,
- (ii) De plus, la mise en exergue du phénomène d'ascenseur hydraulique dans notre jeune parcelle mélangée a un effet positif sur le bilan hydrique de la parcelle (voir *publication III*). Cette redistribution d'eau pourrait également se faire en peuplement pur, non plus entre espèces mais entre individus de statuts et enracinement différents,
- (iii) En termes de gestion et d'utilisation de l'eau disponible dans le sol : la comparaison de la transpiration du peuplement entre Hesse 2 (mixte), Hesse 1 (hêtre pur) et Hesse2 (Fs) (estimation de Hesse 2 en hypothèse de hêtraie pure) est discutée dans le chapitre VIII et indique une utilisation de l'eau différente dans chacun de ces cas. Nous mettons notamment en évidence une transpiration journalière du peuplement quantitativement moins importante dans le peuplement mixte lorsque les conditions en eau ne sont pas limitantes ; à l'inverse, en condition de

sécheresse, les quantités d'eau prélevées sont plus importantes, conséquence d'une forte limitation de la transpiration chez les espèces majoritaires (hêtre et charme) et d'une absence ou d'une faible régulation chez les espèces à enracinement profond (voir *publication I*, chapitre VIII).

Ainsi, la complémentarité dans le temps et l'espace dans l'utilisation des ressources et les phénomènes de facilitation observés dans notre peuplement mixte argumente l'idée générale selon laquelle une large diversité de fonctionnement au sein d'un peuplement serait un avantage dans la stabilité des écosystèmes en réponse à des événements extrêmes (Hooper et al. 2005, Bodin & Wiman 2007).

A la lumière de nos travaux, il paraît alors judicieux de maintenir des peuplements au sein desquels une large diversité fonctionnelle soit présente, et de ne pas se cantonner à un mélange d'espèces présentant les mêmes caractéristiques, et par ce fait, très concurrentes entre elles (peuplement mixte de chênes par exemple).

X. Conclusions et perspectives

Ce travail de thèse s'inscrit dans le programme de recherche EcoGER (Ecologie pour la gestion des écosystèmes et de leurs ressources), dont l'objectif général était d'analyser la dynamique des peuplements mixtes en vue d'améliorer les connaissances de base et d'élaborer des outils de modélisation, fournissant ainsi des éléments pour les choix sylvicoles effectués à l'échelle de la parcelle et les orientations d'aménagement prises à l'échelle de la forêt ou du massif.

Dans ce cadre général, il était impératif de déterminer les avantages potentiels que les mélanges d'essences pouvaient procurer, notamment en situations de contrainte.

Dans ce travail, nous avons pu donner des premières réponses à ces questions. Notre étude des réponses à la sécheresse, bien que limitée ici pour des raisons techniques (en nombre d'espèces et de répétitions) a permis de mettre en évidence des réactions contrastées pour les différentes espèces co-occurentes en milieu mésophile, témoignant de la diversité fonctionnelle en termes d'acquisition de l'eau, de vulnérabilité du système conducteur et de régulation de l'eau en période de sécheresse édaphique et/ou atmosphérique. L'analyse de cette diversité fonctionnelle a permis de proposer des regroupements en termes de stratégie d'espèces, ou de groupes fonctionnels dans leur réponse à la sécheresse séparant les espèces tolérantes à la sécheresse (saule, chêne) des espèces non tolérantes (charme, hêtre et bouleau). Notons que le bouleau présente également des caractéristiques d'évitement de la sécheresse.

Il convient de souligner que nos groupes fonctionnels de réponse à la sécheresse et les groupes successionnels, tels que définis par Rameau et al. (1994) ne se recoupent pas. Ainsi, au sein des espèces pionnières, il est possible de trouver des espèces contrastées au niveau de la réponse à la sécheresse comme le bouleau (espèce non tolérante et économe en eau) et le saule (espèce tolérante et prodigue au point d'induire des taux de cavitation importants lors d'une sécheresse modérée).

Dans le contexte actuel, tendant vers une augmentation des épisodes de sécheresse en fréquence et intensité, les caractéristiques hydrauliques sont une composante de première

importance du fonctionnement des arbres, qu'il paraît donc nécessaire d'intégrer dans la définition des groupes successionnels. Cet aspect pourrait être particulièrement important pour la modélisation de la dynamique de végétation.

A l'échelle du peuplement, ces différentes stratégies se traduisent par une complémentarité dans l'utilisation des ressources en eau, complémentarités illustrées tout au long de ce travail que ce soit au niveau de la profondeur d'absorption de l'eau, de la quantité d'eau transpirée ou de la régulation stomatique. Ces travaux appuient donc factuellement l'idée générale selon laquelle la diversité fonctionnelle tamponnerait les effets des accidents climatiques dans un peuplement mélangé (Hooper et al. 2005, Bodin & Wiman 2007). Parallèlement à notre étude, le partage des ressources aériennes, principalement le rayonnement, devra faire l'objet de travaux similaires. Certains ont été initiés, principalement sur semis, également dans le cadre du programme ECOGERE (Barigah et al. 2006, Caquet 2008).

Malgré la lourdeur expérimentale, l'approche écophysiological menée *in situ* a conduit à des résultats très prometteurs et pertinents. Selon nous, cette approche demeure indispensable pour répondre aux questions relatives au fonctionnement intégré aux échelles de l'arbre et de la parcelle. Les résultats obtenus mériteront d'être complétés.

Plusieurs axes nous semblent importants d'une part pour affiner les stratégies que nous avons définies (points 1 et 2) et d'autre part pour étudier la résilience des peuplements mélangés (point 3) :

1. La croissance et le développement des arbres (sous contrôle du fonctionnement hydrique) représentent une composante importante du fonctionnement des arbres et des forêts. Nous avons en effet mis en évidence au cours de notre expérimentation de sécheresse des réductions de croissance significatives chez les trois espèces non tolérantes (bouleau, charme et hêtre) mais pas chez le chêne. Ce type de résultats suggère également des mises en réserves de composés carbonés contrastées, mécanismes que nous savons déterminants dans les processus de dépérissements. Ainsi, il serait souhaitable de compléter les composantes des stratégies que nous

avons définies avec les dynamiques conjointes de croissance et de mise en réserves. Nous avons initié ce travail qui n'a pas pu être intégré ici faute de temps.

2. La dynamique de succession forestière est basée sur la compétition entre arbres et entre espèces pour les ressources du milieu (eau, nutriments, lumière...). Au fil de cette succession, les caractéristiques du fonctionnement des arbres évoluent. Il serait donc souhaitable d'étendre ce type d'analyse écophysiological, menée dans une jeune parcelle, à des âges plus avancés afin de connaître l'évolution du fonctionnement des arbres au cours de la sylvigénèse. De tels travaux ont été entrepris dans le cadre de la thèse d'H. Genet (2009) sur des chronoséquences monospécifiques de chêne et de hêtre. Des stratégies contrastées d'allocation du carbone ont pu être montrées entre les deux espèces au cours du vieillissement.

3. Le prolongement de la réflexion sur les stratégies de réponse à la sécheresse conduit aux questions sur les dépérissements et sur la mortalité des arbres.

De façon expérimentale, des éléments de réponse peuvent être apportés en soumettant les arbres à des niveaux de sécheresse plus avancés, conduisant à l'induction de la mortalité. Ceci est une étude qui fait suite au présent travail, valorisant l'important dispositif d'exclusion de pluie que nous avons mis en place, dans le cadre du programme européen Carboextreme.

Références Bibliographiques

- Anderson N, Bugmann H, Dearing J & Gaillard M (2006). Linking palaeoenvironmental data and models to understand the past and to predict the future. *Trends in Ecology & Evolution*, (21), 696-704.
- Aussenac G, Granier A & Ibrahim M (1984). Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglass (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologia*, (5 (19)), 241-253.
- Baddeley J & Watson C (2005). Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant and Soil*, (276), 15-22.
- Barataud F, Moyne C, Bréda N & 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.
- Barigah T, Ibrahim T, Bogard A, Faivre-Vuillin B, Lagneau L, Montpied P & Dreyer E (2006). Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad leaved forest tree species. *Tree Physiology*, (26), 1505-1516.
- Bauerle T, Richards J, Smartt D & Eissenstat D (2008). Importance of internal hydraulic redistribution for prolonging the lifespan of roots in dry soil. *Plant, Cell and Environment*, (31), 177-186.
- Bishop K & Dambrine E (1995). Localisation of tree water-uptake in Scots pine and Norway spruce with hydrological tracers. *Canadian Journal of Forest Science*, (25), 286-297.
- Black A (1979). Evapotranspiration from douglas fir stands exposed to soil water deficits. *Water Resource Research*, (15), 164-170.
- Bodin P & Wiman B (2007). The usefulness of stability concepts in forest management when coping with increasing climate uncertainties. *Forest Ecology and Management*, (242), 541-552.
- Bonal D, Born C, Brechet C, Coste S, Marcon E, Roggy J & Guehl J (2007). The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits. *Annals of Forest Science*, (64), 169-176.

- Bonal D, Sabatier D, Montpied P, Tremeaux D & Guehl J (2000). Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia*, (124), 454-468.
- Bouriaud O (2003). Analyse fonctionnelle de la productivité du hêtre: influences des conditions de milieu, de la structure du peuplement et du couvert, effets de l'éclaircie. ENGREF.
- Bréda N (1994) Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessiles (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelle; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Université Henri Poincaré, Nancy 1.
- Bréda N & Badeau V (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: toward a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience*, (340), 651-662.
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E & Granier A (1993a). 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, Cochard H, Dreyer E & Granier A (1993b). Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science*, (50), 571-582.
- Bréda N, Granier A & Aussenac G (2004). La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années: analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française*, (LVI), 109-131.
- Bréda N, Granier A, Barataud F & Moyne C (1995). Soil water dynamics in oak stand. I. soil moisture, water potentials, and water uptake by roots. *Plant and Soil*, (172), 17-27.
- 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. *Annals of Forest Science*, (63), 625-644.
- Bréda N, Lefèvre Y & Badeau V (2002b). Réservoirs en eau des sols forestiers tempérés: spécificités et difficultés d'évaluation. *La Houille Blanche*, (3), 24-32.

- Bréda N & Peiffer M (1999). Dépérissement forestier en vallée du Rhin : étude du bilan hydrique des chênaies de la forêt domaniale de la Harth (Haut-Rhin) et impact des épisodes de sécheresse sur la croissance radiale des chênes. Programme Interreg II, Rapport final convention ONF-INRA, 60 p.
- Bréda N, Soudani K & Bergonzini J (2002). Mesure de l'indice foliaire en forêt. ECOFOR (Ed.). 157 p.
- Brooks J, Flanagan L, Buchmann N & Ehleringer J (1997 a). Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life form. *Oecologia*, (110), 301-311.
- Brunel J, Walker G & Kennet-Smith A (1995). Field validation of isotopic procedures for determining sources of water used by the plants in a semi-arid environment. *Journal of Hydrology*, (167), 351-368.
- Brunner I, Luster J, Gunthardt-Goerg M & Frey B (2008). Heavy metal accumulation and phytostabilisation potential of tree fine roots in a contaminated soil. *Environmental Pollution*, (152), 559-568.
- Caquet B (2008) Réactions de semis naturels de hêtre (*Fagus sylvatica*) et d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*) à l'ouverture du couvert : croissance et ajustements fonctionnels. Université Henri Poincaré, Nancy 1.
- Caldwell M, Dawson T & Richards J (1998). Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, (113), 151-161.
- Chiang J, Iverson L, Prasad A & Brown K (2008). Effects of climate change and shifts in forest composition on forest primary net production. *Journal of Integrative Plant Biology*, (50), 1426-1439.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Oge' e J, Allard V, Buchmann N, Aubinet M, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend A, Friedlingstein P, Gru'nwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival J, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana J, Sanz M, Schulze E, Vesala T & Valentini R (2005). Unprecedented reduction in European primary productivity caused by heat and drought in 2003. *Nature*, (437), 529-533.
- Clements F (1936). Nature and the structure of the climax. *Journal of Ecology*, (24), 252-284.

- Cochard H, Barigah T, Kleinhentz M & Eshel A (2008). Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species?. *Journal of Plant Physiology*, (165), 976-982.
- Cochard H, Bréda N, Granier A & Aussenac G (1992 b). Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* wild, *Q. robur* L.). *Annales des sciences Forestières*, (49), 225-233.
- Cochard H, Casella E & Mencuccini M (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones correlates with yield. *Tree Physiology*, (27), 1761-1767.
- Cochard H, Cruiziat P & Tyree MT (1992 a). Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology*, (100), 205-209.
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M & Améglio T (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapide generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, (124), 410-418.
- 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 and Environment*, (22), 101-108.
- Colin-Belgrand M, Dreyer E & Biron P (1991). Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. *Annals of Forest Science*, (48 (2)), 193-204.
- Coners H & Leuschner C (2002). In situ water absorption by tree fine roots measured in real time using miniature sap-flow gauges. *Functional Ecology*, (16), 696-703.
- Coners H & Leuschner C (2005). In situ measurement of fine root water absorption in three temperate tree species - temporal variability and control by soil and atmospheric factors. *Basic and Applied Ecology*, (6), 395-405.
- Cook J (1996). Implications of modern successional theory for habitat typing: a review. *Forest Science*, (42 (1)), 67-75.

- Corcuera L, Camarero J & Gil-Pelegrin E (2002). Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees-Structure and Function*, (16), 465-472.
- Cornelissen J, Cerabolini B, Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Montserrat-Martí G, Puyravaud J, Maestro M, Werger M & Aerts R (2003). Functional traits of woody plants: correspondance of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, (14), 311-322.
- Curt T & Prévosto B (2003 a). Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecology*, (167), 269-282.
- Curt T & Prévosto B (2003 b). Rooting strategy of naturally regenerated beech in silver birch and scots pine woodlands. *Plant and Soil*, (255), 265-279.
- Dawson L, Duff E, Campbell C & Hirst D (2001). Depth distribution of cherry (*Prunus avium* L.) tree roots as influenced by grass root competition. *Plant and Soil*, (231 (1)), 11-19.
- Dawson T (1993b). Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition: perspectives on plant competition, distribution, and water relation. Ehleringer J, Hall H & Farquhar G (Eds.). *Stables isotopes and plant carbon-water relation*.
- Dawson T (1996b). Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the role of the size and hydraulic lift. *Tree Physiology*, (16), 263-272.
- Dawson T & Ehleringer J (1991). Streamside trees that do not use stream water. *Nature*, (350), 335-337.
- Delpierre N, Duffrêne E, Soudani K, Ulrich E, Cecchini S, Boé j & François C (2009). Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, (149), 938-948.
- Domec J, Warren J, Meinzer F, Brooks J & Coulombe R (2004). Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, (141), 7-16.

- Donovan L, Linton M & Richards J (2001). Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia*, (129), 328-335.
- Drake P & Franks P (2003). Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest. *Oecologia*, (137), 321-329.
- Dreyer E (1994). Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus robur* L., *Quercus rubra* L. and *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. *Annals of Forest Science*, (51), 417-429.
- Ducrey M, Huc R, Ladjal M & Guehl J (2008). Variability in growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the Eastern Mediterranean cedars *Cedrus libani* and *C. brevifolia*. *Tree Physiology*, (28), 689-701.
- Ehleringer J & Dawson T (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment*, (15), 1073-1082.
- Ellsworth P & Williams D (2007). Hydrogen isotope ratio fractionation during water uptake by woody xerophytes. *Plant Soil*, (291), 93-107.
- Epron D, Ngao J & Granier A (2004). Interannual variation of soil respiration in a beech forest ecosystem over a six-year study. *Annals of Forest Science*, (61), 499-505.
- Espeleta JF, West JB & Donovan LA (2004). Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community. *Oecologia*, (138), 341-349.
- Foster T & Brooks J (2005). Functional groups based on leaf physiology: are they spatially and temporally robust? *Oecologia*, (44 (3)), 337-352.
- Froux F, Huc R, Ducrey M & Dreyer E (2002). Xylem hydraulic efficiency versus vulnerability in seedlings of four contrasting Mediterranean tree species (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). *Annals of Forest Science*, (59), 409-418.

- Genet H (2009). Les effets du vieillissement et de la fertilité minérale sur l'allocation du carbone chez le chêne et le hêtre : approche expérimentale et modélisation. Université Henri Poincaré, Nancy, 1.
- 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.
- Gosselin M, Laroussine O, Gosselin F & Bergès L (2004). Biodiversité et gestion forestière: pour une interaction croissante entre gestion et recherche. In Biodiversité et gestion forestière. Gosselin, M, Laroussine O (Ed.). 42-55.
- Granier A, Aubinet M, Epron D, Falge E, Gudmunsson J, Jensen N, Köstner B, Metteucci G, Pilegaard K, Schmidt M & Tenhunen J (2002). Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. In Fluxes of carbon, water and energy of European forests. Ecological Studies 163. Valentini R (Ed.). 55-70.
- Granier A, Biron P & Lemoine D (2000). Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, (100), 291-308.
- 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, 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. *Annals of Forest Science*, (64), 704-716.
- Granier A, Reichstein M, Breda N, Janssens I, 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, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J, Rambal S, Reibmann C, Rodrigues A, Seufert G, Tenhunen J, Vesala I & Wang Q (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.
- Guehl J, Picon C & Senequier C (1995). Discrimination isotopique du carbone et efficience d'utilisation de l'eau chez les arbres forestiers. *In* Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. Maillard P & Bonhomme R (Eds.). 83-101.
- Guehl J, Picon C, Ausseanc G & Gross P (1994). Interactive effects of elevative CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiology*, (14), 707-724.
- Gyimah R & Nakao T (2007). Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional strategies. *New Forests*, (33), 236.
- Génot J (2006). Vers un changement "climacique". *Courrier de l'environnement de l'INRA*, (53), 129-132.
- Hacke U, Sperry F, Pockman W, Davis S & McCulloh K (2001 a). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, (126), 457-461.
- Hacke U, Sperry J, Ewers B, Ellsworth D, Schäfer K & Oren R (2000). Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia*, (124), 495-505.
- Hacke U, Stiller V, Sperry J, Pittermann J & McCulloh K (2001 b). Cavitation fatigue. embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*, (125), 779-786.
- Hansen A, Neilson R, Dale V, Flather C, Iverson L, Currie D, Shafer S, Cook R & Bartlein P (2001). Global change in forests: responses of species, communities, and biomes. *BioScience*, (51 (9)), 765-779.
- He J, Bazzaz F & Schmid B (2002). Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO₂ on experimental plant communities. *Oikos*, (97), 337-348.

- Herbst M, Rosier P, Morecroft M & Gowing D (2008). Comparative measurements of transpiration and canopy conductance in two mixed deciduous woodlands differing in structure and species composition. *Tree Physiology*, (28), 959-970.
- Holscher D, Koch O, Korn S & Leuschner C (2005). Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees-Structure and Function*, (19), 628-637.
- Hooper D, Chapin F, Ewel J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J, Lodge D, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A, Vandermeer J & Wardle D (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, (75), 3-35.
- Huc R, Ferhi A & Guehl J (1994). Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia*, (99), 297-305.
- Hukin D, Cochard H, Dreyer E, Le Thiec D & Borgeat-Triboulot M (2005). Cavitation vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid areas of central Asia, differ from other poplar species. *Journal of Experimental Botany*, (56), 2003-2010.
- Iverson L, Prasad A, Matthews S & Peters M (2008). Estimating potential habitat for 134 Eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*, (254), 390-406.
- Jackson R, Sperry J & Dawson T (2000). Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, (5 (11)), 1360-1385.
- Jones H & Sutherland R (1991). Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, (14), 607-612.
- Jones M, Turner N & Osmond C. Mechanism of drought resistance. In *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Paleg L & Aspinall D (Eds.). 1981. 15-37.

- Joslin J, Wolfe M & Hanson P (2000). Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytologist*, (147), 117-129.
- Jump A, Hunt J & Penuelas J (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, (12), 2163-2174.
- Kocher P, Gebauer T, Horna V & Leuschner C (2009). Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies. *Ann. For. Sci.*, (66), 101, DOI: 10.1051/forest:2008076
- Kolb K & Sperry J (1999). Differences in drought adaptation between subspecies of sagebrush (*Artemisia tridentata*). *Ecology*, (80 (7)), 2373-2384.
- Kramer K (1995). Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment*, (18 (2)), 95-104.
- Kramer P (1983a). Root growth and functions. *In Water relations of plants*. 120-145.
- Kramer P (1983b). Development of root system. *In Water relation of plants*. 147-186.
- Kramer P (1983c). Drought tolerance and water use efficiency. *In Water relations of plants*. 390-415.
- Kramer P & Kozłowski T (1978). Absorption of water, ascent of sap, and water balance. *In Physiology of woody plants*. 446-493.
- Krpata D, Peintner U, Langer I, Fitz W & Schweiger P (2008). Ectomycorrhizal communities associated with *Populus tremula* growing on a heavy metal contaminated site. *Mycological Research*, (112), 1069-1079.
- Landsberg J & Gower S (1997). Changes in ecosystem structure and function during stand development. *In Applications of physiological ecology to forest management*. Landsberg J & Gower S (Eds.). 229-246.
- Lanier L (1996). Précis de sylviculture. ENGREF.
- Lebaube S, Legoff N, Ottorini J & Granier A (2000). Carbon balance and tree growth in a *Fagus sylvatica* stand. *Annals of Forest Science*, (57), 49-61.

- Lebourgeois F, Differt J, Granier A, Bréda N & Ulrich E (2002). Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). *Revue Forestière Française*, (5), 407-418.
- 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. *Annals of Forest Science*, (59), 19-27.
- Leuschner C (1998). Water extraction by tree fine roots in the forest floor of a temperate *Fagus-Quercus* forest. *Annals of Forest Science*, (55), 141-157.
- Leuschner C, Backes K, Hertel D, Schipka F, Schmitt U, Terborg O & Runge M (2001a). Drought responses at 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 & 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.
- Leuschner C, Hertel C, Coners H & Buttner V (2001). Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia*, (126), 276-284.
- Leuschner C, Hertel D, Schmid I, Koch O, Muhs A & Holscher D (2004b). Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. *Plant and Soil*, (258), 43-56.
- Leuzinger S, Zotz G, Asshoff R & Korner C (2005). Responses of deciduous forest trees to severe drought in central Europe. *Tree Physiology*, (25), 641-650.
- Levitt J (1980). Responses of plants to environmental stresses. *In* *Physiological ecology, a series of monograph, texts, and treatises*. Kozlowski T (Ed.) 607p.
- Lin G & da Sternberg L (1993). Hydrogen isotopic fractionation by plants roots during water uptake in coastal wetland plants. *In* *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Ehleringer G, Hall A & Farquhar G (Eds.) 497-510.
- Lloyd A (2005). Ecological histories from alaskan tree lines provide insight into future change. *Ecology*, (86), 687-1695.

- LoGullo M, Salleo S, Rosso R & Trifilo P (2003). Drought resistance of 2-year-old saplings of Mediterranean forest trees in the field: relations between water relations, hydraulics and productivity. *Plant and Soil*, (250), 259-272.
- Maheralhi H, Pockman W & Jackson R (2004). Adaptive variation in the xylem vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, (85 (8)), 2184-2199.
- Mathieu A (1897). Flore forestière, description et histoire des végétaux ligneux qui croissent spontanément en France et des essences importantes d'Algérie.
- McDowell N, Pockman W, Allen C, Breshears D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D & Yepez E (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, (178), 719-739.
- Meinzer F, Warren J & Brooks J (2007). Species-specific partitioning of soil water resources in an old-growth douglas-fir-western hemlock forest. *Tree Physiology*, (27), 871-880.
- Menzel A, Sparks T, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kubler K, Bissolli P, Braslavska O, Briede A, Chmielewski F, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jactza K, Mage F, Mestre A, Nordli O, Penuelas J, Pirinen P, Remisova V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet A, Wielgolaski F, Zach S & Züst A (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, (12), 1969-1976.
- Messier C, Doucet R, Ruel J, Claveau Y, Kelly C & Lechowicz M (1999). Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Botany - Revue Canadienne de Botanique*, (29), 812-823.
- Milikin-Ishikawa M & Bledsoe C (2000). Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia*, (125), 459-465.
- Moreira MZ, Scholz FG, Bucci SJ, Sternberg LS, Goldstein G, Meinzer FC & Franco AC (2003). Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology*, (17), 573-581.
- Musters P, Bouten W & Verstraten J (2000). Potentials and limitations of modelling vertical distributions of root water uptake of an Austrian pine forest on a sandy soil. *Hydrological Processes*, (14), 103-115.

- Nardini A, Lo Gullo M & Salleo S (1999). Competitive strategies for water availability in two *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment*, (22), 109-116.
- Nepveu G (1994). Variabilité. In *Le bois, matériau d'ingénierie*. Jodin P (Ed.). 128-182.
- Ngao J, Epron D, Brechet C & Granier A (2005). Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO₂ efflux in a beech forest using ¹³C-depleted litter. *Global Change Biology*, (11), 1768-1776.
- Ngao J, Longdoz B, Granier A & Epron D (2007). Estimation of autotrophic and heterotrophic components of soil respiration by trenching is sensitive to corrections for root decomposition and changes in soil water content. *Plant and Soil*, (301), 99-110.
- Niinemets U (2006). The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenic changes revisited. *Journal of Ecology*, (94), 464-470.
- Nordén L (1990). Depletion and recharge of soil water in 2 stands of norway spruce (*Picea abies* (L.) karst). *Hydrological Processes*, (4), 197-213.
- Oatham M & Ramnarine S (2006). Dynamics of pioneer and primary successional stage trees in a logged Trinidadian tropical rainforest and the influence of drought. *Tropical Ecology*, (47), 13-26.
- Oguchi R, Hikosaka K, Hiura T & Hirose T (2006). Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia*, (149), 571-582.
- Oren R, Sperry J, Katul G, Pataki D, Ewers B, Phillips N & Schäfer K (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, (22), 1515-1526.
- Pammenter N & Vander Willigen C (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, (18), 589-593.
- Parelle J, Zapater M, Scotti-Saintagne C, Kremer A, Jolivet Y, dreyer E & Brendel O (2007). Quantitative trait loci of tolerance to waterlogging in a European oak (*Quercus robur*

- L.): physiological relevance and temporal effect patterns. *Plant, Cell and Environment*, (30), 422-434.
- Parker J (1968). Drought resistance mechanisms. In *Water deficit and plant growth*. Koslowski (Ed.). 195-204.
- Pataki D, Oren R & Smith W (2000). Sap flux of co-occurring species in a Western subalpine forest during seasonal soil drought. *Ecology*, (81), 2557-2566.
- Paz H (2003). Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica*, (35), 318-332.
- Penuelas J, Fillela I & Comas P (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, (8), 531-544.
- Petit R, Hu F & Dick C (2008). Forests of the past: a window to future changes. *Science*, (320), 1450-1452.
- Peñuelas J & Fillela I (2003). Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain. *Environmental and Experimental Botany*, (49), 201-208.
- Plamboeck AH, Grip H & Nygren U (1999). A hydrological tracer study of water uptake depth in a scots pine forest under two different water regimes. *Oecologia*, (119), 452-460.
- Pockman W & Sperry J (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*, (87 (9)), 1299-2000.
- Ponton S, Dupouey J, Bréda N & Dreyer E (2002). Comparison of water use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions. *Tree Physiology*, (22), 413-422.
- Prentice C, Cramer W, Harrison S, Leemans R, Monserud R & Solomon A (1992). A global biome model based on physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, (19), 117-134.
- Purves D & Pacala S (2008). Predictive models of forest dynamics. *Science*, (320), 1452-1453.

- Rambal S, Ourcival J, Joffre R, Mouillot F, Nouvellon Y, Reichsteins M & Rocheteau A (2003). Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology*, (9), 1813-1824.
- Rameau J, Mansion D & Dumé G (1994). Flore forestière française, guide écologique illustré. tome 1. Edition pour le développement forestier (Ed.)
- Ranney T & Bir R (1994). Comparative flood tolerance of birch rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, (119 (1)), 43-48.
- Reich P, Wright I, Cavender-Bares J, Craine J, Oleksin J, Westoby M & Walters M (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *Internal Journal of Plant Science*, (164 (3 Suppl.)), 143-164.
- Renaud J & Nageleisen L (2005). Les résultats 2004 du réseau européen de suivi des dommages forestiers. Département de la santé des forêts, Bilan de la santé des forêts en 2004, 21 p.
- Rojas-Jimenez K, Holbrook N & Gutierrez-Soto M (2007). Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): above- and belowground phenology and water relations. *Tree Physiology*, (27), 1561-1568.
- Sack L & Grubb P (2001). Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology*, (15), 145-154.
- Salzmann U, Haywood A & Lunt D (2009). The past is a guide to the future? Comparing middle Pliocene vegetation with predicted biome distribution for the twenty first century. *Philosophical Transaction of the Royal Societya Mathematical Physical and Engineering Sciences*, (367), 189-204.
- Sanchez-Perez J, Lucot E, Bariac T & Tremolieres M (2008). Water uptake by trees in a riparian hardwood forest (Rhine floodplain, France). *Hydrological Processes*, (22), 366-375.
- Schär C, Vidale P, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger M & Appenzeller C (2004). The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, (427), 332-336.

- Sobrado M (2003). Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats. *Trees-Structure and Function*, (17), 400-406.
- Soja A, Tchebakova N, French N, Flannigan M, Shugart H, Stocks B, Sukhinin A, Parfenova E, Stuart Chapin III F & Stackhouse Jr. P (2007). Climate-induced boreal forest change: predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, (56), 274-296.
- Sperry J (1995). Limitations on stem water transport and their consequences. *In* *Plants stems: physiology and functional morphology*. Gartner B (Ed.). 105-124.
- Sperry J (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, (104), 13-23.
- Sperry J & Hacke U (2002). Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*, (16), 367-378.
- Sperry J & Saliendra N (1994). Intra and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and environment*, (17), 1233-1241.
- Sperry J, Stiller V & Hacke U (2003). Xylem hydraulics and the soil-plant-atmosphere continuum: opportunities and unresolved issues. *Agronomy Journal*, (95), 1362-1370.
- Spurr S (1964). *Forest ecology*. . The Ronald Press Compagn. New York.
- Tebaldi C, Hayloe K, Arblaster J & Meehl G (2006). Going to the extremes: an intercomparison of model simulated historical and future changes in extreme events. *Climatic Change*, (79), 185-211.
- Thomas FM & Hartmann G (1998). Tree rooting patterns and soil water relations of healthy and damaged stands of mature oak (*quercus robur* l and *quercus petraea* [matt] liebl). *Plant and Soil*, (203), 145-158.
- Thornburn P & Walker G (1993). The source of water transpired by *Eucalyptus camaldulensis*: soil, groundwater, or streams? *In* Ehleringer J, Hall H & Farquhar G (Eds.).
- Tognetti R, Longobucci A & Raschi A (1999). Seasonal embolism and xylem vulnerability in deciduous and evergreen Mediterranean trees influenced by proximity to a carbon dioxide spring. *Tree Physiology*, (19), 271-277.

- Tyree M (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 & Cochard H (1996). Summer and winter embolism in oak : impact of water relations. *Annals of Forest Science*, (53), 173-180.
- Tyree M & Ewers F (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, (119), 345-360.
- Tyree M & Sperry J (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, (40), 19-38.
- Tyree M, Velez V & Dalling J (1998). Growth dynamics of root and shoot hydraulic conductance in seedling of five Neotropical tree species: scaling to show possible adaptation to differing light regime. *Oecologia*, (114), 293-298.
- Tyree M & Zimmermann M (2002). *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer Verlag, Berlin Germany, second edition.
- Tyree M, Davies S & Cochard H (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *International Association of Wood Anatomist Journal*, (14), 335-360.
- Vitasse Y, Delzon S, Dufrene E, Pontailleur J, Louvet J, Kremer A & Michalet R (2009). Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology*, (149), 735-744.
- Warren J, Meinzer F, Brooks J & Domec J (2005). Vertical stratification of soil water storage and release dynamics in Pacific Northwest coniferous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, (130), 39-58.
- Weih M (2001). Evidence for increased sensitivity to nutrient and water stress in a fast-growing hybrid willow compared with a natural willow clone. *Tree Physiology*, (21), 1148.
- Weih M & Nordh N (2002). Characterising willows for biomass and phytoremediation: growth, nitrogen and water use of 14 willow clones under different irrigation and fertilisation regimes. *Biomass and Bioenergy*, (23), 397-413.

- Wesolowski T & Rowinski P (2006). Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest. *Forest Ecology and Management*, (237), 387-393.
- White J, Cook E, Lawrence J & Broecker W (1985). The D/H ratio of sap in trees: implication for water sources and tree ring d/h ratios. *Geochimica and Cosmochimica Acta*, (49), 237-246.
- Wullschlegel S, Wilson K & Hanson P (2000). Environmental control of whole plant transpiration, canopy conductance, and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, (104), 157-168.
- Zweifel R, Rigling A & Dobbertin M (2009). Species specific stomatal response of trees to drought - a link to vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, (20), 442-454.
- van der Werf G, Sass-Klaassen U & Mohren G (2007). The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologica*, (25), 103-112.
- van Noordwijk M, Brouwer G, Meijboom F, do Rosário G, Oliveira M & Bengough A (2000). Trench profile techniques and core break methods. In *Root methods a handbook*. Smit A, Bengough A, Engels C, van Noordwijk M, Pelleri S & van de Geijn S (Eds.). 211-233.
- Čermak J, Matyssek R & Kucera J (1993). Rapid response of large, drought-stressed beech trees to irrigation. *Tree Physiology*, (12), 281-290.

Publication 1

Regulation of sap flux, canopy transpiration and conductance to water vapour in regard to atmospheric and soil drought in a young broad-leaved mixed forest.

Zapater M, Bréda N, Peiffer M, Wortemann R & Granier A.

En préparation pour "Annals of Forest Science"

1 **Regulation of sap flux, canopy transpiration and**
2 **conductance to water vapour in regard to atmospheric and**
3 **and soil drought in a young broad-leaved mixed forest**

4
5 Marion ZAPATER¹, Nathalie BRÉDA¹, Marianne PEIFFER¹, Rémi
6 WORTEMANN¹, André GRANIER^{1*}

7
8 ¹ UMR INRA UHP 1137 Forest Ecology and Ecophysiology Unit, F-54280
9 Champenoux, France

10
11 Running head: drought responses in a young deciduous mixed forest

12 *Author for correspondence:

13 André GRANIER

14 UMR INRA-UHP 1137 - Forest Ecology and Ecophysiology

15 F-54280 Champenoux

16 France

17 email: agranier@nancy.inra.fr

18 Fax : 3 33 3 83 39 40 22

19 Tel : 3 33 3 83 39 40 38

20

21

22

23 **Abstract**

24 Considering the general idea that mixed stands would be more resistant and resilient to
25 disturbances (storms, drought, flooding, pests attacks...), and the expected increase of
26 summer drought events, it appears necessary to characterize mixed stands functioning and co-
27 occurring species behavior. In this work, drought responses of 6 co-occurring deciduous tree
28 species in a young naturally regenerated stand were characterized, and contribution of each
29 species to stand behaviour was assessed. We analyzed sap flow, tree transpiration, canopy
30 conductance to water vapour and stand transpiration variation in response to predawn water
31 potential, global radiation and vapor pressure deficit.

32 We found that investigated species were characterized by contrasted responses in regard to
33 soil and to atmospheric drought. *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Betula pendula* strongly
34 reduced their water flux during drought, while others did not seem to experience drought
35 (*Quercus petraea* and *Quercus robur*). Response to atmospheric drought was similar in all
36 species in the absence of water stress. However, when drought occurred, pioneer species (*B.*
37 *pendula* and *S. caprea*) exhibited a lower sensitivity than late successional ones (*F. sylvatica*,
38 *C. betulus*, *Q. petraea*, *Q. robur*). These results are discussed in term of functional diversity.
39 The up-scaling to stand transpiration allowed to determine the contribution of each
40 functioning type, and to discuss the advantage of diversity in the ecosystem.

41

42 **Key words:**43 **Drought / broad leaved forest / sap flow / up scaling / functional diversity.**

44

45

46

47 **Introduction**

48 Climate change is expected to provoke global warming that will be gone with an increase of
49 extreme events in some regions of the globe, mainly in the Northern hemisphere, modifying
50 the hydrological cycle at regional scale (GIEC , 2007 ; Saxe et al., 2001; Schär et al., 2004;
51 Tebaldi et al., 2006). These extreme events, like heat waves, heavy rain or snow events and
52 droughts are responsible for a disproportionately large part of climate-related damages
53 (Tebaldi et al., 2006).

54 Tree species are known to have different responses to drought, due to their anatomical and
55 morphological differences (root system distribution and architecture, xylem resistance to
56 cavitation, root/shoot ratio...) and/or physiological traits (stomatal conductance, osmotic
57 adjustments...) involved in drought avoidance or desiccation tolerance (see Bréda et al., 2006
58 for a recent review; Levitt, 1980). As a consequence, drought is an important factor limiting
59 the species growth and is involved in changes in species composition of mixed stands,
60 selecting species that possesses most of the characteristics that allow avoidance to drought or
61 tolerance to desiccation (Levitt, 1980).

62 In this context, one of the most important question of the foresters is how to manage the
63 different forests in regard to climatic change?

64 Since several decades, researches have been conducted to assess the impact of plant diversity
65 for ecosystem functioning. Studies have found that high diversity leads to more reliable
66 ecosystem functions over time when environmental conditions change (Angelstam, 1998;
67 Bengtsson et al., 2000; Hansen et al., 2001). Furthermore, ecological studies conclude that
68 certain combinations of species are complementary in their patterns of resource use and can
69 increase average rates of productivity and nutrient retention. At the same time, they

70 highlighted that environmental conditions can influence the importance of complementarities
71 in structuring communities (Hooper et al., 2005).
72 Hence, the new stake is the identification of which and how many species act in a
73 complementary way in complex communities.
74 In order to help this way, we propose to investigate atmospheric and soil drought response, in
75 terms of sap flow, transpiration and canopy conductance, of six co-occurring species in a
76 young naturally regenerated forest, and to determine their contribution to stand transpiration.
77 The study was constituted to different parts: First, we observed relative sap flow density to
78 allow qualitative comparison of response to drought and climatic drivers of the different
79 species. Second, we analyzed sap flow density and quantified tree transpiration. Then, the up-
80 scaling to canopy conductance, via inverted Penman-Monteith equation, give access to the
81 determination of the importance of each climatic driver and soil drought for each species.
82 Finally the estimation of stand transpiration allows us to assess the contribution of each
83 species.
84

85

86 **Materials and methods**

87 **Study site**

88 The study was conducted in a young broad-leaved mixed stand in the state forest of Hesse
89 (France, Moselle, N 48°40'27"; E 7°03'53", elevation 305 m). The studied stand is composed
90 of 15 to 25 years-old naturally regenerated trees, including, from most to less abundant tree
91 species: European beech (*Fagus sylvatica*: Fs), hornbeam (*Carpinus betulus*: Cb), oaks
92 (*Quercus robur*: Qr and *Quercus petraea*: Qp), goat willow (*Salix capreae*: Sc), silver birch
93 (*Betula pendula*: Bp), aspen (*Populus tremula*) and wild cherry (*Prunus avium*). In 2002,
94 beech, hornbeam and oak contributed to 63%, 26% and 7% of the stand basal area,
95 respectively. Stand basal area was 12.6 m²/ha (Le Goff and Ottorini, personal
96 communication). Leaf area index (LAI), as estimated using a Li-2000 leaf area meter (Li-Cor,
97 Lincoln, Nebraska, USA) was 7.60 in 2006 and 7.55 ± 0.12 in 2007.

98 The stand is composed of small clusters of each species, rather than being randomly mixed.

99 The climate is semi-continental (mean annual temperature of 9.2°C, mean annual rainfall of
100 820 mm).

101 The soil is a brunisol (Quentin et al., 2001), with an enriched clay layer (so called "BT") at
102 approximately 50 cm depth. Clay content was 18.8% in the 0-50 cm layer and 31% in the 50-
103 80 cm layer.

104 Measurements were performed during 4 successive years (2003-2006). The year 2003 was an
105 exceptionally dry in north eastern France (Granier et al., 2007; Schär et al., 2004). The 3
106 following years were characterised by moderate summer drought (Fig.1). We can range the
107 year in the following sequence, from the driest to the wettest 2003>2004>2005=2006.

108 However, note that 2006 July month was particularly dry, with almost no rain events, in
109 comparison with the other years, even 2003.

110 All the investigated tree species were not studied each year (see Tab. 1). All measurements
111 were performed on dominant or co-dominant trees, that were approximately 9 m tall on
112 average in 2006. Scaling from sap flow to canopy transpiration and derivation of canopy
113 conductance to water vapour were only made in 2006.

114

115 **Climate and microclimate**

116 The following instruments were installed above the stand, at 12 m height: a pyranometer
117 (CM6, Kipp & Zonen), a rain-gauge (model ARG 100, Campbell Scientific, Logan, UT), a
118 temperature and relative humidity probe (model HMP45, Vaisala, Helsinki, Finland), and an
119 ultrasonic anemometer (Solent R3 Windmaster, Gill Instruments Ltd., Lymington, UK), a
120 diffuse/direct device (model BF2, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, United Kingdom). Above
121 and below the canopy, Photosynthetic Active Radiation (PAR) was measured with PAR
122 Quantum Sensors (model SKP 215, SKYE Instruments Ltd 21, Ddole Enterprise Park,
123 Llandrindod Wells, Powys LD1 6DF United Kingdom).

124 All the data were measured every 10 s and 30-min averages were stored in a data logger
125 (Model CR5000, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France).

126

127 **Soil water content**

128 Available soil water at stand scale was estimated daily, using a water balance model. The
129 model BILJOU (Granier et al., 1999) implemented here uses daily climate data, as measured
130 above the stand and site-related parameters: LAI, budburst and leaf fall dates, maximum
131 extractable soil water, vertical root distribution and soil macro and micro-porosity. This

132 model was previously applied in a neighbour pure beech stand (Granier et al., 2000; Granier
 133 et al. 2008). It was used in the present study because beech is the main tree species in this
 134 mixed stand and because soil characteristics are similar. From the simulated soil water content
 135 in the rooting zone, we calculated, daily, the relative extractable soil water (REW) as follow:

$$136 \text{ REW} = \text{EW} / \text{EW}_0$$

137 Where EW is the actual extractable soil water in the rooting zone and EW_0 is the maximum
 138 available water, *i.e.* the difference in soil water content between field capacity and the
 139 minimum water content (*i.e.* the permanent wilting point, -1.6 MPa). Therefore, REW varies
 140 between 1 (field capacity) and 0 (permanent wilting point). Simulated REW was used to
 141 estimate Ψ_{wp} as explained in the next section.

142 **Predawn leaf water potential**

143 Trees responses to drought were here related to Ψ_{wp} , which is more relevant than REW as it is
 144 a mechanistic indicator of water constraint in tree. However, REW was used here to estimate
 145 Ψ_{wp} daily following Equation 1.

146 Predawn water potentials (Ψ_{wp}) were measured on 2 to 5 sun-exposed leaves using a
 147 Scholander-type pressure chamber (PMS instrument, Corvallis, Oregon, USA). Number of
 148 sampled trees is indicated in (Tab. 1). Measurements were performed weekly from mid June
 149 to mid September, avoiding rainy periods.

150 In order to estimate daily Ψ_{wp} , measured Ψ_{wp} from 2003 to 2006 were fitted to modeled REW
 151 using a non-rectangular hyperbola function for each tree species:

152

$$153 \Psi_{\text{wp}} = -a + \frac{b + c \times \text{REW} - \sqrt{(b + c \times \text{REW})^2 - 2.8 \times b \times c \times \text{REW}}}{1.4} \quad [1]$$

154

155 Where a, b and c are the fitted coefficients.

156 Except for Sc and Bp, that were not measured in 2003, our data set covers a large range of soil
157 water condition, from well-watered to very dry. All r^2 coefficients of these relationships were
158 higher than 0.78. It is noteworthy that intraspecific variability of Ψ_{wp} was very low, indicating
159 an homogeneous species behaviour.

160

161 **Sap flow measurement**

162 Sap flow measurements were performed using 20 mm-long heat dissipation sensors (Granier,
163 1985; Granier, 1987), inserted radially in the xylem, at breast high. This technique allows
164 measuring the average sap flux density (SFD, *i.e.* the sap flow per unit of sapwood area) along
165 the 20 mm sensor length.

166 Sensors signals were sampled at 30 s intervals, averaged every 30 min and stored (dataloggers
167 Campbell Scientific, models CR 10 and CR 21X, Courtaboeuf, France).

168 Each year, SFD was measured on 9 to 22 trees of 4 to 5 species (Tab. 1). Data presented here
169 were collected during the growing season, from mid-June (day of year, DOY 164) to mid
170 September (DOY 258).

