

Caractérisation du système conducteur de l'olivier en fonction de son origine biologique

Gouiâa Mohamed ^a, Mehouachi Tijani ^a et Boujnah Dalenda ^b

^a UR : Agrobiodiversité, Institut Supérieur Agronomique de Chott-Meriam, 4042 Sousse, Tunisie.

^b Institut de l'Olivier, BP1087, 3018 Sfax, Tunisie.

Résumé

En Tunisie, l'olivier est traditionnellement multiplié par souchet. Cependant, cette technique se heurte, entre autre, à une mise à fruit tardive qui serait raccourcie par l'utilisation des boutures herbacées. C'est dans ce cadre que le présent essai se propose de caractériser le système conducteur de l'olivier en fonction de son origine biologique. En effet, des oliviers de la variété « Chemlali », issus de souchets « S » ou de boutures herbacées « BH », sont cultivés dans un sol à texture sablo-limoneuse et à pH alcalin (8.4). Ils sont plantés à la densité de 51 plants/ha (14 m x 14 m) dans la région de Souassi (Mehdia) à climat aride (pluviométrie : 250 mm). Ces arbres, âgés de 17 ans, ont permis l'étude des caractéristiques hydrauliques des vaisseaux conducteurs (nombre, diamètre et surface du lumen par des coupes anatomiques et conductivité hydraulique). Le suivi de l'évolution journalière de l'absorption d'eau, par les rameaux prélevés sur ces deux types de plants, a été réalisé sous serre plastique. A travers l'évaluation des différents paramètres, l'olivier issu de boutures herbacées « BH » a montré des caractéristiques de son système conducteur lui permettant une certaine adaptation aux contraintes hydriques. L'étude anatomique et morphologique du xylème a dévoilé une plus grande prédisposition des plants issus de souchets aux pertes hydriques. Ceci a été confirmé par la surface du lumen, la conductivité hydraulique et la capacité d'absorption de l'eau des pousses de différents âges qui sont plus faibles pour les rameaux des arbres issus de boutures herbacées.

Mots clés : olivier ; origine biologique ; vaisseaux conducteurs ; adaptation.

Abstract

In Tunisia, olive tree is traditionally propagated using ovules that delays fruiting period. Using herbaceous cutting allows shortening juvenile period and enhancing productivity. The present study aims to understand the hydraulic characteristics of the conducting system of the olive-tree as related to plant material origin. Experiments were carried out within an olive grove “Chemlali”, 17 years old conducted in rain-fed conditions on sandy soil in the arid region of Souassi, Gouvernorate of Mahdia (center-east Tunisia) receiving an average rainfall of 250 mm per year. Olive trees were propagated either by ovules or herbaceous cuttings and planted at 14m x 14m (51 trees/ha). Comparative study was made using parameters of water status (wood density and wood relative water contents) and anatomical observations (conducting vessels, hydraulic diameter, surface of the lumen and theoretical hydraulic conductivity). The dynamic of water use by olive shoots was also studied on both olive plant types under plastic house conditions. Results showed that conducting system characteristics of olive trees issued from herbaceous cuttings permitted a good adaptation to water stress. Those of trees issued from traditional propagating method allowed, relatively, more water loss and less water absorption.

Keywords: olive tree; biologic origin; conducting system; adaptation

1. Abréviation

BH: olivier issu de boutures herbacées

S : olivier issu de souchet

CFPA : centre de formation professionnelle agricole

2. Introduction

L'olivier est l'une des espèces qui valorisent convenablement les zones semi-aride et aride du bassin Méditerranéen par sa rusticité et sa souplesse d'adaptation [1]. Cette grande capacité d'adaptation est due à ses

caractéristiques morphologiques, au développement de son système radiculaire et à son potentiel de régénération morphogénétique. En effet, sous stress hydrique, l'olivier réduit son potentiel hydrique foliaire en accumulant des sucres solubles et de prolines pour s'ajuster osmotiquement à son milieu de culture et ferme ses stomates pour diminuer la perte d'eau [2]. Sur la même espèce, la perte de la conductivité hydraulique s'accentue avec le stress hydrique chez deux variétés d'Oliviers. Ainsi, un potentiel hydrique xylémien de -7 MPa a induit une perte de 50% de la conductivité chez la variété « Meski » [3].

