



UNIVERSITE MOHAMMED V – AGDAL
FACULTÉ DES SCIENCES
Rabat



N° d'ordre 2665

THÈSE DE DOCTORAT D'ETAT

Présentée par

Zeine Dine HAMOUTAHRA

Discipline : Physique
Spécialité : Sciences du Bois

Titre :

**EFFET DU DELIEGEAGE SUR LES PARAMETRES
ELECTROPHYSIOLOGIQUES DES FEUILLES DU CHENE-LIEGE**

(*Quercus Suber L.*)

Soutenu le 07 septembre 2013

devant le jury :

Président :

Abdelilah BENYOUSSEF : Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat

Examineurs :

Jilali ARIDE : Professeur à l'Ecole Normale Supérieure de Rabat

Mustapha CHOKAIRI : Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat

Mohammed EL MOUSSAOUITI : Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat

Abdelillah HAKAM : Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat

Mohamed HMYENE : Professeur à la Faculté des Sciences et Techniques de Settat

André MERLIN : Professeur à l'Université de Lorraine, France

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé au sein de l'Equipe Science du Bois de la Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V- Agdal, sous la direction du Professeur Abdelillah HAKAM, en collaboration avec le Centre de Recherche Forestière de Rabat.

Je tiens à remercier mon Directeur de thèse, Monsieur Abdelillah HAKAM, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V- Agdal et responsable de l'Equipe Science du Bois qui m'a accueilli, guidé et supporté (aux deux sens du vocable) pendant la réalisation de ce travail. Je le remercie pour tout le temps qu'il m'a consacré pour mener à bien ce travail.

Monsieur Mustapha CHOKAIRI, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V- Agdal a contribué à l'encadrement de ce travail ; qu'il me soit permis de le remercier pour l'aide apportée et pour l'intérêt qu'il a bien voulu accorder à ce travail.

Qu'il me soit permis d'exprimer ma gratitude à Monsieur Abdelilah BENYOUSSEF, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V – Agdal, pour l'honneur qu'il m'a fait en acceptant de présider le jury de cette thèse.

J'exprime toute ma reconnaissance à Monsieur Jilali ARIDE, Professeur à l'ENS, Université Mohammed V – Agdal, à Monsieur Mohamed HMYENE, Professeur à la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Hassan 1er de Settat, à Monsieur Mohammed EL MOUSSAOUITI, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V- Agdal ainsi qu'à Monsieur André MERLIN, Professeur à l'Université de Lorraine, Nancy, France, pour avoir aimablement accepté de juger ce travail.

Monsieur Saïd AMZAZI, Doyen de la Faculté des Sciences de Rabat et Monsieur Mohamed LFERDE, Directeur du Centre d'Etudes Doctorales de la Faculté des Sciences de Rabat m'ont accompagné et soutenu tout au long de ce travail, qu'ils trouvent ici l'expression de mes profonds remerciements.

Mes remerciements vont également à tous mes collègues de Faculté des Sciences de Rabat, Université Mohammed V- Agdal et mes collègues de la Faculté des Sciences et Techniques de Tanger de l'Université Abdelmalek Essaâdi, qui, par un petit sourire, par un encouragement, m'ont aidé à surmonter les moments difficiles de la recherche.

Je ne saurais assez remercier ma merveilleuse petite famille et à sa tête, ma tendre épouse, pour tous les encouragements prodigués au cours de la réalisation de cet élément de projet de ma nouvelle vie qui n'aurait pu se concrétiser sans elle.

SOMMAIRE

	page
INTRODUCTION GENERALE	06
CHAPITRE I. ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	09
I.1. INTRODUCTION	10
I.2. GENERALITES SUR LE CHENE-LIEGE	11
I.2.1. Nomenclature, classification et description botanique du chêne-liège	11
I.2.2. Le chêne liège dans le monde	11
I.2.3. Le chêne liège au Maroc	13
I.3. DELIEGEAGE DU CHENE-LIEGE	14
I.3.1. Démasclage du chêne-liège	15
I.3.1.1. Calibre de déliègeage	15
I.3.1.2. Coefficient de déliègeage	15
I.3.1.3. Hauteur de déliègeage	16
I.3.2. Déliègeage ou récolte du liège de reproduction	16
I.3.2.1. Période de déliègeage	16
I.3.2.2. Cycle de la récolte	16
I.3.2.3. Pratique du déliègeage	17
I.3.2.4. Incidence du déliègeage sur la santé du chêne-liège	17
I.4. PROPRIETES ELECTRIQUES DES MILIEUX BIOLOGIQUES	20
I.4.1. Concepts généraux	20
I.4.2. Milieux biologiques	20
I.4.2.1. Liquides extracellulaires	21
I.4.2.2. Cellule	21
a) Cytoplasme ou le milieu intracellulaire	21
b) Membrane cellulaire	21