171 We calculated the relative sap flux density (SFD%) for each tree and each year, as the ratio of
172 SFD to the maximum observed SFD (SFD_{max}). For each year, SFD_{max} is the mean value of
173 SFD during the beginning of the season, from DOY 165 to 200, (*i.e.* when soil water content
174 was not limiting and LAI was maximum) for days when evaporative demand was high (VPD
175 > 1.5 kPa).

176

177 **Calculation of transpiration and canopy conductance**

178 *Transpiration*

179

180 Tree transpiration ($\text{dm}^3 \cdot \text{d}^{-1}$) was estimated from SFD ($\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) multiplied from estimated
 181 sapwood area (dm^2), which was evaluated from diameter at breast high at the end of the
 182 growing season. Depending the species, the depth of active xylem varies. We consider that in
 183 the diffuse porous species (Fs, Cb, Bp) the sensor was installed in the most active xylem
 184 pathway, and then, we assume the active xylem to decrease linearly until the core wood. In
 185 the (semi-) ring porous species (*Quercus* and *Salix*) we assume that the active xylem is only
 186 located in the 2 cm under the cambium. So sapwood area was characterized by the 2cm ring
 187 under the cambium.

$$188 \quad T = SFD \times SA \quad [2]$$

189

190 Up-scaling transpiration from trees to stand ($E_c \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$) was performed in 2006 through stand
 191 sapwood area for each species and hence from their basal area (Tab. 2; Equation [3]).

192

$$193 \quad E_c = \sum SFD_i \times SA_i \quad [3]$$

194

195 Where SFD_i and SA_i are the mean sap flow density ($\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) and the sapwood area
 196 ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) of a species i (Bp, Cb, Fs, Qr, Sc), respectively.

197

198 *Canopy conductance*

199 Canopy conductance for water vapour ($g_c, \text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) was calculated from transpiration
 200 measurements and from climate data using the rearranged Penman Monteith equation (see
 201 [4]):

202

$$g_c = \frac{g_a \times E_c \times \lambda \times \gamma}{\Delta \times R_n + \rho \times C_p \times VPD \times g_a - \lambda \times E_c \times (\Delta + \gamma)} \quad [4]$$

204
 205 where g_a (m.s^{-1}) is the aerodynamic conductance, E_c ($\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) is the stand transpiration,
 206 λ (J.kg^{-1}) is the latent heat of water vaporisation, γ (Pa.K^{-1}) is the psychometric constant, Δ
 207 (Pa.K^{-1}) is the rate of change of saturating vapour pressure with temperature, R_n (W.m^{-2}) is the
 208 available energy of the forest canopy, ρ (kg.m^{-3}) is the density of dry air, C_p ($\text{J.K}^{-1}.\text{kg}^{-1}$) is the
 209 specific heat of air and VPD (Pa) is the vapour pressure deficit.

210 We calculated g_a using the following equation:

$$g_a = k^2 u / \ln[(z-d)/z_0] \quad [5]$$

212 where z_0 is the surface roughness (= 0.1 h), h is the mean tree height (= 9 m), d is the zero
 213 plane displacement (= 0.75 h), k is the von Kármán constant, u is the windspeed at height z .

214
 215 When computing g_c , periods during rainfall and for the 2 following hours were excluded. Data
 216 under low radiation and low vapour pressure deficit condition (net radiation < 20 W.m^{-2} , VPD
 217 < 0.5 kPa) were also eliminated, because of the too large relative uncertainties.

218 Typically, those discarded data corresponded to early morning and late afternoon periods.
 219 Furthermore, when VPD is low during the early morning, dew likely occurs and affects tree
 220 transpiration and its measurement. Excluding these data had only limited consequences on
 221 calibrating the g_c functions. Modeling stand transpiration under condition of maximum
 222 transpiration rates, *i.e.* when both D and g_c are high (and therefore the product $g_c.VPD$ is
 223 high), is more critical.

224
 225 As g_c derives from transpiration, we calculated g_c for each studied species in 2006 (Bp, Sc,
 226 Qr, Cb, Fs) assuming the stand was a monospecific stand of each species. This kind of

227 approach has already been used in Wullschleger et al., 2000, who determined the canopy
 228 conductance of different tree status in a red maple forest as if each status characterized the
 229 whole stand.

230 Furthermore, we estimated the stand g_c normalizing each species g_c by their basal area.

231

232 Using this filtered data set, we modelised canopy conductance (Equation [6] g_c ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$)) when
 233 leaves were fully expended, from the DOY 135 to DOY 270. Equation [6]) depends on
 234 climatic variables (global radiation (R_g $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$) and vapor pressure deficit (VPD, kPa)) as well
 235 as drought experienced by the trees (Ψ_{wp} , MPa).

236

$$237 \quad g_c = \frac{R_g}{R_g + a} \times \frac{b}{1 + c \times \text{VPD}} \times \left(\exp(\Psi_{wp} \times d) \right) \quad [6]$$

238

239 *Stomatal sensitivity to VPD*

240 Canopy sensitivity to VPD was calculated under both well-watered ($\Psi_{wp} > -0.4$ MPa) and
 241 water-stress conditions ($-1.4 < \Psi_{wp} < -0.8$ MPa), as the ratio between g_{c2} (see Equation [7]) at
 242 VPD = 3kPa vs. 1 kPa, (R_g being fixed at 600 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, Tab. 4, Fig. 8).

$$243 \quad g_{c2} = \frac{R_{g1}}{R_{g1} + a} \times \frac{b}{1 + c \times \text{VPD}} \quad [7]$$

244

245 **Leaf Area Index**

246 Each year, the leaf area index (LAI) was estimated using an optical leaf area meter Li-2000
 247 (LiCor Lincoln, Nebraska, USA) on bright days. Optical measurements were taken
 248 simultaneously above the canopy and below the canopy at 49 locations in the stand.

249

250

251 **Results**

252 **Climatic seasonal trends**

253 Fig. 2 shows the seasonal variation of R_g , VPD, T_{air} , rainfall, REW and SFD% from mid-June
254 to mid-September in 2003 and 2006, two years with a summer drought. The 2006 growing
255 season was characterized by warm and sunny June and July, with a clear REW decrease. On
256 early August of both years (about DOY 210), there was a clear drop in temperature, VPD and
257 R_g and frequent rain events.

258 **Sap flow density**

259 Sap flow density was driven by both climatic parameters (VPD, R_g) and soil water content
260 (Fig. 2, 3 4). This was observed just as well at daily (Fig. 3) and seasonally time scale (Fig. 4).
261 The decrease of transpiration with drought is clearly illustrated in Fig. 3 where SFD in 5 of
262 the 6 investigated species are shown during two days in 2006, with similar R_g and VPD but
263 under contrasted soil water content (REW= 0.74 and 0.22 for DOY 166 and 209 respectively).
264 This drought-induced transpiration decrease can also be observed over the growing season
265 (Fig. 2) : during dry periods, when the available soil water decreased (from mid-June to end
266 of July in 2006 and from end of July to end of August in 2003 (Fig. 1 and 2)), SFD% showed
267 a strong decrease in Bp (2006), Cb and Fs (2003 and 2006), while only a slight reduction was
268 observed in the two *Quercus* species (Qr: 2003 and 2006; Qp: 2003) and no reduction in Sc
269 (2006).

270 The effect of water stress on SFD was analysed as a function of estimated predawn water
271 potential. Fig. 4 shows the relationships obtained in our six tree species, over the four years of
272 measurements. The response of transpiration to decreasing Ψ_{wp} was very contrasted among
273 tree species. Three of them, Bp, Cb and Fs, showed a steep SFD% decrease. The strongest

274 reduction was observed in Bp: at Ψ_{wp} of ca. -1.3 MPa, SFD% was reduced by 80% of its
275 maximum value. A 80% reduction in SFD% was observed at $\Psi_{wp} = -2.0$ MPa in Cb and Fs,
276 while there was almost no SFD% decrease in the two *Quercus* species. Behaviour of Sc has to
277 be underlined: unlike the other studied species, the decrease was not exponential, but seemed
278 to occur abruptly, when Ψ_{wp} reached the threshold of -0.8 MPa.

279 **Tree transpiration**

280 Fig. 5 shows the seasonal variation of the mean transpiration rate for each species. In absence
281 of water stress, at the beginning of the growing season, mean daily transpiration was higher in
282 Fs, reaching 20 to 25 dm³ day⁻¹, than in the other species; in Qr, maximum transpiration was
283 only ca. 10 dm³ day⁻¹. In Bp, Cb, and Sc, transpiration rates were comparable, 10 to 15 dm³
284 day⁻¹.

285 Cumulated transpiration over 165 days (from the beginning of May to mid-October) was
286 calculated for each species. When comparing similar tree on DBH bases, we found that Fs and
287 Sc reached the largest values, with seasonal transpiration rates about 1400 dm³ and Qr the
288 lowest (about 500 dm³). Bp and Cb exhibited almost the same values (900 and 850 dm³
289 respectively).

290 **Up-scaling transpiration from tree to stand**

291 Fig. 6 shows the seasonal evolution of E_c and REW during the 2006 growing season. At the
292 beginning of the growing season, in absence of water shortage and quite high PET (3 to 4 mm
293 day⁻¹), the mean daily E_c was about 2.0 to 2.5 mm day⁻¹. When drought developed, E_c
294 progressively decreased, reaching very low rates, around 0.5 mm day⁻¹ at the maximum
295 drought intensity (REW=0.2; DOY 213-215), *i.e.* 20% of the maximum E_c .

296 The cumulated stand transpiration over 165 days (from beginning of May to mid-October)
297 reached 170 mm; in a nearby 40 yr.-old beech stand (Carboeurope site), cumulated
298 transpiration was 184 mm (data not shown).

299 **Canopy conductance to water vapour**

300 We calculated the canopy conductance to water vapour for each tree species, *via* the stand
301 characteristics (basal area and leaf area) of each species.

302 Fig. 7 shows the dependency of g_c to VPD and R_g . In each of the studied species, the canopy
303 conductance increased with R_g and decreased when VPD increased. As for sap flux density
304 and transpiration (Fig. 3 and 5) large differences in canopy conductance between species were
305 observed. In the absence of water stress ($\Psi_{wpi} > -0.4$ MPa), g_c reached $1.4 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ in Fs when
306 R_g was high and $0.5 < \text{VPD} < 1$ kPa, while g_c reached $0.5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ in Qr and intermediate
307 values for the other species. The decrease of g_c with VPD was exponential in all the studied
308 species and the all the R_g classes. Response of g_c to R_g had a non-quadratic hyperbola shape,
309 whatever species or the VPD.

310 g_c variation was fitted according to a non linear model (equation 6). The fitted parameters are
311 shown in Tab. 3. Species sensitivity to drought can be assessed through the fitted coefficient
312 d . We obtained the following species ranking from the most to the less sensitive: Bp > Fs >
313 Cb > Sc > Qr.

314

315 **Stomatal sensitivity to atmospheric drought**

316 In this study, canopy was tightly coupled with the atmosphere: the decoupling coefficient, as
317 calculated from Jarvis and McNaughton (1986) ranged between 0.05 and 0.10 under high soil
318 water availability (data not shown). Such low values indicate a strong stomatal control of
319 transpiration and a strong influence of VPD on the canopy conductance to water vapour.

320 Stomatal sensitivity was estimated in absence of water shortage and during drought periods
321 for each species, calculating the reduction of g_c due to atmospheric drought (Fig. 8, Tab. 4).
322 Under well watered condition ($\Psi_{wp} > -0.4$ MPa), g_c reduction due to VPD was quite similar for
323 all the studied species, but we can note that Cb seemed to be the most sensitive species to
324 VPD, and Bp the least. Under drought conditions ($-0.8 < \Psi_{wp} < -1.4$ MPa), investigated species
325 were more sensitive to VPD. The pioneer species (Bp, Sc) seemed to be less sensitive to VPD
326 than the late successional species (Fs, Cb). Unfortunately, 2006 summer drought was not dry
327 enough to induce water stress in Qr.
328

329

330 Discussion

331 Tree species are known to exhibit different behaviour in their water relation when an extreme
332 drought occurs (Bréda et al., 2006): predawn water potentials levels (Bréda et al., 2004 ;
333 Leuzinger et al., 2005), sap flux densities (Holscher et al., 2005; Leuzinger et al., 2005; Pataki
334 et al., 2000) and stomatal and canopy conductances to water vapour (Ciencela et al., 1997;
335 Leuschner et al., 2008) are strongly reduced.

336 The novelty of our study lays in the fact that (i) it was conducted in a naturally regenerated
337 stand, with tree species belonging to a large range of the forest succession (from pioneer to
338 late successional) and grown under the same pedo-climatic context, (ii) measurements were
339 performed under contrasted meteorological conditions; (iii) we analysed the effects of both
340 soil and atmospheric drought (iv) transpiration measurement were scaled up to the stand.

341

342 Response to soil drying

343 Response to soil drying was analysed at both tree (SFD, transpiration) and canopy level,
344 assuming the homogeneity of the canopy.

345 On the analytic point of view, SFD% led to the stomatal behaviour of each species. We
346 highlighted contrasted response of SFD% to water potential decrease among the studied
347 species (Fig. 4). At $\Psi_{wp} = -1.2$ MPa (*i.e.* the lowest value allowing comparison among all
348 species, except Sc), Qp and Qr showed almost no reduction in transpiration, while in Cb and
349 Fs it decreased of *ca.* 50% and 80% in Bp. The fact that Qp and Qr maintained high
350 transpiration rates during the 2003 summer drought (-2.0 MPa $< \Psi_{wp} < -2.2$ MPa), the most
351 severe drought for the last 50 years in this area (Granier et al., 2007) was amazing. The same
352 observation was also reported in Switzerland in 2003 in a 80-100 years mixed broadleaved

stand, were comparable predawn water potential levels were found (Leuzinger et al., 2005). In 2003, SFD% of Cb and Fs decreased to 20%, when their Ψ_{wp} were close to -2.2 MPa. Such drastic reduction of transpiration was already observed by Leuzinger et al. (2005), for comparable Ψ_{wp} level. Bp showed the strongest and the earliest response to Ψ_{wp} variation (Fig. 4), caused by an early stomatal conductance regulation, as shown by Aspelmeier and Leuschner, (2004). In contrast to the others species, the SFD% response to Ψ_{wp} did not follow an exponential decrease for Sc (Fig. 4): SFD% remained at maximum until Ψ_{wp} reached the threshold of -0.8MPa. Then, a drastic decrease was observed. This lack of stomatal closure when soil begin to dry was observed on willow clones (Wikberg and Ögren, 2004) and could be linked to low rates of endogenous ABA transported from roots to shoots (Aasamaa et al., 2002; Loewenstein and Pallardy, 1998).

SFD (Fig. 3) showed a large range of rates depending species. In the absence of water stress, Fs showed the highest midday SFD rates ($3.5 \text{ dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$) while Qr showed the lowest ($1.2 \text{ dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Maximum SFD rates in Fs were similar to those cited in literature (Granier et al., 2000), and *Quercus* displayed slightly lower values in our study ($1.2 \text{ dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$) than in Bréda et al., (1994) ($2.5 \text{ dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$) for quite lower LAI (6 against 7.6), and quite older trees (40 years old against 15-25). Our lower values have not to be related to a drought-differed effect, as we obtained the same SFD values for Qr in 2003 before the drought and the others studied years (data not shown). Furthermore, Holscher et al. (2005), using the same sap flow technique, found lower values than ours in Fs and Cb: 2 and 1 $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$, respectively, against 3.5 and 2.8 $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ in our study) that could be attributable to lower LAI (5 against 7.6) and tree DBH and ages (180 years old). In the same way, the high LAI and the youth of our stand could involved highest birch SFD rates than generally observed in the literature (midday values reached 2.6 $\text{dm}^3.\text{dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ in our study against 1.3 (Bovard et al., 2005) to 1.8 (Daley and Phillips, 2006) for stand LAI comprised

378 between 2.8 and 3.8 and tree age from 50 to 90 years old. Amazingly, *Salix* genus displayed
379 almost the same SFD rates, from 2 to 5 $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Lambs and Muller, 2002; Schaeffer et
380 al., 2000) whatever the species, the stand age and structure).

381 Our tree species exhibited a large range of different transpiration rates (Fig. 5), from 5-
382 $10 \text{ dm}^3 \cdot \text{day}^{-1}$ (in Qr, Bp and Cb) to 20-25 $\text{dm}^3 \cdot \text{day}^{-1}$ (in Fs) under non-limiting conditions.
383 There is no apparent relationship between the stomatal behaviour of the species (as derived
384 from sap flux measurement) and the amount of water transpired: among species that did not
385 reduce their SFD%, one showed the lowest transpiration rates (Qr) while another had much
386 higher rates (Sc). On the other hand, Fs, that strongly reduced its SFD% during drought was
387 characterized by the highest transpiration rate.

388 Derivation of canopy conductance from tree transpiration depends on several
389 assumptions, especially the homogeneity of the canopy. We made this assumption, even if
390 surface roughness, leaf dimension, and aerodynamic properties, or tree height, may slightly
391 vary between trees. However, LAI measurements in 49 points of the stand showed a very
392 slight dispersion indicated a relative homogeneity and allowed the “big leaf” approach.
393 Furthermore, in order to compare the behaviour and the contribution of each species in the
394 stand under large soil water and climatic conditions, we calculated g_c for each species, like if
395 stand was a mono-specific stand of each species. This assumption allowed us (i) to modelise
396 the variation of g_c with climatic variables (R_g and VPD) and the response to water stress (Tab.
397 3); (ii) to estimate the decoupling coefficient, which low values ($\Omega=0.05$ to 0.1) indicated, in
398 all investigated species, a strong stomatal control of transpiration, and therefore a strong
399 influence of VPD on canopy conductance (iv) to test the stomatal sensitivity to VPD of each
400 species.

401 As expected, due to its large transpiration rates, Fs exhibited the highest values of g_c (about 1
402 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ for $R_g > 600 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ and VPD = 1 kPa) whereas Qr showed the lowest (about $0.5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$

403 in the same conditions). The values were similar to that found in other beech stands (Granier
404 et al., 2000); however, we found lower values in oaks than those reported in the literature (1.2
405 to 1.4 cm.s⁻¹ Granier and Bréda, 1996; Granier et al., 1996). Such low values of g_c are linked
406 to low SFD rates (see above).

407 Through g_c modelling, we could assess the drought sensitivity of the species, as related to
408 measured or estimated Ψ_{wp} measurements. The most sensitive species were those that strongly
409 reduced their SFD and transpiration rates: Bp, Fs and Cb (Tab. 3). However, even if Cb and
410 Fs were characterized by similar decrease in SFD in response to Ψ_{wp} (Fig. 4), the sensitivity to
411 Ψ_{wp} of Fs and Bp seemed to be similar, whereas Cb exhibited a slighter one. As expected, Sc
412 and Qr were the least sensitive.

413 **Stomatal sensitivity to VPD**

414 As g_c is tightly coupled to the atmosphere, we focused on its sensitivity to VPD. Oren et al.,
415 1999 analysed canopy sensitivity to VPD through the fit of a logarithmic decreasing function,
416 where the slope (m) represents the stomatal sensitivity to VPD. However, in our study, we
417 preferred to calculate the reduction of g_c when increasing VPD from 1 to 3 kPa, that represents
418 normally observed values, using the model g_{c2} (R_g being fixed at 600 W.m⁻²) at two water
419 stress intensities (no ($\Psi_{wp} > -0.4$ MPa) and water-stress ($-1.4 < \Psi_{wp} < -0.8$ MPa)). In the
420 absence of water stress, we observed a similar range of canopy conductance decrease among
421 our species, from 35% for the least sensitive, Bp, to 42% for the most sensitive, Cb. Some
422 studies found that beech is a very atmospheric drought sensitive species (Herbst et al., 2008;
423 Oren et al., 1999), but Herbst et al. (2008) found that beech sensitivity was lower than in oak
424 or in birch and Kocher et al., 2009 found that it is lower than in hornbeam. As these later
425 authors, but unlike Oren et al. (1999), we did not report a tendency for ring-porous trees to
426 have higher stomatal sensitivity than co-occurring diffuse porous trees. To our knowledge,
427 there are no published data on stomatal sensitivity of goat willow.

428 Under drought condition, stomatal sensitivity was more important for all the considered
429 species, as described in Kocher et al., 2009. Furthermore, pioneer species, Bp and Sc, showed
430 the least sensitivity to VPD (*ca.* 45%) in comparison with the late successional ones (Cb and
431 Fs: 55%). As VPD and R_g displayed the same evolution, this greater ability of pioneer species
432 to maintain stomata open under soil water stress allowed photosynthesis. This feature may
433 confer them an advantage in water use capacity. Moreover, better water use efficiency for
434 pioneer than late successional species had already been observed in tropical rainforest species
435 (Bonal et al., 2000; Nogueira et al., 2004).
436 Unfortunately, as the up-scaling concerns 2006 growing season, no data were available for Qr
437 species in drought conditions.

438

439 **Synthesis at tree and stand scales**

440 *Species response to drought*

441 First, even if Bp and Sc are pioneer species and showed comparable transpiration rates under
442 optimal conditions, they displayed contrasted SFD, transpiration and g_c responses to both soil
443 and atmospheric drought. Bp showed strong sensitivity to Ψ_{wp} and to VPD, while Sc showed
444 a lesser sensitivity to Ψ_{wp} but a similar sensitivity to VPD. The causes of such discrepancy
445 could lead in their root distribution and therefore their water uptake capacities: even if Bp and
446 Sc are both characterized by deep root systems, water uptake of Bp would take place only in
447 the shallower soil layers (Zapater et al. in prep). Second, *Quercus* species did not experience
448 drought in 2006. More surprisingly, they almost did not reduce their flux in 2003 (Leuzinger
449 et al., 2005). We suggested that this behaviour would be related to the lower transpiration
450 rates than Fs and a deep root system (Bréda et al., 1995; Zapater et al in prep) allowing oaks a
451 deep water uptake. Third, Cb and Fs displayed the same behaviour when drought developed.

452 Fig. 4 shows their strong SFD% decrease with Ψ_{wp} . However, when modeling canopy
453 conductance, we highlighted that Fs was more sensitive to Ψ_{wp} while Cb was more sensitive
454 to VPD. Quantitatively, sap flow and tree transpiration were lower in Cb than in Fs, as also
455 reported by Holscher et al. 2005.

456

457 *Whole stand response*

458 The occurrence of contrasted water-use strategies in a same stand provides advantages whose
459 more reliable ecosystem in regard to increase of extreme events (see Bengtsson et al., 2000
460 for more details).

461 Testing this hypothesis *in situ* is very difficult, due to the complexity of interactions between
462 responses to climatic variables and drought, to stand structure, but our study is a step in this
463 direction. Amazingly, the cumulative estimation of transpiration in our mixed stand (Tab.2)
464 and in a neighbour pure beech stand were very close (170 and 184 mm respectively on 165
465 days), although contrasted functional diversity in drought responses species, different age (15-
466 25 and 40 years old) and LAI (7.9 and 6.5). Such result was also highlighted by Leuchner et
467 al., 2008, who compared three stands differing in their degree of biodiversity, but similar in
468 terms of basal area, tree age and LAI. They concluded that species diversity seemed to have a
469 weak effect on stand transpiration, even if specific traits were contrasted.

470 Nevertheless, even if our stand is mainly composed of beeches and hornbeams (Tab. 2), the
471 contribution of the others species, even if less abundant, induce some differences in
472 comparison with a pure beech stand :

473 (i) in terms of quantities of water transpired (When modeled stand transpiration,
474 simulated pure beech stand reached 3mm day^{-1} , and mixed stand reached only
475 2mm. day^{-1} , data not shown). Note that the neighbour pure beech stand showed

476 the same daily values as the younger mixed stand, probably because of lower
477 LAI and basal area, due to a thinning two winters ago

478 (ii) in terms of water use by the different species: in a monospecific stand,
479 competition for water and nutrient would be more drastic, because confined in
480 the same soil layers, and therefore stomatal regulation could take place earlier
481 in the season. However, the comparison of the two neighbouring stand did not
482 allow to conclude at an earlier regulation in the pure stand during the 2006
483 summer drought. This could be due to the difference in age and structure of the
484 stands : as the trees are older and higher in the pure stand, we can suppose that
485 the root system of these trees are more developed in depth (Dawson, 1996b),
486 allowing access to water later in the season than in younger stands.
487 Furthermore, the lower LAI consecutive to the thinning led to less competition
488 for soil available water, mainly in the shallower layers.

489

490 In this study, we showed that interspecific functional diversity in the forest ecosystem can be
491 an important factor to face the actual and coming extreme climatic events: resources, like
492 water in our study, could be optimized. This kind of study has to be completed by studies
493 considering older mixed stands.

494 To conclude, as these contrasted responses to drought between species could alter tree
495 performances and species specific competitiveness in regard to climatic change (Zweifel et
496 al., 2009), these kind of results could partially drive to changes in vegetation dynamics,
497 favouring drought tolerant species like *Quercus* at *Fagus* expense.

498

499 **Acknowledgments**

500 We are very grateful to Bernard Clerc, Pascal Courtois, Jean Marie Gioria and Patrick Gross
501 for their technical support and assistance in field. We would also thank you Magali Roussel,
502 Sylvia Pardonnet, Cedric Barley, Didier Le Thiec and Guillaume Storchi for their help in field
503 measurements. The financial support for this research was provided by the French
504 programme, Ecoger. Marion Zapater was supported by a Doctoral fellowship from the French
505 Ministry of Research.

506

507

508

509 **References**

- 510 Aasamaa K., Sober A., Hartung W. and Niinemets U., 2002. Rate of stomatal opening, shoot
511 hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic
512 acid concentration in six temperate deciduous trees. *Tree Physiol.* 22: 267-276.
- 513 Angelstam P., 1998. Maintening and restoring biodiversity in European boreal forests by
514 developing natural disturbance regimes. *J. Veg. Sci.* 9: 593-602.
- 515 Aspelmeier S. and Leuschner C., 2004. Genotypic variation in drought response of silver
516 birch (*Betula pendula*): leaf water status and carbon gain. *Tree Physiol.* 24: 517-528.
- 517 Bengtsson J., Nilsson S., Franc A. and Menozzi P., 2000. Biodiversity, disturbances,
518 ecosystem function and management of European forests. *For. Ecol. Manage.* 132: 39-
519 50.
- 520 Bonal D., sabatier D., Montpied P., Tremeaux D. and Guehl J., 2000. Interspecific variability
521 of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy
522 integration. *Oecologia.* 124: 454-468.
- 523 Bovard B., Curtis P., Vogel C., Su H. and Schmid H., 2005. Environmental controls on sap
524 flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiol.* 25: 31-38.
- 525 Bréda N., Cochard H., Dreyer E. and Granier A., 1993b. Field comparison of transpiration,
526 stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus*
527 *robur* under water stress. *Ann. For. Sci.* 50: 571-582.
- 528 Bréda N., Granier A. and Aussenac G., 1994. Effects of thinning on soil and tree water
529 relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.).
530 *Tree Physiol.* 15 (5): 295-306.
- 531 Bréda N., Granier A. and Aussenac G., 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte
532 climatique des 54 dernières années: analyse écophysiological et influence sur les
533 arbres forestiers. *Rev. For. Fr.* LVI: 109-131.

- 534 Bréda N., Granier A., Barataud F. and Moyne C., 1995. Soil water dynamics in oak stand. I.
535 soil moisture, water potentials, and water uptake by roots. *Plant Soil*. 172: 17-27.
- 536 Bréda N., Huc R., Granier A. and Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under
537 severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and
538 long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: 625-644.
- 539 Ciencela E., Kucera J., Lindroth A., Cermak J., Grelle A. and Halldin S., 1997. Canopy
540 transpiration from a boreal forest in Sweden during a dry year. *Agr. For. Met.* 86: 157-
541 167.
- 542 Daley M. and Phillips N., 2006. Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal
543 conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiol.* 26: 419.
- 544 Dawson T., 1996b. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance
545 and transpiration analyses: the role of the size and hydraulic lift. *Tree Physiol.* 16:
546 263-272.
- 547 GIEC, 2007. Bilan des changements climatiques. contribution des groupes de travail 1,2 et 3
548 au quatrième rapport d'évaluation du groupe d'experts. Equipe de la rédaction
549 principale: Bernstein, L; Bosch, P; Canziani, O; Chen, Z; Christ, R; Davidson, O;
550 Hare, W; Huq, S; Karoly, D; Kattsov, V; Kundzewicz, Z; Liu, J; Lohmann, U;
551 Manning, M; Matsuno, T; Menne, B; Metz, B; Mirza, M; Nicholls, N; Nurse, L;
552 Palutikof, J; Parry, M; Qin, D; Ravindranath, N; Ren, J; Riahi, K; Rosenzweig, C;
553 Rusticucci, M; Schneider, S; Sokona, Y; Solomon, S; Stott, P; Stouffer, R;
554 Sugiyama, T; Swart, R; Tirpak, D; Vogel, C; Yohe, G; Sous la direction principale de
555 Pachauri, RK; Reisinger, A. Genève, Suisse. 103 p.
- 556 Granier A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc
557 des arbres. *Ann. For. Sci.* 42: 193-200.

- 558 Granier A., 1987. Evaluation of transpiration in a douglass-fir stand by means of sap flux
559 measurements. *Tree Physiol.* 3: 309-320.
- 560 Granier A., Biron P. and Lemoine D., 2000. Water balance, transpiration and canopy
561 conductance in two beech stands. *Agr. For. Meteorol.* 100: 291-308.
- 562 Granier A., Biron P., Breda N., Pontailier J. and Saugier B., 1996b. Transpiration of trees and
563 forest stands: short and longterm monitoring using sapflow methods. *Glob. Change*
564 *Biol.* 2: 274.
- 565 Granier A. and Bréda N., 1996c. Modeling canopy conductance and stand transpiration of an
566 oak forest from sap flow measurements. *Ann. For. Sci.* 53: 537-546.
- 567 Granier A., Breda N., Biron P. and Villette S., 1999. A lumped water balance model to
568 evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.*
569 116: 283.
- 570 Granier A., Breda N., Longdoz B., Gross P. and Ngao J., 2008. Ten years of fluxes and stand
571 growth in a young beech forest at hesse, north-eastern france. *Ann. For. Sci.* 65: .
- 572 Granier A., Reichstein M., Breda N., Janssens I., Falge E., Ciais P., Grunwald T., Aubinet
573 M., Berbigier P., Bernhofer C., Buchmann N., Facini O., Grassi G., Heinesch B.,
574 Ilvesniemi H., Keronen P., Knohl A., Kostner B., Lagergren F., Lindroth A., Longdoz
575 B., Loustau D., Mateus J., Montagnani L., Nys C., Moors E., Papale D., Peiffer M.,
576 Pilegaard K., Pita G., Pumpanen J., Rambal S., Rebmann C., Rodrigues A., Seufert G.,
577 Tenhunen J., Vesala I. and Wang Q., 2007. Evidence for soil water control on carbon
578 and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agr.*
579 *For. Meteorol.* 143: 145.
- 580 Hansen A., Neilson R., Dale V., Flather C., Iverson L., Currie D., Shafer S., Cook R. and
581 Bartlein P., 2001. Global change in forests: responses of species, communities, and
582 biomes. *BioScience.* 51 (9): 765-779.

- 583 Herbst M., Rosier P., Morecroft M. and Gowing D., 2008. Comparative measurements of
584 transpiration and canopy conductance in two mixed deciduous woodlands differing in
585 structure and species composition. *Tree Physiol.* 28: 959-970.
- 586 Holscher D., Koch O., Korn S. and Leuschner C., 2005. Sap flux of five co-occurring tree
587 species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees-Struct.*
588 *Funct.* 19: 637.
- 589 Hooper D., Chapin F., Ewel J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J., Lodge D.,
590 Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A., Vandermeer J. and Wardle
591 D., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current
592 knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- 593 Jarvis P. and McNaughton K., 1986. Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf
594 to region.. *Adv. Ecol. Res.* 15: 1-49.
- 595 Kocher P., Gebauer T., Horna V. and Leuschner C., 2009. Leaf water status and stem xylem
596 flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with
597 contrasting water use strategies. *Ann. For. Sci.* 66: 101-112
- 598 Lambs L. and Muller E., 2002. Sap flow and water transfer in the Garonne river riparian
599 woodland, France: first results on poplar and willow. *Ann. For. Sci.* 59: 301-315.
- 600 Leuchner C., Gebauer T. and Horna V., 2008. Canopy transpiration in temperate broad-
601 leaved forests of low; moderate and high tree species diversity. (in revision)
- 602 Leuzinger S., Zotz G., Asshoff R. and Körner C., 2005. Responses of deciduous forest trees
603 to severe drought in central Europe. *Tree Physiol.* 25: 650.
- 604 Levitt J., 1980. Responses of plants to environmental stresses. In Kozłowski T.(Ed.),
605 *Physiological ecology, a series of monograph, texts, and treatises.* Academic Press: pp
606 607.

- 607 Loewenstein N. and Pallardy S., 1998. Drought tolerance, xylem sap abscisic acid and
608 stomatal conductance during soil drying: a comparison of young plants of four
609 temperate deciduous angiosperms. *Tree Physiol.* 18: 421-430.
- 610 Nogueira A., Martinez C., Ferreira L. and Prado C., 2004. Photosynthesis and water use
611 efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a brazilian
612 reforestation. *Photosynthetica.* 42: 356.
- 613 Oren R., Sperry J., Katul G., Pataki D., Ewers B., Phillips N. and Schäfer K., 1999. Survey
614 and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapor
615 pressure deficit. *Plant, Cell Environ.* 22: 1515-1526.
- 616 Pataki D., Oren R. and Smith W., 2000. Sap flux of co-occurring species in a western
617 subalpine forest during seasonal soil drought. *Ecology.* 81: 2557-2566.
- 618 Quentin C., Bigorre F., Bréda N., Granier G. and Tessier D., 2001. Etude des sols de la forêt
619 de hesse. *Etude et Gestion des Sols.* 8: 215-229.
- 620 Saxe H., Cannel M., Johnsen Ø., Ryan M. and Vourlitis G., 2001. Tree and forest
621 functioning in response to global warming. *New Phytol.* 149: 369-400.
- 622 Schaeffer S., Williams D. and Goodrich D., 2000. Transpiration of cottonwood / willow
623 forest estimated from sap flux. *Agr. For. Met.* 105: 257-270.
- 624 Schär C., Vidale P., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M. and Appenzeller C., 2004. The
625 role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature.*
626 427: 332-336.
- 627 Tebaldi C., Hayloe K., Arblaster J. and Meehl G., 2006. Going to the extremes: an
628 intercomparison of model simulated historical and future changes in extreme events.
629 *Climatic Change.* 79: 185-211.
- 630 Wikberg J. and Ögren E., 2004. Interrelationships between water use and growth traits in
631 biomass-producing willows. *Trees.* 18: 70-76.

632 Zweifel R., Rigling A. and Dobbertin M., 2009. Species specific stomatal response of trees
633 to drought - a link to vegetation dynamics? J. Veg. Sci. 20: 442-454.

634

635 **Figure Captions**

636

637 **Table 1:**

638 Numbers of trees measured in sap flux density (SFD) and predawn water potential (Ψ_{wp}), for
 639 the years 2003 to 2006 of the investigated tree species (Bp: birch, Sc: goat willow, Qr:
 640 pedunculate oak, Qp: sessile oak, Cb: hornbeam, Fs: beech)

	Year	Bp	Sc	Qr	Qp	Cb	Fs
Sap Flow Density	2003			1	2	3	3
	2004			1	2	3	3
	2005	3			3	2	3
	2006	4	4	4		4	4
Ψ_{wp}	2003			1	2	3	3
	2005	3			3	2	3
	2006	3	3	4	4	4	4

641

642

643

644
645646 **Table 2**647 Characteristic of the studied trees of the different tree species in 2006: diameter at breast
648 height (DBH), tree height, stand basal area and proportion of each species in basal area and
649 stem density (N/ha).

Species	Studied trees	DBH (cm)	height (m)	Basal area * (m ² ha ⁻¹)	N ha ⁻¹ *
Bp	Bp1	7.20	9.3	0.2	119
	Bp2	6.00	8.5		
	Bp3	5.50	8.9		
	Bp4	7.10	9.1		
Sc	Sc1	7.60	9.3	0.3	642
	Sc2	9.80	9.6		
	Sc3	4.40	8.4		
	Sc4	8.90	9.7		
Qr	Qr1	7.10	8.4	0.8	835
	Qr2	8.10	8.8		
	Qr3	9.60	8.9		
	Qr4	8.30	7.7		
Cb	Cb1	6.00	8.3	3.3	8887
	Cb4	7.20	8.2		
	Cb5	7.00	8.5		
	Cb6	4.30	8.4		
Fs	Fs1	8.90	8.3	7.9	7337
	Fsa	10.6	9.0		
	Fs2	7.00	8.2		
	Fs4	7.70	7.8		
	Fs5	9.30	8.8		
	Fs7	8.00	8.7		
Stand				12.6	17820

650

651 * Data acquired in 2002 from Le Goff and Ottorini (personal communication)

652

653

654

655

656

657

658

659

660 **Table 3 :**

661 Fitted parameters of the canopy conductance functions depending on climatic variables

662 (global radiation, R_{gl}), vapor pressure deficit, VPD) and predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) as

663 an estimate of drought experienced by trees. See equation [6]

		a	b	c	d	r^2
	Bp	172.2	8.660	11.22	1.626	90.9
	Cb	354.0	1.633	1.940	0.849	84.0
gc	Fs	404.7	7.487	3.755	1.589	89.9
	Qr	180.8	1.561	4.854	-0.023	78.9
664	Sc	193.6	1.999	2.736	0.138	76.8

665 **Table 4:**666 Canopy conductance (g_c) reduction (in %) under well-watered and stressed conditions, when667 VPD increases from 1 kPa to 3 kPa (equation [7]; R_g was set at 600 W.m⁻²).

668

	g_c reduction (%)	
	$\Psi_{wp} > -0.4$ MPa	$-0.8 < \Psi_{wp} < -1.4$ MPa
Bp	35	43
Cb	42	56
Fs	37	56
Qr	38	
669 Sc	39	44

670

671 **Figures**

672

673

674 **Figure 1 :**

675 Seasonal cumulative rain (mm) of five growing seasons (beginning of May to End of
676 September) from 2002 to 2006.

677

678 **Figure 2:**

679 Seasonal course of global radiation (R_g , MJ.m^{-2}), vapour pressure deficit (VPD, hPa), rainfall
680 (mm), simulated relative extractable soil water (REW) over 160 cm depth, minimum, mean,
681 and maximum air temperature (T_{air}) and relative sap flux density (SFD%) for the 6 studied
682 tree species during the 2003 and 2006 growing seasons (DOY 166 to 258) (*Betula pendula*
683 (\square), *Salix Capreae* (\blacksquare), *Quercus robur* (\triangle), *Quercus petraea* (\blacktriangle), *Carpinus betulus* (\bullet),
684 *Fagus sylvatica* (\circ)).

685

686 **Figure 3:**

687 Diurnal courses of sap flux density (SFD, $\text{dm}^3.\text{dm}^2.\text{h}^{-1}$) in 5 of the 6 investigated species,
688 vapour pressure deficit (VPD, kPa) and global radiation (R_g $\text{W.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) on two dates in 2006:
689 early (left) and late (right) during the growing season (Relative extractable water = 0.74 and
690 0.22 respectively). SFD is the average of 4 individuals per tree species.

691

692 **Figure 4:**

693 Daily SFD% in the 6 studied tree species in relation to estimated predawn leaf water potential
694 (Ψ_{wp} , MPa), using the equation [1]. Each symbol represents a single tree. Measurements were
695 performed between DOY 165 (mid-June) and DOY 258 (mid-September) during 4 years,
696 from 2003 to 2006 (see table 1).

697

698 **Figure 5**

699 Mean tree transpiration ($\text{dm}^3.\text{d}^{-1}$) during the 2006 growing season (mean +/- standard error;
700 $n=4$ to 6 depending the species see table 2).

701

702 **Figure 6:**

703 Seasonal evolution of daily stand canopy transpiration (E_c , $\text{mm}.\text{d}^{-1}$, bars) and REW (circles).
704 Insert, the relationship between E_c ($\text{mm}.\text{d}^{-1}$) and potential evapotranspiration ($\text{mm}.\text{d}^{-1}$).

705

706 **Figure 7**

707 Canopy conductance to water vapour, as calculated from the Penman Equation (see [4]) under
708 well-watered conditions ($\Psi_{\text{wp}} > -0.4$ MPa). Canopy conductance of each species was
709 calculated as if the stand was monospecific. Each symbol represents a global radiation range
710 $R_g < 200 \text{ W}.\text{m}^{-2}$ (○), $200 < R_g < 400 \text{ W}.\text{m}^{-2}$ (●), $400 < R_g < 600 \text{ W}.\text{m}^{-2}$ (△), $R_g > 600 \text{ W}.\text{m}^{-2}$
711 (▲). We considered only the following conditions: net radiation $> 20 \text{ W}.\text{m}^{-2}$, VPD > 0.5 kPa,
712 periods of rainfall and the two following hours measurements removed of the analysis.

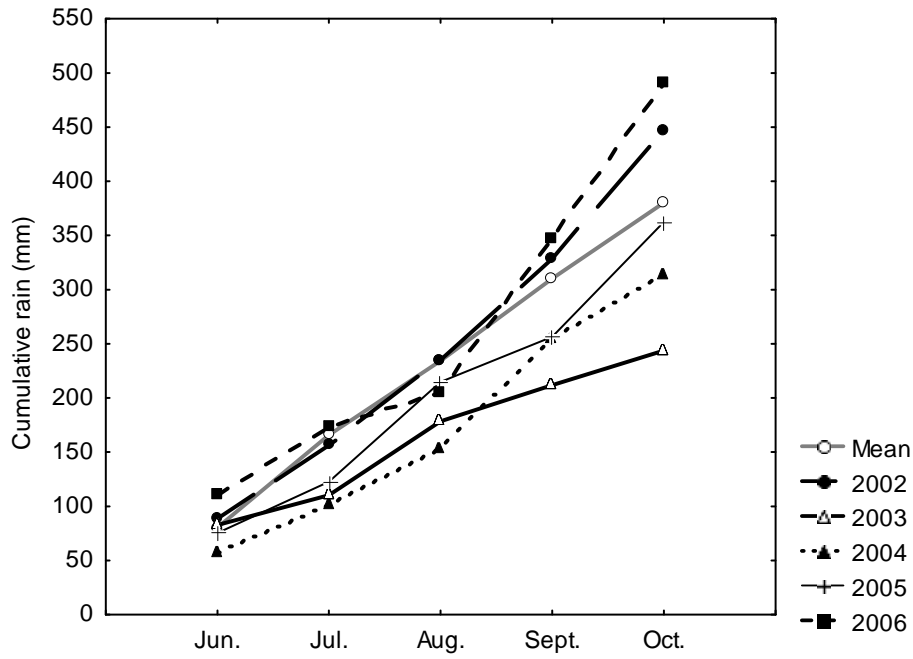
713

714 **Figure 8**

715 Variation of the modeled canopy conductance (g_c ; after Equation [7]) with vapour pressure
716 deficit (VPD) for 5 species, left: under well-watered conditions ($\Psi_{\text{wp}} > -0.4$ MPa) and right:
717 under water stress ($-1.4 < \Psi_{\text{wp}} < -0.8$ MPa). g_c of the different species was calculated as if it
718 was monospecific stand of each species, and then modelized with equation [7] (see table 3).