La conductance stomatique, l'activité photosynthétique et le flux d'eau dans la plante sont positivement corrélés avec les conductances hydrauliques totale et partielle entre les différents organes de la plante. En effet, le flux d'eau qui circule dans le système de conduction xylémien est proportionnel à la force d'écoulement d'eau. Donc, les caractéristiques du xylème, comme le diamètre du vaisseau conducteur, la surface de lumen et la densité du bois, influent sur la capacité de stockage de l'eau, sur l'efficacité de son transport de l'eau dans le tronc et sur la conductivité hydraulique [4].

Il est également noté que la conductivité hydraulique est proportionnelle au diamètre des vaisseaux conducteurs. Ainsi, tout changement dans la structure du bois de printemps dû aux conditions climatiques influe sur le transport de l'eau dans le bois [5].

La disponibilité de l'eau, la température et la lumière interviennent sur les dimensions et le nombre des cellules phloémiennes et xylémiennes [6]. La densité du bois qui en résulte, va de paire avec une résistance mécanique élevée. Il apparaît qu'une densité élevée du bois est caractéristique des espèces à croissance lente comme l'olivier poussant en sols secs ou pauvres [7]. Aussi, plus la densité du bois est élevée, plus le potentiel hydrique des feuilles et la transpiration sont faibles [8].

Ce travail est réalisé dans le but de caractériser et d'améliorer la compréhension du système conducteur de l'olivier. Cela permettrait de mieux choisir l'origine biologique du plant (bouture herbacée « BH » ou souchet « S ») pour une conduite en mode pluvial et dans une zone aride.

3. Matériel et Méthodes

3.1. Site de l'essai

Les essais ont été faits en plein champ dans la parcelle du Centre de formation Professionnelle Agricole (CFPA) de Souassi, gouvernorat de Mahdia, Tunisie. La région de

Souassi se caractérise par un climat méditerranéen aride supérieur à hiver tempéré. La pluviométrie moyenne annuelle est de 250 mm à répartition irrégulière. Le sol est à texture sablo-limoneuse et à pH alcalin (8.4).

3.2. Matériel végétal

Le matériel végétal se compose de plants d'oliviers variété « Chemlali », ils sont issus de boutures semi ligneuses et de souchets âgés de 17 ans et plantés aux écartements de 14 x 14m ; soit une densité de 51 plants/ha.

Pour chacun des deux types de plants, 4 arbres sont choisis pour observations et mesures. Sur chaque arbre, trois sortes de rameaux sont prélevés selon leur âge : rameaux de 2 ans, rameaux d'un an et rameaux de $\frac{1}{2}$ an (6 mois). Ces trois types de rameaux ainsi que le tronc de l'arbre sont utilisés pour mesurer la teneur en eau relative et la densité du bois.

3.3. Paramètres étudiés

Teneur relative en eau : La teneur relative en eau (Wr) est calculée selon la formule de Phillips et al., (1996) :

$$Wr = (Mf-Md) / (Ms-Md) \quad (\text{Equation 1})$$

Ms: masse du bois saturé en eau; Mf: masse du bois humide et Md: masse sèche (étude : 80°C et 3 jours).

Densité du bois : La densité du bois est déterminée en utilisant la formule suivante:

$$(DW = Md/V) \quad (\text{Equation 2})$$

Pour ce faire, des échantillons de 20 mm de long des différents types de rameaux et du tronc ont été coupés dans la partie d'aubier des carottes (diamètre = 5 mm). Le volume (V) du bois frais est déterminé en l'immergeant dans un bêcher gradué rempli d'eau distillée (mesure du volume d'eau déplacé). La masse sèche (Md) est obtenue après 3 jours de séchage dans l'étuve à 80 °C.