I.4.3. Spectroscopie d'impédance	22
I.4.3.1. Définition	22
I.4.3.2. Utilité et avantages de la technique	24
I.4.3.3. Termes d'impédance	25
a) Résistance	26
b) Réactance	26
c) Angle de phase	26
I.4.3.4. Présentation des données	27
I.4.3.5. Modélisation	27
a) Eléments usuels d'un circuit électrique	28
b) Élément à phase constante (Constant Phase Element : CPE)	28
I.4.4. Paramètres électro-physiologiques	28
I.4.4. 1. Résistances intra et extracellulaires	29
I.4.4. 2. Temps de relaxation	30
I.4.4. 3. Coefficient de distribution du temps de relaxation	31
I.5. CONCLUSION	32
CHAPITRE II. MATERIELS ET METHODES	33
II.1. INTRODUCTION	34
II.2. MATERIELS	34
II.2.1. Présentation de la zone d'étude	34
II.2.2. Matériel végétal	36
II.2.3. Matériel de mesure	39
II.2.3.1. Présentation du LCZ mètre	39
II.2.3.2. Principe et gamme de mesure du LCZ Mètre	41

II.2.3.3. Choix du circuit de mesure du LCZ mètre	42
II.2.3.4. Calibration du LCZ mètre	42
II.2.4. Electrodes	44
II.3. MODE OPERATOIRE	44
II.3.1. Mesures sur le terrain	44
II.3.1.1. Observation à l'œil nu	44
II.3.1.2. Mesures dendrométriques	45
II.3.2. Mesures au laboratoire	46
II.3.2.1. Mesures d'impédance	46
II.3.2.2. Mesure de la masse et de l'épaisseur des feuilles	46
II.3.2.3. Mesure de l'humidité des feuilles	46
II.3.3. Analyse et traitement des données	47
II.3.3.1. Présentation du modèle électrique adopté et critères de choix	47
II.3.3.2. Extraction des paramètres du modèle	49
II.3.4. Sources d'erreurs	52
II.3.5. Analyses statistiques	52
II.4. Conclusion	53
CHAPITRE III. RESULTATS ET DISCUSSIONS	54
III.1. INTRODUCTION	55
III.2. SPECTRES D'IMPEDANCE DES FEUILLES	55
III.3. RESULTATS DE LA SIMULATION	58
III.3.1. Influence du milieu intracellulaire	58
III.3.2. Influence du milieu extracellulaire	59
III.3.3. Comportement de l'élément à phase constante	60
III.3.3.1. Par variation de la moyenne du temps de relaxation	60
III.3.3.2. Par variation du coefficient de distribution du temps de relaxation	61
III.3.4. Validation du modèle	63
III.4. EVOLUTION DES PARAMETRES ELECTRO-PHYSIOLOGIQUES	65
III.4.2. Résistance extracellulaire	66

III.4.1. Résistance intracellulaire	69
III.4.3. Temps de relaxation	71
III.4.4. Coefficient de distribution du temps de relaxation	73
III.5. EVOLUTION DE L'HUMIDITE DES FEUILLES	75
III.5.1. Effet du déliègeage (coefficient, nombre) et de la date d'expérimentation sur l'humidité des feuilles	76
III.5.2. Corrélation entre l'humidité et les paramètres électro-physiologiques	77
III.6. EFFET DU DELIEGEAGE SUR LES PARAMETRES ELECTRO-PHYSIOLOGIQUES	80
III.7. DISCUSSIONS	81
III.7.1. Evolution des paramètres électro-physiologiques	81
III.7.2. Evolution de l'humidité	83
III.8. CONCLUSION	84
CONCLUSION GENERALE	85
BIBLIOGRAPHIE	90
Résumé en français	99
Résumé en anglais	100

INTRODUCTION GENERALE

Le chêne-liège est la source primaire de l'industrie du liège. Les subéraies marocaines couvrent une superficie de près de 350.000 ha, principalement dans les régions de la Mamora, du Plateau Central et du Rif, soit 15% de la superficie mondiale des subéraies. Cependant, le Maroc ne contribue actuellement qu'à hauteur de 4 à 6% dans la production mondiale de liège (M'Hirit et al., 1999).