719

720 **Figures**



721

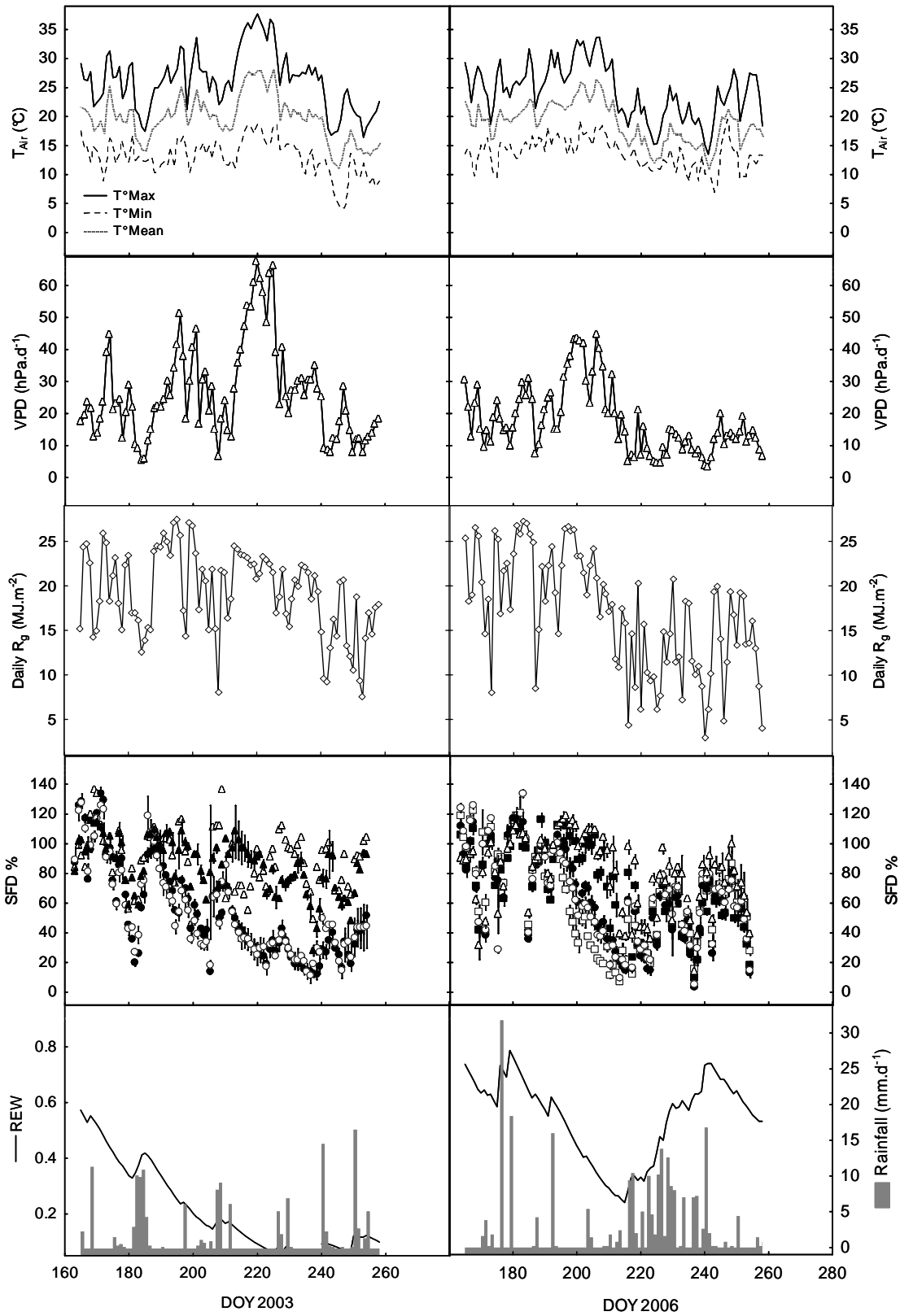
722 **Figure 1**

723

724

725

726

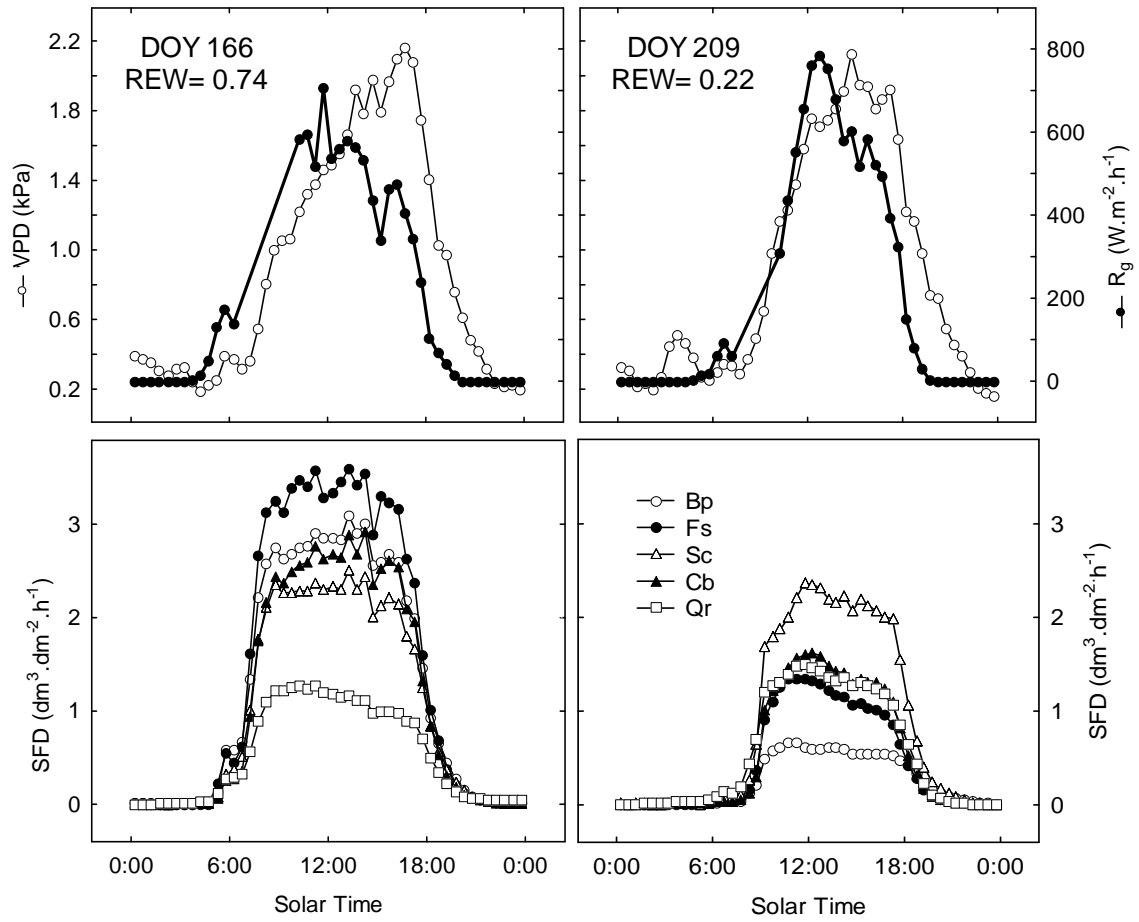


727

728 **Figure 2:**

729

730



731

732 **Figure 3:**

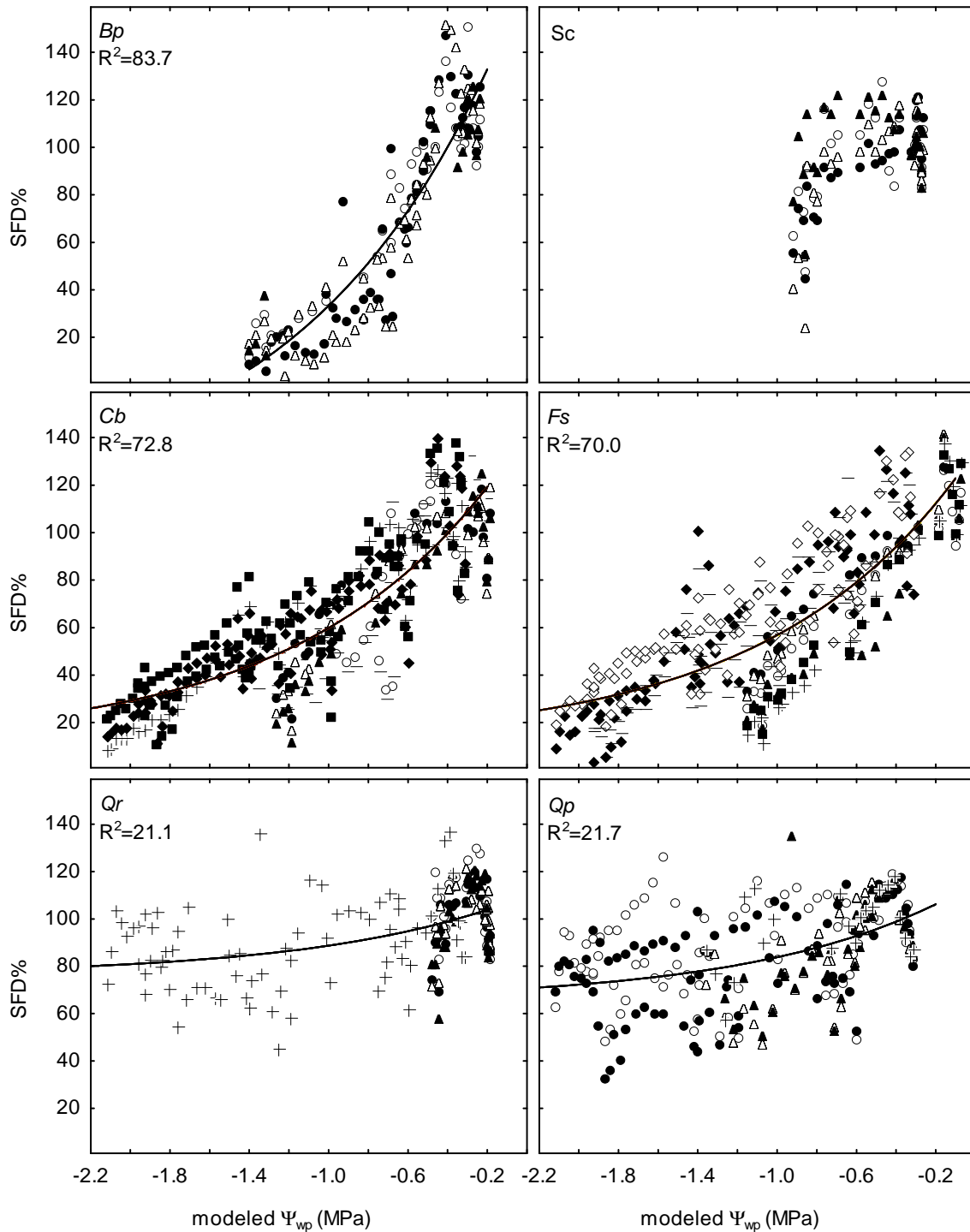
733

734

735

736

737 **SFD**

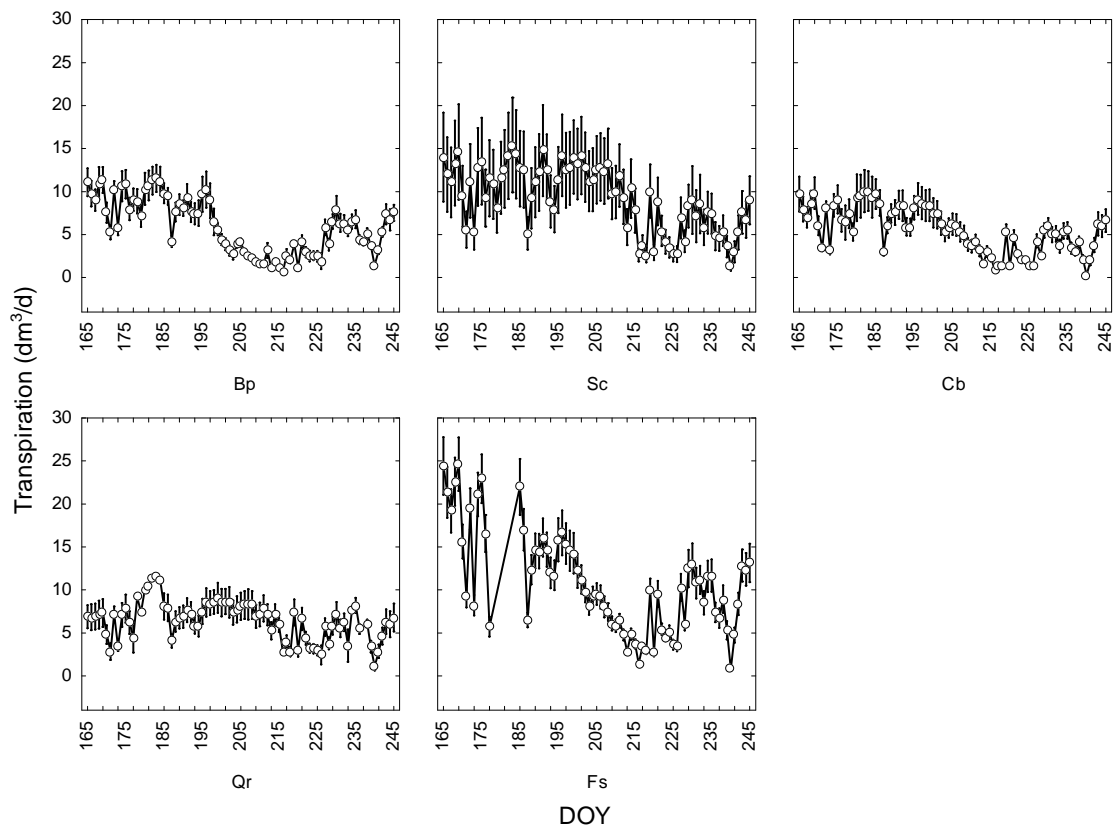


738

739 **Figure 4:**

740

741 **Transpiration**



742

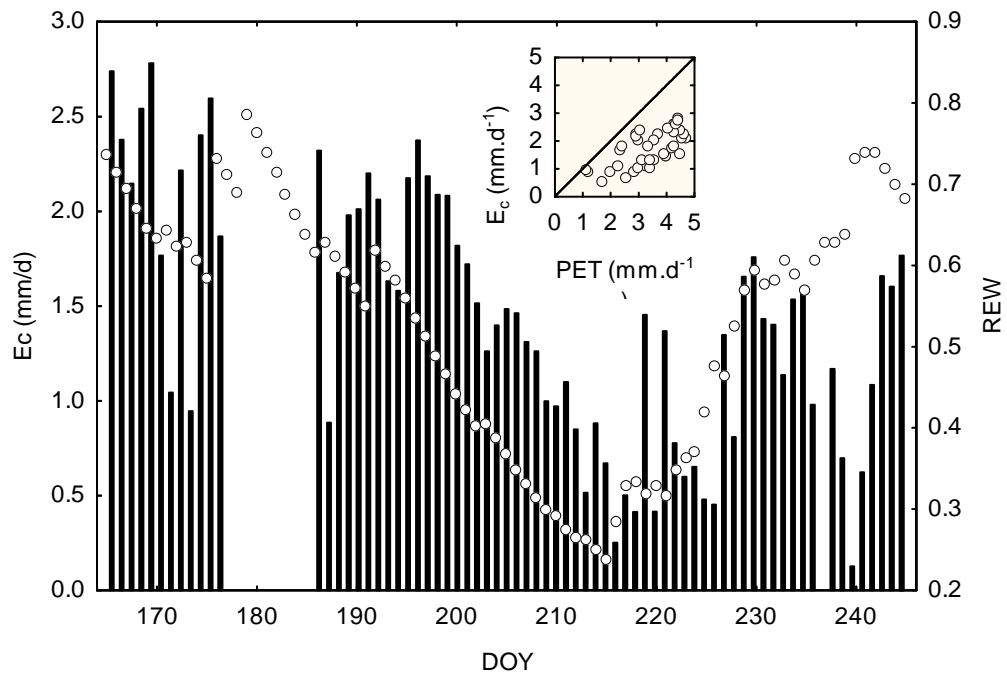
743 **Figure 5**

744

745

746

747



748

749 **Figure 6:**

750

751

752

753

754

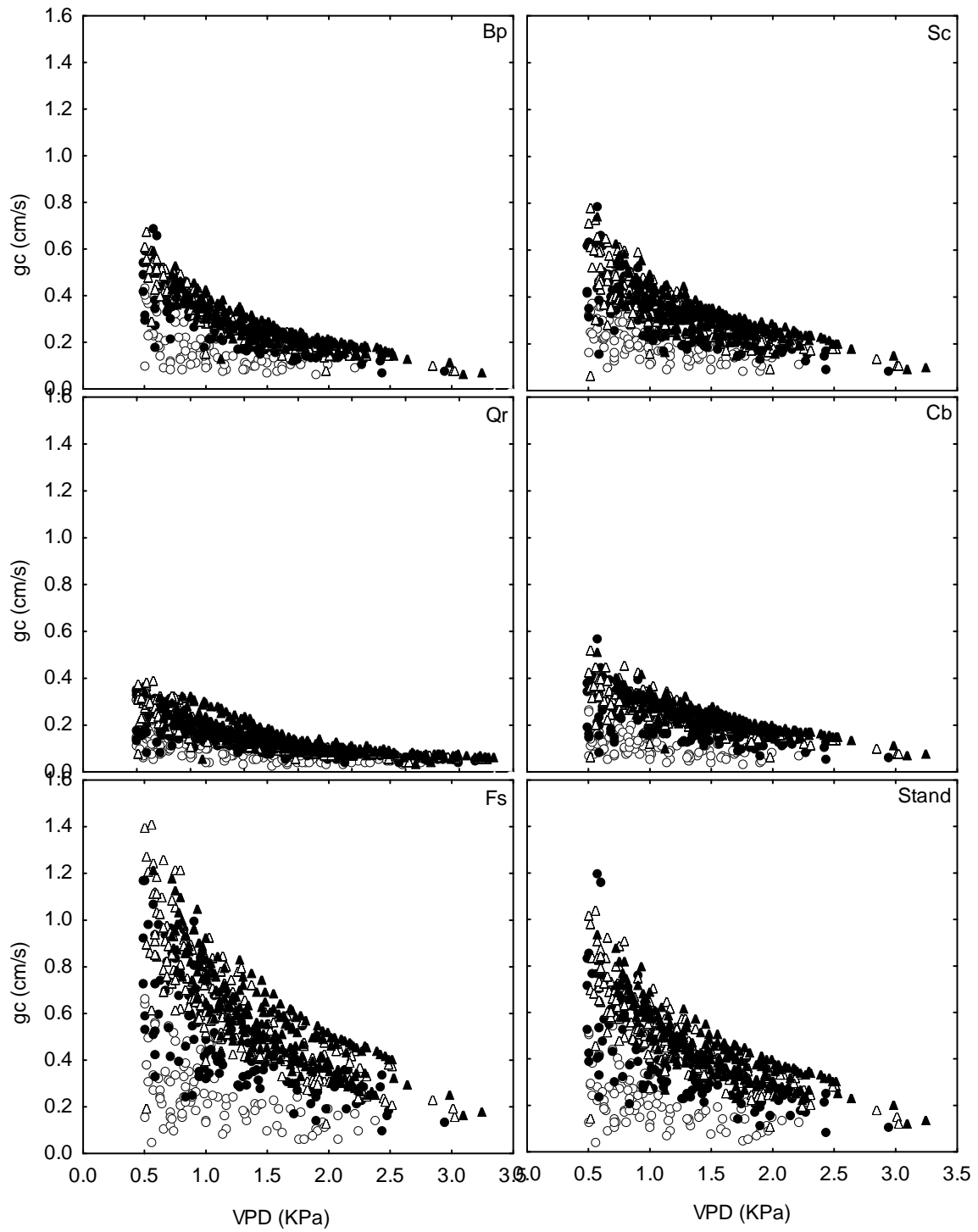
755

756

757

758

759

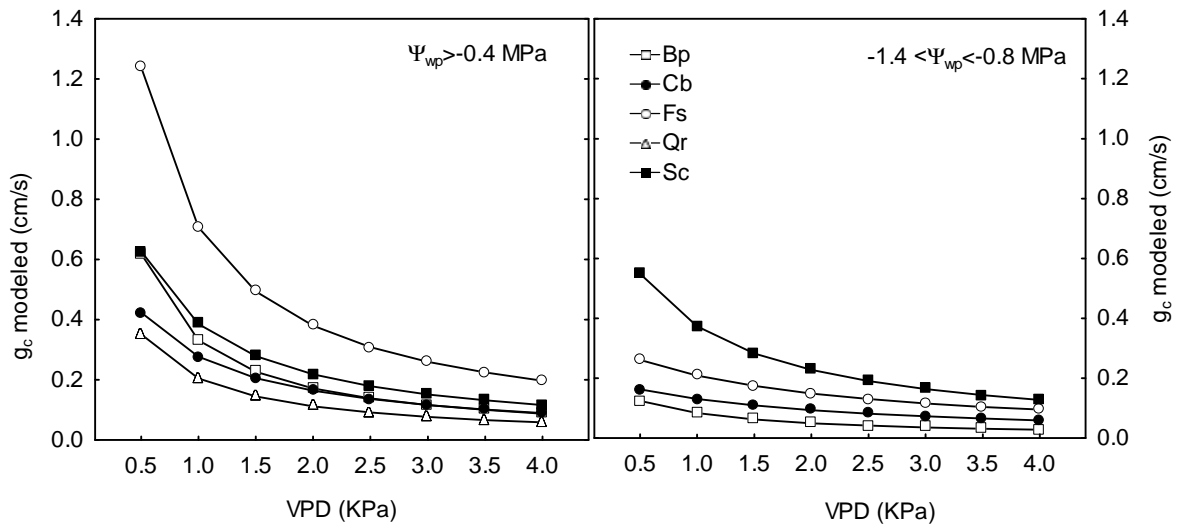


760

761 **Figure 7**

762

763



764

765 **Figure 8**

766

767

768

769

770

771

Publication 2

Localisation of tree water uptake using hydrological tracers and root distribution in young broad leaved naturally regenerated forest.

Zapater M, Bréda N, Hossann C, Brechet C, Lefevre Y & Granier A.

En préparation pour "Plant and Soil"

24 **Key words:** stable isotopes, water uptake, root densities, sap flow, predawn water potential,
25 broad leaved mixed forest

26

27 **Abstract**

28 Since decades, studies had been conducted on water balance in forest. However, although tree
29 or stand transpiration and soil water content are widely studied, less is known on fine root
30 distribution and root water uptake, for obvious technical reasons.

31 To describe water uptake among co-occurring species, a combined approach of root densities
32 distribution, isotopic experiment, predawn leaf water potential and sap flow measurements
33 was mobilized in a young mixed broadleaved stand. We found that

34 (i) the use of natural isotopic abundance is not suitable on the neoluvisol studied and in a
35 semi-continental climate;

36 (ii) soil labelling is an alternative that provides interesting results, but long term
37 experiments (more than a growing season) are difficult to manage

38 (iii) labelling experiments allowed the determination of water uptake depth of different
39 tree species (from deeper to shallower *Quercus petraea* > *Carpinus betulus*>
40 *Betula pendula*=*Fagus sylvatica*)

41 (iv) Relationship between water uptake and rooting pattern are not always highlighted,
42 whereas we observed a strong relationship between sap isotopic signature and sap
43 flow regulation, and a slighter one with Ψ_{wp} indicating that in the same site soil
44 and climatic situation, the most the species experienced drought, the shallowest the
45 water uptake and the strongest the sap flow regulation.

46 It appears that water strategies of the investigated species are complementary, allowing a
47 partitioning and better use of soil resources.

48

49

50

51 **Introduction**

52

53 Tree species are known to have different behavior in their drought response, some species
54 being able to maintain their transpiration rate while others show a strong transpiration
55 regulation. These contrasted strategies are partly linked to capacities of trees to uptake water
56 when soil is drying out (see Bréda et al. 2006 for a recent review; Levitt 1980) which is
57 determined by resistance to cavitation of xylem, root distribution and density, and root to leaf
58 ratio (Sperry et al. 1998).

59 The expected increase in frequency of summer droughts in Europe (GIEC 2007; Saxe et al.
60 2001; Schär et al. 2004, Tebaldi et al. 2006) is driving concern in accurately understanding
61 the effects of drought on forest trees water use, and trees water uptake patterns. Furthermore,
62 the increasing interest in biodiversity needs an overall understanding of mixed forest
63 functioning and particularly its soil compartment: root distribution and densities, water
64 transfers, trees water uptake. Indeed, (i) this compartment is the least understood because of
65 inherent difficulties in observing underground processes, (ii) trees growing in mixed stands
66 can exhibit contrasted soil exploration capacities (Leuschner et al. 2004a; Moreira et al. 2000;
67 Sanchez-Perez et al. 2008), (iii) root distribution is usually seen as an indicator of competition
68 for nutrient and water between trees (Holscher et al. 2002; Moreira et al. 2000; Sanchez-Perez
69 et al. 2008).

70 Because of obvious difficulties in root water uptake measurements, data mainly results from
71 modeling or simulation (Leuschner 1998; Musters et al. 2000; Warren et al. 2005). Modeling
72 of water status and transfer of forests is based upon both water and energy forest balance
73 (Leuschner 1998; Musters et al. 2000), and on root distribution. Furthermore, in mixed stands,
74 the mechanistic models use individual tree parameters including tree transpiration rate, water

75 absorption and root information (Oltchev et al. 2002). However, it is important to note that
76 root presence may not be a reliable indicator of either actual water or nutrient uptake
77 dynamics in either time and space (Ehleringer and Dawson 1992; Leuschner 1998; Nordén
78 1990; Plamboeck et al. 1999). Tree water uptake could also be measured directly through
79 different methods: some studies deal with soil water potentials and soil water content
80 variation (Bréda et al. 1995; Espeleta et al. 2004; Meinzer et al. 2007; Warren et al. 2005),
81 whereas others used endoscopic monitoring and minirhizotrons techniques allowing direct
82 measurement of fine root production and mortality (Hendricks et al., 2006), miniature sap
83 flow gauges on fine roots (Coners and Leuschner 2002; Coners and Leuschner 2005;
84 Leuschner et al. 2004a) or biogeochemical tracers (deuterium, ^{18}O) in natural abundance
85 (Dawson 1993a; Dawson 1996b; Querejeta et al. 2003 b) or through labelling experiments
86 (Bishop and Dambrine 1995; Moreira et al. 2000; Plamboeck et al. 1999; White et al. 1985).
87 All these methods present weaknesses: (i) soil water potential yields information on the depth
88 and amount of water uptake but impossible to distinguish the behavior of the individual trees,
89 (ii) miniature sap flow gauges yield information on one root, from which the specific area has
90 to be determined, and involve an estimation of total root area to assess the water uptake by the
91 whole tree, (iii) using natural abundance of stable isotope of water is not possible in all sites,
92 especially where the vertical gradient of isotopic signatures in soil water is small. The use of
93 hydrological tracers is based on the fundamental observation that there is no fractionation of
94 hydrogen (H , D) nor oxygen (^{16}O , ^{18}O) in water during water uptake by roots (Dawson and
95 Ehleringer 1991; White et al. 1985) (except for halophytic and xerophytic plant (Ellsworth
96 and Williams 2007; Lin and da Sternberg 1993), nor during water transport between roots
97 and shoots (Ehleringer and Dawson 1992). Therefore, in non-xeric or -coastal areas,
98 hydrogen or oxygen isotope ratio analysis of the xylem sap, which has not been exposed to
99 evaporative enrichment should reflect the composition of water sources used by the plants

100 (Brunel et al. 1995; Dawson and Ehleringer 1991; White et al. 1985). Nevertheless, using
101 hydrological tracers in order to measure water uptake provides integrated information on the
102 overall depth of water uptake, reflecting the various zone(s) and depth(s) from which the plant
103 is currently extracting soil water (Ehleringer and Dawson 1992). Furthermore, adding an
104 isotope-enriched solution on forest floor can give uneven labelling due to soil preferential
105 pathway and so makes confusing the analysis. To avoid weakness of each method, some
106 studies have combined them. In this way, Bréda et al. (1995) have determined root
107 distribution, soil water retention curves and leaf water potential, whereas Sanchez-Perez et al.
108 (2008) combined tree sap flow measurements, ^{18}O isotopic composition and root distribution
109 in a mixed stand.

110 To understand the pattern of water uptake of tree species growing in a young naturally
111 regenerated temperate broadleaved mixed forest, we combined complementary methods:
112 deuterium labelling, tree sap flow, soil and leaf water potential, volumetric humidity and root
113 distribution. The objectives of this study were thus to:

- 114 (i) characterize root distribution of trees and highlight the capacities of the
115 different species to face with soil physical constraints;
- 116 (ii) assess water uptake patterns and proportion of water up taken above and below
117 a pedological constraint according to species;
- 118 (iii) link this information on water uptake and on drought responses of the
119 investigated tree species: their reduction in transpiration and drop in predawn
120 leaf water potential.

121

122

123

124

125 **Material and methods**

126

127 *Experimental site*

128 The study was conducted in a young broad-leaved mixed forest in the state forest of
129 Hesse (France, Moselle, N 48°40'27"; E 7°03'53", elevation 305m). The stand was composed
130 of 15 to 25 years-old naturally regenerated trees, including, from the most to the less abundant
131 species: European beech (*Fagus sylvatica*: **Fs**) , hornbeam (*Carpinus betulus*: **Cb**), oaks
132 (*Quercus robur*: **Qr** and *Quercus petraea*: **Qp**), goat willow (*Salix capreae*: **Sc**) , silver birch
133 (*Betula pendula*: **Bp**), trembling aspen (*Populus tremula*: *Pt*) and wild cherry (*Prunus avium*:
134 *Pa*) (Le Goff and Ottorini personal communication). Beech, hornbeam and oaks represented
135 63%, 26% and 7%, respectively, in 2002. Basal area was 12.6 m²/ha (Le Goff and Ottorini,
136 personal communication) and stand height ranged from 8 to 10 m. Leaf area index, as
137 estimated using two intercalibrated LAI-2000 canopy analysers (Li-Cor, Lincoln, Nebraska,
138 USA) was 7.6 in 2006; 7.5 in 2007 and 9.2 in 2008.

139 Labelling experiment was conducted in a simplified lysimeter covered by a solid roof
140 built under the canopy of the young trees, at ca. 2 m height. The plot was 13×4 m containing
141 36 trees belonging to different crown status and species (Fs, Cb, Qp, Bp). It was surrounded
142 by a 0.9 to 1.1m deep trench to avoid lateral water flow and to drain the plot.

143 The climate is of semi-continental type with a mean annual temperature of 9.2°C and average
144 annual rainfall of 820mm.

145 The soil is a neoluvisol redoxisol mesosaturated, with an enriched clay layer at
146 approximately 50 cm depth (Fig. 3). A clear shift in soil structure and texture can be noticed
147 in the transition between the E2 (eluviated) and the BT horizons from clay illuviation. The BT
148 horizon enriched in clay, with a prismatic structure and less permeable. Periods of low rainfall
149 during the summer led to substantial water shortage in of the upper soil layers, whereas late

150 spring can be characterized by periods of water-logging, as reflected by hydromorphic
151 features.

152

153 ***Climate and microclimate***

154 The following instruments were installed above the stand, at 12 m height: a pyranometer
155 (CM6, Kipp & Zonen), a rain-gauge (Model ARG 100, Campbell Scientific, Logan, UT), a
156 temperature and relative humidity probe (HMP45 model Vaisala, Helsinki, Finland), and an
157 3D ultrasonic anemometer (Solent R3 Windmaster, Gill Instruments Ltd., Lymington, UK).

158 Data were acquired every 10 s and 30-min averages were stored (Model CR5000 data logger,
159 Campbell Scientific, Courtaboeuf, France).

160

161

162 ***Soil characteristics***

163 **Soil water content**

164 The volumetric soil water content was measured with a Trase TDR-system from *Soil Moisture*
165 *Equipment Corp.* The 45 cm-long waveguides were installed vertically in 6 locations in the
166 2006 plot. In 2007-2008, the plot was equipped with 12 pairs of TDR waveguides over a soil
167 depth 0-45, and 2 packages of 4 depths: 0-15, 0-30, 0-45, 0-60cm. Weekly and punctual
168 measurements were made in 2007 and 2008 respectively.

169

170 **Soil water potential**

171 Soil water potential was measured with ceramic soil micropsychrometers (PCT-55-15-SF
172 Wescor, Logan, UT) in 2007 and 2008. Measurements were done in the dew point mode
173 using a Wescor HR-33T dew point micro-voltmeter. Probes were fixed at the end of PVC
174 tubes vertically inserted into the soil after boring 1.2 cm diameter access holes. Five depths

175 were monitored at five locations in the plot: -15, -30, -60, - 90, -120 cm. When it was not
176 possible to drill holes at 120 cm, an additional 45 cm depth was added. Measurements when
177 zero offset exceeded $3\mu\text{V}$ were rejected. Soil water potential measurements were made
178 weekly from June to October during 2007 and monthly from May to July in 2008.

179

180

181 **Soil bulk density**

182 Soil bulk density was measured in 2002 with a gamma radiation depth gauge (CNP 502,
183 Campbell Pacific Nuclear International, USA). Measurements were performed every 10 cm
184 till 1 m depth, then every 20 cm with three replicates of counting. Three access tubes were
185 measured up to 1.4 m depth.

186

187

188 **Root density**

189 Several techniques allow the root distribution study (Bengough et al. 2000). We implemented
190 the 2D root mapping technique observed from trenches, as described by Bréda et al. (1995)
191 and van Noordwijk et al. (2000) in order to access to the root distribution, both vertically and
192 horizontally. Trenches of ca. 0.75 m wide, 2.40 m long, and 1.50 m to 1.70 m depth were dug
193 tangentially from the stems at a distance of approximately 0.25 to 0.65 m, where most of the
194 roots are usually found (Thomas and Hartmann 1998) (Table 1).

195 Dominant and co-dominant trees of the different tree species (except *Quercus petraea*) were
196 chosen in clusters of same species in order to circumvent the problem of roots identification.

197 The studied trees were located in the same stand, nearby trees monitored for ecophysiological
198 measurements. The choice of trenches location was first made according to soil
199 characteristics, by auger soil sampling observations (Table 1).

200 The observation planes (a vertical area of 3.6 m² per tree centered on tree collar) were
201 roughened with a knife just before counting the fine roots (diameter < 3 mm) crossing each
202 10x10 cm square of a 60x60 cm metal grid placed vertically on the plane. Since our objective
203 was to assess the vertical root distribution of different species and not to study root
204 production, we considered all the roots without necrosis. Roots counting were performed from
205 end of June to July, i.e. after the spring root flushing.

206

207

208 *Predawn water potential*

209 Predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) were measured weekly according to weather conditions in
210 2007. Some additional measurements were made in 2008. In each tree, 2 to 5 leaves from the
211 upper part of the tree were collected from a scaffolding tower and predawn leaf water
212 potential immediately measured with a Scholander-type pressure chamber (PMS instrument,
213 Corvallis, Oregon, USA) in a nearby field laboratory.

214

215 *Sap flow density*

216 In 2007, four sessile oaks, four beeches, three birches and three hornbeams were equipped
217 with Granier's type sap flow gauges, (Granier 1985; Granier 1987), inserted radially 2 cm in
218 the sapwood of the trees at breast high. In 2008, only two trees of each species were
219 investigated.

220 This technique allows the average measurements of sap flux density (SFD, i.e. the sap flow
221 per unit of sapwood area) along the 2 cm-long probes.

222 Sap flux data were sampled at 30 s intervals, averaged every 30 min and stored in a data
223 logger (models CR 10 and CR 21X, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France).

224 Data were collected during the growing season, from mid-June (day of year 164) to mid-
 225 October (DOY 285) in 2007 and from DOY 156 to 188 in 2008. To perform the analysis, data
 226 were daily averaged.

227 Data were expressed as the percentage of maximum seasonal SFD (SFD_{max}) observed for each
 228 investigated tree (SFD%). SFD_{max} is the mean value of SFD during the beginning of the
 229 season, from DOY 165 to 200, when VPD was higher than 15 hPa; in 2008, we used the 2007
 230 SFD_{max} as it concerned the same plot.

231

232

233 *Isotope labelling experiment*

234

235 **Determination of the composition of the enriched solution**

236 The isotopic composition of the labeled solution was determined following a mass balance
 237 equation (Eq. 1):

238

$$239 \quad At\%_{mix} = \frac{At\%_f \times V_f - At\%_i \times V_i}{\Delta V} \quad [Eq. 1]$$

240

241 Where

242 $At\%_{mix}$: atomic percent of the deuterated solution spread on the soil.

243 $At\%_i$: atomic percent of the natural soil water , before labelling. As we had no data on
 244 deuterium soil signature before the labelling, we used GNIP data ([http://www-
 245 naweb.iaea.org/naweb/ih/GNIP/IHS_GNIP.html](http://www-naweb.iaea.org/naweb/ih/GNIP/IHS_GNIP.html)) of 3 characterised area (Thonon (France)
 246 Karlsruhe and Trier (Germany)) quite close to Hesse, to assess the signature of rain at Hesse,
 247 and hence to estimate the soil water signature. δ_i was estimated at -30% (ie $At\%_i = 0.01511$).

248 **At%_f** : atomic percent of soil water, after watering. We fixed At%_f at 0.046703 (δ_f
 249 $\sim +2300\text{‰}$).

250 **V_i** : initial volume of water of the soil layer to be labeled. It was calculated from i) volumetric
 251 humidity (VH); on average, VH was 15% in the 0-45 cm soil layer and ii) the soil volume to
 252 be labeled. Only the 0-30 cm soil layer was expected to be labeled, the corresponding soil
 253 volume (**V_{soil}**) was of 23.1 m³.

254 **V_f** : total volume of water after watering ($V_f = V_i + \Delta V$).

255 **ΔV** : volume of labeled water added in the experiment. As we simulated 10 mm of rain, ΔV
 256 was 770 L .

257

258

259 **Estimates of the proportion of water uptake in the different soil layers**

260 The proportions of water absorption by roots above the BT layer (0-40 cm soil layer) and
 261 below (40-120 cm) were calculated from a mass balance equation:

$$262 \quad V_{tot} \times \delta_{xyl} = V_a \times \delta_a + V_b \times \delta_b$$

263 Where:

264 **V_{tot}** : total volume of water uptake by the tree (100%) $V_{tot} = V_a + V_b$

265 **δ_{xyl}** : deuterium isotopic composition of absorbed water, i.e. of tree xylem sap

266 **V_a**: proportion of water uptake by the tree above the BT layer

267 **δ_a** : deuterium signature of soil water above the BT layer. It was determined as the average
 268 signature of the closest soil cores to the studied tree

269 **V_b** : proportion of water uptake below the BT layer

270 **δ_b** : deuterium signature of soil water below the BT layer. It was determined as the average
 271 signature of the closest soil cores to the studied tree.

272

273

274 Labelling experiment

275 Labelling was performed in the middle of the 2007 summer (DOY 228). A 1x1 m grid was
276 marked out in order to control the homogeneity of labelling. 10 mm of deuterated water ($\delta = 12$
277 757 ‰ or 0.2138 At\%) was spread with watering cans in order to label the 30 first cm of soil
278 at $\delta \approx 2300 \text{ ‰}$. Soil and xylem were sampled when soil water potential profiles exhibited a
279 decrease under the BT layer, on DOY 261 i.e. 33 days after labelling (table 3). Xylem
280 samples were taken as described by Brandes et al. 2007), from small branches (0.5 cm
281 diameter). Sampling was made at predawn time, when no transpiration occurs. Bark tissue
282 was removed to avoid contamination with phloem sap. In the same time, 120cm soil cores
283 were made with hand gouge auger, split in 10 cm long samples and stocked at 0°C in sealed
284 vials until water extraction.

285

286 Isotope analyses

287 The hydrogen isotope ratio of soil water and xylem sap samples was determined on a
288 Finigan-Mat delta S (GD Instruments, England) coupled with an Euro-Pyr-OH (Eurovector,
289 Italy) gas isotope ratio mass spectrometer. Prior to analysis, all water was extracted from the
290 xylem and soil samples through cold trapping, using a cryogenic vacuum distillation, as
291 described in West et al. (2006).

292

293 The isotopic sample value was expressed relative to international standard SMOW (Standard
294 Mean Ocean Water):

$$295 \delta D = (R_s - R_b) / R_b \cdot 1000$$

296 where R_s and R_b refer to the D/H ratio in the sample and in the SMOW standard, respectively.

297 However, for the calculations data were expressed in atomic percentage (At%)

298 $At\% = D / (D + H) \cdot 100$

299 Where D and H refer to the number of atoms of D and H, respectively.

300

301 ***Data analysis***

302 Statistical analyses were performed with STATISTICA software Version 7.1 (StatSoft, Inc.

303 2005). Fine root mapping was made using Microsoft Excel area graphics (Microsoft).

304

305

306 **Results**

307

308 *Seasonal variation of sap flux densities and leaf water potentials*

309

310 During the 2007 summer, volumetric soil water content in the simplified lysimeter
311 continuously decreased from 18% to less than 14%, although rain events (Fig.1). This
312 decrease was due to tree water uptake and transpiration. During the same time, soil water
313 potential profiles highlighted a shift toward more negative values, indicating water depletion.
314 This water depletion, first observed in the shallower soils layers, reached deeper soil horizon
315 as the drought became important (Fig.2)

316 During the winter 2007-2008, groundwater raise induced an increased in volumetric soil water
317 content measured on 45 cm depth, then, at the beginning of the summer, soil water content
318 decrease until 13% approximately. SFD% exhibited contrasted patterns among tree species,
319 and varied in accordance with global radiation (R_g) (Fig. 1): Qp showed higher SFD% than
320 other species, particularly in 2008. This higher SFD% was related to higher Ψ_{wp} (ie less
321 negative values).

322

323 *Soil characteristics and root distribution*

324

325 The soil forest presents a texture discontinuity at approximately 50 cm, corresponding to the
326 top of the BT horizon (Fig. 3). This clay accumulation level corresponds also to an increase in
327 soil bulk density (Fig.3). During winter and spring, this horizon enriched in clay exhibited a
328 prismatic structure and was less permeable so that a water table can develop near the soil
329 surface (from 20 to 40 cm to the soil surface) and leading to periods of soil water logging,
330 especially in spring. This is confirmed by the presence of hydromorphic features.

331 Soil bulk density largely influenced the root distribution (RD) calculated as the number of
332 roots counted per m² down to 150 cm depth (Fig. 4; Table 2). Hence, we highlighted great
333 relationships between these two variables (r^2 from 0.87 for Bp to 0.99 for Cb).
334 RD highlighted large differences among species. From the higher to the lower RD, species
335 were classified as follow: Cb>Bp>Qr>Fs, with more than 30% more roots in Cb as compared
336 to Fs). The rooting pattern differences between species were mainly due to the capacity of tree
337 root species to cross the BT layers. Bp and Qr exhibited the largest fine root densities below
338 the clay-enriched layer (40 and 33% respectively (Table 2)), unlike Fs and Cb (respectively
339 23 and 15%). It is noteworthy that the species exhibiting the largest RD had not the deepest
340 rooting (Table 2, Fig. 5).

341

342 ***Root water uptake***

343

344 Soil water isotopic composition (δD , ‰) displayed large spatial variability before
345 labelling (Fig. 6 a). Three of the five cores highlighted an almost similar signature whatever
346 the depth, whereas the last one presented an enrichment of approximately 50‰ in the
347 shallower soil layers. This spatial variability was also observed in 2007 after labelling (Fig.
348 6b) and in 2008 even if less important (Fig. 6c). As we expected, labelling was efficient until
349 30-40 cm depth. Deep soil layers were not enriched, even if the black-triangular core showed
350 an unexpected deeper labelling than the others (Fig. 6b), probably link to local micro
351 topography or soil properties (thinner or deeper clay enriched horizon, soil cracks due to clay
352 shrinkage) involving preferential pathways allowing deep and fast drainage.

353 Temporal evolution of the labelling involved a loss of enrichment and a modification of the
354 isotopic composition of the soil profile between 2007 and 2008 (Fig. 6 b and c).

355

356 Deuterium composition of xylem sap (δD , ‰) varies between species. Before the
357 labelling, species differences are not statistically significant, even if we can note a tendency of
358 Qp to have more negative values and Fs less negative isotopic signature (Fig. 7a). 33 days
359 (Fig. 7b) and one year (Fig. 7c) after labelling, species showed strong significant differences
360 in their isotopic composition, confirming the tendencies showed before labelling. Qp clearly
361 highlighted less enriched xylem sap than the other species, indicating deeper water
362 absorption. Cb showed intermediated isotopic composition and Fs and Bp presented the most
363 enriched xylem sap, conferring a shallower soil water absorption (Fig. 7). Remarkably, the
364 dispersion between trees within a species is very small (fig 7a, b and c).

365 Using both the soil and xylem isotopic composition, we can estimate the proportion of water
366 uptake above and below the clay accumulation layer (ie BT layer at 40-50 cm depth) 33 days
367 after labelling. Unfortunately, the 2008 soil profiles did not allow the estimation of the
368 proportion of water uptake in deep soil layers. Results are synthesized in Table 3. Large
369 discrepancies in the species water uptake patterns are observed, with Bp and Fs, species with
370 the most enriched xylem sap, that uptake in the shallower soil layers represent more than
371 75%, above the BT layer, whereas water uptake the shallower layers for Cb is limited to
372 approximately 35% and to less than 10% for Qp. Note that these kind of behavior occurred in
373 non extreme drought conditions as Ψ_{wp} did not reach critical values, and even suggested well
374 watered conditions for Qp.

375

376

377

378

379

380

381 **Discussion**

382

383 *Seasonal drought progression*

384 This study highlighted species drought response differences in terms of predawn leaf water
385 potential (Ψ_{wp}) and sap flow or transpiration regulation, with stomatal regulation and more
386 negative Ψ_{wp} in Bp, Cb and Fs than in Qp. This kind of behavior had already been highlighted
387 at this site during the most severe drought that occurred in West Europe since 50 years (2003
388 summer Granier et al. 2007) and therefore in a regular summer drought in 2006 (Zapater et
389 al., submitted) with a strong SFD regulation for Bp, Cb and Fs and almost no regulation in Qp
390 or Qr species. Furthermore, Leuzinger et al. (2005) highlighted similar behavior for the
391 *Quercus* species at comparable predawn water potential levels, in 80-100 years mixed
392 broadleaved stand, during the 2003 summer drought in Germany.