Etude des vaisseaux conducteurs : Pour l'étude des vaisseaux conducteurs et pour chaque type de rameau, on effectue une coupe transversale sur un morceau de 2 cm de longueur par sectionnement transversal. Les coupes ont subi une destruction cellulaire par l'eau de javel diluée à 50%. Puis, une double coloration par le vert d'iode et le carmin aluné. Ensuite, ces coupes sont lavées avec l'eau distillée et montées entre lame et lamelle dans une goutte de glycérine (Photo 1).



Photo 1 : Coupe transversale d'un rameau d'olivier variété Chemlali montrant les vaisseaux conducteurs par logiciel Wincell [9].

La forme des vaisseaux est supposée elliptique par le logiciel. Le diamètre minimum (d_{\min}) et le diamètre maximum (d_{\max}) de chaque vaisseau sont déterminés. Le diamètre hydraulique (dh) des vaisseaux a été calculé selon la formule suivante [10] :

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

La surface du lumen (Alum) des vaisseaux de bois, considérés comme des ellipses, a été effectué suivant la formule :

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

Conductivité hydraulique : la conductivité hydraulique théorique (L_{th}) pour le flux d'un soluté de viscosité(η), à travers un tube de rayon constant (r), est calculée selon la formule suivante [11]:

$$L_{\text{th}} = (r^4 \pi) / 8\eta \quad (\text{Equation 5})$$

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

Evolution de l'absorption journalière en eau : Sous serre, l'étude de l'évolution de l'absorption journalière de l'eau a été effectuée chez les trois types de rameaux, âgés de 0.5, 1 et 2 ans. Ils sont prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées « BH » et de souchets « S ». Pour le suivi journalier de l'utilisation de l'eau chez l'olivier dans nos conditions particulières, nous avons modifié la méthode utilisée par [12]. En effet, ces derniers font relier des pousses, grâce à des tuyaux en plastique, à un

récipient contenant 2 litres d'eau et placé sur une balance reliée à un ordinateur. Les pertes par évaporation sont évaluées à des intervalles de temps réguliers.

Pour notre expérience nous avons placé la base de chaque pousse dans une éprouvette graduée de capacité 250 ml et contenant 100 ml d'eau. Ces éprouvettes ont été fermées par un film plastique renforcé par du papier aluminium. Des passages réguliers sont effectués pour relever le niveau d'eau dans les éprouvettes.

4. Analyse statistique

Toutes les données sont statistiquement analysées moyennant le logiciel « SPSS pour Windows » (version 17.0), l'analyse de la variance (ANOVA) multi variée et la comparaison sont faites à 95% ($\alpha= 0.05$).

5. Résultats et discussion

5.1. Teneur relative en eau

Selon la Figure 1, la teneur relative en eau du bois de l'olivier varie significativement avec l'âge des rameaux pour la même origine de leurs plantes-mères (« BH » ou « S »). Le bois du tronc et les rameaux âgés d'un an des plantes mères « S » ont montré une teneur relative en eau qui dépasse légèrement celle observée pour des plantes mères « BH ». Quant au bois du rameau, on remarque que la teneur relative en eau diminue avec l'âge. En effet, les rameaux les plus âgés (2 ans) sont les moins riches en eau (60% au maximum) et les plus jeunes (0.5 an) sont les plus riches (80%), soit une différence de 20%.

L'origine des plantes-mères a également un effet sur la richesse du bois en eau. C'est le cas des rameaux âgés de 0.5 et de 2 ans et prélevés sur des plantes-mères

« BH » et qui sont plus hydratés que ceux des plantes-mères « S ».

En résumé, la plus forte teneur relative en eau caractérise les rameaux les mois âgés (0.5 an) prélevés sur des plantes-mères « BH ». Cependant, les différences observées, pour le même âge du rameau, entre les deux origines biologiques de l'olivier ne sont pas significatives.

5.2. Densité du bois

D'après la figure 2, la densité du bois varie avec l'âge du rameau et avec l'origine biologique de la plante-mère (« S » ou « BH »). Si les rameaux âgés de deux ans ont montré une différence significative en fonction de leurs origines, tous les autres, y compris le tronc, ont montré des variations qui restent non significatives.