Depuis le début des années 80 du siècle dernier, un déclin généralisé des peuplements de chêne-liège a été constaté, induisant une réduction graduelle de son aire de répartition, de la densité des peuplements et de la production annuelle du liège dans l'ensemble de la région méditerranéenne (De Sousa et al., 2008). La forêt de la Mamora, considérée comme la plus vaste subéraie de plaine a vu sa superficie reculer de presque moitié en 55 ans (El Abid, 2008).

L'affaiblissement indéniable des subéraies est lié en particulier à l'action et l'interaction de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques qui entraînent directement ou indirectement une diminution de la vigueur des arbres.

Une compréhension globale du problème nécessite une approche pluridisciplinaire.

Etant donné que le chêne-liège est soumis à des extractions récurrentes de liège, un déliègeage excessif est un facteur de stress important, lequel pourrait affecter la vitalité et la productivité de l'arbre.

Plusieurs méthodes sont utilisées par différents auteurs pour évaluer l'effet du déliègeage sur la vitalité des arbres du chêne-liège, comme, par exemple, l'émission de fluorescence de la chlorophylle et la conductance stomatique des feuilles, la croissance en diamètre des arbres et son modèle saisonnier soit chez les très jeunes chênes-lièges ou dans les arbres matures dans la production du liège. Malgré de nombreuses études sur les arbres de chêne-liège, après déliègeage, aucune tentative sur l'effet de déliègeage sur le stress hydrique des feuilles par Spectroscopie d'Impédance Electrique (SIE) n'a été réalisée.

Afin de répondre, ne serait-ce que partiellement, à l'attente de la filière liège, nous nous proposons d'étudier les aspects relatifs aux effets du déliègeage sur le chêne-liège, pendant une période de 2 mois qui suivent le traitement, sur l'humidité et les paramètres électro

physiologiques (résistances intra et extracellulaire, temps de relaxation et son coefficient de distribution) des feuilles de l'année en cours des arbres déliégés avec différents coefficients.

L'objectif principal de notre investigation est de caractériser le stress hydrique causé par le déliègeage sur le chêne-liège par combinaison des méthodes conventionnelles (humidité et mesures dendrométriques) et de la (SIE) dans la gamme de fréquence de 40Hz à 100kHz. Il s'agit:

- d'évaluer l'humidité des feuilles de chêne-liège ayant subi différents traitements ;
- d'étudier le spectre électrique des feuilles de chêne-liège soumis à différents traitements ;
- de trouver un modèle électrique permettant de modéliser les feuilles de chêne-liège ;
- d'évaluer l'impact du déliègeage sur les caractéristiques électro-physiologiques des feuilles ;
- d'examiner la possibilité d'optimiser le coefficient de déliègeage.

Ce manuscrit s'articule autour de trois chapitres :

Le premier chapitre donne dans une première partie des informations bibliographiques sur les subéraies méditerranéennes, la forêt de chêne-liège au Maroc, les menaces pesant sur les subéraies, et dans une deuxième partie des informations sur le phénomène de déliègeage (la mise en valeur du chêne-liège) et son effet traumatisant pour les arbres de chêne-liège.

Le deuxième chapitre de ce mémoire est intitulé 'Matériels et méthodes'. Il concerne la présentation du matériel végétal étudié, de la zone de provenance, des conditions d'échantillonnage, de la chaîne de mesure et des différentes étapes utilisées pour l'exploitation des résultats de mesures électriques.

Le matériel végétal a été constitué des feuilles de six arbres matures et productifs de chêne-liège de la région de Mamora. Les mesures SIE sur les feuilles ont été réalisées pendant l'été 2009 (7 Juillet, quelques heures avant le démasclage, 14 juillet (sept jours après démasclage), 22 juillet (quatorze jours après démasclage), 7 août (30 jours après démasclage) et 27 août (cinquante jours après démasclage). Les spectres d'impédance ont été mesurés avec deux électrodes Ag / AgCl reliées au dispositif de mesure d'impédance (LCZ-mètre 3330 de marque Hewlett-Packard).

Les paramètres électro-physiologiques (résistances intra et extracellulaire, temps de relaxation, coefficient de distribution du temps de relaxation) ont été déterminés à partir des spectres obtenus.