393 As it is measured at predawn time, when there is no transpiration, the predawn leaf water
394 potential (Ψ_{wp}) is expected to be in equilibrium with the “wettest” soil water potential
395 accessed by roots (Aussenac et al. 1984). Ψ_{wp} measurement yields indirect data on root
396 system: the more negative the Ψ_{wp} is, the shallower the root system is, and the more the tree is
397 stressed. Transposing these measurements on the soil water potential profiles, Qp root system
398 appeared to reach deep soil layers, at least 110-120 cm, whereas Bp, Cb and Fs root system
399 seemed only colonized shallow soil layers (60 cm depth ie the BT layer in 2007 and a little
400 deeper in 2008 for Fs and Cb).

401 Hence, the discrepancy between species behaviour to drought seems to be link to root system
402 depth. In this way, some authors expected possible causes to drought tolerance or avoidance
403 to be linked to deep root systems (Bréda et al. 1995; Kramer 1983c; Levitt 1980; Čermak et
404 al. 1980), that allowed different patterns of access and utilization of water.

405 In this experiment, we tried to confirm this assumption via root counting and localization of
406 water uptake in a young broad leaved naturally regenerated mixed stand. Test this hypothesis
407 at field and moreover in a naturally regenerated forest is very important as rooting distribution
408 is strongly affected by soil physical constraints (texture, structure) (Bréda et al. 1995; Kramer
409 1983a; Kramer 1983b) that influence the localization and distribution of available water
410 (Jackson et al. 2000; Sanchez-Perez et al. 2008); furthermore, root distribution is also
411 dependant on between-tree competition (Plamboeck et al. 1999).

412

413 *Soil isotopic natural abundance and label movement in the soil*

414 Determination of root water uptake is possible using natural isotopic composition of soil
415 water, if the soil isotopic composition differ between shallow and deep horizons (Dawson and
416 Ehleringer 1991 ; Ehleringer and Dawson 1992 ; Ellsworth and Williams 2007 , Sanchez-
417 Perez et al. 2008; White et al. 1985). Here, natural isotopic soil profiles showed strong spatial
418 heterogeneity, with an approximately 50‰ differences between the shallower layer soil cores.
419 In all the cores except one, there were no natural soil isotopic gradient; the shallow
420 enrichment observed in one core may be due to local soil properties and evaporation. Hence,
421 natural isotopic abundance was not suitable for identification of depth of water absorption by
422 plants. In Such case, Bishop and Dambrine (1995) and Moreira et al. (2000) suggested to
423 introduce a deviation in the isotopic composition of the soil, for better defining water sources
424 through hydrological tracers. Soil labelling did not erase the spatial heterogeneity already
425 observed in natural conditions, as shallow soil isotopic composition varied between 500‰ to
426 2700‰. This kind of variability in soil was also observed in a preliminary experiment
427 conducted in the same stand, the previous summer. However, we can note a clear contrast
428 between shallow silty and deep clayed soil layers, with a rupture in the enrichment in the top
429 BT layer, less permeable, at approximately 40-50 cm depth in four of the five sampled core.
430 Nonetheless, note that one core, (the black-triangular one Fig. 6b) showed an unexpected

431 deeper labelling than the others, probably link to local soil properties (thinner or deeper clay
432 enriched horizon that induced preferential pathways).
433 The temporal evolution of soil labelling was achieved between 2007 and 2008. First a lower
434 enrichment remained in 2008 than in 2007 (maximum values of 1200‰ against 2700‰). The
435 decrease of the soil labelling can be attributed to evaporation and the trees water uptake
436 during one year, as it has already been observed on different temporal scale (Moreira et al.
437 2000; Plamboeck et al. 1999). Furthermore, although the presence of the roof that avoided
438 rain dilution or label flowing in depth, we note that the “belly” of the profile was not as well
439 defined as in 2007 and went down under 40 cm. We can relate these break up profiles to
440 groundwater raise during 2007-2008 winter (although the surrounded trench), that get back to
441 approximately 20 to 50 cm depth (data not shown) and then went back when tree transpiration
442 occurred. In this way, labelling isotopic profile are not suitable for more than one year in this
443 kind of soil and climate, as it is difficult to avoid groundwater raise under field conditions.

444

445 ***Roots system and water uptake pattern***

446 This study highlighted clear differences in rooting pattern, in terms of root density as
447 well as root system depth. Clearly, Bp and Qr showed deeper root system than Cb and Fs,
448 although Cb presented the most important root densities and Fs had the least. In literature, Fs
449 was reported as a superficial root system species, that intensively colonize the shallower soil
450 layers (Curt and Prévosto 2003 a) furthermore, earlier roots counting in Fs in the plot yielded
451 similar results (Peiffer, personal communication) ; while Qp and Qr have a deeper one (Bréda
452 et al. 1993; Leuschner et al. 2001; Thomas and Hartmann 1998), able to prospect within and
453 to pass through clay-enriched soil layers (Bréda et al. 1995). *Betula* species were
454 characterized by dense rooting in the superficial soil layers (first 30 cm) and few ones deeper
455 (Curt and Prévosto 2003 a; Curt and Prévosto 2003 b; Kramer 1983b; Mathieu 1897).
456 However, Barigah et al. (2006) showed a greater capacity of birch to explore a given soil

457 volume and to extract water thanks a higher ramified root system than other species such as
458 Qp, Qr or Fs. Furthermore, we made others measurements on another birch tree, but less deep
459 (100 cm depth against 140 cm depth) that yielded closed root densities and distribution,
460 particularly under the BT layer (data not shown). To our knowledge, Cb rooting was poorly
461 studied, and the only reference we found is a more than 100 years old forest flora that
462 described it as a poorly and shallow-rooted tree (Mathieu 1897).

463

464 In spite of the soil isotopic profile local variability, we can note a remarkable slight
465 heterogeneity in species xylem sap isotopic composition, in natural conditions (before
466 labelling) as well as during the two years of labelling experiments. Furthermore, our
467 preliminary study highlighted similar local variability in a nearby plot. This suggests that flow
468 preferential pathways could also be preferential area to roots development and/or water
469 uptake, and that depth of water uptake in moderate drought conditions is a strong species
470 characteristic. Some authors found differences between species water depth absorption in dry
471 conditions but not in wet conditions (Drake and Franks 2003 in a seasonally dry tropical
472 rainforest) or on dry conditions (Moreira et al. 2000 in a primary forest savannah-type)
473 whereas others showed differences between species in well watered conditions when
474 comparing two neighboring stands of Scots pine and Norway spruce (Bishop and Dambrine
475 1995). Furthermore, several studies highlighted a more and more deep water uptake when
476 soil was drying out (Bréda et al. 1995; Bréda et al., 2001, Meinzer et al. 2007), assuming a
477 deep enough efficient root system. In this way, it has been showed that tree size was an
478 important factor in water uptake depth studies, as big trees have deeper root system allowing
479 them to uptake water and nutrients more in depth (Bishop and Dambrine 1995; Bréda et al.
480 1995; Ehleringer and Dawson 1992 ; Dawson 1996b; Warren et al. 2005).

481 However, no general correlation was found between fine root density and water uptake. This
482 lack of relationship between structural and functional traits is particularly important in Bp,
483 characterized by a deep root system and a shallow water absorption area. First, it is important
484 to note that deep and shallow roots of several species (co-occurring beech, spruce and sessile
485 oak trees) have been characterized by different rate of water uptake, superficial roots of all
486 species typically having about five times higher rates than deep roots of the same species
487 (Leuschner et al. 2004a). Second, as Bp is a quite vulnerable species to cavitation (potential
488 that induces 50% loss of conductivity (Ψ_{50}) = -1.9 MPa in sun branches, Zapater et al. in
489 submitted), and as roots are known to be more vulnerable than branches (Hacke et al. 2000;
490 Hukin et al. 2005; Pockman and Sperry 2000 ; Sperry and Saliendra 1994; Sperry et al.
491 2003); such discrepancy between root densities and water uptake due to cavitated deep roots,
492 that were present but non functional as the soil water potential became more negative. We can
493 suppose an active role of these deep roots in early spring, when water table reached the roots
494 colonized soil layers. The pioneer status of this species as well as the earlier budbreak date
495 (data not shown) and the quite great tolerance of this species to flooding (Ranney and Bir
496 1994), strengthen this assumption. Furthermore, several studies highlighted this discrepancy
497 structural vs. functional traits (Ehleringer and Dawson 1992; Nordén 1990; Plamboeck et al.
498 1999); some explanation would be differences in water uptake capacities between roots and/or
499 between species. In this way, Leuschner et al. (2003) compare tap root water absorption of
500 three species (beech, spruce and sessile oak trees) in a mature mixed forest. They highlighted
501 differences in amount of water uptake between the species, and compare these rates with
502 periderm chemistry. They conclude that the relationship with water absorption is only weak in
503 the three species. However, in a later study, they revealed differences in fine root anatomy
504 between these species and they proposed factors like root radial conductivity and/or hydraulic

505 conductivity of the root-soil contact zone, that could explain species differences in root water
506 uptake (Leuschner et al. 2004a).

507 Nonetheless, for the other investigated species (Cb, Fs, Qp), relationships between root
508 densities and water uptake were better, Qp presented the deeper root system and water
509 absorption whereas Fs were characterized by shallow root system and water uptake, and Cb
510 was intermediate.

511 We can note significant ($p < 0.005$) linear relationship between isotopic sap flow
512 composition and previous day relative sap flow densities ($r^2 = 0.74$ and 0.83 , 33 days and one
513 year after the labelling respectively) indicating that the species that regulated their fluxes were
514 those exhibiting the shallower water uptake. The differences between the two years can be
515 attributed to the climatic condition characterizing the measurement days: measurement were
516 made a sunnier day in 2008 than in 2007, inducing higher transpiration rate.

517 In the same way, we obtained a significant relationships ($p < 0.05$) between sap isotopic
518 signature and Ψ_{wp} ($r^2 = 0.41$ and 0.61 in 2007 and 2008 respectively) : species that experienced
519 the most the drought (more negative Ψ_{wp}) were characterized by stronger sap flow regulation
520 and shallower water absorption.

521

522 In conclusion, we highlighted complementary strategies of water use in moderate soil water
523 deficit in a young broad leaved mixed forest. This water shortage was more or less
524 experienced by the trees, as indicated by Ψ_{wp} measurements and sap flow regulation,
525 depending on the depth of water uptake. Such complementarities in water strategies have
526 already been highlighted in several studies (Leuschner et al. 2004a ; Moreira et al. 2000 ;
527 Sanchez-Perez et al. 2008) and is very interesting in term of ecosystem functioning as it
528 allows a greater use of soil resources that can postpone of soil drying out and so the
529 maintenance of tree growth.

530

531 Such functional complementarities in water strategies can be (i) enhanced by facilitation
532 between species, through hydraulic lift mechanisms, as already mentioned in different
533 ecosystems (Jackson et al. 2000) and (ii) supplemented with others function, like carbon
534 allocation (storage, respiration, growth). Taking together, all these functions involve more
535 stable and secure ecosystems, particularly in regard to climatic change (Angelstam 1998;
536 Bengtsson et al. 2000, Zapater et al., in prep.).

537 Furthermore, as rooting pattern evolves with tree age and forest development stage, involving
538 complex patterns of root system overlap (Leuschner et al. 2009), it would be very interesting
539 to conduct this kind of experiment in a more advanced stage in forest succession.

540

541 **Acknowledgments**

542 We are grateful for Bernard Clerc, Jean-Marie Gioria, Pascal Courtois, and Patrick Gross for
543 their technical support during the 2 years of investigation.

544 Magali Roussel, Cedric Barlet, Rémi Wortemann, Rémy Merret, Pascal Courtois and the
545 UEFL team are thanked for cheerfully helping in collecting samples.

546 The financial support for this research was provided by the French programme, Ecogere.

547 Marion Zapater was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of
548 Research.

549

550

551

552 **References**

553 Angelstam P (1998) Maintening and restoring biodiversity in European boreal forests by
554 developing natural disturbance regimes. J. Veg. Sci. 9: 593-602.

555 Aussenac G, Granier A, Ibrahim M (1984) Influence du dessèchement du sol sur le
556 fonctionnement hydrique et la croissance du douglass (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) franco).
557 Acta Oecologia . 5 (19): 241-253.

558 Barigah T, Ibrahim T, Bogard A, Faivre-Vuillin B, Lagneau L, Montpied P, Dreyer E (2006)
559 Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate
560 broad leaved forest tree species. Tree Physiol. 26: 1505-1516.

561 Bengough A, Castrignano A, Pagès L, van Noordwijk M (2000) Sampling strategies ,
562 scaling, and statistics. In: Smit A, Bengough A, Engels C, van Noordwijk M, Pelleri S, van
563 de Geijn S (ed) Root methods a handboock. Springer-Verlag Berlin, pp 147-173.

564 Bengtsson J, Nilsson S, Franc A, Menozzi P (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem
565 function and management of European forests. For. Ecol. Manage. 132: 39-50.

566 Bishop K, Dambrine E (1995) Localisation of tree water-uptake in Scots pine and Norway
567 spruce with hydrological tracers. Can. J. For. Sci. 25: 286-297.

568 Brandes E, Wenninger J, Koeniger P, Schindler D, Rennenberg H, Leibundgut C, Mayer H,
569 Gessler A (2007) Assessing environmental and physiological controls over water relations in
570 a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand through analyses of stable isotope composition of
571 water and organic matter. Plant Cell Environ. 30: 113-127.

- 572 Brunel J, Walker G, Kennet-Smith A (1995) Field validation of isotopic procedures for
573 determining sources of water used by the plants in a semi-arid environment. *J. Hydrol.* 167:
574 351-368.
- 575 Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A (1993) Water transfer in a mature oak stand
576 (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.* 23:
577 1136-1143.
- 578 Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A (1993b) Field comparison of transpiration,
579 stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur*
580 under water stress. *Ann. For. Sci.* 50: 571-582.
- 581 Bréda N, Granier A, Barataud F, Moyne C (1995) Soil water dynamics in oak stand. I. soil
582 moisture, water potentials, and water uptake by roots. *Plant Soil.* 172: 17-27.
- 583 Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe
584 drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term
585 consequences. *Ann. For. Sci.* 63: 625-644.
- 586 Coners H, Leuschner C (2002) In situ water absorption by tree fine roots measured in real
587 time using miniature sap-flow gauges. *Funct. Ecol.* 16: 696-703.
- 588 Coners H, Leuschner C (2005) In situ measurement of fine root water absorption in three
589 temperate tree species temporal variability and control by soil and atmospheric factors. *Bas.*
590 *Appl. Ecol.* 6: 395-405.
- 591 Curt T, Prévosto B (2003 a) Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech
592 in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecol.* 167: 269-282.

- 593 Curt T, Prévosto B (2003 b) Rooting strategy of naturally regenerated beech in silver birch
594 and Scots pine woodlands. *Plant Soil*. 255: 265-279.
- 595 Dawson T (1993a) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance,
596 performance and plant-plant interactions. *Oecologia*. 95: 565-574.
- 597 Dawson T (1996b) Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance
598 and transpiration analyses: the role of the size and hydraulic lift. *Tree Physiol*. 16: 263-272.
- 599 Dawson T, Ehleringer J (1991) Streamside trees that do not use stream water. *Nature*. 350:
600 335-337.
- 601 Drake P, Franks P (2003) Water resource partitioning, stem xylem hydraulic properties, and
602 plant water use strategies in a seasonally dry riparian tropical rainforest. *Oecologia*. 137: 321-
603 329.
- 604 Ehleringer J, Dawson T (1992) Water uptake by plants: perspectives from stable isotope
605 composition. *Plant Cell and Environ*. 15: 1073-1082.
- 606 Ellsworth P, Williams D (2007) Hydrogen isotope ratio fractionation during water uptake by
607 woody xerophytes. *Plant Soil*. 291: 93-107.
- 608 Espeleta JF, West JB, Donovan LA (2004) Species-specific patterns of hydraulic lift in co-
609 occurring adult trees and grasses in a sandhill community. *Oecologia*. 138: 341-349.
- 610 GIEC (2007) Bilan des changements climatiques. Contribution des groupes de travail 1,2 et 3
611 au quatrième rapport d'évaluation du groupe d'experts. Equipe de la rédaction principale:
612 Bernstein, L; Bosch, P; Canziani, O; Chen, Z; Christ, R; Davidson, O; Hare, W; Huq, S;
613 Karoly, D; Kattsov, V; Kundzewicz, Z; Liu, J; Lohmann, U; Manning, M; Matsuno, T;
614 Menne, B; Metz, B; Mirza, M; Nicholls, N; Nurse, L; Palutikof, J; Parry, M; Qin, D;

- 615 Ravindranath, N; Ren, J; Riahi, K; Rosenzweig, C; Rusticucci, M; Schneider, S; Sokona,
616 Y; Solomon, S; Stott, P; Stouffer, R; Sugiyama, T; Swart, R; Tirpak, D; Vogel, C; Yohe,
617 G; Sous la direction principale de Pachauri, RK; Reisinger, A. Genève, Suisse. 103 p.
- 618 Granier A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc
619 des arbres. Ann. For. Sci. 42: 193-200.
- 620 Granier A (1987) Evaluation of transpiration in a Douglass-fir stand by means of sap flux
621 measurements. Tree Physiol. 3: 309-320.
- 622 Granier A, Reichstein M, Breda N, Janssens I, Falge E, Ciais P, Grunwald T, Aubinet M,
623 Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Facini O, Grassi G, Heinesch B, Ilvesniemi H,
624 Keronen P, Knohl A, Kostner B, Lagergren F, Lindroth A, Longdoz B, Loustau D, Mateus J,
625 Montagnani L, Nys C, Moors E, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J,
626 Rambal S, Rebmann C, Rodrigues A, Seufert G, Tenhunen J, Vesala I, Wang Q (2007)
627 Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the
628 extremely dry year: 2003. Agr. For. Meteorol. 143: 145.
- 629 Hacke U, Sperry J, Ewers B, Ellsworth D, Schäfer K, Oren R (2000) Influence of soil
630 porosity on water use in *Pinus taeda*. Oecologia. 124: 495-505.
- 631 Hendricks JJ, Hendrick RL, Wilson CA, Mitchell RJ, Pecot SD, Guo D (2006) Assessing the
632 patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review.
633 Journal of Ecology, 94, 40–57
634
- 635 Holscher D, Hertel D, Leuschner C, Hottkowitz M (2002) Tree species diversity and soil
636 patchiness in a temperate broad-leaved forest with limited rooting space. Flora. 197: 125.
- 637 Hodgson J. M., Eskenazi N. R., Baize D. (1998) A sound reference base for soils. The
638 "référentiel pédologique". INRA Eds, Paris, 322 p.

- 639 Hukin D, Cochard H, Dreyer E, Le Thiec D, Bogeat-Triboulot M (2005) Cavitation
640 vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica oliv.*, a poplar from arid areas of
641 central asias, differ from other *Poplar* species. J. Exp. Bot. 56: 2003-2010.
- 642 Jackson R, Sperry J, Dawson T (2000) Root water uptake and transport: using physiological
643 processes in global predictions. Trends Plant Sci. 5 (11): 1360-1385.
- 644 Kramer P (1983a) Root growth and functions. In: Water relations of plants. Academic Press,
645 Inc., pp 120-145.
- 646 Kramer P (1983b) Developement of root system. In: Water relation of plants. Academic
647 Press, Inc., pp 147-186.
- 648 Kramer P (1983c) Drought tolerance and water use efficiency. In: Water relations of plants.
649 Academic Press, Inc., pp 390-415.
- 650 Leuschner C (1998) Water extration by tree fine roots in the forest floor of a temperate
651 *Fagus-Quercus* forest. Ann. For. Sci. 55: 141-157.
- 652 Leuschner C, Coners H, Icke R (2004a) In situ measurement of water absorption by fine
653 roots of three temperate trees: species differences and differential activity of superficial and
654 deep roots. Tree Physiol. 24: 1359-1367.
- 655 Leuschner C, Coners H, Icke R, Hartmann K, Effinger N, Schreiber L (2003) Chemical
656 composition of the periderm in relation to in situ water absorption rates of oak, beech and
657 spruce fine roots. Ann. For. Sci. 60: 772.
- 658 Leuschner C, Hertel C, Coners H, Buttner V (2001) Root competition between beech and
659 oak: a hypothesis. Oecologia. 126: 276-284.

- 660 Leuschner C, Jungkunst H, Fleck S (2009) Functional role of forest diversity: pros and cons
661 synthtic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and appl. Ecol.* 10: 1-
662 9.
- 663 Leuzinger S, Zotz G, Asshoff R, Korner C (2005) Responses of deciduous forest trees to
664 severe drought in central Europe. *Tree Physiol.* 25: 650.
- 665 Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. In: Kozlowski T (ed)
666 *Physiological ecology, a series of monograph, texts, and treatises.* Academic Press, pp 607.
- 667 Lin G, da Sternberg L (1993) Hydrogen iotopic fractionnation by plants roots during water
668 uptake in coastal wetland plants. In: Ehleringer G, Hall A, Farquhar G (ed) *Stable isotopes*
669 *and plant carbon-water relations.* Academic Press Inc, New York, pp 497-510.
- 670 Mathieu A (1897) *Flore forestière, description et histoire des végétaux ligneux qui croissent*
671 *spontanément en france et des essences importatnes d'algerie.*
- 672 Meinzer F, Warren J, Brooks J (2007) Species-specific partitioning of soil water resources in
673 an old-growth douglas-fir-western hemlock forest. *Tree Physiol.* 27: 880.
- 674 Moreira MZ, Sternberg LDL, Nepstad DC (2000) Vertical patterns of soil water uptake by
675 plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic
676 approach. *Plant Soil.* 222: 95-107.
- 677 Musters P, Bouten W, Verstraten J (2000) Potentials and limitations of modelling vertical
678 distributions of root water uptake of an austrian pine forest on a sandy soil. *Hydrol. Process.*
679 14: 115.
- 680 Nordén L (1990) Depletion and recharge of soil water in 2 stands of Norway spruce (*Picea*
681 *abies* (L.) karst). *Hydrol. Process.* 4: 197-213.

- 682 Oltchev A, Cermak J, Nadezhdina N, Tatarinov F, Tishenko A, Ibrom A, Gravenhorst G
683 (2002) Transpiration of a mixed forest stand: field measurements and simulation using SVAT
684 models. *Boreal Environ. Res.* 7: 397.
- 685 Plamboeck AH, Grip H, Nygren U (1999) A hydrological tracer study of water uptake depth
686 in a Scots pine forest under two different water regimes. *Oecologia.* 119: 452-460.
- 687 Pockman W, Sperry J (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of
688 Sonoran desert vegetation. *Am. J. Bot.* 87 (9): 1299-2000.
- 689 Querejeta JJ, Egerton-Warburton LM, Allen MF (2003 b) Direct nocturnal water transfer
690 from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia.* 134: 55-64.
- 691 Ranney T, Bir R (1994) Comparative flood tolerance of birch rootstocks. *J. Am. Soc.*
692 *Horticult. Sci.* 119 (1): 43-48.
- 693 Sanchez-Perez J, Lucot E, Bariac T, Tremolieres M (2008) Water uptake by trees in a
694 riparian hardwood forest (rhine floodplain, france). *Hydrol. Process.* 22: 375.
- 695 Saxe H, Cannel M, Johnsen Ø, Ryan M, Vourlitis G (2001) Tree and forest functioning in
696 response to global warming. *New Phytol.* 149: 369-400.
- 697 Schär C, Vidale P, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger M, Appenzeller C (2004) The role of
698 increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature.* 427: 332-336.
- 699 Sperry J, Adler F, Campbell G, Comstock J (1998) Limitation of plant water use by
700 rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell Environ.* 21: 347-359.
- 701 Sperry J, Saliendra N (1994) Intra and inter-plant variation in xyleme cavitation in *Betula*
702 *occidentalis*. *Plant, Cell and environment.* 17: 1233-1241.

- 703 Sperry J, Stiller V, Hacke U (2003) Xylem hydraulics and the soil-plant-atmosphere
704 continuum: opportunities and unresolved issues. *Agron. J.* 95: 1362-1370.
- 705 Tebaldi C, Hayloe K, Arblaster J, Meehl G (2006) Going to the extremes: an intercomparison
706 of model simulated historical and future changes in extreme events. *Climatic Change.* 79:
707 185-211.
- 708 Thomas FM, Hartmann G (1998) Tree rooting patterns and soil water relations of healthy and
709 damaged stands of mature oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* [matt] liebl). *Plant*
710 *Soil.* 203: 145-158.
- 711 Warren J, Meinzer F, Brooks J, Domec J (2005) Vertical stratification of soil water storage
712 and release dynamics in pacific northwest coniferous forests. *Agr. For. Meteorol.* 130: 39-58.
- 713 West AG, Patrickson SJ, Ehleringer JR (2006) Water extraction times for plant and soil
714 materials used in stable isotope analysis. *Rapid Communication in Mass Spectrometry.* 20:
715 1317-1321.
- 716 White J, Cook E, Lawrence J, Broecker W (1985) The d/h ratio of sap in trees: implication
717 for water sources and tree ring d/h ratios. *Geochim. Cosmoch. Acta.* 49: 237-246.
- 718 van Noordwijk M, Brouwer G, Meijboom F, do Rosário G, Oliveira M, Bengough A (2000)
719 Trench profile techniques and core break methods. In: Smit A, Bengough A, Engels C, van
720 Noordwijk M, Pelleri S, van de Geijn S (ed) *Root methods a handbook.* , pp 211-233.
- 721 Čermak J, Huzulák J, Penka M (1980) Water potential and sap flow rate in adult trees with
722 moist and dry soil as used for the assessment of root system depth. *Biologia Plantarum.* 22
723 (1): 31-41.

724

725

726 **Figure Captions**

727

728 **Figure 1:**

729 Seasonal evolution of soil volumetric water content (%) measured on 0-45 cm depth, Global
730 radiation (R_g , MJ.m⁻²) relative sap flow density (SFD%), predawn water potential (Ψ_{wp} , MPa)
731 and isotopic signature of the xylem sap. (*Betula pendula* (Δ), *Quercus robur* (\circ), *Quercus*
732 *petraea* (\square), *Carpinus betulus* (\blacktriangle), *Fagus sylvatica* (\bullet)). Dashed, bold and grey arrows
733 represent respectively the date of the xylem reference sampling core, the watering (10 mm of
734 Deuterated enriched solution) and the dates of xylem core sampling in 2007 and 2008.

735

736 **Figure 2**

737 Temporal evolution of mean vertical profile of soil water potential (Ψ_{soil} , MPa) measured
738 during each sampling campaign (before labelling (white), 33 days (grey) and one year (black)
739 after labelling) at five locations in the studied plot (horizontal bars represent standard error).

740

741 **Figure 3:**

742 Particle size analysis (5 fractions: clay, fine silt, coarse silt, coarse sand, fine sand) of a
743 vertical sequence of systematic soil layers. Threshold of pedological horizons are indicated
744 and horizons named according to Hodgson et al., (1998). Bulk density (cm³/g) for each soil
745 layer from gamma radiation depth gauge measurements is also indicated.

746

747 **Figure 4:**

748 Representation of vertical root densities profiles (number of roots counted per m²) for four
749 species (Bp, Cb, Fs, Qr) and soil bulk density profile (on bold grey)

750

751 **Figure 5:**

752 2D fine root (3 mm) distribution of investigated species. In black; 20 to 40 roots for beech; 20
753 to 45 roots oak trees; 20 to 50 for hornbeam tree; 20 to 60 for birch. The deep of the trench
754 wall varies between 140 and 160cm. The red line represents the upper limit of the BT layer,
755 characterised by an increase in the clay fraction.

756

757 **Figure 6**

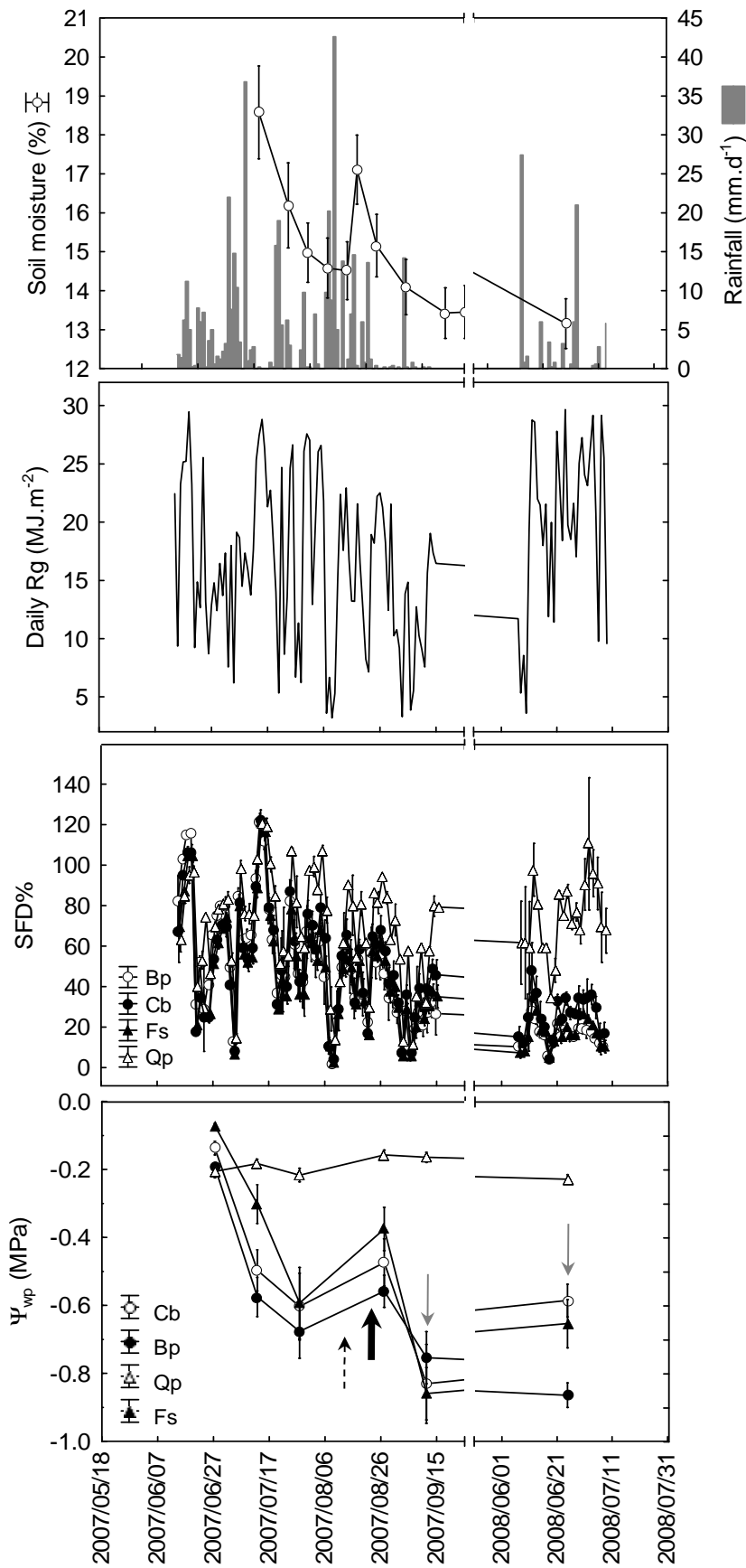
758 Soil deuterium isotopic composition in the simplified lysimeter before (*a* on the left), 33 days
759 (*b* on the middle) and 1 year after labelling (*c* on the right). On *b* and *c* graphs, we also
760 represent in grey the natural isotopic abundance. Several soil cores were sampled before and
761 after labelling (one core corresponds to one symbol).

762

763 **Figure 7**

764 Xylem deuterium isotopic composition of the different tree species in the simplified
765 lysimeter before (*a*, in white), 33 days (*b*, in black) and one year (*c*, in grey) after labelling.
766 Note the different Y-scale for the three graphs. Species not sharing a common letter in each
767 graph are significantly different ($p < 0.0001$; tuckey HSD range test).

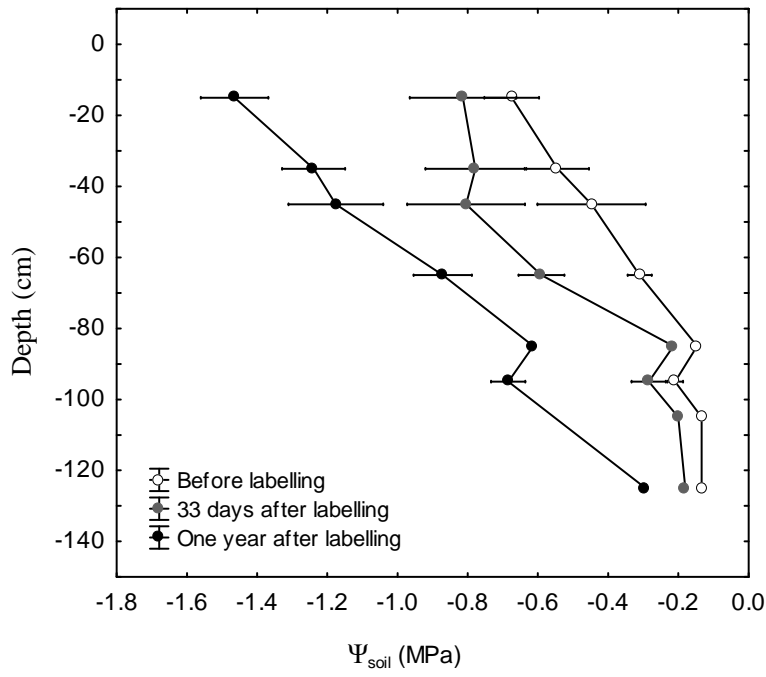
768



769

770 **Figure 1**

771

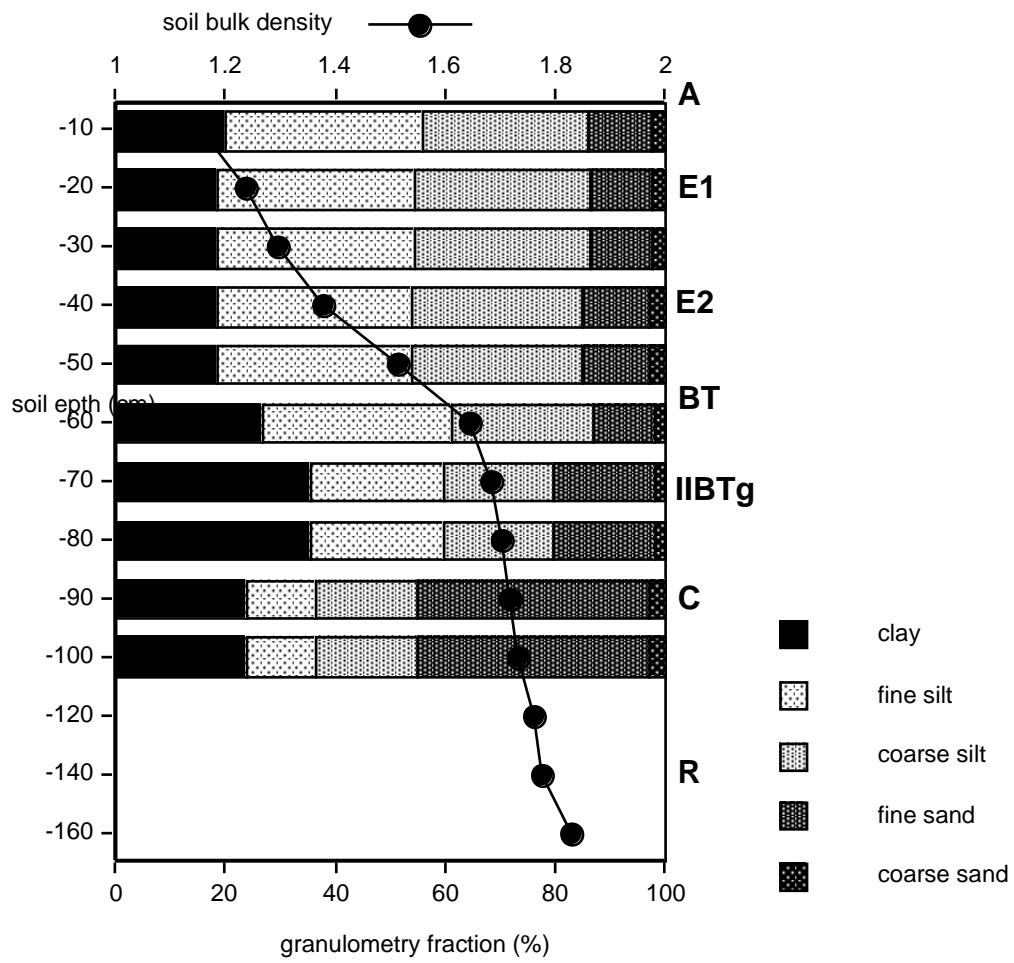


772

773 **Figure 2**

774

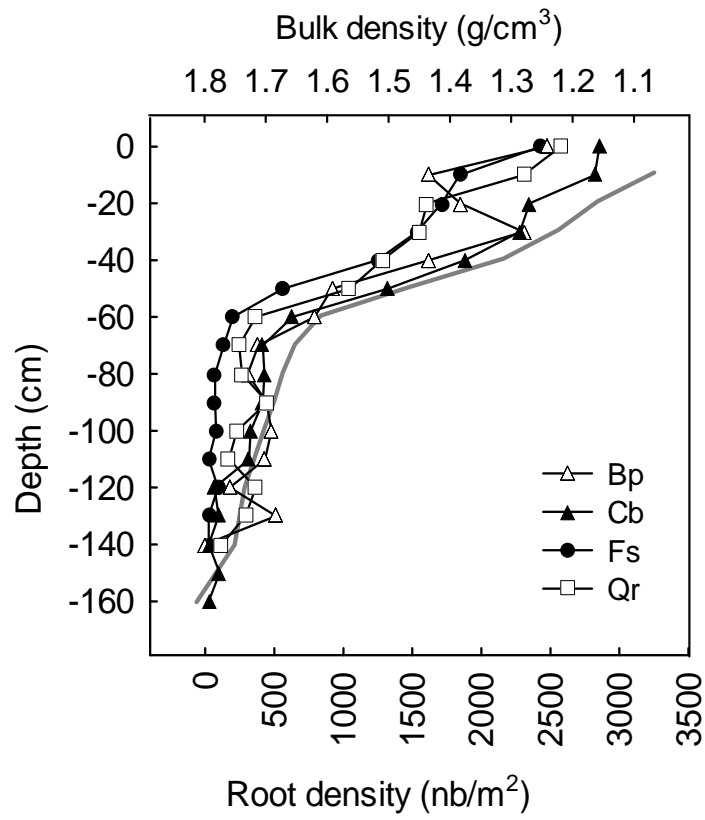
775



776

777 Figure 3

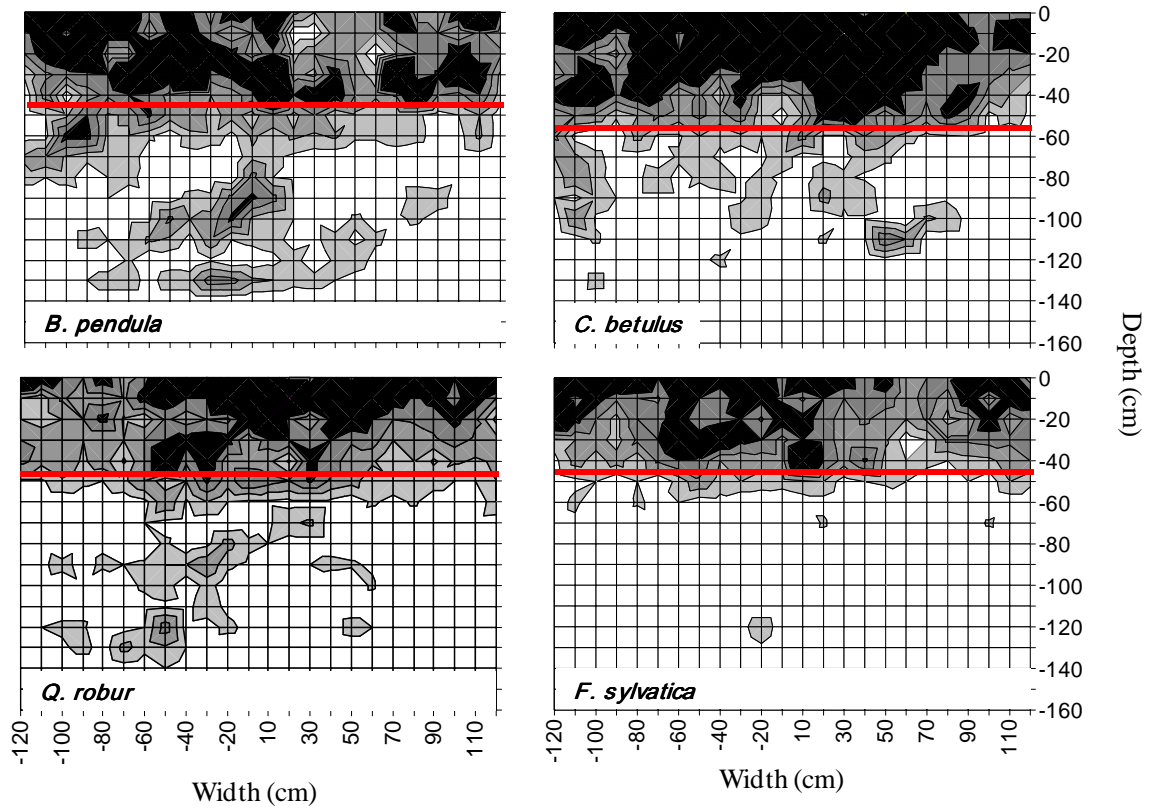
778



779

780 **Figure 4:**

781

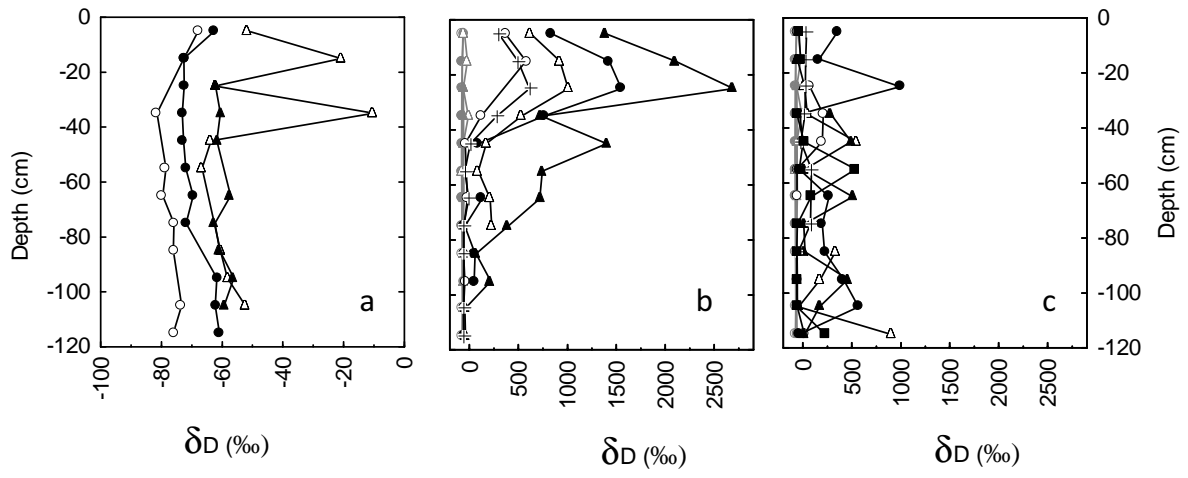


782

783 **Figure 5:**

784

785

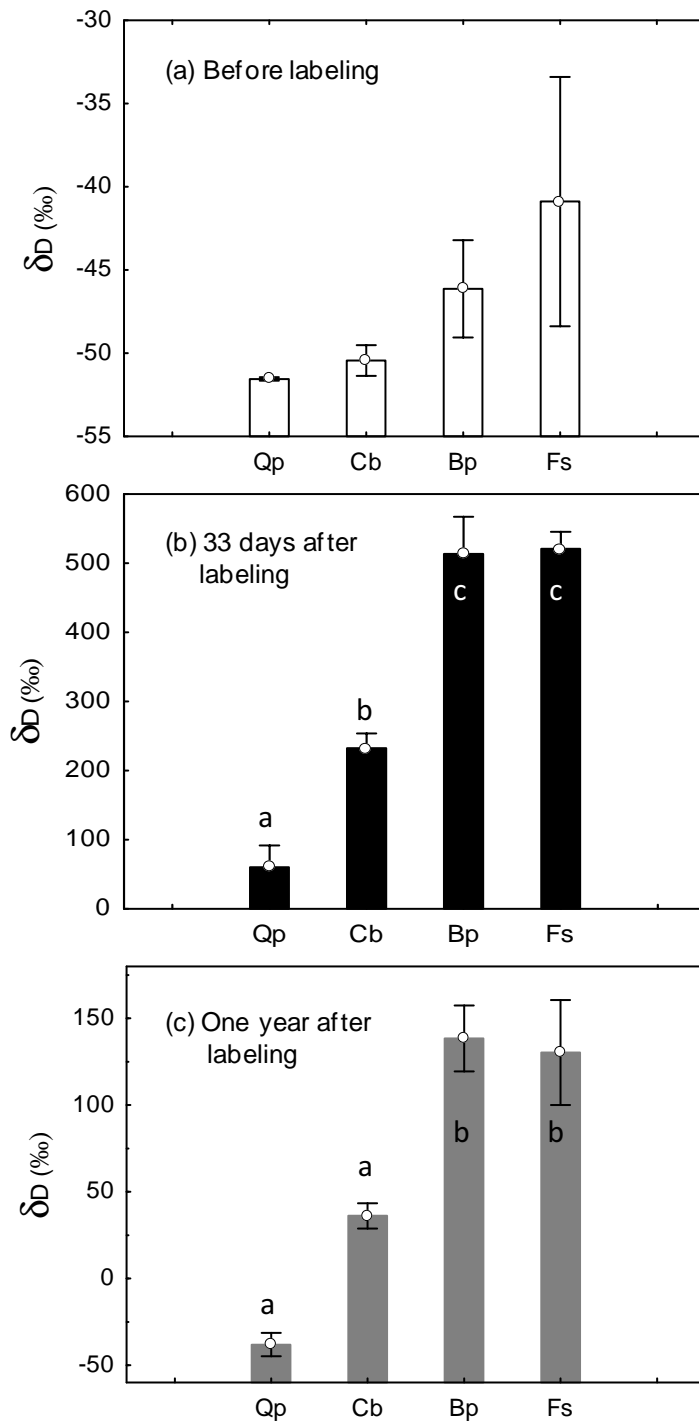


786

787 **Figure 6**

788

789



790

791 **Figure 7**

792

793

794 **Table 1:**

795 Characteristics of the investigated trees for root distribution analysis. Circumference at breast
 796 height (C , cm), height (H , m), distance tree-trench wall (T , cm), depth of the trench wall
 797 (Depth, cm)

Species		abbreviation	C (cm)	H (m)	T (cm)	Depth (cm)
<i>Betula pendula</i>	Silver birch	Bp	57.3	12	20	150
<i>Quercus robur</i>	Pedunculate oak	Qr	22.7	7.2	30	150
<i>Carpinus betulus</i>	Hornbeam	Cb	21.1	7.3	27	170
<i>Fagus sylvatica</i>	European beech	Fs	30.8	9.3	52	150

798

799 **Table 2:**

800 Total root density (RD_t); root density under the BT layer (RD_u) and proportion of the fine
 801 roots (Root%) under the BT top limit, on the 4 studied species. Root density is calculated as
 802 the number of roots counted per m^2 on 150cm trench wall depth.