Pour une même origine biologique « BH » et « S », la densité du bois augmente significativement avec l'âge du rameau atteignant la valeur maximale 0.83g/cm^3 pour les rameaux âgés de deux ans et prélevés sur de plantes-mères « S ».

La richesse en bois du rameau pourrait minimiser les pertes hydriques et elle serait un caractère adaptatif de l'olivier issu de souchet qui permettrait de mieux surmonter un déficit hydrique prolongé. Cette constatation est d'autant plus vraie que le potentiel hydrique foliaire et la transpiration diminuent linéairement avec l'augmentation de la densité du bois [8]. Aussi, une densité de bois élevée caractérise les espèces cultivées sur les sols secs [7 ; 13].

5.3. Nombre de vaisseaux conducteurs

Chez les rameaux prélevés sur des plantes-mères « S » ou « BH », le nombre de vaisseaux conducteurs augmente avec l'âge du rameau (Fig3), ainsi, les rameaux les plus âgés (2 ans) possèdent entre 150 et 200 vaisseaux conducteurs/ mm^2 respectivement pour des rameaux prélevés sur des plantes-mères « BH » et « S ». La figure 3 montre également que chez les plantes-mères « S », les rameaux les plus âgés (2 ans) sont plus riches en vaisseaux xylémiens que ceux des plantes-mères « BH » avec une différence, non significative, de 25%. Cependant, pour les jeunes rameaux (0.5 an) le nombre de vaisseaux conducteurs varie significativement avec l'origine biologique de la plante-mère. Pour la même origine de la plante-mère « S », les rameaux de différents âges ont montré une différence significative.

5.4. Diamètre hydraulique

Chez les rameaux, prélevés sur des plantes-mères « BH » ou « S », le diamètre hydraulique augmente avec l'âge (fig. 4). En plus, chez le rameau le plus âgé (2 ans), le diamètre le plus élevé ($122.3\text{ }\mu\text{m}$) est noté au niveau des rameaux des plantes-mères « S » et celui le plus

faible, $82.7\text{ }\mu\text{m}$, est noté pour des rameaux des plantes-mères « BH ».

L'effet origine sur le diamètre hydraulique ne s'est montré significatif qu'au niveau des rameaux âgés d'un an. Pour les plantes-mères « BH », les rameaux de différents âges ont montré une différence significative.

5.5. Surface du lumen

Selon la figure 5, quelque soit l'origine de la plante-mère (« BH » ou « S »), la surface du lumen du rameau augmente avec l'âge. Les rameaux de différents âges et issus de plantes-mères « S » ont montré une surface du lumen qui dépasse celle des rameaux prélevés sur des plantes-mères « BH ». Pour les rameaux de 2 ans, la surface de lumen est de 2.55 mm^2 et de 1.55 mm^2 respectivement pour les origines biologiques des plantes-mères « S » et « BH ».

Lorsque la surface du lumen augmente l'absorption de l'eau à partir du sol augmente [14]. Par ailleurs et chez le *Quercus suber*, la surface du lumen augmente en fonction de la teneur en eau du sol [13].

Les oliviers issus de boutures herbacées seraient donc plus disposés à consommer moins d'eau que ceux issus de souchets puisqu'ils ont montré les surfaces du lumen les plus faibles.

5.6. Conductivité hydraulique

Chez des rameaux prélevés sur des plantes-mères « BH » ou « S », la conductivité hydraulique théorique la plus élevée est notée pour les rameaux âgés de deux ans (Figure 6). Ainsi, les rameaux âgés de 2 ans des arbres « BH » ont affiché $1.49\text{ }\mu\text{m}^{410-6}$ alors que ceux des arbres « S » ont montré $2.64\text{ }\mu\text{m}^{410-6}$.

Pour une même origine biologique, la conductivité hydraulique varie significativement avec l'âge du rameau.

La conductivité hydraulique est contrôlée par la structure du xylème : diamètre et densité des vaisseaux conducteurs [15]. La conductivité hydraulique est d'autant plus élevée que le diamètre hydraulique des vaisseaux conducteurs est plus grand ; d'autre part, elle augmente significativement en fonction de la teneur en eau du sol [16].

5.7. Evolution journalière de l'absorption d'eau

D'après les figures 7 et 8 et pendant une journée, l'évolution journalière de l'absorption d'eau varie d'une façon inversement proportionnelle avec l'âge du rameau. En effet, pour les deux origines biologiques de l'olivier (« BH » ou « S »), l'absorption journalière d'eau est plus élevée au niveau des rameaux les plus jeunes (0.5 an) et ce davantage pendant la période la plus chaude de la journée, entre 10 h et 14 h. Le jeune rameau a besoin

plus d'eau et par conséquent ses pertes hydriques seraient plus élevées.

Selon la figure 9, la quantité d'eau totale journalière absorbée par le rameau, indépendamment de son âge, est toujours plus élevée pour les rameaux des oliviers « S ». Ainsi, les rameaux des arbres issus de souchets ont montré le nombre de vaisseaux conducteurs, le diamètre

du vaisseau conducteur et surtout la surface du lumen les plus élevés. Donc, l'olivier « S » serait apte à absorber plus d'eau et par conséquent plus sensible aux contraintes hydriques. Par ailleurs, la quantité d'eau totale journalière absorbée par le rameau diminue avec l'âge et elle a affiché la valeur la plus élevée (2 kg.s⁻¹.cm⁻². 10⁻⁵) pour les rameaux âgés de 0.5an des oliviers « S ».

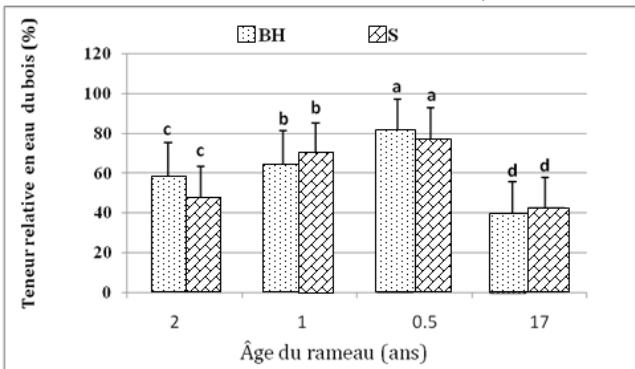


Figure 1 : Variation de la teneur relative en eau des rameaux de l'olivier « Chemlali » en fonction de leur âge et de leur origine biologique. (Tronc = 17 ans, « BH » : oliviers issus de boutures herbacées et « S » : oliviers issus de souchets).

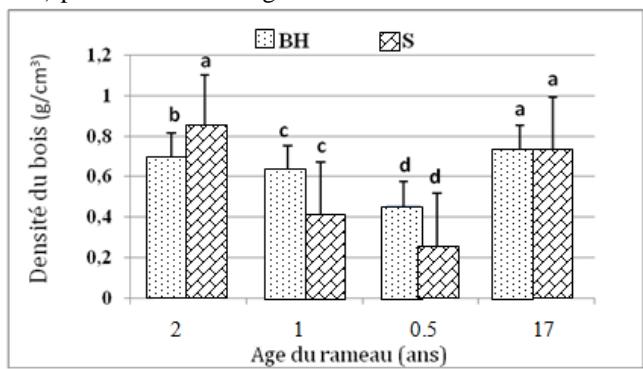


Figure 2 : Variation de la densité du bois en fonction de l'âge du rameau de l'olivier « Chemlali », prélevé sur des arbres issus de boutures herbacées (BH) et de souchets (S). (Tronc = 17 ans).

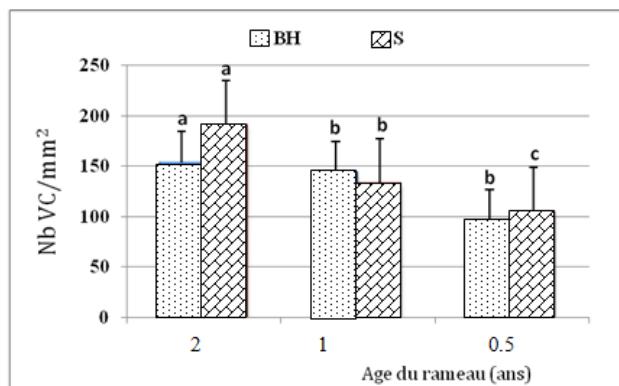


Figure 3 : Variation du nombre moyen des vaisseaux conducteurs (NbVC/mm²) en fonction de l'âge du rameau de l'olivier « Chemlali », prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées (BH) et de souchets (S).