Species		abbreviation	RD_t	RD_u	Roots (%)
<i>Betula pendula</i>	Silver birch	Bp	14988	5949	40
<i>Quercus robur</i>	Pedunculate oak	Qr	12871	4194	33
<i>Carpinus betulus</i>	Hornbeam	Cb	16363	3786	23
<i>Fagus sylvatica</i>	European beech	Fs	10046	1533	15

803

804

805 **Table 3:**

806 Summary of evapotranspiration (PET (mm/d)), volumetric soil water content (%), average on
 807 0-45 cm depth), predawn leaf water potential (Ψ_{wp}), relative sap flow density (SFD%) and

808 proportion of water uptake above the BT layer 33 days after labelling (WU%). (mean \pm std
809 deviation)

Species	PET (mm/d)	SWC %	Ψ_{wp} (MPa)	SFD%	WU (%)
Bp			-0.75 ± 0.2	14.5 ± 4.5	75.9
Qp	1.5	13.6 ± 3	-0.16 ± 0.1	37.8	8.9
Cb			-0.83 ± 0.4	18.6 ± 7.4	34.4
Fs			-0.86 ± 0.3	14.6 ± 5.9	77.0

810

811

Publication 3

¹⁸O soil water labelling experiment in a young temperate broad-leaved European forest: evidence of hydraulic lift by oaks trees.

Zapater M, Hossann C, Bréda N, Brechet C & Granier A.

En préparation pour "Functional Ecology"

1 **¹⁸O soil water labelling experiment in a young**
2 **temperate broad-leaved European forest: evidence of**
3 **hydraulic lift in oaks trees**

4
5
6 Marion ZAPATER¹, Christian HOSSANN¹, Nathalie BREDA¹, Claude BRECHET¹,
7 André GRANIER^{1*}

8
9 ¹ UMR INRA UHP 1137 Forest Ecology and Ecophysiology Unit, F-54 280
10 Champenoux, France

11
12 Running head: Hydraulic lift in a young temperate forest

13
14
15 *Authors for correspondence:

16 Dr André GRANIER

17 UMR INRA-UHP 1137 - Forest Ecology and Ecophysiology

18 F-54 280 Champenoux

19 France

20 email: agranier@nancy.inra.fr

21 Fax : 3 33 3 83 39 40 22

22 Tel : 3 33 3 83 39 40 38

23

24 Abstract

- 25 1. Hydraulic lift (HL) by tree roots in a young mixed temperate European
26 deciduous forest was investigated by implementing isotopic-enriched soil water
27 labelling. Injection of a H_2^{18}O was applied at 70-90 cm depth in a simplified
28 lysimeter, under dry condition. Four campaigns of isotopic measurement in soil
29 and tree organs were performed before and after labelling. Two tree species
30 were compared, *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*, in which sap flow and
31 leaf predawn leaf water potential were measured. 2-D root distribution was also
32 documented.
- 33 2. Ecophysiological measurement showed that unlike *Quercus*, *Fagus* experienced
34 drought, assessed by a strong sap flow reduction and much lower predawn leaf
35 water potential. This behavior was in agreement with a shallower root system in
36 beech than in oak.
- 37 3. The three measurement campaigns after labelling clearly showed isotopic
38 enrichment in the shallower soil layers due to the hydraulic lift, in the absence of
39 capillarity rises.
- 40 4. The enriched zones were located near the *Quercus* tree species. Moreover,
41 isotopic signature of xylem sap confirmed these observations.
- 42 5. These results are discussed in term of advantages in regard to climatic change
43 and between-tree interactions.

44

45 Key words:

46 Deciduous mixed forest, drought, *Fagus sylvatica*, Isotopic labelling, *Quercus petraea*,
47 tree roots.

48

49 **Introduction**

50 Existence of the hydraulic lift phenomenon (HL) was first proposed by Breazeale and
51 colleagues in 1930 (Magistad & Breazeale 1929, Breazeale 1930), but the first strong
52 evidence that HL occurred in the field was assessed by Richards and Caldwell in 1987
53 (Caldwell & Richards 1989; Caldwell et al. 1998). It is a passive transfer of water
54 through roots from the wetter and deeper soil layers to the drier and shallower layers
55 following the soil water potential gradient. It basically occurs at night, when
56 atmospheric demand is low or null and therefore transpiration ceases. Under these
57 condition, xylem water potential within the root system equilibrates (Caldwell &
58 Richards 1989; Dawson 1993a; Caldwell, Dawson & Richards 1998; Jackson, Sperry
59 & Dawson 2000; Querejeta, Egerton-Warburton & Allen 2003b; Snyder et al. 2008).
60 Nowadays, more than 50 species are known to exhibit HL (Jackson et al. 2000). Most of
61 these tree species are from arid or Mediterranean habitats (Espeleta, West & Donovan
62 2004; Jackson et al. 1999; Peñuelas & Fillela 2003). However, some other come from
63 cool temperate regions, seasonally dry tropical or subtropical habitats (see Jackson et al.
64 2000) and even mesic habitats (Dawson 1993a), where dry periods, even if rather short,
65 can occur. All these species are characterized by a dimorphic or at least a deep root
66 system extending in the deep wet soil layers. HL activity was reported to be more
67 intense following a sunny day, with high evapotranspiration rate (Caldwell et al. 1998).
68 Water is supposed to be mainly released through young unsubsided roots, where the
69 Casparian strips are not yet formed, and water redistribution would involve aquaporines
70 that are linked to the symplasmic hydraulic conductivity (see Caldwell et al. 1998 for
71 more details). However, Bauerle et al. 2008 did not evidence any water release, but only
72 shallower roots and mycorrhizae rehydration.

73 During the growing season, HL can be more or less active, depending on water
74 absorption rate and on suberisation, mortality or cavitation of fine roots (Caldwell et al.
75 1998; Domec et al. 2004).

76

77 Several techniques allow the study of hydraulic lift, under laboratory or field conditions.
78 In the later case, the day/night soil water potential (Milikin-Ishikawa & Bledsoe 2000;
79 Domec et al. 2004; Bauerle et al. 2008) or volumetric humidity (Warren et al. 2005 ;
80 Meinzer, Warren & Brooks 2007) fluctuations have often been used, even if these
81 methods may be subjected to problems of interpretation. Measurements of soil humidity
82 using TDR or neutron probe may not be satisfactorily sensitive to detect daily soil
83 moisture variations, while psychrometers, for measuring soil water potential, sense only
84 few cubic centimeters of soil, so chances to evidence HL are very low (Caldwell et al.
85 1998; Espeleta et al. 2004). The use of stable isotope, either in natural abundance
86 (Dawson 1993a; Dawson 1996b) or using isotopic-enriched water (Caldwell &
87 Richards 1989; Moreira et al. 2003; Peñuelas & Fillela 2003) provides interesting
88 results in terms of water flows in soil and use of the lifted water. Nonetheless, note that
89 deep labelling was performed through below ground caves (Peñuelas & Fillela 2003) or
90 by excavating and feeding the tap roots (Moreira et al. 2003).

91

92 HL involves several advantages (i) for the “lifter” tree, as it allows roots and
93 mycorrhizae rehydration and also that of the shallower soil layers with water that can be
94 used during the days (Domec et al. 2004; Espeleta et al. 2004; Kurz-Besson et al.
95 2006); (ii) for superficially rooted neighbor trees, as they can use this additional water
96 (Dawson 1993a). This phenomenon would therefore affect the ecosystem water balance
97 and influence community plant structure (Dawson 1993a; Espeleta et al. 2004).

98

99 Here we tested the hypothesis of hydraulic lift in a young deciduous European mixed

100 forest, that would be, in regard to climatic change, more and more frequently submitted

101 to severe drought events (Saxe et al. 2001; Schär et al. 2004; Tebaldi et al. 2006 ;

102 GIEC 2007). We determined the possible HL activity through a deep labelling

103 experiment conducted in a simplified lysimeter, combined with root distribution

104 observations and soil and plant measurements.

105

106

107 **Material and methods**108 ***Experimental site***

109 The study was conducted in a young broad-leaved mixed forest in the state forest of
110 Hesse (France, Moselle, N 48°40'27"; E 7°03'53", elevation 305m). The stand was
111 composed of 15 to 25 years-old naturally regenerated trees, including, from the most to
112 the less abundant species: European beech (*Fagus sylvatica*), hornbeam (*Carpinus*
113 *betulus*), oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*), goat willow (*Salix Capreae*),
114 silver birch (*Betula pendula*), trembling aspen (*Populus tremula*) and wild cherry
115 (*Prunus avium*) (Le Goff and Ottorini personal communication). In 2002, beech,
116 hornbeam and oaks represented 63%, 26% and 7% of the stand basal area, respectively.
117 Basal area was 12.6 m²/ha (Le Goff and Ottorini, personal communication). Leaf area
118 index, as estimated using a Li-2000 leaf area meter (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)
119 was 7.6 in 2006; 7.55 ± 0.12 in 2007 and 9.17 ± 0.06 in 2008.

120 The soil is a neoluvisol redoxisol mesosaturated, with an enriched clay layer at
121 approximately 50 cm depth (fig. 1). A clear shift in soil structure and texture can be
122 noticed in the transition between the E2 (eluviated) and the BT (clay enriched) layers.
123 Periods of low rainfall during summer led to substantial water shortage in this soil type.

124

125 During the winter 2006-2007, a simplified lysimeter covered by a solid roof was built
126 below the canopy of the young trees, at ca. 2 m height. The plot, 13×4 m size, contained
127 36 trees of 4 species (Beech, sessile oak, hornbeam and birch) of different crown status.
128 It was surrounded by a 0.9 to 1.1 m deep trench.

129

130 The present study was conducted on 2 species, beech and sessile oak.

131 ***Soil water potential***

132 Soil water potential was measured with ceramic soil micropsychrometers
133 (PCT-55-15-SF Wescor, Logan, UT) in 2007 and 2008. Measurements were done in the
134 dew point mode using a Wescor HR-33T dew point micro-voltmeter. Probes were fixed
135 at the end of PVC tubes vertically inserted into the soil after boring 1.2 cm diameter
136 access holes. Five depths were monitored at 5 locations in the plot: -15, -30, -60, -90, -
137 120 cm. When it was not possible to drill holes at 120 cm, an additional 45 cm depth
138 was added. Measurements when zero offset exceeded 3 μ V were rejected. Soil water
139 potential measurements were made weekly from June to October during 2007 and
140 monthly from May to July in 2008.

141

142 ***Predawn leaf water potential***

143 Trees predawn water potential (Ψ_{wp}) was measured on 3 leaves per tree using a
144 Scholander-type pressure chamber (PMS instrument, Corvallis, Oregon, USA) just
145 before each sapling campaign.

146

147 ***Root densities***

148 The two-dimensional root distribution of the different tree species was assessed from
149 trenches vertical planes observations, as described in Bréda et al. 1995) and van
150 Noordwijk et al. 2000). Trenches of ca. 0.75 m wide, 2.40 m long, and 1.50 m to 1.70 m
151 depth were dug tangentially from the stems at a distance of approximately 0.25 to
152 0.65m, where most of the roots are usually found (Thomas & Hartmann 1998).

153 Dominant and co-dominant trees of beech and oak were chosen in clusters of same
154 species in order to circumvent the problem of roots identification. The studied trees
155 were located in the same stand, nearby the experimental plot, under comparable soil
156 condition as assessed by auger soil sampling observations.

157 The observation planes (a vertical area of 3.6 m² per tree) were roughened with a knife
158 just prior counting all the fine roots (diameter < 3 mm) crossing each 10x10 cm square
159 of a 60x60 cm metal grid placed vertically on the plane. Since our objective was to
160 assess the vertical active root distribution we did not inventory necrosed fine roots.

161

162 ***Sap flow***

163 Two sessile oaks and two beeches were equipped with 2 cm-long Granier's type sap
164 flow gauges, (Granier 1985; Granier 1987), radially inserted in the sapwood of the trees
165 at breast height. This technique allows the average measurement of sap flux density
166 (SFD, i.e. the sap flow per unit of sapwood area) in the 0-2 cm outer xylem annulus.

167 Sap flux data were sampled at 30 s intervals, averaged every 30 min and stored in a
168 datalogger (model CR 10, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France).

169 Data were collected during the growing season, from mid-June (day of year 164) to
170 mid-August (DOY 225).

171 ***Isotopic signature of the labelling solution***

172 We added a ¹⁸O-enriched solution in the soil, below the surface horizons. The isotope
173 concentration injected was high because water diffusion in this clayed soil layer was
174 known to be very low and therefore the volume of solution injected was small. We
175 mixed 500 g of a H₂¹⁸O enriched solution (10 Atom%; δ¹⁸O = 54 411 ‰) and 500 g of
176 tap water (0.1985 Atom%; δ¹⁸O = -8‰). The final solution contained 5.1 Atom% (i.e.
177 δ¹⁸O = 25 800‰).

178

179 Injection of enriched water

180 Deep soil labelling was performed at the vicinity of the studied trees (two beeches and
181 two oaks), within a small area (7.5 m²) in the 80 m² rainfall exclusion plot. These trees
182 were selected because they were located close to the trench limiting the dry plot (see
183 below). Water was injected in 45 PVC pipes inserted in the soil after drilling 12 mm
184 diameter holes. A first set of 24 vertical tubes was installed close to the studied trees
185 (from 20 cm to 120 cm). The holes were 90 cm-long, but the tubes were buried to 65 cm
186 only, in order to leave a 25 cm-long space below (i.e. a 25 cm³ volume) that will receive
187 the solution. The remaining 21 tubes were diagonally installed from the trench to ca. 75
188 to 90 cm depth, also leaving a 25 cm-long free air space.

189 We injected 20 cm³ of the labelling solution in each pipe on DOY 178 at nightfall, when
190 tree transpiration was stopped as assessed by sap flow measurements. Volume of the
191 injected solution was slightly lower than the free space in the soil in order to avoid a ¹⁸O
192 contamination of the upper soil layers by capillary rise along the tube.

193 The remnant solution was diluted with tap water and added if necessary before each
194 campaign, after estimating in each tube the free volume with a metal stick.

195

196 Soil and tree sampling

197 Four sampling campaigns were performed, at predawn. The first one, for reference
198 sample collection was done just before the labelling (reference samples; DOY 179), the
199 second was performed few hours after the labelling (DOY 179), the third and the fourth
200 6 days and one month after labelling (DOY 184 and 206).

201 At each campaign, soil and xylem were sampled. Four soil cores from 0 to 50 cm depth
202 were extracted, plus two from 0 to 90 cm with an auger gauge. Location of soil

203 sampling was chosen near (from 20 to 120 cm) the investigated trees. Each core was
204 split in 10 cm long sample slices, from which roots were manually removed in order to
205 avoid soil contamination by roots exudates. Soil samples were then stored at 2°C until
206 water extraction. At each campaign, small wood cores (0.5 to 0.8 cm long) were
207 extracted at the tree collar height with a 5mm diameter bark auger. Bark tissues were
208 immediately removed in order to avoid any contamination with phloem sap. Wood
209 samples were also taken at predawn, then put in 2 mL glass vials, kept in an icebox with
210 freeze-packs and rapidly carried to the laboratory, where they were kept at -20 °C till
211 water extraction.

212

213 ***Isotope analyses***

214 Prior to isotopic analysis, all water was extracted from the xylem and soil samples
215 through cold trapping, using a cryogenic vacuum distillation system, as described in
216 West, Patrickson & Ehleringer 2006). The oxygen isotope ratio of soil water and xylem
217 sap samples was determined using a Finigan-Mat delta S (GD Instruments, UK) coupled
218 to a Euro-Pyr-OH (Eurovector, Italy) gas isotope ratio mass spectrometer.

219

220 The isotopic ratios were expressed relative to the international standard SMOW
221 (Standard Mean Ocean Water) as:

$$222 \delta^{18}\text{O} = 1000 \cdot (R_s - R_b) / R_b$$

223 where R_s and R_b refer to the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios in the sample and in the SMOW standard,
224 respectively.

225 Data were also expressed in atomic percentage (Atom%)

$$226 \text{Atom\%} = \frac{^{18}\text{O}}{^{18}\text{O} + ^{16}\text{O}} \cdot 100$$

227

228

229 **Results and discussion**

230 In the rain exclusion plot, the upper soil layers were dry, soil water potential during the
231 investigated period being lower than -1.2 MPa and reached -2 MPa at the end of July.

232 The deeper, clay-enriched soil layer (85 to 95 cm depth) was less dry, soil water
233 potential decreasing from -0.4 MPa to -1.2 MPa during the growing season (fig. 2).

234 Under these conditions, a strong reduction in SFD in beech (almost 70%) but not in oak
235 (fig. 3) was observed. In beech trees, SFD dropped in parallel with predawn leaf water

236 potential that decreased from -0.35 to -1.15 MPa during the experiment (fig.4),

237 revealing that this species experienced medium to severe drought stress in July. A

238 contrasted pattern was observed in oaks: both transpiration and predawn water potential

239 stayed constant during the observation period. This strong species difference in drought

240 response was previously reported in 2003 and 2006 in the same stand (Zapater et al.

241 unpublished data) and in 2003 in Switzerland (Leuzinger et al. 2005).

242 These contrasted behaviors are explained by differences in root distribution, oak

243 developing a deeper root system allowing a deeper soil water absorption than beech

244 (table 1).

245

246 The first soil sampling, before enrichment, gave the natural profile of isotopic
247 composition in soil: water was more ^{18}O enriched in surface (-3‰) than in depth (-8‰)

248 (fig. 5a). On day 179, at predawn, i.e. after only a few hours, we observed a slight

249 enrichment at -75 cm depth, in the labelling injection area, indicating a limited diffusion

250 of the enriched water at this depth. The second and the third campaigns (i.e. 6 and 28

251 days after labelling) confirmed this enrichment, that became more and more important

252 (10 to 130 ‰). More interestingly, we observed a clear enrichment in surface, at ca. -25

253 cm. In this soil layer, $\delta^{18}\text{O}$ reached 2 and 8 ‰ in two of the soil cores, only few hours
254 after labelling (fig. 5b). As observed in depth, the second and the third campaigns
255 showed larger and larger peak enrichment in the superficial soil layers, reaching 15 ‰
256 to 25 ‰. It is important to note that none of the cores showed any enrichment in the
257 intermediate soil depth extending from the upper limit of the BT layer, 40 cm, to the
258 upper limit of injections, 70cm, signifying an absence of capillarity rises. The presence
259 of isotope-enriched soil water in the superficial soil can be therefore interpreted as
260 transported deep roots towards the superficial ones.

261 Spatial variability in soil water isotopic signature observed during the three
262 measurements campaigns after labelling was related to distance of soil cores to the trees.
263 All cores exhibiting a superficial enrichment were located close to oaks, especially
264 Qp33, the biggest one (table 2). Furthermore, measurements of the isotopic composition
265 of xylem sap indicated that, at least during the second and third campaigns (fig. 6),
266 Qp33 absorbed the deep and enriched soil water, in contrast to beech. Unfortunately,
267 some xylem samples did not give a sufficient amount of water to permit isotopic
268 analysis (less than 100 μL): Qp33 in the first campaign and Qp26 in the second one. As
269 expected, the beech xylem isotopic signature did not show clear enrichment. We
270 attributed the slight enrichment (*ns*; $p > 0.05$) observed on DOY 184 (2nd campaign) to
271 some absorption by beech of water lifted by oaks tree roots, as already observed in a
272 mesic USA site (Dawson 1993a ; Brooks et al. 2006), in a Mediterranean ecosystem
273 (Peñuelas & Fillela 2003) or in a neotropical savanna (Moreira et al. 2003).
274 Nevertheless, a direct feeding of beech by oak roots through fungi mycelia can also be
275 hypothesized because different tree species can be compatible with a same
276 ectomycohyzal fungi species and furthermore both trees can be interconnected by a same
277 mycelium (Kramer 1983a; Simard et al. 1997 ; Allen 2007).

278

279 Both a local and superficial soil water enrichment near oaks and their xylem sap
280 isotopic composition allow to conclude in a HL activity driven by oak in this mixed
281 forest. Conversely to oak, our experiment did not show any evidence for HL in beech as
282 no enrichment either in their xylem sap or in the neighbour soil was observed (fig 5 and
283 6). This is explained by the superficial rooting pattern of this species (table 1).

284 While some *Quercus* species were reported to exhibit HL in other ecosystem types
285 (Milikin-Ishikawa & Bledsoe 2000; Querejeta et al. 2003 b; Espeleta et al. 2004;
286 Querejeta, Egerton-Warburton & Allen 2007; Nadezhdina et al. 2008), to our
287 knowledge, HL activity had not yet been evidenced in temperate forests, even if
288 Barataud et al. (1995) hypothesized such phenomenon through soil water potential and
289 water fluxes modelling in a temperate oak stand.

290 Here we proposed an new and efficient *in situ* labelling methodology, that can be
291 implemented in non-rocky sites, that does not need natural caves (unlike Peñuelas &
292 Fillela 2003) and that avoids root damages (in contrast to Moreira et al. 2003). We
293 evidenced here oak HL activity:

294 (i) under a soil water potential gradient of ca. 0.8 MPa (fig.2), resulting from a
295 water potential comprised between -1.2 to -2 MPa in the upper soil layers
296 and -0.8 to -1.2 in the deep ones. Milikin-Ishikawa & Bledsoe 2000
297 summarized the range of soil water potential gradients when HL
298 phenomenon was observed. They found a minimum value of 0.8 MPa;

299 (ii) oaks did not experience water stress: no regulation of their sap flow, while Ψ_{wp}
300 was around -0.2 MPa. In californian oaks, Querejeta et al. (2007) found a HL
301 activity at $\Psi_{wp} = -0.4 \pm 0.1$ MPa, i.e. also under non-stressed condition.

302 Furthermore, Burgess et al. (2000) concluded that very dry soil limits HL
303 activity.

304 (iii) above the clay-enriched soil layer, in the upper 35 cm soil (fig 5 a,b,c and
305 d). The depth where water is released seemed to depend here on soil the
306 physical soil constraint: Dawson 1993a also reported a water enrichment in
307 the first 35 cm in a soil characterized by a frangipan horizon at 50 cm.

308

309 In some studies, it was stated that a nighttime transpiration was needed create the HL
310 mechanism (Bauerle et al. 2008). However, in our study, we checked at the absence of
311 sap flow during the nights (fig.3). It seems that both the existence of a quite high soil
312 water potential gradient (fig 2), the dimorphic root system of oaks (table 1) and
313 probably the properties of root allowing reversal flow (see Caldwell et al. 1998 for more
314 details) were sufficient to permit HL.

315

316 In forests, competition for water and nutrients occurs between trees as much in
317 monospecific as in mixed stand. However, the two situations can be different. While
318 intraspecific competition involve similar physiological and morphological (root
319 architecture, absorption pattern...) traits, interspecific competition results from different
320 and, as in our site, often contrasted patterns of functions, such as the rooting depth
321 (Table 2), or the rate of water absorption (Leuschner 1998; Leuschner, Coners & Icke
322 2004a; Coners & Leuschner 2005). In this situation, interspecific competition due to
323 biodiversity provides a better use of the soil resources (Moreira, Sternberg & Nepstad
324 2000; Leuschner et al. 2004a; Sanchez-Perez et al. 2008) likewise the radiation capture
325 by aerial parts. Furthermore, from root competition measurements between oak and
326 beech, Leuschner et al. 2001 concluded that (i) growth rate of shallower beech roots was

327 significantly higher than that of oak and (ii) fine beech roots grew faster, when mixed to
328 oak roots. Thus, they demonstrated that inter-specific competition may imply
329 facilitation. Similarly, we showed in our study a complementarity in the resources use,
330 through differing rooting patterns and facilitation through the hydraulic lift phenomenon
331 that refills dry shallower soil layers. Even if we could not estimate here the quantity of
332 water involved, some studies showed that it could be quite important, from 14% to 33%
333 of the daily evapotranspiration, depending the species (Caldwell et al. 1998). Dawson
334 1996b; Jackson et al. 2000 estimated water refilling of the upper soil layers by HL as
335 40%. Lifted water would account for 17 to 81 % of the water transpired during the
336 following day at the peak of the drought season in a Mediterranean ecosystem (Kurz-
337 Besson et al. 2006).

338 Therefore, ability of oaks to generate HL in mixed temperate European forest is an
339 advantage in regard to the possible increase in drought events. Moreover, as
340 complementarity of resource use may be more pronounced in mature forests with a
341 heterogeneous age structure than in a young stands in the thinning phase (like our site)
342 (Leuschner, Jungkunst & Fleck 2009), more investigation is needed to estimate the
343 impact of HL on temperate European water balance forest in the climatic change
344 perspective.

345

346

347

348 **Acknowledgements**

349 We are very grateful to Bernt Zeller and Oliver Brendel for intense discussions on
350 isotopes before this experimentation. We are also grateful to Pascal Courtois, Bernard
351 Clerc, Jean-Marie Gioria, Patrick Gross and Sylvia Pardonnet for technical support in

352 field. The financial support of this research was provided by the French programme,
353 Ecoger. Marion Zapater was supported by a Doctoral fellowship of the French Ministry
354 of Research.

355

356

357

358 **References**

359 Allen M. (2007) Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils.

360 *Vadoze Zone Journal*, **6 (2)**, 291-297.

361 Barataud F., Moyne C., Bréda N. & Granier A. (1995) Soil water dynamics in an oak

362 stand: II. A model of the soil-root network compared with experimental data. *Plant and*363 *Soil*, **172**, 29-43.

364 Bauerle T., Richards J., Smartt D. & Eissenstat D. (2008) Importance of internal

365 hydraulic redistribution for prolonging the lifespan of roots in dry soil. *Plant, Cell and*366 *Environment*, **31**, 177-186.

367 Bengough A. (2003) Root growth and function in relation to soil structure,

368 composition, and strength. *Root ecology* (eds de Kroon H. & Visser E.), pp. 151-171.

369 Breazeale J. (1930) Maintenance of moisture-equilibrium and nutrition of plants at and

370 below the wilting percentage. *Ariz Agric Exp Stn Tech Bull*, **29**, 137-177.

371 Brooks J.R., Meinzer F.C., Warren J.M., Domec J.C. & Coulombe R. (2006)

372 Hydraulic redistribution in a douglas-fir forest: lessons from system manipulations.

373 *Plant, Cell and Environment*, **29**, 138-150.

374 Bréda N., Granier A., Barataud F. & Moyne C. (1995) Soil water dynamics in oak

375 stand. I. soil moisture, water potentials, and water uptake by roots. *Plant and Soil*, **172**,

376 17-27.

- 377 Burgess S., Pate J., Adams M. & Dawson T. (2000) Seasonal water acquisition and
378 redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes*. *Annals of*
379 *Botany*, **85**, 215-224.
- 380 Caldwell M. & Richards J. (1989) Hydraulic lift: water efflux from upper roots
381 improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, **79**, 1-5.
- 382 Caldwell M., Dawson T. & Richards J. (1998) Hydraulic lift: consequences of water
383 efflux from the roots of plants. *Oecologia*, **113**, 151-161.
- 384 Coners H. & Leuschner C. (2005) In situ measurement of fine root water absorption
385 in three temperate tree species - Temporal variability and control by soil and
386 atmospheric factors. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 395-405.
- 387 Dawson T. (1993a) Hydraulic lift and water use by plants: implications for water
388 balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, **95**, 565-574.
- 389 Dawson T. (1996b) Determining water use by trees and forests from isotopic, energy
390 balance and transpiration analyses: the role of the size and hydraulic lift. *Tree*
391 *Physiology*, **16**, 263-272.
- 392 Domec J., Warren J., Meinzer F., Brooks J. & Coulombe R. (2004) Native root xylem
393 embolism and stomatal closure in stands of douglas-fir and ponderosa pine: mitigation
394 by hydraulic redistribution. *Oecologia*, **141**, 7-16.
- 395 Espeleta J.F., West J.B. & Donovan L.A. (2004) Species-specific patterns of hydraulic
396 lift in co-occurring adult trees and grasses in a Sandhill community. *Oecologia*, **138**,
397 341-349.

- 398 GIEC. 2007. Bilan des changements climatiques. Contribution des groupes de travail
399 1,2 et 3 au quatrième rapport d'évaluation du groupe d'experts. Equipe de la rédaction
400 principale: Bernstein, L; Bosch, P; Canziani, O; Chen, Z; Christ, R; Davidson, O;
401 Hare, W; Huq, S; Karoly, D; Kattsov, V; Kundzewicz, Z; Liu, J; Lohmann, U;
402 Manning, M; Matsuno, T; Menne, B; Metz, B; Mirza, M; Nicholls, N; Nurse, L;
403 Palutikof, J; Parry, M; Qin, D; Ravindranath, N; Ren, J; Riahi, K; Rosenzweig, C;
404 Rusticucci, M; Schneider, S; Sokona, Y; Solomon, S; Stott, P; Stouffer, R;
405 Sugiyama, T; Swart, R; Tirpak, D; Vogel, C; Yohe, G; Sous la direction principale de
406 Pachauri, RK; Reisinger, A. Genève, Suisse. 103 p.
- 407 Granier A. (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le
408 tronc des arbres. *Annals of Forest Science*, **42**, 193-200.
- 409 Granier A. (1987) Evaluation of transpiration in a Douglass-fir stand by means of sap
410 flux measurements. *Tree Physiology*, **3**, 309-320.
- 411 Jackson R., Sperry J. & Dawson T. (2000) Root water uptake and transport: using
412 physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, **5 (11)**, 1360-
413 1385.
- 414 Jackson R.B., Moore L.A., Hoffmann W.A., Pockman W.T.& Linder C.R. (1999)
415 Ecosystem rooting depth determined with caves and DNA. *Proceedings of the National*
416 *Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 11387-11392.
- 417 Kramer P. (1983a) Root growth and functions. *Water relations of plants* pp. 120-145.
- 418 Kurz-Besson C., Otieno D., do Vale R.L., Siegwolf R., Schmidt M., Herd A., Nogueira
419 C., David T.S., David J.S., Tenhunen J., Pereira J.S. & Chaves M. (2006) Hydraulic

420 lift in cork oak trees in a savannah-type Mediterranean ecosystem and its contribution to
421 the local water balance. *Plant and Soil*, **282**, 361-378.

422 Leuschner C. (1998) Water extraction by tree fine roots in the forest floor of a
423 temperate *Fagus-Quercus* forest. *Annals of Forest Science*, **55**, 141-157.

424 Leuschner C., Coners H. & Icke R. (2004a) In situ measurement of water absorption
425 by fine roots of three temperate trees: species differences and differential activity of
426 superficial and deep roots. *Tree Physiology*, **24**, 1359-1367.

427 Leuschner C., Hertel C., Coners H. & Buttner V. (2001) Root competition between
428 beech and oak: a hypothesis. *Oecologia*, **126**, 276-284.

429 Leuschner C., Jungkunst H. & Fleck S. (2009) Functional role of forest diversity: pros
430 and cons synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and*
431 *applied Ecology*, **10**, 1-9.

432 Leuzinger S., Zotz G., Asshoff R. & Korner C. (2005) Responses of deciduous forest
433 trees to severe drought in central Europe. *Tree Physiology*, **25**, 650.

434 Magistad O. & Breazeale J. (1929) Plant and soil relations at and below the wilting
435 percentage. *Ariz Agric Exp Stn Tech Bull*, **25**

436 Meinzer F., Brooks J., Bucci S., Goldstein G., Scholz F. & Warren J. (2004)
437 Converging patterns of uptake and hydraulic redistribution of soil water in contrasting
438 woody vegetation types. *Tree Physiology*, **24**, 919-928.

439 Meinzer F., Warren J. & Brooks J. (2007) Species-specific partitioning of soil water
440 resources in an old-growth Douglas-fir Western hemlock forest. *Tree Physiology*, **27**,
441 880.

- 442 Milikin-Ishikawa M.& Bledsoe C. (2000) Seasonal and diurnal patterns of soil water
443 potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia*, **125**,
444 459-465.
- 445 Moreira M.Z., Scholz F.G., Bucci S.J., Sternberg L.S., Goldstein G., Meinzer F.C. &
446 Franco A.C. (2003) Hydraulic lift in a Neotropical savanna. *Functional Ecology*, **17**,
447 573-581.
- 448 Moreira M.Z., Sternberg L.D.L.& Nepstad D.C. (2000) Vertical patterns of soil water
449 uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon:
450 an isotopic approach. *Plant and Soil*, **222**, 95-107.
- 451 Nadezhdina N., Ferreira M., Silva R. & Pacheco C. (2008) Seasonal variation of water
452 uptake of a *Quercus suber* tree in central Portugal. *Plant and Soil*, **305**, 105-119.
- 453 Peñuelas J.& Fillela I. (2003) Deuterium labelling of roots provides evidence of deep
454 water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain.
455 *Environmental and Experimental Botany*, **49**, 201-208.
- 456 Querejeta J., Egerton-Warburton L. & Allen M. (2007) Hydraulic lift may buffer
457 rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a Californian
458 oak savanna. *Soil Biology & Biochemistry*, **39**, 417.
- 459 Querejeta J.I., Egerton-Warburton L.M.& Allen M.F. (2003 b) Direct nocturnal water
460 transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia*,
461 **134**, 55-64.

- 462 Sanchez-Perez J., Lucot E., Bariac T.& Tremolieres M. (2008) Water uptake by trees
463 in a riparian hardwood forest (Rhine floodplain, France). *Hydrological Processes*, **22**,
464 375.
- 465 Saxe H., Cannel M., Johnsen Ø., Ryan M.& Vourlitis G. (2001) Tree and forest
466 functioning in response to global warming. *New Phytologist*, **149**, 369-400.
- 467 Schär C., Vidale P., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M.& Appenzeller C. (2004)
468 The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*,
469 **427**, 332-336.
- 470 Simard S., Perry, DA, Jones, MD, Myrold D., Durall D. & Molinak R. (1997) Net
471 transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, **388**, 579-
472 582.
- 473 Snyder K., James J., Richards J.& Donovan L. (2008) Does hydraulic lift or nighttime
474 transpiration facilitate nitrogen acquisition?. *Plant and Soil*, **306**, 159-166.
- 475 Tebaldi C., Hayloe K., Arblaster J.& Meehl G. (2006) Going to the extremes: an
476 intercomparison of model simulated historical and future changes in extreme events.
477 *Climatic Change*, **79**, 185-211.
- 478 Thomas F.M.& Hartmann G. (1998) Tree rooting patterns and soil water relations of
479 healthy and damaged stands of mature oak (*Quercus robur* L and *Quercus petraea*
480 [Matt] Liebl). *Plant and Soil*, **203**, 145-158.
- 481 Warren J., Meinzer F., Brooks J.& Domec J. (2005) Vertical stratification of soil
482 water storage and release dynamics in Pacific Northwest coniferous forests.
483 *Agricultural and Forest Meteorology*, **130**, 39-58.

484 West A.G., Patrickson S.J. & Ehleringer J.R. (2006) Water extraction times for plant
485 and soil materials used in stable isotope analysis. *Rapid Communication in Mass*
486 *Spectrometry*, **20**, 1317-1321.

487 van Noordwijk M., Brouwer G., Meijboom F., do Rosário G. Oliveira M.& Bengough
488 A. (2000) Trench profile techniques and core break methods. *Root methods a*
489 *handboock* (eds Smit A., Bengough A., Engels C., van Noordwijk M., Pelleri S.& van
490 de Geijn S.), pp. 211-233.

491

492

493

494 **Tables**

495 Table 1

496 Average fine root density (RD_t), calculated as number of root per m^2 , fine root density
 497 below the BT layer (RD_u) and the proportion of fine roots above the BT layer ($RD_b\%$)

Species	RD_t	RD_u	$RD_b\%$
Oak	12871	4194	33
Beech	10046	1533	15

498

499

500

501

502 Table 2

503 Characteristics of the investigated trees: height (m) circumference at breast height

504 (CBH, cm) and crown class of the tree in the canopy (D: dominant tree, CD:

505 codominant tree, s: suppressed tree). Two tree species were investigated: *Quercus*506 *petraea* (Qp) and *Fagus sylvatica* (Fs).

trees code	height (m)	CBH (cm)	crown class
Qp33	8.3	20.8	D
Qp26	7.2	15.45	CD
Fs23	7.8	21.12	D
Fs29	7.5	14.6	s

507

508

509

510 **Figure captions**

511

512 Figure 1 :

513 Soil granulometry and bulk density for each soil layer. Letters refer to different
514 pedological horizons.

515

516 Figure 2

517 Mean vertical profiles of soil water potential (Ψ_{soil} , MPa) measured during each
518 sampling campaign (reference and 1st campaign: white, 2nd campaign: grey, 3rd
519 campaign: black) at two locations in the studied plot (horizontal bars represent standard
520 error).

521

522 Figure 3

523 Diurnal course of sap flow density (SFD, $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) in four trees (black symbols:
524 beech trees, in white symbols: oaks) during each campaign (R: reference samples; C_{1,2,3}
525 1st, 2nd and 3rd campaigns respectively) on the 2008 growing season. The vertical arrow
526 represents the water-labelled injection. Note that the weather conditions were very
527 similar for all the studied days.

528

529 Figure 4

530 Seasonal variation of predawn leaf water potential (Ψ_{wp} , MPa) in Qp (white) and Fs
531 (black).

532

533

534 Figure 5

535 Vertical profiles of $\delta^{18}\text{O}$ at each sampling campaign: (a) prior labelling (i.e.; natural
536 abundance), 9 hours, 6 and 28 days after labelling (respectively *b*, *c* and *d*). The grey
537 area in graphs *b*, *c* and *d* represent the “natural isotopic abundance range”, below -3‰,
538 shown in *a*. Therefore, samples distributed in the right-hand of this zone present an
539 isotopic enrichment, as compared to the natural abundance. Each data point is the mean
540 of 2 to 4 samples. The horizontal bars represent standard error. Note that the X-axis
541 have different scales.

542

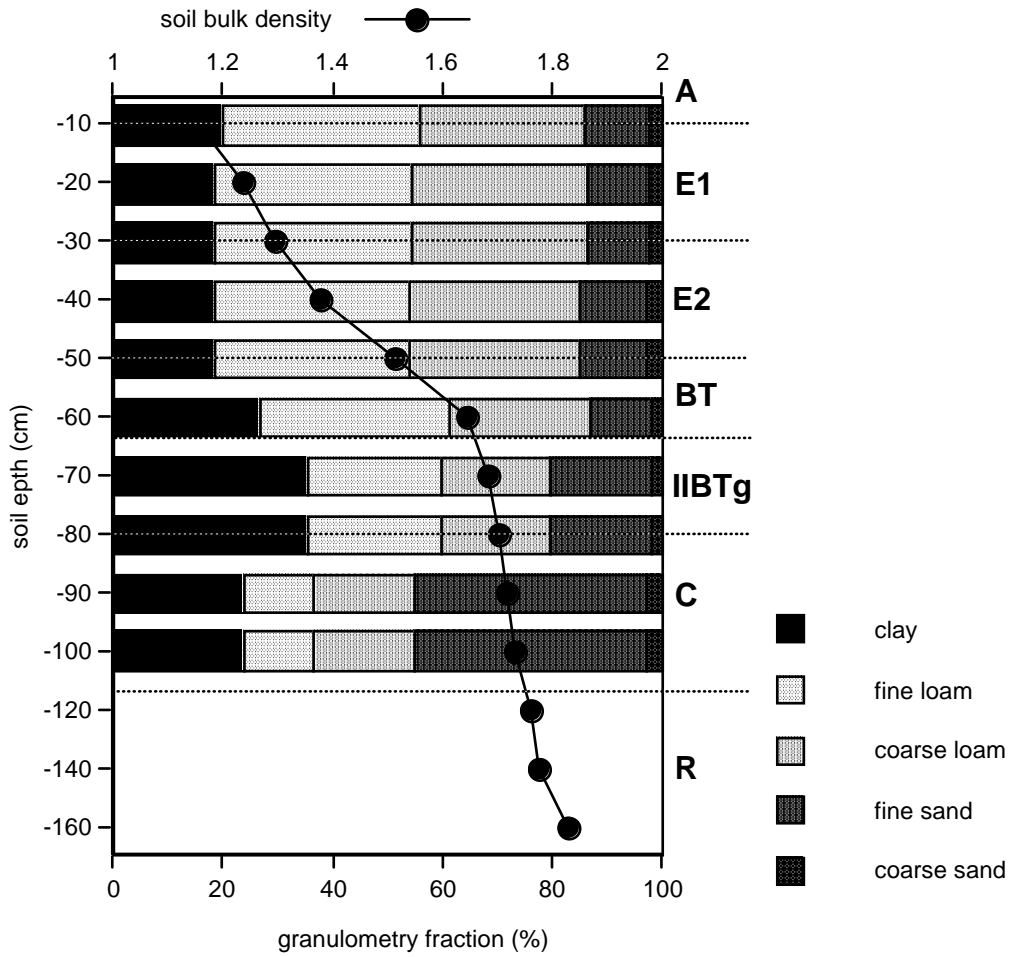
543 Figure 6

544 Seasonal variation of the $\delta^{18}\text{O}$ of xylem sap, collected at the collar of four trees
545 belonging to two species: in black are the beech trees and in white the oak trees. Bars
546 represent the standard error (two samples par tree, two to four measurements for each
547 sample). Unfortunately, a too smaller amount of sap was extracted from some xylem
548 cores: Qp33 on the 1st campaign, Qp 26 prior labelling and on the 2nd campaign and
549 Fs29 and Fs23 prior labelling.