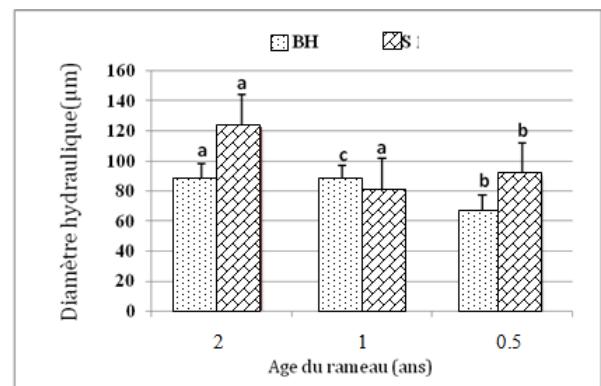


Figure 4 : Variation du diamètre hydraulique des vaisseaux conducteurs en fonction de l'âge du rameau de l'olivier « Chemlali », prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées (BH) et de souchets (S).

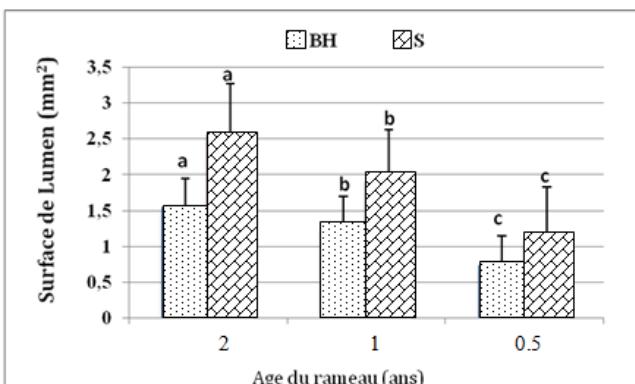


Figure 5 : Variation de la surface de lumen en fonction de l'âge du rameau de l'olivier « Chemlali », prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées (BH) et de souchets (S).

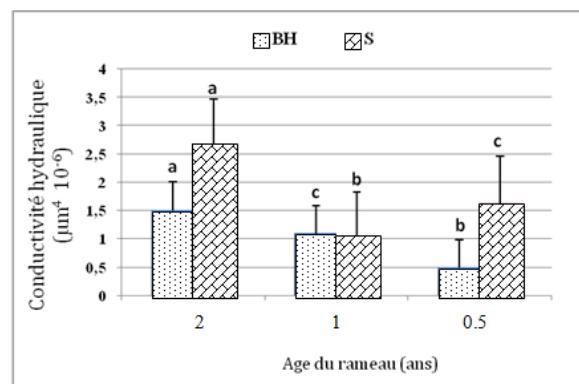


Figure 6 : Variation de la conductivité hydraulique théorique des vaisseaux conducteurs en fonction de l'âge du rameau de l'olivier « Chemlali », prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées (BH) et de souchets (S).

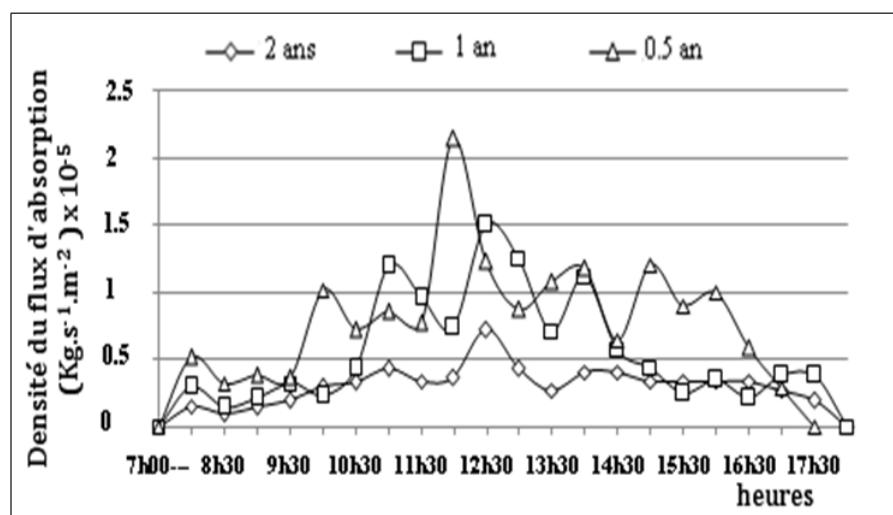


Figure 7: Evolution journalière de l'absorption d'eau par des rameaux de différents âges chez l'olivier « Chemlali » issus de souchets.

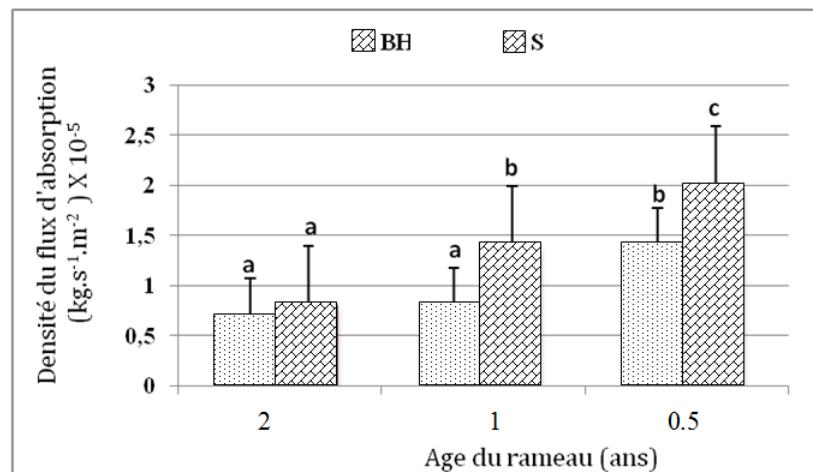


Figure 8 : Evolution journalière de l'absorption d'eau par les rameaux de l'olivier « Chemlali » prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées (BH).

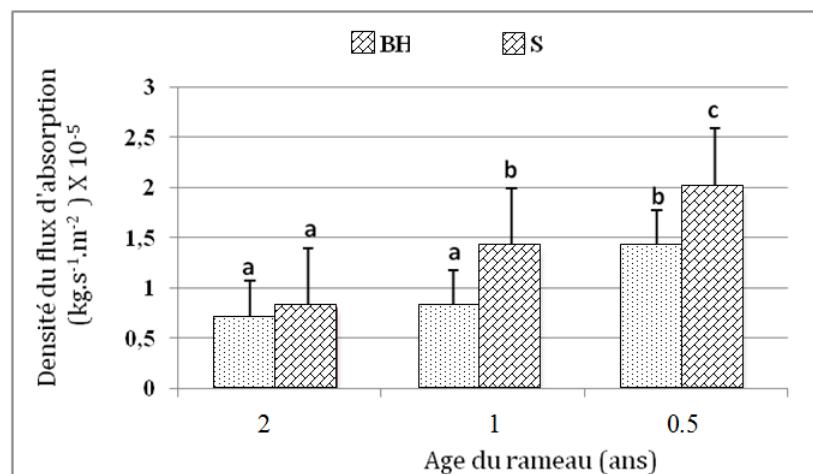


Figure 9: Quantité totale journalière d'eau absorbée par différents rameaux de l'olivier « Chemlali » prélevés sur des arbres issus de boutures herbacées (BH) et de souchets (S).