550

551

552 **Figures**



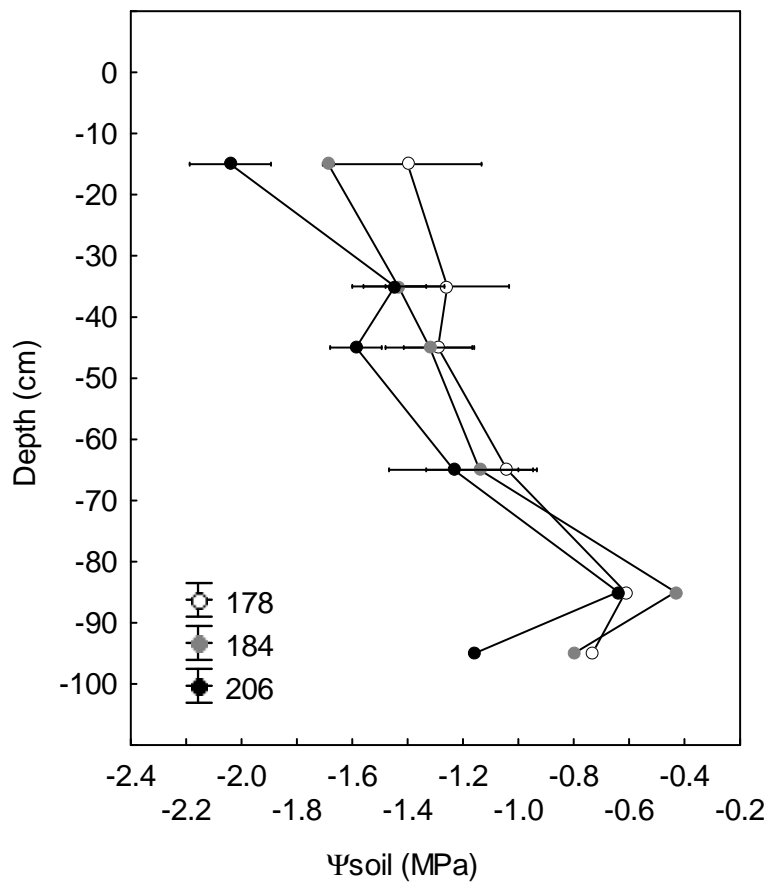
553

554 **Figure 1 :**

555

556

557



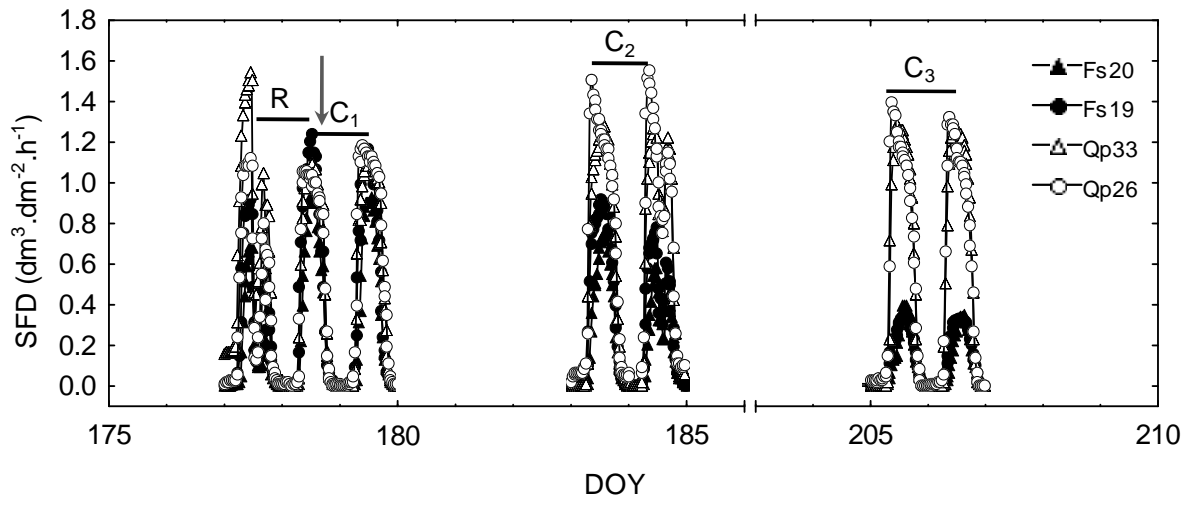
558

559 Figure 2

560

561

562

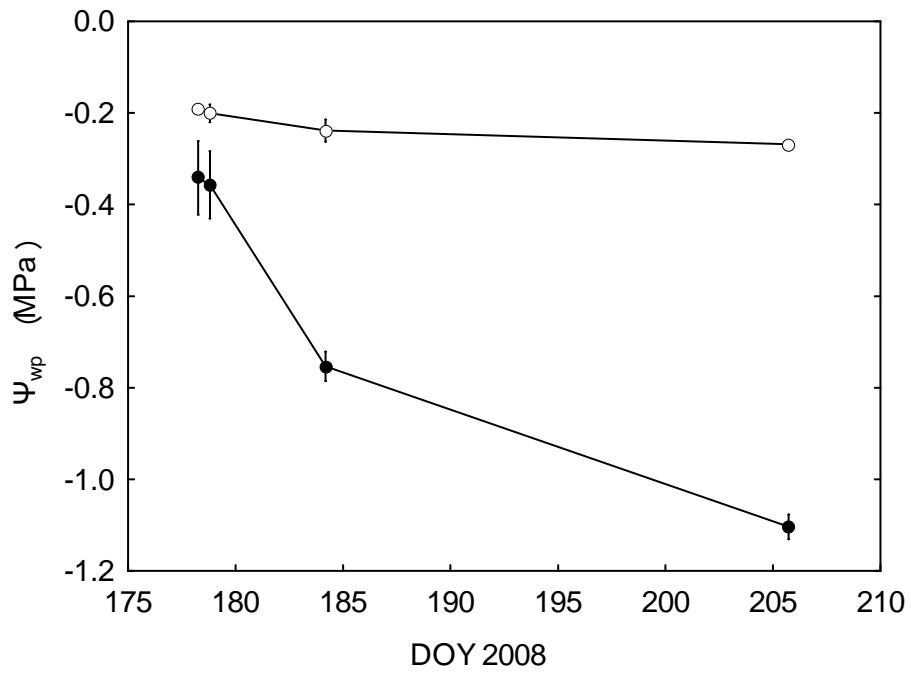


563

564 Figure 3

565

566

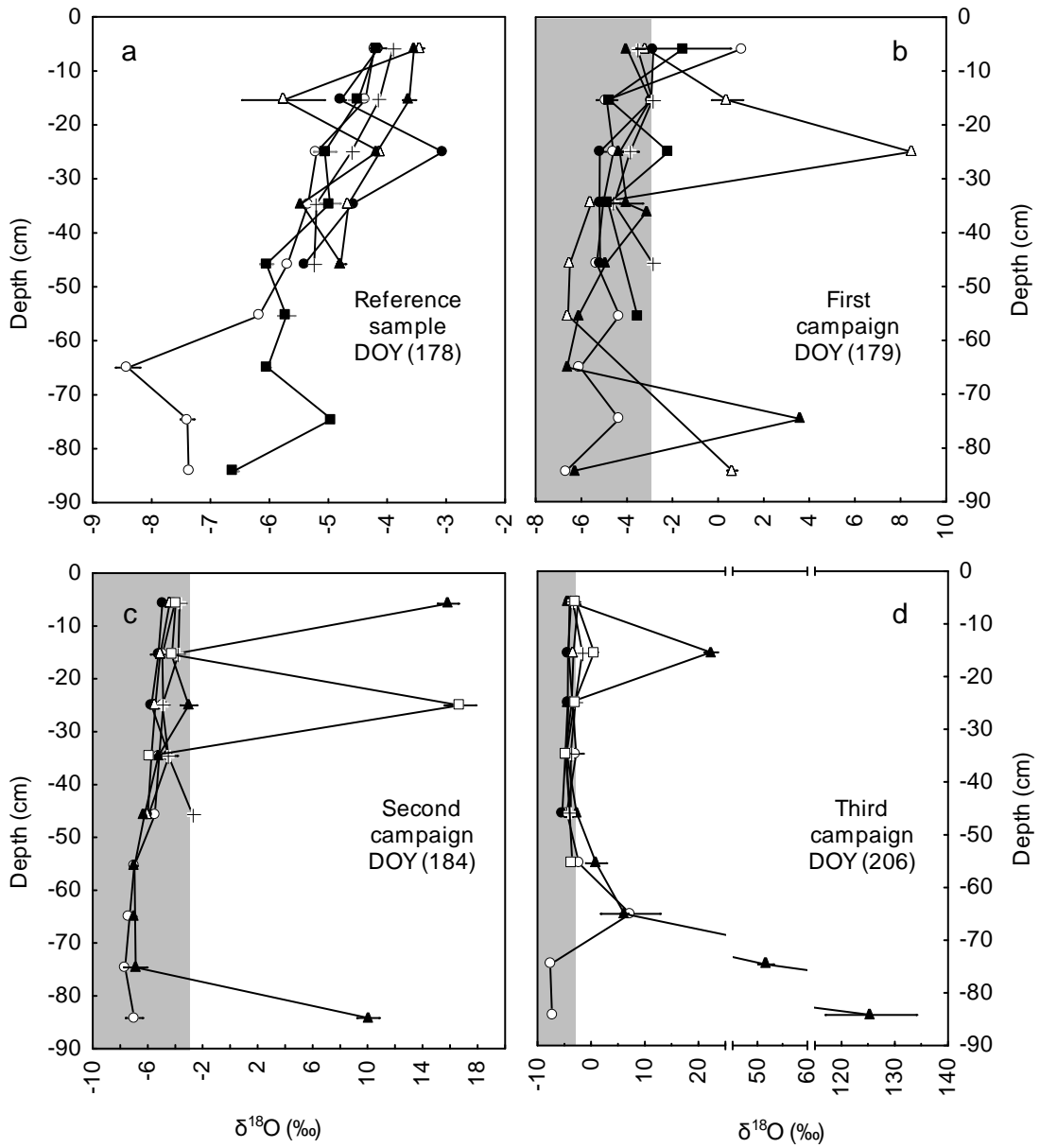


567

568 Figure 4

569

570



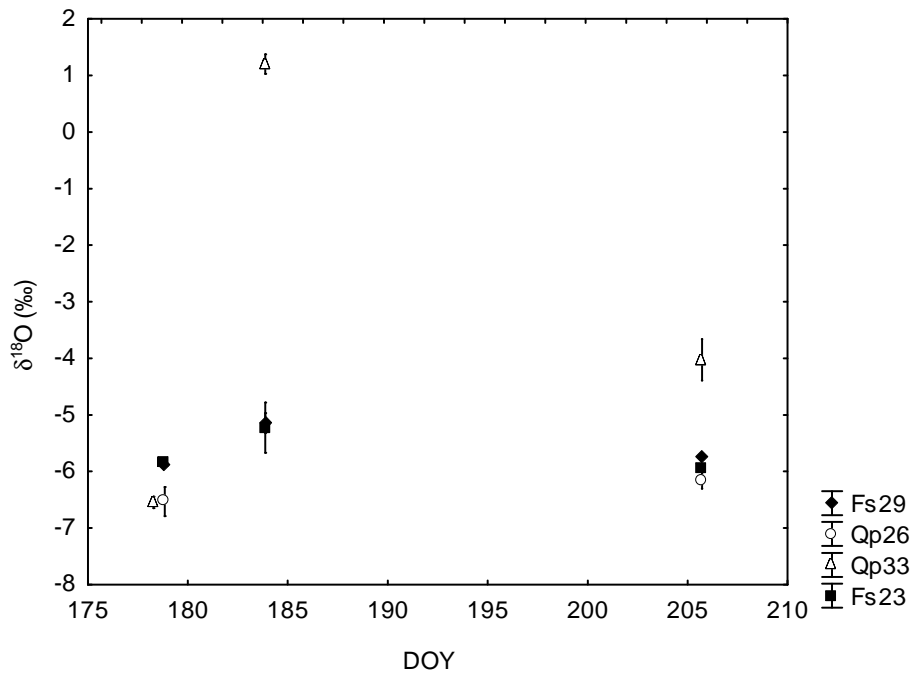
571

572 Figure 5

573

574

575



576

577 Figure 6

578

579

Publication 4

Trade-off between leaf phenology, water transport, regulation and uptake among co-occurring broad leaved tree species

Zapater M, Bréda N, Pardonnet S & Granier A.

En préparation pour "Tree Physiology"

1 **Trade-off between leaf phenology, water transport,**
2 **regulation and uptake among co-occurring broad leaved**
3 **tree species**

4
5 ZAPATER Marion¹, BREDA Nathalie¹, PARDONNET Sylvia¹, GRANIER André¹.
6

7 ¹ UMR INRA UHP 1137 Forest Ecology and Ecophysiology Unit, F-54 280
8 Champenoux, France
9

10 Running head: Drought response in co-occurring tree species
11

12 Author for correspondence:

13 Dr André GRANIER

14 UMR INRA-UHP 1137 - Forest Ecology and Ecophysiology

15 F-54 280 Champenoux

16 France

17 email: agranier@nancy.inra.fr

18 Fax: 3 33 3 83 39 40 22

19 Tel: 3 33 3 83 39 40 38
20

Abstract

In regard to the various functions of forests (production, carbon sequestration, social, recreation, preservation) and considering the general idea that mixed stands would be more resistant and resilient to disturbances (storms, drought, flooding, pests attacks...), those stands are more and more promoted than pure stands. Furthermore, as drought events are expected to be more severe and frequent, it appears necessary to characterize mixed stands functioning and behavior of co-occurring tree species. In this study, we propose to analyze the ecophysiology of five temperate forest tree species (*Quercus robur*, *Salix capreae*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*) belonging to the entire range of forest succession, through sap flow and leaf water potential measurements, vulnerability to cavitation, rooting distribution and leaf phenology. This study was performed over an complete vegetation season presenting a period of water stress. The data acquired allowed to classify these species in 3 functional types according to their strategy to cope with drought, from tolerant species to non tolerant ones.

35

36

Key words:

broad leaved forest, drought, leaf water potential, mixed stand, phenology, root distribution, sap flow regulation, vulnerability to cavitation

40

41 **Introduction**

42

43 In the context of changing world, with increasing climatic and biotic hazards, new prospects
44 about the forest stand composition are needed to anticipate forest management for the future.

45 The general idea that mixed stands, through biodiversity, would be more resistant and resilient

46 to disturbances (storms, drought, flooding, pests attacks...) emerges (Hooper et al. 2005,

47 Bodin and Wiman 2007). Coping with increasing climate uncertainties involve adaptation of

48 silvicultural practices and leads the forest managers to maintain natural dynamics and promote

49 mixed stands at pure stand expense (Lacaze 2000). In the expected modified climate, where

50 disturbance and extreme events are thought to be more frequent and intense (Saxe et al. 2001,

51 Schär et al. 2004, Tebaldi et al. 2006, GIEC 2007), it appears necessary to characterize

52 mixed stand and functioning and co-occurring species behaviour. Indeed, most of field studies

53 are focused on productive and economically important species such as *Fagus* or *Quercus* for

54 broad leaved species (e.g. Bréda et al. 1993a, Čermak et al. 1993, Bréda et al. 1995, Coners

55 and Leuschner 2002, Leuschner et al. 2004a Leuschner et al. 2004b, Coners and Leuschner

56 2005, Granier et al. 2007). Few studies dealt with mixed stands with several accompanying

57 species. Nevertheless, some works of on European mature mixed stands are recently

58 developed (Pataki et al. 2000, Holscher et al. 2005, Leuzinger et al. 2005, Kocher et al. 2009,

59 Zweifel et al. 2009).

60

61 That context of climatic change and mixed forest preference pointed out the lack of

62 knowledge of ecophysiological drought responses of the different tree species of such

63 ecosystems under natural conditions. There has not yet been a comprehensive study

64 comparing the water use, uptake and transport of co-occurring, competing species at the same

65 site during summer drought progression, and a study of this type is required to look for
66 possible trade-off between water uptake, transport and regulation.

67 Several strategies to drought tolerance or resistance have been highlighted since a long time
68 for xeric species and arid habitats (Parker 1968, Kramer and Kozlowski 1979, Levitt 1980,
69 Jones et al. 1981, Kramer 1983c,). In this study, we followed Kramer (1983c) terminology
70 that describes three strategies : (i) avoidance, for species that postpone their growing season to
71 avoid the drought periods, (ii) tolerance by dehydration postponement, called drought
72 tolerance strategy in this study, with species able, through different mechanisms, to postpone
73 (more or less efficiently) drought impact and (iii) the dehydration tolerance strategy,
74 involving osmotic adjustments. There is a continuum between these strategies that they were
75 defined for a wide set of species growing from extreme dry site conditions to humid sites. In
76 this way, further works are needed to refine the knowledge on seasonal drought response of
77 co-occurring temperate forest trees growing in mesic site conditions. This leads to look for
78 functional types in temperate forest drought response. These types will, in part, overlap tree
79 species functional diversity and should help to clarify the complexity of these mixed
80 ecosystems.

81

82 In this study, we propose to: (i) describe the ecophysiological behavior of five investigated
83 tree species through leaf water potential, sap flow and phenological measurements, rooting
84 pattern and xylem vulnerability to cavitation; (ii) characterize the trade-off between these
85 different functional traits and (iii) highlight drought response strategies among the different
86 species ranging over a wide successional forest gradient, from pioneers to late successional
87 species: *Betula pendula*, *Salix capreae*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, and *Fagus sylvatica*
88 of a naturally regenerated young mixed broad leaved temperate forest.

89

91 **Materials and methods**

92 **Study site**

93 The study was carried out in a young mixed broad-leaved stand in the state forest of Hesse
94 (France, Moselle, N 48°40'27"; E 7°03'53", elevation 305 m). The stand is composed of 15 to
95 25-year-old naturally regenerated trees, including, from the most to the least abundant tree
96 species: European beech (*Fagus sylvatica*: *Fs*), hornbeam (*Carpinus betulus*: *Cb*), oaks
97 (*Quercus robur*: *Qr* and *Quercus petraea*: *Qp*), goat willow (*Salix capreae*: *Sc*), silver birch
98 (*Betula pendula*: *Bp*), aspen (*Populus tremula*: *Pt*) and wild cherry (*Prunus avium*: *Pa*). In
99 2002, stand basal area consisted of 63% beech, 26% hornbeam and 7% oaks. Basal area was
100 12.6 m²/ha (Le Goff and Ottorini, personal communication). Leaf area index (LAI), estimated
101 using a Li-2000 leaf area meter (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) was 7.6 ± 0.08 in 2006
102 and 7.55 ± 0.12 in 2007.

103 The stand was equipped with three 10 to 14 m high scaffolding towers, allowing access to the
104 sun branches of each studied species.

105 The climate is semi-continental with a mean annual temperature of 9.2°C and mean annual
106 precipitation of 820 mm.

107 The soil is a neoluvisol redoxisol mesosaturated. A clear shift in soil structure and texture can
108 be noticed in the transition between the E2 (eluviated) and the BT horizons from clay
109 illuviation (at approximately 50 cm depth). The BT horizon is enriched in clay (clay content
110 up to 31%), then less permeable, and presents a prismatic structure. Periods of low rainfall
111 during the summer led to substantial water shortage in of the upper soil layers, whereas late
112 spring can be characterized by periods of water-logging, as reflected by hydromorphic
113 features (from 20 to 40 cm to the soil surface).

114

115 **Climate and micro-climate**

116 The following instruments were installed above the stand, at a height of 14 m: a pyranometer
117 (CM6, Kipp & Zonen), a rain gauge (Model ARG 100, Campbell Scientific, Courtaboeuf,
118 France), a temperature and relative humidity probe (HMP45 model Vaisala, Helsinki,
119 Finland), and an ultrasonic 3D anemometer (Solent R3 Windmaster, Gill Instruments Ltd.,
120 Lymington, UK).

121 Data were acquired every 10 seconds and 30-min averages were stored (Model CR5000 data
122 logger, Campbell Scientific, Courtaboeuf, France). PET (Penman Evapo Transpiration) was
123 calculated using the Penman formula.

124

125 **Soil water content**

126 Available soil water at the stand scale was estimated daily, using the water balance model
127 BILJOU. This model (Granier et al. 1999) uses daily climatic data, as measured above the
128 stand, and site parameters: mainly LAI, leaf unfolding and leaf fall dates, maximum
129 extractable soil water, vertical root distribution and soil macro- and micro-porosity.
130 Previously, this model had been successfully applied in a neighbouring pure beech stand
131 (Granier et al. 2000, Granier et al. 2007). From the simulated daily soil water content in the
132 rooting zone, we calculated the relative extractable soil water (REW) daily as follows:

$$133 \text{ REW} = \text{EW} / \text{EW}_0$$

134 where EW is the actual extractable soil water in the rooting zone and EW_0 is the maximum
135 available water, i.e. the difference in soil water content between field capacity and the
136 minimum water content. EW was equal to 175 mm up to 1,4 m depth. REW varies between 1
137 (field capacity) and 0 (permanent wilting point).

138

139 **Sap flow measurements**

140 The monitored trees were equipped with 20 mm long thermal dissipation sensors (Granier
141 1985, Granier 1987), inserted radially in the xylem, at breast height. This technique allows
142 the measurement of the average sap flux density (SFD, i.e. the sap flow per unit of sapwood
143 area) along the 20 mm radial axis.

144 Sensor signals were sampled at 10 s intervals, averaged every 30 min and stored in two data
145 loggers (Campbell Scientific, models CR 10 and CR 21X Courtaboeuf, France).

146 SFD was measured in 22 trees of the five tree species (4 trees per species except *F. sylvatica*
147 for which 6 trees were studied). Data were collected during the growing season, from mid
148 June (day of year, DOY 164) to mid September (DOY 258) 2006. Relative sap flux density
149 (SFD%) was calculated for each tree as the ratio of SFD to the maximum observed SFD
150 (SFD_{max}). SFD_{max} is the mean value of SFD at the beginning of the season, from DOY 165 to
151 200, for days when evaporative demand was high (VPD > 1.5 kPa).

152

153 **Transpiration**

154 Tree transpiration (dm³.d⁻¹) was calculated as the product of SFD (dm³.dm⁻².d⁻¹) by sapwood
155 area (dm²), which was estimated from diameter at breast high at the end of the growing
156 season. Depending on the species, the depth of active xylem varies. We considered that, in the
157 diffuse porous species (*F. sylvatica*, *C. betulus*, *B. pendula*), the sensor were installed in the
158 most active xylem zone, assuming the active xylem to decrease linearly to the pith. For the
159 (semi-) ring porous species (*Quercus* and *Salix*) we assumed that the active xylem was only
160 located within the 2 cm below the cambium.

161

162 **Vulnerability to cavitation curves**

163 Xylem vulnerability to cavitation curves were established by dehydrating excised branches
164 submitted to a progressive decrease in xylem water potential. The air injection method was
165 used to induce cavitation and embolism. The degree of embolism was assessed, as described
166 in Cochard et al. (1992 a), by measuring the loss of hydraulic conductance caused by air
167 blockage in the xylem conduits of short branch internodes. We established vulnerability
168 curves for current-year shoot internodes of sun-exposed branches of 5 species: *S. capreae*, *B.*
169 *pendula*, *Q. robur*, *C. betulus* and *F. sylvatica*. We collected sun branches from 3 trees of
170 each species in August and September, 2007 for *S. capreae*, *B. pendula* and *C. betulus* and
171 between mid-July to the end of August, 2008 for the other species. Before cutting branches,
172 water was sprayed onto the leaves in order to stop transpiration. The branches were cut
173 rapidly and then re-cut under water and enclosed in airtight black plastic bags, with the basal
174 ends in water. Then, they were transported to the laboratory as quickly as possible for
175 measurements. 15 to 30 cm long branches were dehydrated by pressurisation using step-wise
176 pressure increments in a pressure chamber (PMS instrument, Corvallis, Oregon, USA) until
177 sap exudation ceased. Branches were then enclosed in a black airtight bag for at least 5 hours
178 to remove water potential gradients between leaves and xylem tissues. 5 to 10 shoot
179 internodes (0.8 to 1.5 cm long) of each branch were excised under water and the initial
180 hydraulic conductivity (K_i ; $\text{mmol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$) was measured by perfusing a solution (KCl 10
181 mM; CaCl_2 1mM) at 3.5 kPa pressure. The solution rate flowing through each sample was
182 measured ($\text{mmol}\cdot\text{s}^{-1}$) with a Xyl'EM device (Xylem Embolism Meter, Instrutec, Montigny les
183 Cormeilles, France). The maximum hydraulic conductivity (K_{max}) was obtained after
184 embolism removal by flushing with the solution at a higher pressure (0.1 MPa) until the
185 hydraulic conductivity no longer increased. The percentage loss of conductivity (PLC) was
186 calculated as follows:

$$187 \quad PLC = 100 \times \left(1 - \frac{K_i}{K_{\max}} \right)$$

188 The following sigmoid-type function was fitted to each data set:

$$189 \quad PLC = \frac{100}{1 + \exp^{\frac{SV}{25}(\Psi - \Psi_{50})}} \quad [\text{eq. 1}]$$

190 where Ψ_{50} is pressure inducing 50% loss of conductivity, SV is a slope parameter, Ψ is the
191 actual xylem water potential.

192 Leaf water potential

193 Predawn (Ψ_{wp}) and midday (Ψ_{wm}) leaf water potentials were measured during the 2006
194 summer drought on 2 to 5 leaves for each tree (4 trees per species except *F. sylvatica* for
195 which we studied 6 trees) using a Scholander-type pressure chamber (PMS instrument,
196 Corvallis, Oregon, USA). Ψ_{wm} measurements were performed between 10 to 14 h UT.

197

198 Phenological observations

199 Leaf unfolding and leaf fall observations were made twice to three times a week from mid-
200 March to the end of May and October to end of November, respectively, on 9 to 22 trees per
201 species in 2006. Bud development was described on a 6 to 8 stages scale, depending on the
202 species (dormant winter buds, swollen buds, broken buds, just unfolding leaves, unfolded
203 leaves, developed leaves with elongation twigs, and intermediate stages for some species
204 (Bréda and Granier, 1996). Leaf fall was described through four steps according to leaf
205 yellowing and fall. Leaf unfolding and leaf fall index ranged from 0 to 100. Stem tree sap
206 flow was depicted by sap flow meter when the leaf unfolding index reached 80% and leaves
207 were supposed to be efficient until they reached 80% of the leaf fall index.

208

209 **Root distribution**

210 Several techniques allow to study root distribution (Bengough et al. 2000). We used the 2D
211 root mapping technique from soil trenches, described by Bréda et al. (1995) and van
212 Noordwijk et al. (2000) in order to access root distribution, both vertically and tangentially to
213 the tree stems. Trenches of about 0.75m wide, 2.40m long, and 1.50m to 1.70m depth were
214 dug tangentially to the stems at a distance of approximately 0.25 to 0.65 m, where most of the
215 fine roots are usually found (Thomas and Hartmann 1998).

216 Dominant and co-dominant trees of the different species were chosen in clusters of the same
217 species in order to circumvent the problem of root identification. The trees studied were
218 located in the same stand and near to the trees monitored for ecophysiological measurements.
219 The observation plane (a vertical area of ca. 3.6 m² per tree) was cleaned with a knife just
220 before counting the number of fine roots (diameter < 3mm) crossing each 10x10 cm square of
221 a 60*60cm metal grid. Since our objective was to assess the vertical root distribution of
222 different species and not to study root production, we considered only the roots which were
223 not necrosed. Number of root counted in each 10x10 cm square were averaged for each 10 cm
224 soil trench thickness on the entire profile (ie for 2.40m*0.1m=0.24m²), and then converted in
225 root density, up scaling this number of root from 0.24m² to 1m².

226 At the same time, the different soil layers were carefully described. The depth of the clay
227 enriched BT layer was slightly variable around 50 cm; as it was the main soil constraint in this
228 site, we calculated the proportion of roots above and below this layer.

229

230

231 **Statistical analyses**

232 Between-species differences were tested with one way ANOVA (HSD Tuckey range test)
233 using Statistica 7.1 (Statsoft inc., Maison Alfort, France).

234 Fitted parameters of the vulnerability curves were obtained using Statgraphics Plus for
235 Windows 4.1 (Statistical graphics Corp., Herndon, VA, USA).

236 A principal component analysis was carried out to explore simultaneously species variation in
237 multiple variables related to sap flux, phenology, hydraulic parameters and structural
238 parameters (Statistica 7.1, Statsoft inc., Maison Alfort, France).

239

240

241 **Results**

242 **Phenology**

243 The timing of leaf unfolding and leaf fall was assessed during the 2006 growing season. Their
244 time-courses highlighted differences among species for leaf unfolding (up to 12 days) as well
245 as for leaf fall (up to 18 days) (Figure 1), but the length of growing season was close for the
246 studied species, 175 days in average (± 5 days) (Table 1). Nevertheless, the shorter growing
247 season was observed for birch. The growing season began earlier for the birch and hornbeam,
248 as compared to oak and beech.

249

250 **Leaf water potential and sap flow measurements**

251 In north-eastern France, the summer 2006 was characterised by a moderate drought in July
252 (Figure 2). During this period, the modelled relative extractable soil water (REW) dropped up
253 to 0.1, i.e. below the threshold of 0.4 (reached around day 200, mid July) inducing stomatal
254 closure and a decrease in canopy conductance (Black 1979, Granier et al. 1999, Granier et al.
255 2000b, Bréda et al. 2004). In July, PET increased to about $5 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$. During this dry period,
256 the investigated tree species displayed contrasting transpiration and leaf water potential
257 responses (Figure 2). Some tree species (birch, hornbeam and beech) experienced severe
258 water stress with a strong reduction in both SFD%, T/PET and Ψ_{wp} , while others (oak and to a
259 lesser extent willow) did not (Figure 2). In all species, midday leaf water potential showed a
260 slight decrease during the establishment of the drought and differed among species ($p < 0.05$).
261 At the end of the dry period Ψ_{md} ranged from -1.2 MPa for *B. pendula* to -2.2 MPa for *C.*
262 *betulus* and *F. sylvatica* (Figure 2).

263

264 **Root system**

265 All species exhibited a sharp root density decrease from soil surface to a depth of ca. 50-60
266 cm and a much slower decrease below. Bulk soil density clearly influenced the root density
267 (RD) calculated as the number of roots per m² of total vertical soil area down to 150 cm depth
268 (Figure 3, Table 2). We found strong relationships between these two variables (r^2 ranging
269 from 0.87 for *B. pendula* to 0.99 for *C. betulus*) (Table 2).

270 RD highlighted large differences among species. From the higher to the lower RD, species
271 can be classified as follows: *C. betulus* > *B. pendula* > *Q. robur* > *S. capreae* > *F. sylvatica*.
272 On the other hand, *C. betulus* exhibited 30% more roots than in *F. sylvatica*. Differences
273 among species rooting pattern seem mainly due to the ability of roots to cross the BT layer. *B.*
274 *pendula* and *Q. robur* exhibited the largest fine root densities below the clay-enriched layer
275 (40 and 33% respectively (Table 2)), unlike *F. sylvatica* and *C. betulus* (respectively 23 and
276 15%). It is noteworthy that there is no relationship between total RD and deep root proportion
277 (Table 2, Figure 3).

278

279

280 **Vulnerability to cavitation**

281 The vulnerability curves of the different species had a typical sigmoidal shape and were well-
282 fitted to the function [1]. They yielded two important parameters: the xylem pressure inducing
283 a 50% loss of xylem conductivity (Ψ_{50}) and the slope at the inflection point (Slope). These
284 two parameters are presented in Figure 4. Ψ_{50} ranged from -1.6 MPa in the most vulnerable
285 species (*Salix capreae*) to -3.6 MPa in the least vulnerable species (*Carpinus betulus*).
286 Significant differences ($p < 0.05$) in Ψ_{50} were found between species from contrasting
287 successional groups: pioneer species (birch, willow) were more vulnerable to cavitation than
288 the late successional ones (e.g. beech). Species also displayed large differences in the slope of

289 the fitted relationships at the Ψ_{50} value, from 30 to 130 % MPa⁻¹. No significant relationship
290 between this slope and Ψ_{50} was found.

291

292 **Towards functional groups for drought response**

293 A principal component analysis was performed on the following variables, characterizing or
294 involved in the strategy of drought response: (1) variables related to the drought intensity, as
295 experienced by trees (Ψ_{wp} , Ψ_{wm} , SFD%, depth of root system), (2) variables characterizing
296 the vulnerability to cavitation (Ψ_{50} , Slope) and (3) advance of the growing season (earlier leaf
297 unfolding date) (Figure 5).

298 The first two axis explain more than 85 % of the observed variability (Figure 5). The first
299 principal axis (53%) involved the leaf unfolding date, the control of embolism (slope), the
300 midday leaf water potential and the depth of root system. The second axis (35%)
301 corresponded to the drought intensity experienced by trees (Ψ_{wp}) and the stomatal control of
302 transpiration (SFD%). The vulnerability to xylem cavitation (Ψ_{50}) weakly contributed to the
303 definition of the two axis.

304 The distribution of the 5 species in the first factorial space yielded 3 clear clusters:

305 (i) the first cluster, containing *S. capreae* and *Q. robur*, species which are characterised by
306 deep root systems and higher (less negative) Ψ_{wp} under moderate water stress than the others
307 species, and the absence, or only limited, decrease in SFD% under water stress;

308 (ii) on the contrary, in the second cluster, *C. Betulus* and *F. sylvatica* presented a shallow root
309 system causing negative Ψ_{wp} and a strong stomatal control (sharp decrease in SFD%). These
310 species are also the most resistant to drought-induced cavitation, unlike *S. capreae* and *Q.*
311 *robur*.

312 (iii) *B. pendula* showed characteristics of the second cluster in terms of Ψ_{wp} and SFD% but
313 can be separated from those species by a deeper root system, an earlier growing season, and a
314 more vulnerable xylem to drought induced cavitation.

315

316

317 **Discussion**

318 The summer drought of 2006 induced contrasting responses among the investigated co-
319 occurring species: some of them (*B. pendula*, *C. betulus*, *F. sylvatica*) experienced severe
320 water stress and showed a strong decrease in both their transpiration and predawn water
321 potential (Figure 2). Conversely, other species (*Q. robur* and to a lesser extent *S. capreae*) did
322 not experience water stress, maintaining high transpiration rates. These contrasted behaviours
323 were already mentioned in mixed forests during 2003 (Leuzinger et al. 2005, Zapater et al. in
324 prep), the most severe drought in Europe for more than 50 years (Granier et al. 2007). The
325 absence of regulation of some species can be explained by the root system depth (Figure 3,
326 Table 2): the deeper the root system and the less species experienced drought and decreased
327 their water flux; deep rooting allowing water uptake when superficial soil layers dried out is
328 an efficient way to postpone drought, as already showed by Bréda et al. (1995) in a *Quercus*
329 *robur* and *Q. petraea* stand. Deep rooting allow to prospect where competition for water is
330 less intense.

331

332 The importance of avoiding hydraulic failure in the soil-plant-atmosphere continuum in plant
333 drought survival has long been reported (Sperry et al. 2002, Tyree and Zimmermann 2002,
334 McDowell et al. 2008...). Hydraulic failure occurs when reduced soil water availability
335 coupled with high evaporative demand cause xylem conduit to cavitate. Drought resistance to
336 cavitation is estimated through vulnerability curves, that gives access to the potential inducing
337 a loss of xylem conductivity of 50% (Ψ_{50}) and the slope of the vulnerability curve,
338 quantifying trees ability to control runaway embolism level (Sperry 2000).

339 We highlighted strong differences among tree species in both Ψ_{50} and slope, that are supposed
340 to be linked to the structure of the vessels. Ψ_{50} depends on the porosity of the pits of the cell
341 wall (Cochard et al. 1992 a, Tyree et al. 1994, Tyree and Zimmermann 2002) while the
342 slope, less investigated, seems to be linked to xylem heterogeneity, i.e. collection of pipes
343 with different vulnerability to cavitation (Pammenter and Vander Willigen 1998).

344 Our estimates of Ψ_{50} confirmed those of previous study (e.g. Bréda et al. 1993b, Tyree and
345 Cochard 1996, Cochard et al. 1999, Lemoine et al. 2002, Cochard et al. 2005, Barigah et al.
346 2006) and it appeared therefore to be species characteristic with a low intraspecific variability.
347 Nevertheless, resistance to drought induced cavitation is not the only parameter that allow
348 avoiding failure: an efficient stomatal control limiting the drop in leaf water potential (and so
349 on the increase of the tension difference between soil and leaves) as well as an efficient root
350 system (high root density and/or hydraulic conductivity and/or deep root system) giving
351 access to water during drought also are keys components in drought impact and survival.

352 We can note correlations between these two parameters and several variables (Figure 5) :

- 353 - the slope was linked to the midday leaf water potential and to SFD% reached during
354 the driest 2006 summer period ($r^2=0.52$ and 0.27 respectively). These relationships
355 mean that species with the steeper the slope are also characterised by less negative
356 Ψ_{wm} and higher stomatal control. Therefore, species with steep slope prevent the
357 cavitation phenomenon and the drop in Ψ_{wm} through an efficient stomatal control.
358 Note that these species (*C. betulus* and *B. pendula*) did not exhibit any loss of xylem
359 conductivity during the 2006 summer drought (data not shown)
- 360 - Ψ_{50} was linked to depth of root system (Figure 5). Furthermore, it can be related to
361 wood density (data not shown, Hacke et al. 2001 a) and hence, we can suggest some
362 trade-off in the carbon allocation: when carbon is invested in denser xylem branch
363 tissues to support xylem conduits against cavitation (Hacke et al. 2001 a), less carbon

364 is invested in the root system. This trade-off has already been mentioned in xeric
365 habitat (Sperry and Hacke 2002, Hukin et al. 2005), underlying the importance of
366 rooting depth to postpone drought. Similarly, we can note that the resistance to
367 cavitation levels seem to be in agreement with the successional group of these species
368 (Figure 4): pioneer species and light demanding (*B. pendula*, *S. capreae*) are more
369 vulnerable to cavitation than the late successional ones more tolerant to shade (*C.*
370 *betulus*, *F. sylvatica*), as already reported by Sobrado (2003) and Barigah et al. (2006).
371 Therefore, this trade-off between growth and resistance to cavitation could be
372 interpreted as a tree growth strategy in relation to forest evolution, pioneer species
373 being known to grow faster than late successional ones.

374

375 The principal component analysis (Figure 5) was used to define drought strategy responses (in
376 the sense of Ludlow, 1989), i.e. combination or grouping of mechanistically linked responses
377 and characteristics that illustrate a particular type of behaviour during a period of soil water
378 deficit. We focused on the above-described functional traits: water absorption, transport and
379 regulation, leaf phenology. The first axis is interpreted as “avoiding drought strategy” as
380 described in several studies, mainly through the precocity of the growing season, but also
381 involves the ability to control runaway embolism. The second axis describes the “drought
382 tolerance strategy” through drought intensity experienced by trees plus the stomatal regulation
383 efficiency.

384 In this way, we propose here three drought responses in the young broad leaved mesic mixed
385 stand we studied:

386 (i) tolerant species (*Q. robur* and *S. capreae*) that did not experience drought and did not
387 reduce their SFD%, thanks to a deep root system, and that are characterised by
388 intermediate growing season length and xylem tissues quite vulnerable to

389 cavitation. This vulnerability to cavitation and the absence of water regulation
390 induced large cavitation rate in *S. capreae* (close to 60%, data not shown). This
391 behaviour is similar to observed in *Populus euphratica*, a species growing in arid
392 regions of Central Asia, its distribution being restricted to river-banks. This species
393 is characterized by a higher vulnerability to drought-induced cavitation than the
394 others species of *Populus* genus inducing high cavitation levels (Hukin et al.
395 2005),

396 (ii) the non-tolerant species (*C. betulus* and *F. sylvatica*) that showed xylem resistant to
397 drought induced cavitation and longer growing season, both species being shade
398 tolerant climax species,

399 (iii) the *B. pendula* species, a non-tolerant drought species was characterized by an earlier
400 and shorter growing season and therefore avoiding drought by temporal advance of
401 water consumption thanks to leaf phenology. Such a phenology as compared to
402 oak and beech was consistent with Kramer (1995) observations. Furthermore, this
403 species presented a deep root system, another way to postpone drought; this
404 singular behaviour, mixing both temporal drought escape and drought postponing
405 through deep root systems, may be partly explained by the fact that this species
406 supports a wide range of site condition from dry to wet soils (Rameau et al. 1994)
407 and is not sensitive to water logging (Ranney and Bir 1994). *B. pendula* is
408 therefore able to absorb excess water in spring and reduce the water table.
409 Furthermore, we showed a high vulnerability to cavitation of birch twig (Figure 4).
410 Several studies have shown a higher vulnerability in roots than in twigs (Sperry and
411 Saliendra 1994 , Hacke et al. 2000, Pockman and Sperry 2000, Sperry et al. 2003,
412 Hukin et al. 2005). The lack of consistency between root profile observations and
413 Ψ_{wp} experienced by birches can be explained by cavitation in its fine roots.

414
415 Our study highlights drought response strategies in mesic environment submitted to seasonal
416 summer drought of co-occurring, competing species at the same site at different times of the
417 year. We showed some trade off between leaf phenology, resistance to xylem cavitation and
418 depth of root system, as it had already been mentioned in xeric habitat. In mesic environment,
419 it seems that a deep root system, allowing access to water when shallower soil layers dry out,
420 and therefore no stomatal regulation, is a key component in drought response allowing
421 sustained carbon assimilation. Indeed, the non tolerant strategy describes in this study
422 (*C.betulus* and *F.sylvatica* species), through strong stomatal closure, could involve carbon
423 starvation (McDowell et al. 2008) and a cascade of down-stream effects such as reduced
424 growth, reduced resistance to biotic agent and dieback (Bréda et al. 2006). Therefore, it seems
425 that the tolerant species (*Q. robur* and *S. capreae*) are more able to develop under drought
426 condition. Nevertheless, we have to take these results with caution, as they only described the
427 “short term effects” of water stress, and not the postpone effects. Hence, longer and drier
428 conditions are needed to observe possible mortality or resilience in our stand site.

429

430

431 Acknowledgments

432

433 We would like to thank Hervé Cochard, Tété Severin Barigah and Marie Béatrice Bogeat
434 Triboulot for their advice regarding cavitation measurements. We are also grateful to Rémi
435 Wortemann for his help with the measurements, Bernard Clerc, Pascal Courtois, Patrick Gross
436 and Jean-Marie Gioria for their technical support and assistance in field.

437 The financial support for this research was provided by the French programme Ecoger.

438 Marion Zapater was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of

439 Research.

440

441

442 **References**

- 443 Aussenac, G., A. Granier and M. Ibrahim. 1984. Influence du dessèchement du sol sur le
444 fonctionnement hydrique et la croissance du douglass (*Pseudotsuga menziesii*
445 (Mirb.) Franco). *Acta Oecologia* . 5 (19): 241-253.
- 446 Barigah, T., T. Ibrahim, A. Bogard, B. Faivre-Vuillin, L. Lagneau, P. Montpied and E.
447 Dreyer. 2006. Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of
448 different temperate broad leaved forest tree species. *Tree Physiology*. 26: 1505-1516.
- 449 Bengough, A., A. Castrignano, L. Pagès and M. van Noordwijk. 2000. Sampling strategies,
450 scaling, and statistics. In *Root methods a handboock*. Eds. A. Smit, A. Bengough, C.
451 Engels, M. van Noordwijk, S. Pelleri and S. van de Geijn. Springer-Verlag Berlin,
452 pp 147-173.
- 453 Black, A.. 1979. Evapotranspiration from douglas fir stands exposed to soil water deficits.
454 *Water Resource Research*. 15: 164-170.
- 455 Bodin, P. and B. Wiman. 2007. The usefulness of stability concepts in forest management
456 when coping with increasing climate uncertainties. *Forest Ecology and Management*.
457 242: 541-552.
- 458 Bréda, N., Granier, A. (1996) Intra- and Inter-annual variations of transpiration, leaf area
459 index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Annales des*
460 *Sciences Forestières*. 53, 521-536
- 461 Bréda, N., A. Granier, F. Barataud and C. Moyne. 1995. Soil water dynamics in oak stand. I.
462 soil moisture, water potentials, and water uptake by roots. *Plant and Soil*. 172: 17-27.

- 463 Bréda, N., H. Cochard, E. Dreyer and A. Granier. 1993a. Water transfer in a mature oak
464 stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought.
465 Canadian Journal of Forest Research. 23: 1136-1143.
- 466 Bréda, N., H. Cochard, E. Dreyer and A. Granier. 1993b. Field comparison of transpiration,
467 stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and
468 *Quercus robur* under water stress. Annals of Forest Science. 50: 571-582.
- 469 Bréda, N., A. Granier and G. Aussenac. 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte
470 climatique des 54 dernières années: analyse écophysiological et influence sur les
471 arbres forestiers. Revue Forestière Française. LVI: 109-131.
- 472 Bréda, N., R. Huc, A. Granier and E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under
473 severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and
474 long-term consequences. Annals of Forest Science . 63: 625-644.
- 475 Cochard, H., D. Lemoine and E. Dreyer. 1999. The effects of acclimation to sunlight on the
476 xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. Plant, Cell and Environment.
477 22: 101-108.
- 478 Cochard, H., G. Damour, C. Bodet, I. Tharwat, M. Poirier and T. Améglio. 2005. Evaluation
479 of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves.
480 Physiologia Plantarum. 124: 410-418.
- 481 Cochard, H., P. Cruiziat and M.T. Tyree. 1992 a. Use of positive pressures to establish
482 vulnerability curves. Further support for the air seeding hypothesis and implications
483 for pressure-volume analysis. Plant Physiology . 100: 205-209.
- 484 Coners, H. and C. Leuschner. 2002. In situ water absorption by tree fine roots measured in
485 real time using miniature sap-flow gauges. Functional Ecology. 16: 696-703.

- 486 Coners, H. and C. Leuschner. 2005. In situ measurement of fine root water absorption in
487 three temperate tree species - temporal variability and control by soil and
488 atmospheric factors. *Basic and Applied Ecology*. 6: 395-405.
- 489 Granier, A.. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc
490 des arbres. *Annals of Forest Science*. 42: 193-200.
- 491 Granier, A.. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglass-fir stand by means of sap flux
492 measurements. *Tree Physiology*. 3: 309-320.
- 493 Granier, A., D. Lousteau and N. Bréda. 2000b. A generic model of forest canopy
494 conductance dependant on climate, soil water availability and leaf area index. *Annals*
495 *of Forest Science*. 57: 755-765.
- 496 Granier, A., M. Reichstein, N. Breda, I. Janssens, E. Falge, P. Ciais, T. Grunwald, M.
497 Aubinet, P. Berbigier, C. Bernhofer, N. Buchmann, O. Facini, G. Grassi, B.
498 Heinesch, H. Ilvesniemi, P. Keronen, A. Knohl, B. Kostner, F. Lagergren, A.
499 Lindroth, B. Longdoz, D. Loustau, J. Mateus, L. Montagnani, C. Nys, E. Moors, D.
500 Papale, M. Peiffer, K. Pilegaard, G. Pita, J. Pumpanen, S. Rambal, C. Rebmann, A.
501 Rodrigues, G. Seufert, J. Tenhunen, I. Vesala and Q. Wang. 2007. Evidence for soil
502 water control on carbon and water dynamics in European forests during the
503 extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*. 143: 123-145.
- 504 Granier, A., N. Bréda, P. Biron and S. Villette. 1999. A lumped water balance model to
505 evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological*
506 *modelling*. 116: 269-283.
- 507 Granier, A., P. Biron and D. Lemoine. 2000. Water balance, transpiration and canopy
508 conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*. 100: 291-
509 308.

- 510 Hacke, U., F. Sperry, W. Pockman, S. Davis and K. McCulloh. 2001 a. Trends in wood
511 density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative
512 pressure. *Oecologia*. 126: 457-461.
- 513 Hacke, U., J. Sperry, B. Ewers, D. Ellsworth, K. Schäfer and R. Oren. 2000. Influence of soil
514 porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia*. 124: 495-505.
- 515 Holscher, D., O. Koch, S. Korn and C. Leuschner. 2005. Sap flux of five co-occurring tree
516 species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees-*
517 *Structure and Function*. 19: 628-637.
- 518 Hooper, D., F. Chapin, J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. Lawton, D. Lodge, M.
519 Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. Symstad, J. Vandermeer and D. Wardle.
520 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current
521 knowledge. *Ecological Monographs*. 75: 3-35.
- 522 Hukin, D., H. Cochard, E. Dreyer, D. Le Thiec and M. Borgeat-Triboulot. 2005. Cavitation
523 vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid
524 areas of central Asia, differ from other poplar species. *Journal of Experimental*
525 *Botany*. 56: 2003-2010.
- 526 Jones, M., N. Turner and C. Osmond. 1981. Mechanism of drought resistance. In *The*
527 *physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Eds. L. Paleg and D.
528 Aspinall. Academic Press, London, pp 15-37.
- 529 Kocher, P., T. Gebauer, V. Horna and C. Leuschner. 2009. Leaf water status and stem xylem
530 flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with
531 contrasting water use strategies. *Ann. For. Sci.* 66: 101, DOI:
532 10.1051/forest:2008076
- 533 Kolb, K. and J. Sperry. 1999. Differences in drought adaptation between subspecies of
534 sagebrush (*Artemisia tridentata*). *Ecology*. 80 (7): 2373-2384.

- 535 Kramer, P. 1983. Root growth and functions. In Water relations of plants. Academic Press,
536 Inc., pp 120-145.
- 537 Kramer, P. 1983c. Drought tolerance and water use efficiency. In Water relations of plants. .
538 Academic Press, Inc., pp 390-415.
- 539 Kramer, P. and T. Kozlowski. 1979. Absorption of water, ascent of sap, and water balance. In
540 Physiology of woody plants. Academic Press, pp 446-493.
- 541 Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in
542 relation to climatic warming. Plant, Cell and Environment. 18 (2): 95-104.
- 543 Lacaze, J. 2000. Forest management for recreation and conservation: new challenges.
544 Forestry. 73: 137-141.
- 545 Lebaube, S., N. Legoff, J. Ottorini and A. Granier. 2000. Carbon balance and tree growth in a
546 *Fagus sylvatica* stand. Annals of Forest Science. 57: 49-61.
- 547 Lemoine, D., H. Cochard and A. Granier. 2002. Within crown variation in hydraulic
548 architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem
549 embolism. Annals of Forest Science. 59: 19-27.
- 550 Leuschner, C., D. Hertel, I. Schmid, O. Koch, A. Muhs and D. Holscher. 2004b. Stand fine
551 root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of
552 precipitation and soil fertility. Plant and Soil. 258: 43-56.
- 553 Leuschner, C., H. Coners and R. Icke. 2004a. In situ measurement of water absorption by
554 fine roots of three temperate trees: species differences and differential activity of
555 superficial and deep roots. Tree Physiology. 24: 1359-1367.
- 556 Leuzinger, S., G. Zotz, R. Asshoff and C. Korner. 2005. Responses of deciduous forest trees
557 to severe drought in central Europe. Tree Physiology. 25: 641-650.

- 558 Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. In *Physiological ecology*, a
559 series of monograph, texts, and treatises. Eds. T. Kozlowski. Academic Press, pp
560 607.
- 561 LoGullo, M., S. Salleo, R. Rosso and P. Trifilo. 2003. Drought esistance of 2-year-old
562 saplings of Mediterranean forest trees in the field: relations between water relations,
563 hydraulics and productivity. *Plant and Soil*. 250: 259-272.
- 564 Ludlow, M. 1989. Strategies of response to water stress. In *Structural and functional*
565 *responses to environmental stresses*. Eds. K. Kreeb, H. Richter and T. Hinckley.
566 SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp 269-281.
- 567 Maheralhi, H., W. Pockman and R. Jackson. 2004. Adaptative variation in the xylem
568 vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*. 85 (8): 2184-2199.
- 569 McDowell, N., W. Pockman, C. Allen, D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A.
570 West, D. Williams and E. Yezpez. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality
571 during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New*
572 *Phytologist*. 178: 719-739.
- 573 Pammenter, N. and C. Vander Willigen. 1998. A mathematical and statistical analysis of the
574 curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*. 18: 589-
575 593.
- 576 Parker, J. 1968. Drought resistance mechanisms. In *Water deficit and plant growth*. Eds.
577 Koslowski. Academic Press, pp 195-204.
- 578 Pataki, D., R. Oren and W. Smith. 2000. Sap flux of co-occurring species in a western
579 subalpine forest during seasonal soil drought. *Ecology*. 81: 2557-2566.
- 580 Pockman, W. and J. Sperry. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of
581 sonorian desert vegetation. *American Journal of Botany*. 87 (9): 1299-2000.

- 582 Prentice, C., W. Cramer, S. Harrison, R. Leemans, R. Monserud and A. Solomon. 1992. A
583 global biome model based on physiology and dominance, soil properties and climate.
584 *Journal of Biogeography*. 19: 117-134.
- 585 Purves, D. and S. Pacala. 2008. Predictive models of forest dynamics. *Science*. 320: 1452-
586 1453.
- 587 Rameau, J., D. Mansion and G. Dumé. 1994. Flore forestière française, guide écologique
588 illustré. tome 1. Eds. Edition pour le développement forestier.
- 589 Ranney, T. and R. Bir. 1994. Comparative flood tolerance of birch rootstocks. *Journal of the*
590 *American Society for Horticultural Science*. 119 (1): 43-48.
- 591 Saxe, H., M. Cannel, Ø. Johnsen, M. Ryan and G. Vourlitis. 2001. Tree and forest
592 functioning in response to global warming. *New Phytologist*. 149: 369-400.
- 593 Schär, C., P. Vidale, D. Lüthi, C. Frei, C. Häberli, M. Liniger and C. Appenzeller. 2004. The
594 role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*.
595 427: 332-336.
- 596 Sobrado, M. 2003. Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from
597 tropical montane habitats. *Trees-Structure and Function*. 17: 400- 406.
- 598 Sperry, J. and N. Saliendra. 1994. Intra and inter-plant variation in xylem cavitation in
599 *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and environment*. 17: 1233-1241.
- 600 Sperry, J. and U. Hacke. 2002. Desert shrub water relations with respect to soil
601 characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*. 16: 367-378.
- 602 Sperry, J., U. Hacke, R. Oren and J. Comstock. 2002. Water deficits and hydraulic limits to
603 leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*. 25: 251-263.
- 604 Sperry, J., V. Stiller and U. Hacke. 2003. Xylem hydraulics and the soil-plant-atmosphere
605 continuum: opportunities and unresolved issues. *Agronomy Journal*. 95: 1362-1370.

- 606 Tebaldi, C., K. Hayloe, J. Arblaster and G. Meehl. 2006. Going to the extremes: an inter-
607 comparison of model simulated historical and future changes in extreme events.
608 Climatic Change. 79: 185-211.
- 609 Thomas, F.M. and G. Hartmann. 1998. Tree rooting patterns and soil water relations of
610 healthy and damaged stands of mature oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea*
611 [Matt] Liebl). Plant and Soil. 203: 145-158.
- 612 Tyree, M. and H. Cochard. 1996. Summer and winter embolism in oak : impact of water
613 relations. Annals of Forest Science. 53: 173-180.
- 614 Tyree, M. and M. Zimmermann. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer
615 Verlag, Berlin Germany, Second Edition.
- 616 Tyree, M., S. Davies and H. Cochard. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is
617 there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. International
618 Association of Wood Anatomist Journal. 14: 335-360.
- 619 Zweifel, R., A. Rigling and M. Dobbertin. 2009. Species specific stomatal response of trees
620 to drought - a link to vegetation dynamics? Journal of vegetation Science. 20: 442-
621 454.
- 622 van Noordwijk, M., G. Brouwer, F. Meijboom, M. do Rosário G. Oliveira and A. Bengough.
623 2000. Trench profile techniques and core break methods. In Root methods a
624 handboock. Eds. A. Smit, A. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pelleri
625 and S. van de Geijn. pp 211-233.
- 626 Čermak, J., R. Matyssek and J. Kucera. 1993. Rapid response of large, drought-stressed
627 beech trees to irrigation. Tree Physiology. 12: 281-290.
- 628
629

630 **Figure Captions**

631

632 **Figure 1:**

633 Time-course of budburst and leaf fall during 2006 of the five investigated tree species. (Mean
634 \pm standard error).

635

636 **Figure 2:**

637 Seasonal course of potential evapotranspiration (PET, mm.d⁻¹), relative extractable soil water
638 (REW), relative sap flux density (SFD%, \pm standard errors), ratio of transpiration to potential
639 evapotranspiration (T/PET), estimated predawn leaf water potential (in black, Ψ_{wp} , MPa) and
640 measured midday leaf water potential (in gray, Ψ_{wm} , MPa), from days 165 to 215 of the year in
641 2006. *Betula pendula* (\square), *Salix capreae* (\blacksquare), *Quercus robur* (\triangle), , *Carpinus betulus* (\circ),
642 *Fagus sylvatica* (\bullet). Vertical bars represent standard errors.

643

644 **Figure 3**

645 Soil bulk density (in grey) and fine root density profiles of the investigated species (roots
646 diameter < 3mm) over 160 cm depth.

647

648

649 **Figure 4:**

650 Xylem water potential inducing a 50% loss in xylem conductivity (left) and the slope of the
651 vulnerability curve (tangential to the Ψ_{50} value) (right) for 5 temperate broadleaved tree
652 species. Error bars represent standard error ($n=15$: 3 tree per species and 5 replicates).

653

654 **Figure 5:**

655 Principal component analysis for 5 species studied, according to 7 variables, characterizing or
656 involved in the strategies of drought response: (1) variables related to drought intensity

657 experienced by the trees (Ψ_{wp} , Ψ_{wm} , SFD%, depth of root system), (2) variables
658 characterizing vulnerability to cavitation (Ψ_{50} , Slope) and (3) precocity of the species
659 growing season (budburst date). Sap flow data are tree means when REW was comprised
660 between 0.2 and 0.3 and global radiation between 17 and 21 MJ.m⁻²; Ψ_{wp} and Ψ_{wm} were
661 measured at the driest period of 2006 summer (DOY 213 and 206 respectively). Left:
662 projection of the variables on the first factorial space, right: projection of the species on the
663 same plane.
664

665 **Table 1:**
666 Leaf unfolding and leaf fall dates (day of year) and length of the growing season (in days) in
667 2006 for each of the investigated tree species.
668

species	unfolding date	leaf fall date	growing season length
Sc	117	291	174
Bp	111	280	169
Qr	123	295	172
Cb	112	293	181
Fs	121	298	177

669
670
671
672
673
674
675

676 **Table 2:**

677 Total root density and root density below the depth of change in soil structure and texture (50
 678 cm) (number of fine root per m², *RD*), proportion of roots below this limit and parameters of
 679 the relationships between soil bulk density (SBD; g.cm⁻³) and RD ($RD = a - b \cdot SBD$) where a
 680 and b are the fitted parameters and R² the correlation coefficient).

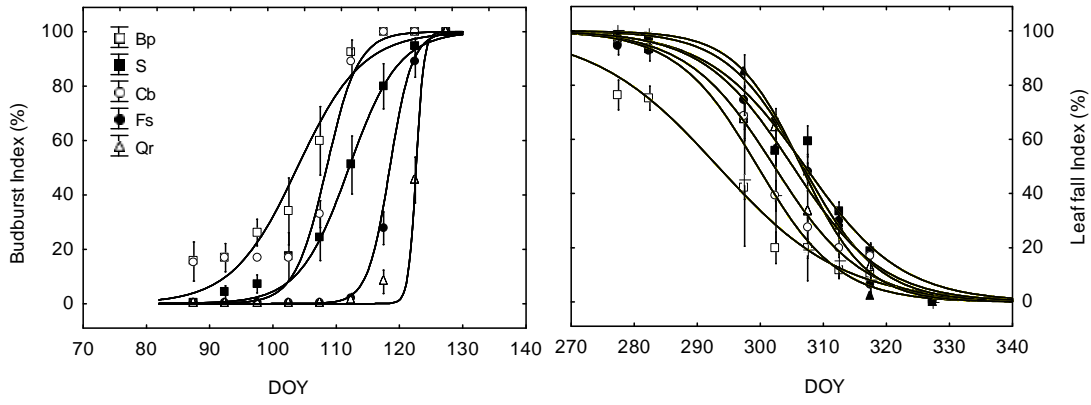
681

Tree species	total RD	RD below upper the Bt upper limit	Proportion of roots (%) below the Bt upper limit	a	b	R ²
<i>Betula pendula</i>	14988	5949	40	5734.4	3117.3	0.87
<i>Salix capreae</i>	11733	3912	33	4940.4	2716.4	0.96
<i>Quercus robur</i>	12871	4194	33	5637.3	3111.3	0.97
<i>Carpinus betulus</i>	16363	3786	23	7824.5	4346.8	0.99
<i>Fagus sylvatica</i>	10046	1533	15	6769.0	3841.3	0.98

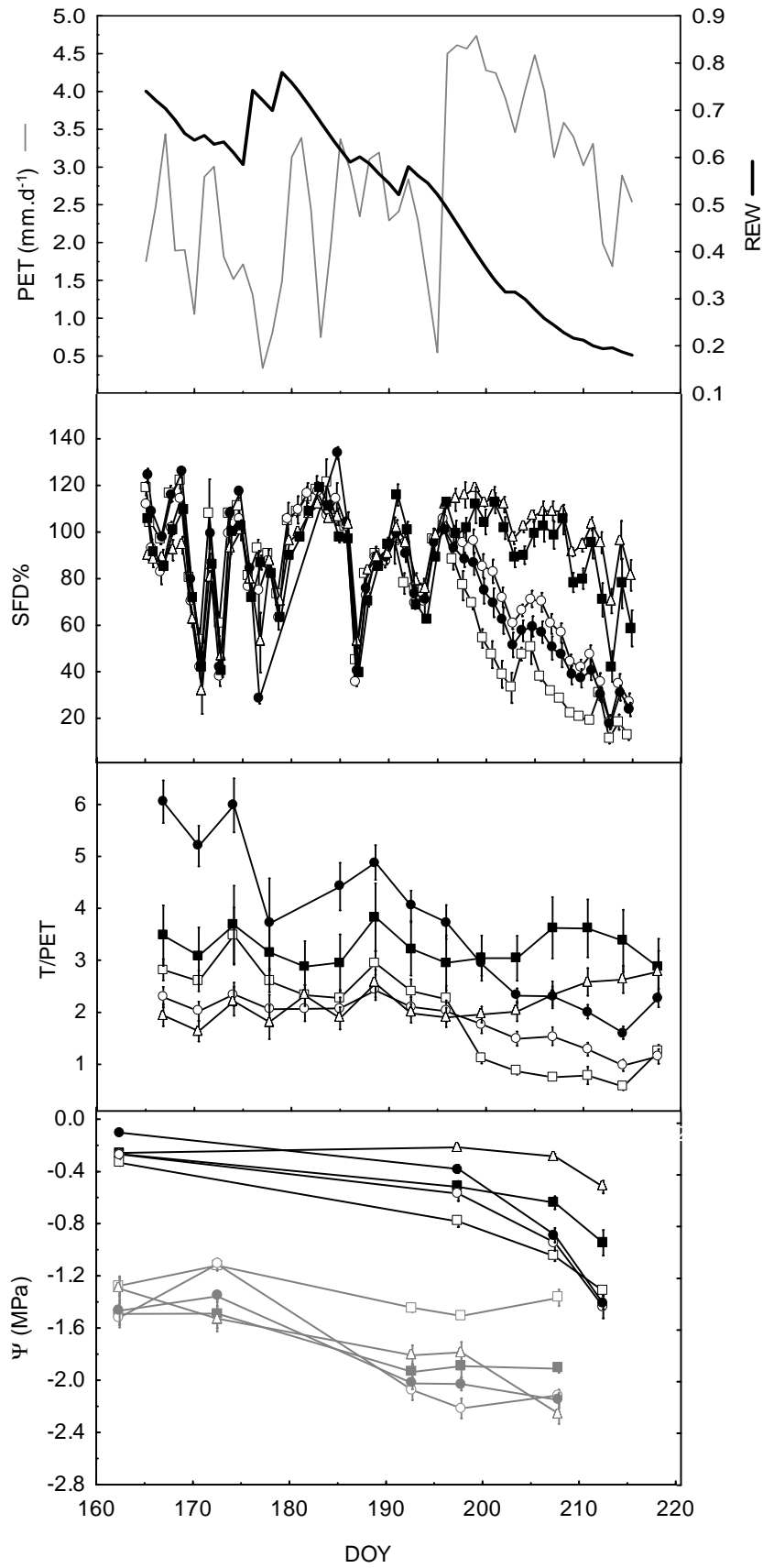
682

683

684



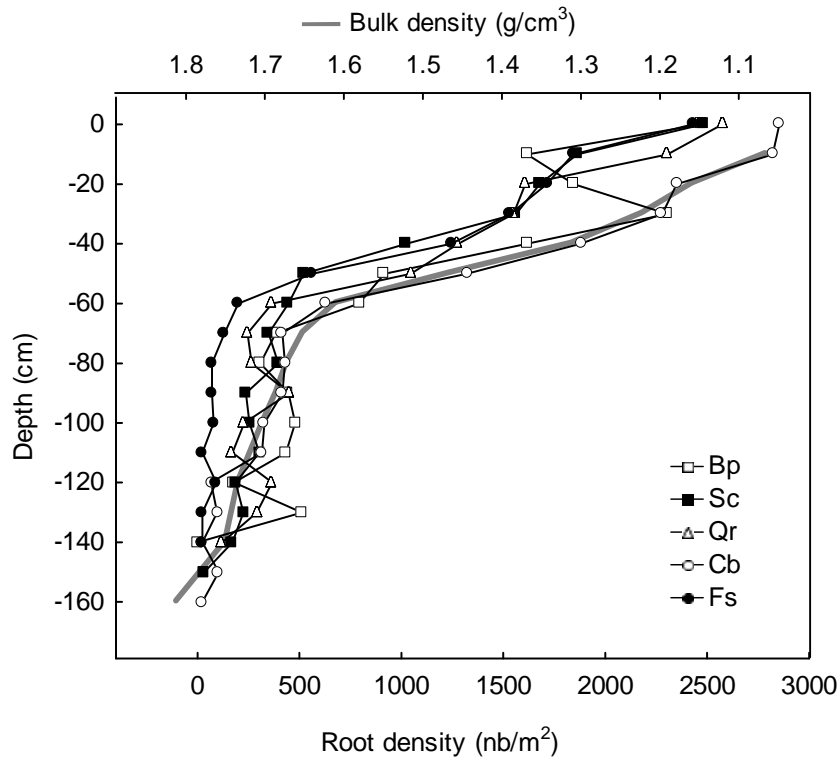
685
686 Figure 1
687



688

689 Figure 2

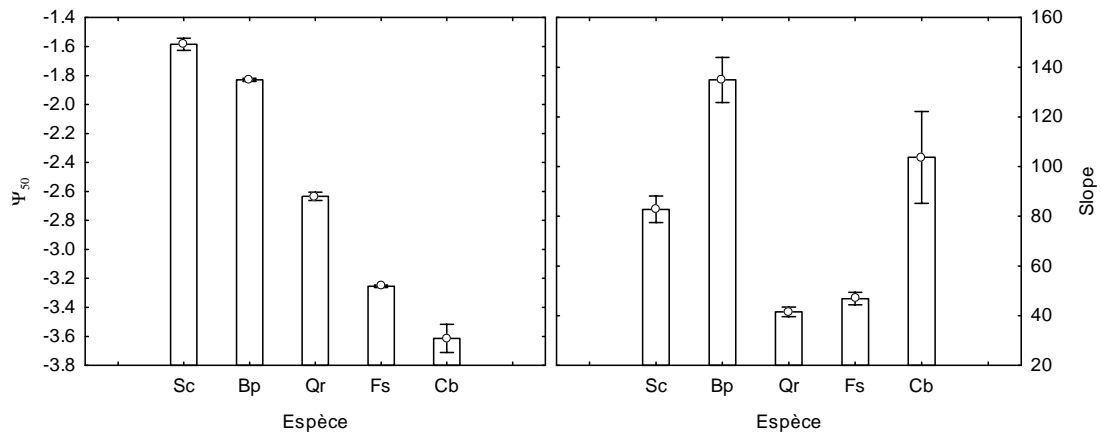
690



691

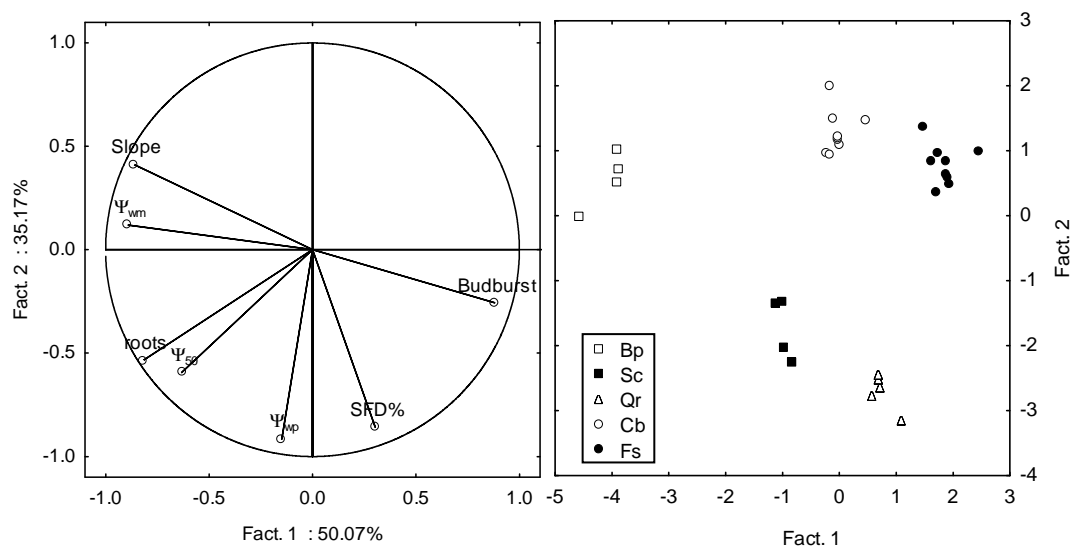
692 Figure 3

693



694
 695 Figure 4
 696
 697

698



699

700 Figure 5

701

702

An efficient pump : contribution of fine roots of forest trees in clay layer drying out during drought events.

Zapater, M; Bréda, N; Barlet, C; Lefevre, Y & Granier, A, (2008)

SEC 2008-Volume 1, International Symposium Drought and Construction, Magnan, JP, Cojean R, Cui YJ eds, Laboratoire Central des Ponts et Chaussées, Marne-La-Vallée, 103-111.

SEC 2008

Symposium International Sécheresse et Constructions

International Symposium Drought and Constructions

Avec le parrainage de / Under the auspices of

Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement Durable
et de l'Aménagement du Territoire

Fédération Française du Bâtiment
Fédération Nationale des Travaux Publics
Agence Qualité Construction
Comité Français de Géologie de l'Ingénieur et de l'Environnement
Comité Français de Mécanique des Roches
Comité Français de Mécanique des Sols

Marne-la-Vallée, 1 – 3 septembre 2008 / 1 – 3 September 2008



UNE POMPE BIOLOGIQUE PERFORMANTE : CONTRIBUTION DES RACINES FINES D'ARBRES FORESTIERS DANS LE DESSÈCHEMENT DES COUCHES ARGILEUSES DE SOL LORS D'ÉPISODES DE SÉCHERESSE

AN EFFICIENT PUMP : CONTRIBUTION OF FINE ROOTS OF FOREST TREES IN CLAY LAYER DRYING OUT DURING DROUGHT EVENTS

Marion ZAPATER, Cédric BARLET, Yves LEFÈVRE, André GRANIER, Nathalie BRÉDA
UMR 1137 *Ecologie et Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, Champenoux, France*

RÉSUMÉ – Le comportement de sept espèces d'arbres forestiers a été étudié en condition de sécheresse, dont la distribution racinaire sur un sol qui présente une accumulation d'argile à 50 cm de profondeur. Les espèces les moins affectées par la sécheresse sont celles, comme le chêne, capables de coloniser les horizons enrichis en argile, et d'en extraire une partie de l'eau en période de déficit hydrique estival.

ABSTRACT – Seven forest tree species were studied under drought conditions (water loss regulation and root distribution). Soil was characterized by an enriched clay-layer at 50 cm depth. The species the less affected by the drought, like oak trees, were able to develop into the clay layer and uptake water in this horizon during summer soil water deficit.

1. Introduction

Les scénarios de changements climatiques prévoient une augmentation de la fréquence et de l'intensité des épisodes de sécheresse en Europe (Schär et al., 2004 ; Alcamo et al., 2007). On considère qu'une sécheresse débute lorsque la quantité d'eau dans le sol disponible pour les arbres n'est plus suffisante pour assurer des échanges gazeux optimums, ce qui implique une fermeture stomatique, provoquant une diminution de la transpiration des arbres, et par là-même, une réduction de leur croissance (Hinkley et al., 1981).

Les différentes espèces d'arbres répondent de manière contrastée à la sécheresse. Cela se traduit par différentes stratégies d'utilisation de l'eau : certaines espèces réduisent drastiquement leur perte en eau en fermant précocement leurs stomates, alors que d'autres maintiennent de forts niveaux de transpiration et conservent une croissance significative. Ces différences de régulations sont elles-mêmes étroitement liées à la capacité de la plante à extraire l'eau du sol, via son système racinaire (Lovitt, 1980 ; Bréda et al., 2006), prolongé sous forêt par un réseau mycélien associé (mycorhizes) augmentant la surface d'absorption.

La distribution verticale de l'enracinement est principalement contrainte par les caractéristiques physiques du sol (teneur en argile, cailloux, densité des horizons...) et leurs conséquences sur la dynamique de l'eau (nappe temporaire) (Kramer, 1983 ; Bréda et al., 1995 ; Bengough, 2003 ; Bréda et al., 2006). Ainsi, la capacité de certaines espèces d'arbres à coloniser des horizons plus ou moins denses leur permet d'absorber de l'eau en profondeur en cas de sécheresse.

Les objectifs de ce travail sont :

- (i) déterminer la distribution racinaire de sept espèces d'arbres forestiers en fonction des contraintes du sol (racines fines et racines de plus gros diamètre) ;
- (ii) relier cet enracinement à la physiologie de l'arbre notamment en période de déficit hydrique ;
- (iii) mettre en évidence le lien entre comportement des différentes espèces en condition de sécheresse et dessèchement des couches de sol argileuses.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site expérimental

Cette étude a été menée dans un jeune peuplement forestier du Nord Est de la France (Hesse, 57, N 48° 40' 27"; E 7° 03' 53", altitude 295 m, Parcelle 215), issu de régénération naturelle. L'âge des arbres varie entre 15 et 25 ans. Le peuplement est constitué de différentes espèces à feuilles caduques, à savoir de la plus représentée à la moins représentée : hêtre (*Fagus sylvatica*, noté Fs), charme (*Carpinus betulus*, noté Cb), chênes (*Quercus petraea* noté Qp et *Quercus robur*, noté Qr), saule (*Salix caprea*, noté Sc), bouleau (*Betula pendula*, noté Bp), tremble (*Populus tremula*, noté Pt) et merisier (*Prunus avium*, noté Pa). La hauteur moyenne des arbres est de 9 m. Le tableau I présente les caractéristiques dendrométriques des arbres étudiés.

Tableau I. Caractéristiques des arbres étudiés

Species		Abréviation	Circonférence (cm)	Hauteur (m)	Distance tree-trench wall (cm)	Profondeur (cm)
<i>Betula pendula</i>	Silver birch	Bp	57,3	12	20	150
<i>Populus tremula</i>	Aspen	Pt	55,2	16,7	45	170
<i>Salix caprea</i>	Goat willow	Sc	43,3	8,7	44	160
<i>Prunus avium</i>	Wild cherry	Pa	56	12,4	65	150
<i>Quercus robur</i>	Pedunculate oak	Qr	22,7	7,2	30	150
<i>Carpinus betulus</i>	Hornbeam	Cb	21,1	7,3	27	170
<i>Fagus sylvatica</i>	European beech	Fs	30,8	9,3	52	150

Le climat se caractérise par des précipitations moyennes annuelles de 820 mm et une température annuelle moyenne de 9,2°C.

Le substratum géologique est une altérite sur grès et silts de la zone moyenne argileuse du Muschelkalk inférieur (carte géologique de Sarrebourg, 1/50000, BRGM, 1968). Le sol est un néoluvisol mésosaturé à caractère rédoxique. La situation topographique est un haut de versant, faiblement incliné vers le Nord Ouest. Le sol présente un horizon d'accumulation d'argile (horizon BT) à structure polyédrique moyennement développée, avec des enrobements brun rouille, 10% de taches de décoloration peu contrastées et 7% de concrétions ferromanganiques. L'ensemble du profil est décarbonaté et présente un pH(eau) compris entre 4,5 et 4,9. La figure 1 présente les caractéristiques de densité du sol mesurée par gammamétrie et la granulométrie de la terre fine analysée en cinq fractions. Un changement textural et structural net apparaît à la transition avec l'horizon BT, avec de plus la présence de traces d'hydromorphie (taches de décoloration et d'oxydation) liée à la nappe temporaire.

2.2. Distribution des racines sur front de fosse

Des fosses (2,40 m de long, 0,75 m de large, 1,50 à 1,70 m de profondeur) ont été ouvertes à l'aide d'une mini-pelle mécanique en juillet 2006, à une distance variant selon l'accessibilité de 25 à 65 cm du tronc de l'arbre étudié. À cette distance de l'arbre, la fosse se situe dans la zone qui contient le maximum de racines (Thomas et Hartmann, 1998). Une prospection préalable a vérifié l'homogénéité du sol afin de choisir les arbres étudiés dans des zones présentant des caractéristiques pédologiques semblables. Les descriptions d'enracinement ont été réalisées entre juillet et septembre 2006 par cartographie d'impacts en deux dimensions sur front de fosses. La surface verticale d'observation (3,6 m² par arbre) a été préalablement décompactée à l'aide d'un couteau afin de mettre en évidence les impacts racinaires ; puis, chaque impact a été recensé selon une grille de maille de 100 cm² (Figure 2). Cinq classes de diamètre de racines ont été distinguées : fines (diamètre < 3 mm) ; moyennes (3-5 mm et 5-10 mm de

diamètre) et grosses racines (> 20 mm de diamètre). Toutes les racines de diamètre supérieur à 3 mm ont été mesurées individuellement au pied à coulisse.

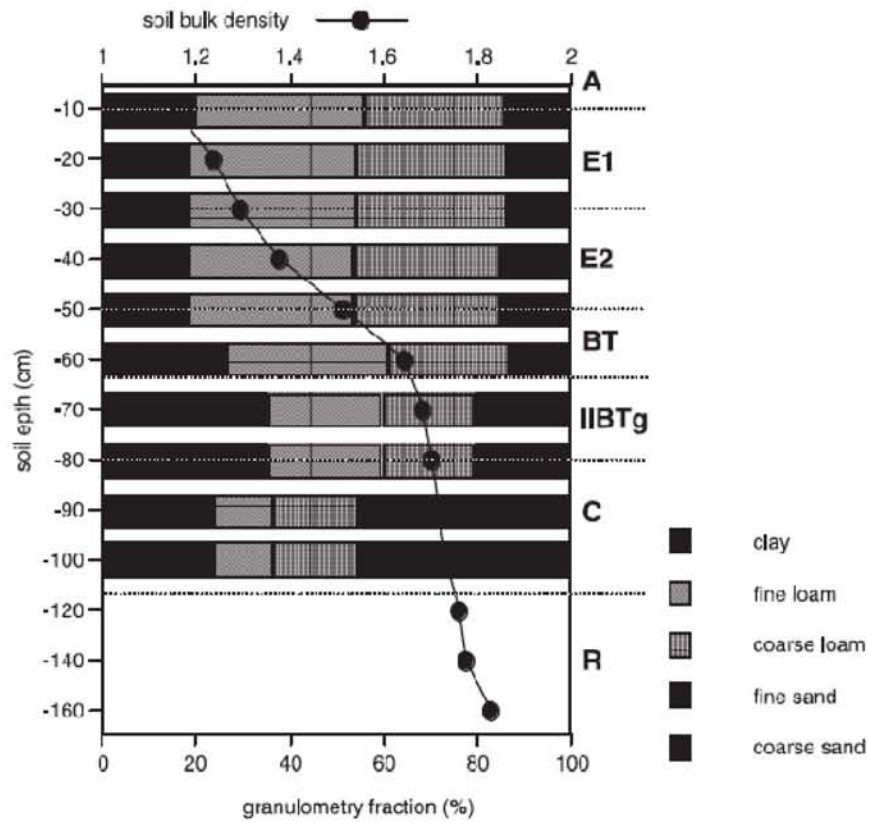


Figure 1. Granulométrie (5 fractions) et densité apparente du sol étudié avec délimitation des différents horizons pédologiques.

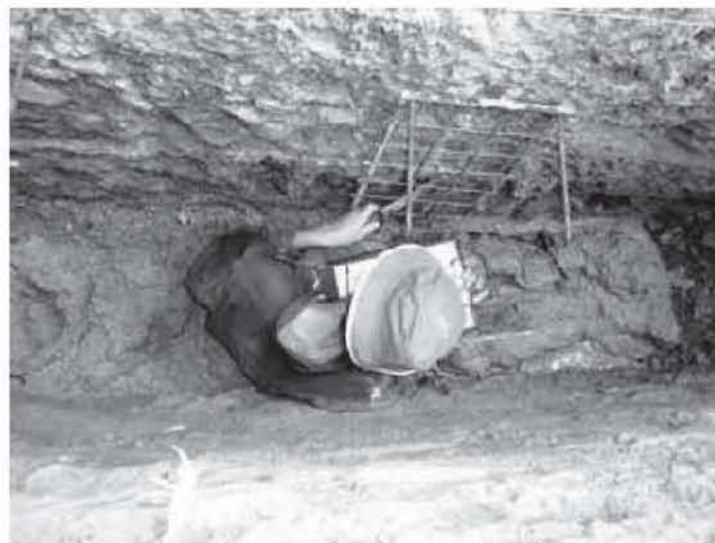


Figure 2. Comptage des impacts racinaires sur front de fosse

2.3. Dynamique saisonnière de teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol a été mesurée périodiquement de 2000 à 2002 à l'aide de comptages neutroniques réalisés dans trois tubes d'accès de 1,60 m de profondeur au centre du dispositif. Une mesure complémentaire a été réalisée à la fin de l'été 2003. L'humidimètre utilisé est une sonde à neutrons (Nordisk Elektrisk Apparatfabrik, Danemark), les mesures sont réalisées tous les 10 cm jusqu'à 1 m de profondeur, puis tous les 20 cm. Les résultats sont exprimés en teneur en eau volumique grâce à un étalonnage par horizon et mesures de densité à l'aide d'un gammadensimètre (Pacific Nuclear Corp.TM, CPN Type 502).

2.4. Estimation de la sécheresse subie par les arbres

En fin de nuit, alors que la conductance stomatique foliaire est faible à nulle et que l'humidité de l'air est proche de la saturation, il y a équilibre des potentiels hydriques dans le système interface sol/racines-arbre. Ainsi, mesurer les potentiels hydriques des feuilles en fin de nuit, appelé potentiel hydrique de base, revient à estimer indirectement les potentiels hydriques du sol dans la zone la plus humide colonisée par le système racinaire (Aussenac et al., 1984). Plus le potentiel de base est négatif, plus la contrainte hydrique subie par l'arbre est importante. Les mesures de potentiels de base ont été réalisées au cours de la saison 2006 avec une chambre à pression de type Scholander (PMS instrument, Corvallis, Oregon, USA) sur des échantillons de feuilles prélevées en fin de nuit sur les arbres.

2.5. Densité de flux de sève

La densité de flux de sève brute¹ (sève ascendante) est une variable proportionnelle à la transpiration des arbres (Granier, 1985). Les flux de sève ont été enregistrés automatiquement à l'aide de fluxmètres radiaux à chauffage continu (Granier, 1987) reliés à une centrale d'acquisition. L'enregistrement a été poursuivi en continu au cours de la saison de végétation 2006 sur cinq des huit espèces présentes dans le peuplement (bouleau, saule, charme, chêne pédonculé, hêtre).

3. Résultats

3.1. Distribution des racines fines, lien avec le comportement des arbres en condition de sécheresse

Les cartographies racinaires (racines fines) des sept espèces forestières mettent en évidence des distributions contrastées. Certaines espèces (bouleau, saule et chêne) ont un enracinement plus profond et sont capables de coloniser les horizons riches en argile ; à l'opposé, l'enracinement d'autres espèces comme charme, hêtre, tremble et merisier (Figure 3) est bloqué au niveau de l'horizon argileux. La contrainte à l'enracinement est non seulement physique mais également liée à la contrainte hydrique par excès d'eau : le hêtre par exemple est connu pour ne pas supporter les conditions anoxiques ici présentent périodiquement suite à la formation d'une nappe temporaire au-dessus de l'horizon BT.

La capacité ou non à coloniser les horizons profonds, denses et argileux, peut être reliée au fonctionnement de l'arbre en condition de sécheresse, en particulier la réduction de la transpiration et le niveau de contrainte subie par les arbres (tableau II).

¹ La densité de flux de sève est le flux de sève par unité de surface conductrice

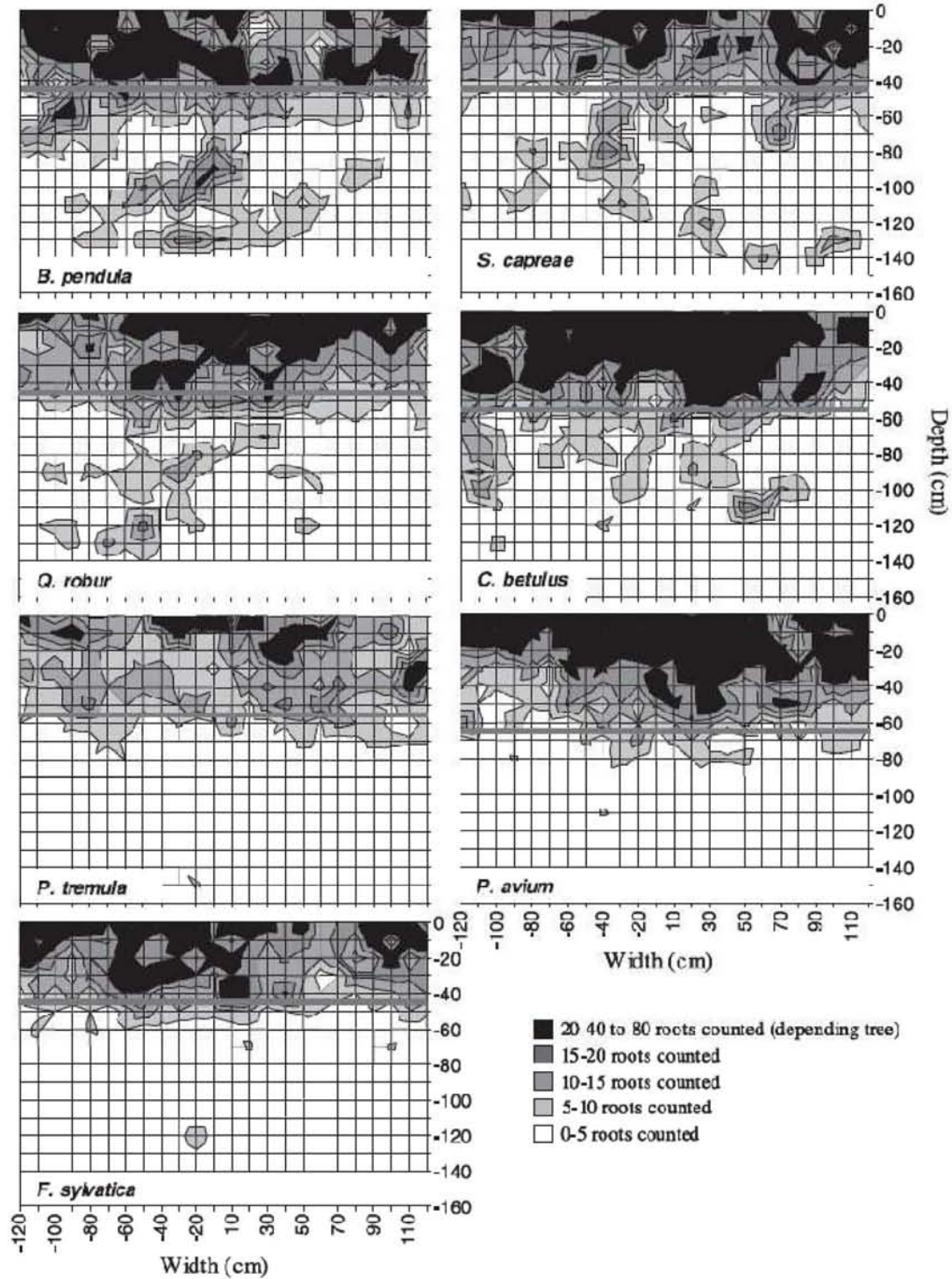


Figure 3. Cartographie racinaire des racines fines (diamètre < 3 mm) des sept espèces d'arbres forestiers étudiés in situ. Les lignes rouges représentent la limite supérieure de l'horizon BT. Les rectangles blancs représentent le plancher des fosses.