6. Conclusion

Nos résultats montrent que la structure du xylème et les caractéristiques hydrauliques de l'olivier sont influencées par son origine biologique. Notre étude a mis en évidence que la teneur en eau relative dans les différents bois est la plus élevée dans les pousses les plus jeunes et surtout pour des oliviers issus de boutures herbacées « BH ». D'autre part, la quantité totale journalière d'eau absorbée par l'olivier issu de souchets « S » dépasse toujours celle de l'olivier issu de bouture herbacée. Ainsi, ce dernier a montré un nombre et un diamètre des vaisseaux conducteurs faibles ; il en est de même pour la surface du lumen qui est toujours inférieure à celle des rameaux des plantes-mères « BH ».

L'olivier issu de souchet serait apte à absorber plus d'eau et par conséquent plus sensible aux contraintes hydriques. La quantité d'eau totale journalière absorbée par les différents types de rameaux est toujours plus élevée pour les oliviers issus de souche et surtout pour les rameaux les plus jeunes. En considérant les deux origines biologiques, l'olivier issu de boutures herbacées serait plus adapté à une contrainte hydrique puisque ses pertes hydriques seraient relativement faibles par rapport aux plants issus de souche. Ceci est confirmé par l'absorption la plus faible de l'eau par le bois et qui donne une idée sur la transpiration foliaire chez l'olivier.

Cependant, des études anatomiques des structures adaptatives qui peuvent faire face au stress hydrique doivent encore être faites et ce en rapport avec l'état hydrique du sol notamment. Enfin, bien que les résultats obtenus sont intéressants, il est nécessaire de répéter les essais afin de les confirmer.

Références

[1] Gimenez C., Fereres E., Ruz C. and Orgaz F., 1997. Water relations and gas exchange of olive trees: diurnal and seasonal patterns of leaf water

- potential, photosynthesis and stomatal conductance. *Acta Hort.* pp 449, 411- 415.
- [2] Ennajeh M., Vadel A.M., Khemira H., Ben Mimoun M. and Hellali R., 2006. Defense mechanisms against water deficit in two olive (*Olea europaea* L.) cultivars 'Meski' and 'Chamlal'. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 81(1): pp 99-104.
- [3] Ennajeh M., Toumekti T., Vadel A. M., Khemira H. and Cochard H., 2008. Water relations and drought-induced embolism in olive (*Olea europaea*) varieties 'Meski' and 'Chamlal' during severe drought. *Tree Physiology* 28: pp 971–976.
- [4] Meinzer F.C., 2003. Functional convergence in plants' responses to the environment. *Oecologia*. 134:1 – 11.
- [5] Fonti P. and García-González., 2004. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. *New Phytologist*. 163: 77 - 86.
- [6] Corcuera L., Camarero J.J. and Gil-Pelegrin E., 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees-Structure and Function*. 18: 83- 92.
- [7] Ackery D.D., 2004. Functional strategies of shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*.74: pp 25 - 44.
- [8] Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Scholz F.G., Franco A.C. and Bustamante M., 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savannah trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*. 24: 891 – 899.
- [9] Barij N., Cermak J. and Stokes A., 2011. Azimuthal variations in xylem structure and water relations in cork oak (*Quercus suber*). *IAWA Journal* 32 (1): pp 25-40.
- [10] Lewis A.M., 1992. Measuring the hydraulic diameter of a pore or conduit. *American Journal of Botany*.79:1158- 1161.
- [11] Zwieniecki M.A., Melcher P.J. and Holbrook M., 2001. Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. *Journal of Experimental Botany*. 52: 257-264.
- [12] Tyree, M.T., D.A. Snyderman, T.R. Wilmot and J.L. Machado. 1991. Water relation and hydraulic architecture of a tropical tree (*Scherrlera morototoni*): data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol.* 96: 1105-1113.
- [13] Barij N., Stokes A., Bogaard T. and Van Beek R., 2007. Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations? *Tree Physiology* 27: pp 757–764.
- [14] Pockman W.T., Sperry J.S., 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*. 87: 1287-1299.
- [15] Jansen S., Piesschaert F. and Smets E., 2000. Wood anatomy of *Elaeagnaceae*, with comments on vested pits, helical thickenings, and systematic relationships. *American Journal of Botany*. 87: 20-28.
- [16] Hacke, U.G., J.S. Sperry, J.K. Wheeler and L. Castro. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*. 26:689-701.