Tableau II. Diminution relative de la densité de flux de sève (DF) exprimée par rapport à son maximum (mesuré avant déficit hydrique du sol) et des potentiels hydriques de base au cours d'une sécheresse estivale (Jour 213, 31 juillet 2006).

Espèces	Diminution de la DF (%)	Potentiels de base (MPa)
Bouleau	85	-1.5
Saule	20	-1.4
Chêne p.	/	-0.8
Charme	65	-2.0
Hêtre	76	-2.0

On peut ainsi classer les espèces en trois catégories :

- (i) les espèces qui ont un système racinaire superficiel et qui diminuent fortement leur transpiration (charme et hêtre) et qui malgré cette régulation atteignent un potentiel hydrique de base très négatif ;
- (ii) les espèces qui ne réduisent pas leur flux grâce à un système racinaire profond (chêne pédonculé, saule) qui leur permet d'accéder à un plus grand réservoir en eau du sol et en conséquence de conserver des potentiels hydriques de base peu négatifs (faible contrainte hydrique) ;
- (iii) le bouleau qui, malgré un système racinaire profond réduit fortement sa transpiration. Cette espèce privilégie probablement le maintien de l'intégrité de son système vasculaire (évitement de la cavitation) aux dépens de la transpiration et donc de sa croissance ; une autre hypothèse pour expliquer ce comportement pourrait reposer sur des racines fines peu résistantes à la sécheresse, rapidement embolisées, ce qui entraînerait un taux élevé de mortalité et pénaliserait donc la transpiration.

3.2. Distribution des racines de plus gros diamètre

L'absorption de l'eau et des éléments minéraux se fait par les racines fines, souvent associées en forêt à des champignons mycorhiziens et leurs filaments. Les racines de plus gros diamètre, quant à elles, assurent une fonction d'ancrage de l'arbre dans le sol. Elles servent également de support à la régénération de racines de dimension moyenne, et sont de ce fait moins susceptibles de dessécher les couches de sol argileuses que les racines fines. Les grosses racines (> 1 cm), hormis chez le merisier, ne pénètrent pas ou très peu ces horizons argileux (Figure 4). Elles ne contribuent donc pas non plus à la structuration du sol et à la décompaction des horizons argileux denses.

Les mesures d'humidité du sol, réalisées à différentes dates au cours d'un cycle de dessèchement saisonnier, montrent des variations importantes de la teneur en eau volumique entre la capacité au champ et la teneur en eau minimale observée sur ce site fin août 2003 (Figure 5). Les limites des horizons pédologiques ont été reportées sur ces profils de dessèchement du sol. Une teneur en eau plus élevée est observée en début de saison au niveau de l'horizon BT. Jusqu'au 15 juin, les prélèvements d'eau par les racines s'effectuent presque exclusivement jusqu'à 80 cm de profondeur, le niveau le plus argileux. Lorsque l'été progresse, les prélèvements sont répartis sur tout le profil jusqu'à 1 m de profondeur. Lors de la sécheresse de 2003, un très important prélèvement est décelé dans l'argile (horizon C) jusqu'au fond du profil (couche R). Ce dessèchement a été attribué aux chênes, les autres espèces ayant à cette date arrêté leur transpiration (par régulation stomatique ou par chute anticipée des feuilles mesurées sur ce site (Bréda et al., 2006 ;, Zapater et al., in prep.).

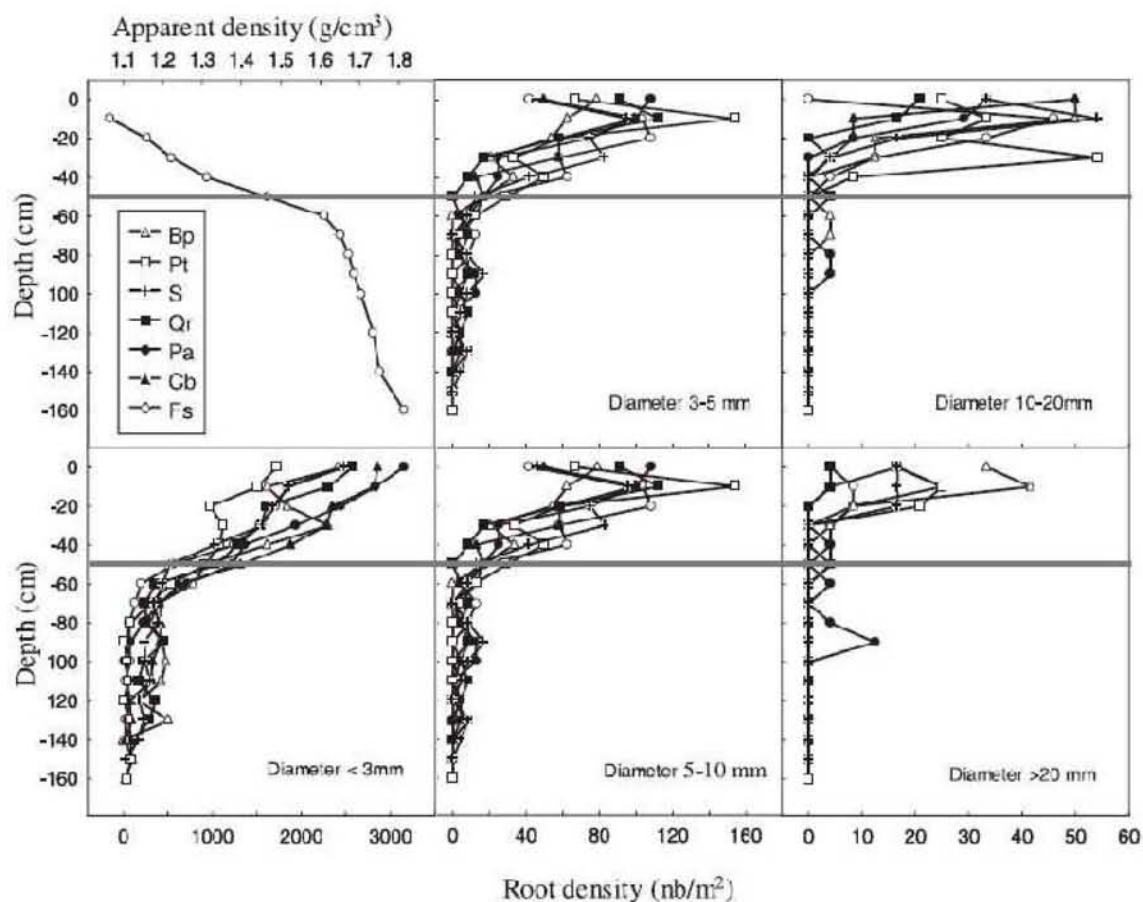


Figure 4. Profils racinaires (nombre de racines comptées par m^2 de sol en fonction de la profondeur) pour les différentes espèces et les différentes classes de diamètres. La ligne horizontale représente la limite supérieure de l'horizon BT. La densité apparente du sol est figurée dans le graphique en haut à gauche. Les espèces sont identifiées par leurs initiales (Tableau I). On note que les axes des densités racinaires sont différents entre les classes de racines, et très rapidement décroissants pour les racines > 3 mm.

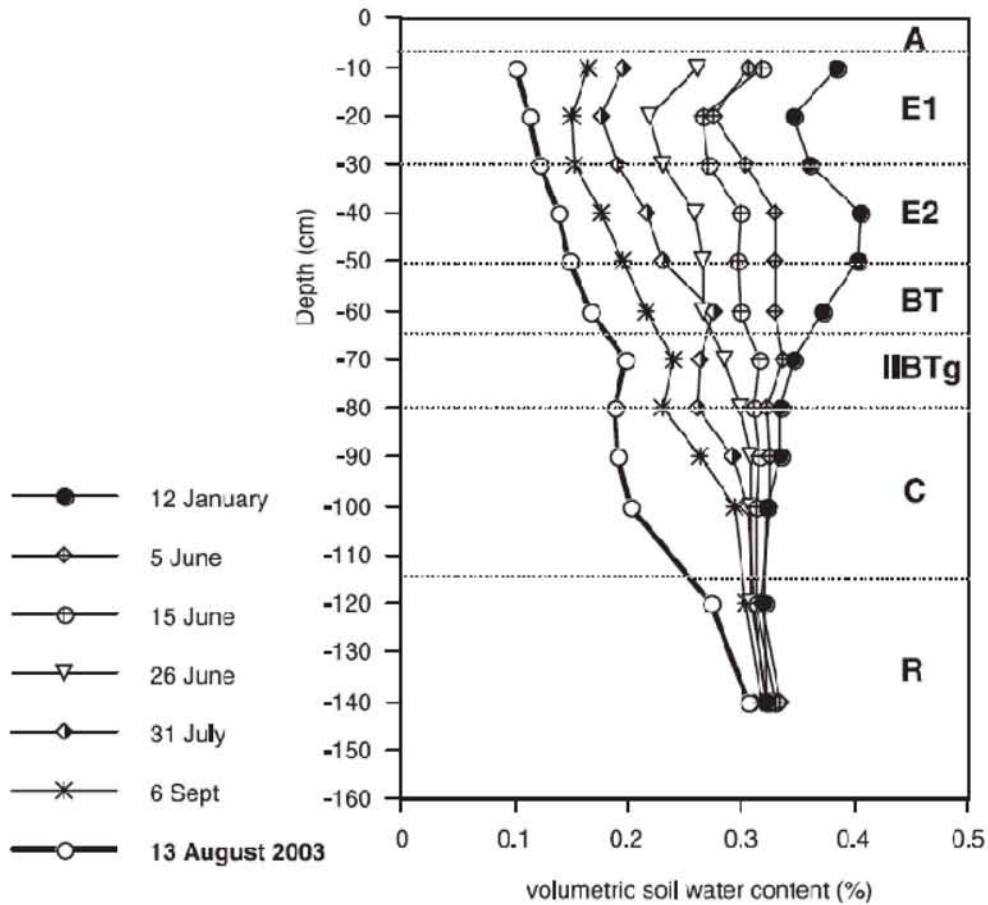


Figure 5. Profils de teneur en eau du sol (exprimée en humidité volumique) mesurés à différentes dates au cours d'un cycle de dessèchement saisonnier sur le site expérimental (année 2001). Le profil du 12 Janvier correspond à la capacité au champ, tandis que le profil de teneur en eau du sol le 13 août 2003 est le plus sec jamais observé sur le site.

4. Conclusions

Les différentes espèces d'arbres forestiers se caractérisent par des comportements contrastés en condition de sécheresse : certaines espèces, à enracinement peu profond, stoppent leur transpiration et leur croissance, alors que d'autres, qui présentent des proportions de racines fines non négligeables dans les horizons argileux, maintiennent leur transpiration. Dans cette étude, c'est le cas de deux espèces de chênes et du saule. Lorsque l'eau devient difficile à extraire dans les horizons supérieurs de sol, ces arbres sont capables d'assécher des horizons argileux de plus en plus profonds. La présence de ces espèces d'arbre sur un sol argileux est donc un facteur à prendre en compte dans l'analyse des risques de propagation de sécheresses géotechniques. À l'inverse, les grosses racines, plus liées à l'ancrage des arbres dans le sol qu'à l'absorption d'eau et de minéraux, sont généralement bloquées par les horizons argileux et n'interviennent donc pas dans leur dessèchement.

5. Références bibliographiques

- Alcamo J., Moreno J., Nováki B., Bindi M., Corobav R., Devoy R., Giannakopoulos C., Martin E., Ollesen J., Shvidenko A. (2007) In *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group ii to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Parry M., Canzani O., Palutikof J., van der Linden PJ, Hanson C. (Eds.), 541-580.
- Aussenac G., Granier A., Ibrahim M. (1984) Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologia* 5 (19), 241-253.
- Bengough A. (2003) Root growth and function in relation to soil structure, composition, and strength. In *Root ecology*, de Kroon H.,Wisser E. (Eds.), 151-171.
- Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C. (1995) Soil water dynamics in oak stand. i. soil moisture, water potentials, and water uptake by roots. *Plant and Soil* 172, 17-27.
- Bréda N., Lefèvre Y., Badeau V. (2002) Réservoir en eau des sols forestiers tempérés : spécificité et difficultés d'évaluation. *La Houille Blanche*, 3-2002, *Forêts et Eau*, 25-40.
- 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. *Annals of Forest Science* 63, 625-644.
- Granier A. (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annals of Forest Science* 42, 193-200.
- Granier A. (1987) Evaluation of transpiration in a douglas-fir stand by means of sap flux measurements. *Tree Physiology* 3, 309-320.
- Hinkley T., Teskey R., Duhme F., Richter H. (1981) Temperate hardwood forests. In *Water deficits and plant growth (vi)*, Koslowski (Ed.) , 154-197.
- Kramer P. (1983) Development of root system. In *Water relation of plants*. Kramer P. (Ed.) Academic Press, Inc., 147-186.
- Levitt J. (1980) Physiological ecology. Water, radiation, salt and other stresses. *Vol II: Water, Radiation, Salt and other stresses*. In: Koslowski T. (Ed.) Academic Press, New York. 607p.
- Schär C., Vidale P., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M., Appenzeller C. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heat waves. *Nature* 427, 332-336.
- Thomas F.M., Hartmann G. (1998) Tree rooting patterns and soil water relations of healthy and damaged stands of mature oak (*Quercus robur* L and *Quercus petraea* [Mall] Liebl). *Plant and Soil* 203, 145-158.

Annexe 1

Guide du développement des bourgeons et de la sénescence des feuilles des différentes espèces

Cette annexe a pour but de présenter les différents stades de développement des bourgeons ainsi que de sénescences des feuilles de 7 espèces (Bouleau, Saule, Tremble, Chêne (sessile et pédonculé) charme et hêtre).

Les observations ont été réalisées depuis les échafaudages, ou depuis le sol avec des jumelles.

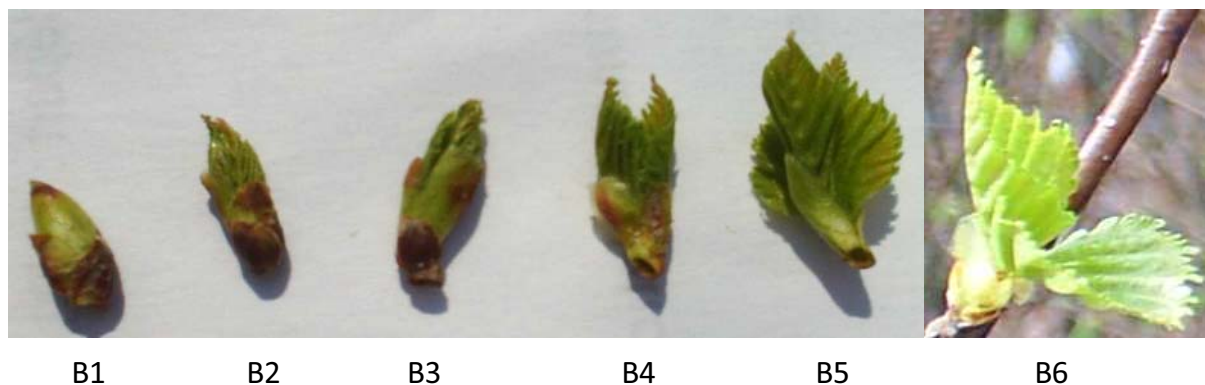
Le principe d'estimation des indices de débourrement et de sénescence est le même. Dans un premier temps, différents stades de développement des bourgeons et de sénescence des feuilles sont définis ; chaque stade correspondant à une note. L'échelle de notation est adaptée d'après Schütte (1957), Malaisse (1964) et Bréda (1994).

L'attribution de l'indice de développement de chaque houppier dépend de la proportion de bourgeons dans chaque stade de développement. En d'autres termes, il s'agit de pondérer chaque stade de développement par la proportion de bourgeons dans un état de développement ou dans l'état suivant.

Développement des bourgeons

Selon les espèces, le nombre de stade varie de 6 à 8. Le stade B0 correspondant au stade hivernal (note 0) et le dernier stade de développement aux feuilles étalées (note 100).

Développement des bourgeons chez le bouleau :



B₀ : stade hivernal (note 0).

B₁: Bourgeon gonflé (parfois vert), écailles non décollées (note 16.73).

B₂: Les écailles commencent à se décoller et peuvent tomber à l'apex, les feuilles sont encore collées (note 33.3).

B₃: Les écailles sont toutes décollées (mais toutes ne sont pas tombées) et les feuilles s'allongent (50).

B₄: Les écailles sont toutes tombées et les feuilles se désolidarisent les unes des autres (note 66.7).

B₅: Les feuilles sont complètement sorties du bourgeon, mais ne sont pas étalées (note 85.7).

B₆: Les feuilles sont étalées (note 100).

Développement des bourgeons chez le saule



B₀ : stade hivernal (note 0).

B₁: Bourgeon gonflé (parfois vert), écailles non décollées (note 14.3).

B₂: Bourgeons très gonflés, des poils peuvent apparaître à l'apex, parfois les écailles de l'apex se décollent (note 28.6).

B₃: Les écailles commencent à se décoller et peuvent tomber à l'apex, les feuilles sont encore collées (note 42.9).

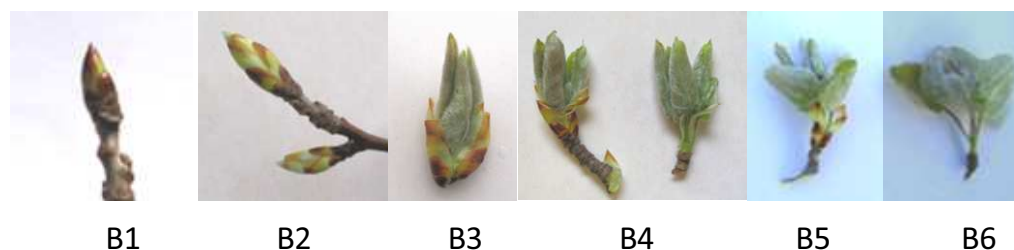
B₄: Les écailles sont toutes décollées (mais toutes ne sont pas tombées) et les feuilles s'allongent (57.2).

B₅: Les écailles sont toutes tombées et les feuilles se désolidarisent les unes des autres (note 71.5).

B₆: Les feuilles sont complètement sorties du bourgeon, mais ne sont pas étalées (note 85.7).

B₇: Les feuilles sont étalées (note 100).

Développement des bourgeons chez le tremble



B₀ : stade hivernal (note 0).

B₁: Bourgeon gonflé (parfois vert), écailles non décollées (note 16.73).

B₂: Les écailles commencent à se décoller et peuvent tomber à l'apex, les feuilles sont encore collées (note 33.3).

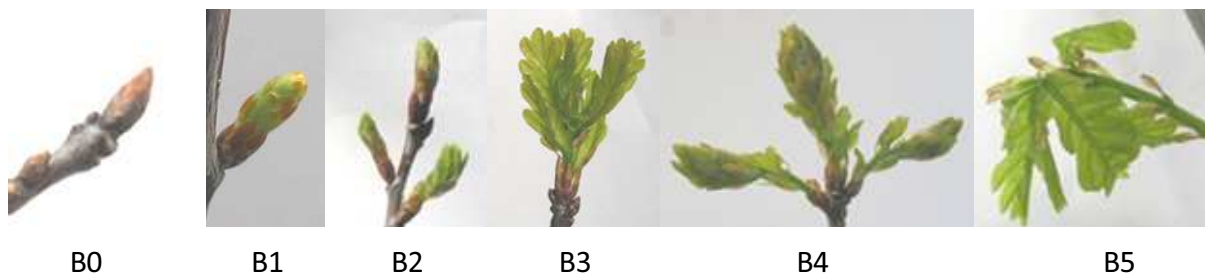
B₃: Les écailles sont toutes décollées (mais toutes ne sont pas tombées) et les feuilles s'allongent (50).

B₄: Les écailles sont toutes tombées et les feuilles se désolidarisent les unes des autres (note 66.7).

B₅: Les feuilles sont complètement sorties du bourgeon, mais ne sont pas étalées (note 85.7).

B₆: Les feuilles sont étalées (note 100).

Développement des bourgeons chez les chênes



B₀ : stade hivernal (note 0).

B₁ : Bourgeon gonflé (parfois vert), écailles non décollées (note 20).

B₂ : Les écailles sont toutes décollées (mais toutes ne sont pas tombées) et les feuilles s'allongent (40).

B₃ : Les écailles sont toutes tombées et les feuilles se désolidarisent les unes des autres (note 60).

B₄ : Les feuilles sont complètement sorties du bourgeon, mais ne sont pas étalées (note 80).

B₅ : Les feuilles sont étalées, leur port est plagiotrope (note 100).

Développement des bourgeons chez le charme



B₀ : stade hivernal (note 0).

B₁ : Bourgeon gonflé (parfois vert), écailles non décollées (note 16.73).

B₂ : Les écailles commencent à se décoller et peuvent tomber à l'apex, les feuilles sont encore collées (note 33.3).

B₃ : Les écailles sont toutes décollées (mais toutes ne sont pas tombées) et les feuilles s'allongent (50).

B₄ : Les écailles sont toutes tombées et les feuilles se désolidarisent les unes des autres (note 66.7).

B₅ : Les feuilles sont complètement sorties du bourgeon, mais ne sont pas étalées (note 85.7).

B₆ : Les feuilles sont étalées (note 100).

Développement des bourgeons chez le hêtre



B₀ : stade hivernal (note 0).

B₁ : Bourgeon gonflé (parfois vert), écailles non décollées (note 20).

B₂ : Les écailles sont toutes décollées (mais toutes ne sont pas tombées) et les feuilles s'allongent (40).

B₃ : Les écailles sont toutes tombées et les feuilles se désolidarisent les unes des autres (note 60).

B₄ : Les feuilles sont complètement sorties du bourgeon, mais ne sont pas étalées (note 80).

B₅ : Les feuilles sont étalées (note 100).

Sénescence des feuilles

Le calcul de l'indice de la sénescence des feuilles est basé sur même principe que celui du développement des bourgeons. Quatre stades sont définis quelle que soit l'espèce considérée.



S1

S2

S3

S4

S1 : Feuille mature, bien verte

S2 : Feuille qui commence à jaunir

S3 : Feuille jaune

S4 : Feuille séchée ou tombée

Calcul de l'indice de développement des bourgeons ou de sénescence des feuilles

Les indices de développement des bourgeons ou de sénescence des feuilles sont calculés à partir de l'équation ci dessous :

$$indice = \frac{\sum note_i * proportion_i}{100}$$

Où i correspond à chaque stade de développement ou de sénescence.

Référence bibliographiques

Bréda N (1994) Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessiles (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelle; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Université Henri Poincaré, Nancy 1.

Malaisse F (1964). Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentale. note 4: quelques observations phénologiques de hêtraies en 1963. Bull. Soc. Bot. Belg. (97), 85-97.

Schütte (1957). Zeitschrift für angewandte Entomologie, (40).

Annexe 2

Efficiencia d'utilisation de l'eau

L'efficience d'utilisation de l'eau est définie à plusieurs échelles :

- à l'échelle de la plante entière et intégrée dans le temps : c'est le rapport entre le gain de biomasse et les pertes d'eau par la transpiration.
- à l'échelle foliaire et instantanée ; elle correspond alors au rapport entre l'assimilation nette de CO₂ et la transpiration (A/E).

A l'échelle foliaire et instantanée, WUE_{inst} est estimé à partir de la loi de Fick simplifiée, qui décrit la diffusion de CO₂ et de la vapeur d'eau au niveau stomatique.

$$A = g_{sc} (C_a - C_i)$$

$$E = g_{sw} (W_i - W_a) = g_{sw} \nu$$

Avec: A : taux d'assimilation du CO₂ (mmol . m⁻² . s⁻¹)

E : Taux de transpiration (mmol . m⁻² . s⁻¹)

C_a et C_i : Fraction molaire en CO₂ dans l'air et dans les espaces intercellulaires (mmol. mol⁻¹)

W_a et W_i : Fraction molaire de vapeur d'eau dans l'air et les espaces intercellulaires (mmol. mol⁻¹), avec W_a et W_i = ν déficit de pression de vapeur d'eau dans l'air

g_{sc} et g_{sw} : conductance stomatique pour les CO₂ et la vapeur d'eau respectivement (mmol. m⁻² . s⁻¹) avec g_{sw} = 1,6 g_{sc}

Ainsi, WUE_{inst}, à l'échelle foliaire s'écrit :

$$WUE_{inst} = \frac{A}{E} = \frac{A}{g_{sw}} \cdot \frac{1}{\nu} = \frac{C_a \cdot 1 - \left(\frac{C_a}{C_i} \right)}{1,6 \nu}$$

WUE_{inst} peut se décomposer en deux facteurs : 1/ ν, composante environnementale mettant en jeu le déficit de pression de vapeur d'eau dans l'air, et A/g_{sw}, composante biologique, liée à la régulation des échanges gazeux. Cette dernière composante correspond à l'**efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque**.

A l'échelle de la plante entière, Farquhar et Richards (1984) l'écrivent de la manière suivante :

$$WUE_p = WUE_{inst} \cdot (1 - \theta) \cdot \frac{12}{18 k}$$

Avec WUE_{inst} l'efficience d'utilisation de l'eau instantanée.

Ce paramètre est sous contrôle de plusieurs facteurs :

- la régulation physiologique des échanges gazeux foliaire,
- la différence de pression de vapeur d'eau entre l'air et la feuille sur une certaine période.
- la concentration en carbone de la plante: 12 et 18 représentent les masses moléculaires du carbone et de l'eau respectivement, et k est le rapport entre la masse de carbone et la masse végétale totale. Ce terme peut varier selon l'espèce et les conditions de croissances.
- θ , proportion de carbone fixé puis dégagé par respiration ($\theta = 30$ à 50% de la quantité nette de carbone assimilée durant la phase diurne chez les arbres). Les exsudations et le turnover des racines ou des branches sont aussi intégrés dans ce paramètre.

Annexe 3

Composition isotopique, et relation $\delta^{13}\text{C}$ – WUE

L'élément carbone, comme beaucoup d'autres éléments, possède plusieurs formes isotopiques stables, ^{12}C et ^{13}C . Le rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ est de l'ordre de 1.1%.

La composition isotopique en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) s'exprime selon une échelle relative à un standard :

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{\text{éch}}}{R_{\text{std}}} - 1 \right) \times 1000$$

Avec $R_{\text{éch}}$ et R_{std} les rapports isotopiques en $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de l'échantillon du standard PDB (Pee Dee Belemnite) respectivement.

Au cours de l'assimilation, le rapport isotopique entre la source de carbone (atmosphère) et le produit (composé carboné) est modifié, on parle de discrimination isotopique (notée Δ ‰) :

$$\Delta = \frac{\delta_{\text{air}} - \delta_{\text{éch}}}{1000 + \delta_{\text{éch}}} \times 1000$$

Avec δ_{air} et $\delta_{\text{éch}}$, composition en ^{13}C de l'air et de la matière végétale respectivement.

$\delta_{\text{éch}}$ étant très petit par rapport à 1000, l'équation ci dessus est souvent ramenée à sa forme simplifiée :

$$\Delta (\text{‰}) \approx \delta_{\text{air}} - \delta_{\text{éch}}$$

Les processus de fractionnement isotopiques impliqués sont largement différents entre les plantes à métabolisme en C_3 et celle à métabolisme C_4 . Les premières ont des valeurs comprises entre -39 et -23 ‰ et les secondes entre -19 et -9 ‰ (Deleens et al., 1995). En première approximation, deux étapes sont discriminantes, la diffusion du CO_2 à travers les stomates et la carboxylation du ribulose bisphosphate par la RubisCO.

Farquhar et al., 1982 ont établi un modèle simplifié décrivant la discrimination isotopique du carbone chez les plantes en C_3 .

$$\Delta = a + (b - a) \frac{C_i}{C_a}$$

Ou, a (4,4 ‰) est la discrimination contre le $^{13}\text{CO}_2$ lors de la diffusion stomatique
b (27 ‰) est la discrimination contre le $^{13}\text{CO}_2$ lors de la carboxylation (PEP_c et Rubisco)

Il est alors possible de relier Δ et WUE_{int} :

$$\text{WUE}_{\text{int}} = \frac{A}{g_s} = \frac{C_a}{1.6} \cdot \frac{b - \Delta}{b - a}$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{échantillon}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - b + (b - a) * (1,6) / C_a * \text{WUE}_{\text{int}}$$

Correspondance entre dates et jours juliens (année 2006 et 2007)

1	01-janv	65	06-mars	129	09-mai	193	12-juil	257	14-sept	321	17-nov
2	02-janv	66	07-mars	130	10-mai	194	13-juil	258	15-sept	322	18-nov
3	03-janv	67	08-mars	131	11-mai	195	14-juil	259	16-sept	323	19-nov
4	04-janv	68	09-mars	132	12-mai	196	15-juil	260	17-sept	324	20-nov
5	05-janv	69	10-mars	133	13-mai	197	16-juil	261	18-sept	325	21-nov
6	06-janv	70	11-mars	134	14-mai	198	17-juil	262	19-sept	326	22-nov
7	07-janv	71	12-mars	135	15-mai	199	18-juil	263	20-sept	327	23-nov
8	08-janv	72	13-mars	136	16-mai	200	19-juil	264	21-sept	328	24-nov
9	09-janv	73	14-mars	137	17-mai	201	20-juil	265	22-sept	329	25-nov
10	10-janv	74	15-mars	138	18-mai	202	21-juil	266	23-sept	330	26-nov
11	11-janv	75	16-mars	139	19-mai	203	22-juil	267	24-sept	331	27-nov
12	12-janv	76	17-mars	140	20-mai	204	23-juil	268	25-sept	332	28-nov
13	13-janv	77	18-mars	141	21-mai	205	24-juil	269	26-sept	333	29-nov
14	14-janv	78	19-mars	142	22-mai	206	25-juil	270	27-sept	334	30-nov
15	15-janv	79	20-mars	143	23-mai	207	26-juil	271	28-sept	335	01-déc
16	16-janv	80	21-mars	144	24-mai	208	27-juil	272	29-sept	336	02-déc
17	17-janv	81	22-mars	145	25-mai	209	28-juil	273	30-sept	337	03-déc
18	18-janv	82	23-mars	146	26-mai	210	29-juil	274	01-oct	338	04-déc
19	19-janv	83	24-mars	147	27-mai	211	30-juil	275	02-oct	339	05-déc
20	20-janv	84	25-mars	148	28-mai	212	31-juil	276	03-oct	340	06-déc
21	21-janv	85	26-mars	149	29-mai	213	01-août	277	04-oct	341	07-déc
22	22-janv	86	27-mars	150	30-mai	214	02-août	278	05-oct	342	08-déc
23	23-janv	87	28-mars	151	31-mai	215	03-août	279	06-oct	343	09-déc
24	24-janv	88	29-mars	152	01-juin	216	04-août	280	07-oct	344	10-déc
25	25-janv	89	30-mars	153	02-juin	217	05-août	281	08-oct	345	11-déc
26	26-janv	90	31-mars	154	03-juin	218	06-août	282	09-oct	346	12-déc
27	27-janv	91	01-avr	155	04-juin	219	07-août	283	10-oct	347	13-déc
28	28-janv	92	02-avr	156	05-juin	220	08-août	284	11-oct	348	14-déc
29	29-janv	93	03-avr	157	06-juin	221	09-août	285	12-oct	349	15-déc
30	30-janv	94	04-avr	158	07-juin	222	10-août	286	13-oct	350	16-déc
31	31-janv	95	05-avr	159	08-juin	223	11-août	287	14-oct	351	17-déc
32	01-févr	96	06-avr	160	09-juin	224	12-août	288	15-oct	352	18-déc
33	02-févr	97	07-avr	161	10-juin	225	13-août	289	16-oct	353	19-déc
34	03-févr	98	08-avr	162	11-juin	226	14-août	290	17-oct	354	20-déc
35	04-févr	99	09-avr	163	12-juin	227	15-août	291	18-oct	355	21-déc
36	05-févr	100	10-avr	164	13-juin	228	16-août	292	19-oct	356	22-déc
37	06-févr	101	11-avr	165	14-juin	229	17-août	293	20-oct	357	23-déc
38	07-févr	102	12-avr	166	15-juin	230	18-août	294	21-oct	358	24-déc
39	08-févr	103	13-avr	167	16-juin	231	19-août	295	22-oct	359	25-déc
40	09-févr	104	14-avr	168	17-juin	232	20-août	296	23-oct	360	26-déc
41	10-févr	105	15-avr	169	18-juin	233	21-août	297	24-oct	361	27-déc
42	11-févr	106	16-avr	170	19-juin	234	22-août	298	25-oct	362	28-déc
43	12-févr	107	17-avr	171	20-juin	235	23-août	299	26-oct	363	29-déc
44	13-févr	108	18-avr	172	21-juin	236	24-août	300	27-oct	364	30-déc
45	14-févr	109	19-avr	173	22-juin	237	25-août	301	28-oct	365	31-déc
46	15-févr	110	20-avr	174	23-juin	238	26-août	302	29-oct		
47	16-févr	111	21-avr	175	24-juin	239	27-août	303	30-oct		
48	17-févr	112	22-avr	176	25-juin	240	28-août	304	31-oct		
49	18-févr	113	23-avr	177	26-juin	241	29-août	305	01-nov		
50	19-févr	114	24-avr	178	27-juin	242	30-août	306	02-nov		
51	20-févr	115	25-avr	179	28-juin	243	31-août	307	03-nov		
52	21-févr	116	26-avr	180	29-juin	244	01-sept	308	04-nov		
53	22-févr	117	27-avr	181	30-juin	245	02-sept	309	05-nov		
54	23-févr	118	28-avr	182	01-juil	246	03-sept	310	06-nov		
55	24-févr	119	29-avr	183	02-juil	247	04-sept	311	07-nov		
56	25-févr	120	30-avr	184	03-juil	248	05-sept	312	08-nov		
57	26-févr	121	01-mai	185	04-juil	249	06-sept	313	09-nov		
58	27-févr	122	02-mai	186	05-juil	250	07-sept	314	10-nov		
59	28-févr	123	03-mai	187	06-juil	251	08-sept	315	11-nov		
60	01-mars	124	04-mai	188	07-juil	252	09-sept	316	12-nov		
61	02-mars	125	05-mai	189	08-juil	253	10-sept	317	13-nov		
62	03-mars	126	06-mai	190	09-juil	254	11-sept	318	14-nov		
63	04-mars	127	07-mai	191	10-juil	255	12-sept	319	15-nov		
64	05-mars	128	08-mai	192	11-juil	256	13-sept	320	16-nov		

Correspondance entre dates et jours juliens (2008 année bissextile)

01-janv	65	05-mars	129	08-mai	193	11-juil	257	13-sept	321	16-nov
02-janv	66	06-mars	130	09-mai	194	12-juil	258	14-sept	322	17-nov
03-janv	67	07-mars	131	10-mai	195	13-juil	259	15-sept	323	18-nov
04-janv	68	08-mars	132	11-mai	196	14-juil	260	16-sept	324	19-nov
05-janv	69	09-mars	133	12-mai	197	15-juil	261	17-sept	325	20-nov
06-janv	70	10-mars	134	13-mai	198	16-juil	262	18-sept	326	21-nov
07-janv	71	11-mars	135	14-mai	199	17-juil	263	19-sept	327	22-nov
08-janv	72	12-mars	136	15-mai	200	18-juil	264	20-sept	328	23-nov
09-janv	73	13-mars	137	16-mai	201	19-juil	265	21-sept	329	24-nov
10-janv	74	14-mars	138	17-mai	202	20-juil	266	22-sept	330	25-nov
11-janv	75	15-mars	139	18-mai	203	21-juil	267	23-sept	331	26-nov
12-janv	76	16-mars	140	19-mai	204	22-juil	268	24-sept	332	27-nov
13-janv	77	17-mars	141	20-mai	205	23-juil	269	25-sept	333	28-nov
14-janv	78	18-mars	142	21-mai	206	24-juil	270	26-sept	334	29-nov
15-janv	79	19-mars	143	22-mai	207	25-juil	271	27-sept	335	30-nov
16-janv	80	20-mars	144	23-mai	208	26-juil	272	28-sept	336	01-déc
17-janv	81	21-mars	145	24-mai	209	27-juil	273	29-sept	337	02-déc
18-janv	82	22-mars	146	25-mai	210	28-juil	274	30-sept	338	03-déc
19-janv	83	23-mars	147	26-mai	211	29-juil	275	01-oct	339	04-déc
20-janv	84	24-mars	148	27-mai	212	30-juil	276	02-oct	340	05-déc
21-janv	85	25-mars	149	28-mai	213	31-juil	277	03-oct	341	06-déc
22-janv	86	26-mars	150	29-mai	214	01-août	278	04-oct	342	07-déc
23-janv	87	27-mars	151	30-mai	215	02-août	279	05-oct	343	08-déc
24-janv	88	28-mars	152	31-mai	216	03-août	280	06-oct	344	09-déc
25-janv	89	29-mars	153	01-juin	217	04-août	281	07-oct	345	10-déc
26-janv	90	30-mars	154	02-juin	218	05-août	282	08-oct	346	11-déc
27-janv	91	31-mars	155	03-juin	219	06-août	283	09-oct	347	12-déc
28-janv	92	01-avr	156	04-juin	220	07-août	284	10-oct	348	13-déc
29-janv	93	02-avr	157	05-juin	221	08-août	285	11-oct	349	14-déc
30-janv	94	03-avr	158	06-juin	222	09-août	286	12-oct	350	15-déc
31-janv	95	04-avr	159	07-juin	223	10-août	287	13-oct	351	16-déc
01-févr	96	05-avr	160	08-juin	224	11-août	288	14-oct	352	17-déc
02-févr	97	06-avr	161	09-juin	225	12-août	289	15-oct	353	18-déc
03-févr	98	07-avr	162	10-juin	226	13-août	290	16-oct	354	19-déc
04-févr	99	08-avr	163	11-juin	227	14-août	291	17-oct	355	20-déc
05-févr	100	09-avr	164	12-juin	228	15-août	292	18-oct	356	21-déc
06-févr	101	10-avr	165	13-juin	229	16-août	293	19-oct	357	22-déc
07-févr	102	11-avr	166	14-juin	230	17-août	294	20-oct	358	23-déc
08-févr	103	12-avr	167	15-juin	231	18-août	295	21-oct	359	24-déc
09-févr	104	13-avr	168	16-juin	232	19-août	296	22-oct	360	25-déc
10-févr	105	14-avr	169	17-juin	233	20-août	297	23-oct	361	26-déc
11-févr	106	15-avr	170	18-juin	234	21-août	298	24-oct	362	27-déc
12-févr	107	16-avr	171	19-juin	235	22-août	299	25-oct	363	28-déc
13-févr	108	17-avr	172	20-juin	236	23-août	300	26-oct	364	29-déc
14-févr	109	18-avr	173	21-juin	237	24-août	301	27-oct	365	30-déc
15-févr	110	19-avr	174	22-juin	238	25-août	302	28-oct	366	31-déc
16-févr	111	20-avr	175	23-juin	239	26-août	303	29-oct		
17-févr	112	21-avr	176	24-juin	240	27-août	304	30-oct		
18-févr	113	22-avr	177	25-juin	241	28-août	305	31-oct		
19-févr	114	23-avr	178	26-juin	242	29-août	306	01-nov		
20-févr	115	24-avr	179	27-juin	243	30-août	307	02-nov		
21-févr	116	25-avr	180	28-juin	244	31-août	308	03-nov		
22-févr	117	26-avr	181	29-juin	245	01-sept	309	04-nov		
23-févr	118	27-avr	182	30-juin	246	02-sept	310	05-nov		
24-févr	119	28-avr	183	01-juil	247	03-sept	311	06-nov		
25-févr	120	29-avr	184	02-juil	248	04-sept	312	07-nov		
26-févr	121	30-avr	185	03-juil	249	05-sept	313	08-nov		
27-févr	122	01-mai	186	04-juil	250	06-sept	314	09-nov		
28-févr	123	02-mai	187	05-juil	251	07-sept	315	10-nov		
29-févr	124	03-mai	188	06-juil	252	08-sept	316	11-nov		
01-mars	125	04-mai	189	07-juil	253	09-sept	317	12-nov		
02-mars	126	05-mai	190	08-juil	254	10-sept	318	13-nov		
03-mars	127	06-mai	191	09-juil	255	11-sept	319	14-nov		
04-mars	128	07-mai	192	10-juil	256	12-sept	320	15-nov		

Diversité fonctionnelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement mélangé : approche écophysiological et isotopique

Résumé : Les peuplements mélangés font l'objet d'un intérêt croissant de la part des gestionnaires forestiers. Cet intérêt résulte de la diversité des fonctions, marchandes (production et à terme stockage de carbone) ou non marchandes (biodiversité, loisirs) des forêts depuis quelques années ainsi que de l'idée générale selon laquelle les forêts mélangées seraient plus résistantes et résilientes aux événements extrêmes (tempêtes, sécheresses, excès d'eau, attaques de pathogènes). Dans ce contexte, il est nécessaire de caractériser le fonctionnement des différentes espèces présentes au sein d'un peuplement forestier et de définir leurs possibles interactions.

Ce travail a pour principal objectif la caractérisation de la diversité fonctionnelle de la gestion de l'eau d'un jeune peuplement mélangé (stage gaulis), notamment en condition de sécheresse. L'étude s'est orientée sur (i) la description de la réponse des arbres à la sécheresse à l'aide de mesures de flux de sève et potentiels hydriques de base s'étalant sur 4 années de mesures, dont l'année exceptionnellement sèche 2003, (ii) la caractérisation de l'absorption de l'eau au travers d'études de morphologie racinaire et d'expérimentations de marquages isotopiques (deutérium et ^{18}O) et (iii) la vulnérabilité à la cavitation des différentes espèces et son contrôle par les stomates. L'étude de la croissance radiale des arbres, de leur phénologie ainsi que celle de l'efficacité d'utilisation de l'eau (au niveau foliaire, $\delta^{13}\text{C}$ et de l'arbre, *rapport accroissement en surface terrière/transpiration saisonnière*) ont également été abordées. L'ensemble de ces mesures a permis, grâce à une analyse en composantes principales, de mettre en évidence des groupes fonctionnels d'espèces et de définir des stratégies de fonctionnement en réponse à la sécheresse. Nous séparons ainsi les espèces qui apparaissent comme tolérantes à la sécheresse (chênes sessile et pédonculé, saule marsault) de celles qui ne le sont pas (charme, hêtre et bouleau) ; un deuxième axe permet de séparer les espèces selon leur stratégie d'évitement de la sécheresse, principalement liées à une saison de végétation plus précoce et décalée dans le temps (notamment pour le bouleau et de façon moindre pour le charme et le saule).

A l'échelle du peuplement, cette diversité fonctionnelle se traduit par une complémentarité de l'utilisation des ressources hydriques du sol et par des mécanismes de facilitation (« ascenseur hydraulique ») avec un avantage certain pour les peuplements mixtes par rapport aux peuplements monospécifiques.

Mot clefs : forêt mélangée, diversité fonctionnelle, sécheresse, phénologie, flux de sève, potentiel hydrique, architecture racinaire, marquage isotopique, D, $\delta^{18}\text{O}$, mécanisme d'ascenseur hydraulique, vulnérabilité à la cavitation, complémentarité de gestion des ressources

Functional diversity in drought responses in a young broad-leaved mixed forest : ecophysiological and isotopical approaches

Abstract: In regard to the various functions of forests (production, carbon sequestration, social, recreation, cultural) and considering the general idea that mixed stands would be more resistant and resilient to disturbances (storms, drought, flooding, pests attacks...), those stands are more and more promoted than pure stands. In such a context, characterize co-occurring species behaviour and define the possible interaction between them appeared to be necessary. The main objective of this work was to characterize the functional diversity in water uptake and regulation in a young broad leaved mixed forest, particularly under drought conditions. The study was focused on (i) drought response of the species from sap flow and predawn leaf water potential measurements, (ii) water absorption through two-dimensional root distribution and labeling experiments (using deuterium and ^{18}O) and (iii) vulnerability to cavitation of the different species and its protection through stomatal regulation. Radial growth, phenology and water use efficiency were also taken into account in this analysis (at leaf, i.e. $\delta^{13}\text{C}$ and tree, *basal area increment/seasonal transpiration* ratio levels). A principal component analysis highlights functional groups that allow to define different strategies in drought response. We could separate tolerant species (sessile and pedunculate oak, goat willow) to non-tolerant ones (hornbeam, beech and birch); a second axis separated species with regards to drought-avoiding strategy, mainly linked to an earlier growing season. This is particularly true for birch and, to a lesser extent, for hornbeam and goat willow).

At stand level, this functional diversity results in complementarity soil water use and facilitation mechanism (hydraulic lift) that benefits to mixed in comparison to pure forest stands.

Keywords: mixed forest, functional diversity, drought, phenology, sap flow, water potential, root mapping, labeling experiment, D, $\delta^{18}\text{O}$, hydraulic lift, vulnerability to cavitation, complementarity of water resources use.