En effet, l'application d'un courant alternatif cause des phénomènes de relaxation et/ou de polarisation du matériau biologique excité. L'impédance électrique mesurée varie avec la fréquence de la tension appliquée ; ceci peut être dû soit à la structure physique du matériau, soit à des processus chimiques et physiologiques dont le matériau est le siège. Ainsi, une mesure d'impédance sur une gamme appropriée de fréquence offre la possibilité de relier les paramètres électriques mesurés aux propriétés physiologiques et chimiques du matériau. Les paramètres électriques mesurés dépendent des courants hydro-ioniques lesquels sont fonction de l'état physiologique des organismes considérés et des conditions environnantes.

Les analyses statistiques des résultats ont été réalisées à l'aide des logiciels SPSS et Excel.

Dans le troisième et dernier chapitre de ce mémoire sont présentés les résultats expérimentaux des mesures SIE dans le plan complexe entre 40 Hz à 100 kHz.

Dans cette étude, le modèle mathématique ZARC illustré par un schéma équivalent est ajusté aux données. Le modèle ZARC comprend un élément de circuit distribué (DCE) en série avec une résistance (R_{∞}). L'élément DCE inclut un élément de phase constante (CPE) en parallèle avec une résistance (R).

La comparaison des moyennes des différents paramètres est réalisée par l'ANOVA pour permettre d'évaluer l'influence du traitement (coefficient et nombre de déliègeage) et de la date d'expérimentation sur les différents paramètres dépendants.

CHAPITRE I ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

I.1. INTRODUCTION

Les subéraies méditerranéennes forment des écosystèmes avec une importance écologique fondamentale aussi bien à l'échelle régionale qu'à l'échelle mondiale. La forêt de chêne-liège occupe une superficie totale de 2.7 millions d'hectares dont 14% se trouvent au Maroc. Ces forêts sont importantes surtout pour la production du liège (environ 270 millions de kilogrammes de liège sont produits) dont 6.7% au Maroc mais aussi les fruits et le feuillage sont importants pour le bétail (Mhirit et al., 1999). Dans ces subéraies, certains facteurs peuvent induire une réaction qui directement ou indirectement, provoque une diminution graduelle de la vigueur des arbres, suivie d'une réduction de leur capacité de défense et l'établissement des conditions favorables à l'installation des agents biotiques (De Sousa et al., 2008).

La subéraie de la Mamora, située entre Rabat et Kenitra à l'Ouest, et Tifelt et Sidi Slimane à l'Est, commence à vieillir et pose de sérieux problèmes de renouvellement. Cette immense forêt marocaine, livrée depuis des siècles aux influences du milieu et à l'action destructrice de l'homme ne cesse de se dégrader dans le temps pour atteindre un rythme alarmant au cours de ces dernières décennies (M'Hirit 1997).

Dans le cas particulier du chêne-liège, le déliègeage est une pratique agressive pour les arbres qui affecte leur croissance en diamètre, leur longévité ainsi que le calibre et la quantité du liège ultérieurement produit (Correia et al., 1992, Costa et al., 2003, Costa et al., 2004, Fialho et al., 2001).

Pour satisfaire à l'objectif principal de cette étude, il est indispensable de dégager certaines données de base tant sur les subéraies et le phénomène de déliègeage que sur les propriétés électriques de la matière biologique.

Ainsi ce chapitre se divise en trois parties : une première partie est consacrée à des généralités sur le chêne-liège, suivie d'une deuxième partie sur le phénomène de déliègeage et son effet traumatisant pour les arbres de chêne-liège et la troisième et dernière partie de ce chapitre porte sur les bases théoriques permettant d'appréhender les mécanismes à l'origine des propriétés observées. Pour cela, on commencera par décrire synthétiquement les phénomènes produits par l'interaction des champs électriques avec les matériaux en général, et les outils mathématiques

utilisés pour décrire ces phénomènes. Puis, à travers la présentation des principaux constituants biologiques d'influence, on s'intéressera au cas particulier des milieux biologiques.

I.2. GENERALITES SUR LE CHENE-LIEGE

I.2.1. Nomenclature, classification et description botanique du chêne-liège

Le chêne-liège (*Quercus suber* L.) est une espèce végétale qui appartient à la famille des Fagacées (sous-famille des Quercoïdées), ordre des fagales, classe des Dicotylédones, Sous embranchement des Angiospermes, embranchement des spermaphytes et genre *Quercus*.

La connaissance parfaite de l'arbre n'a eu lieu qu'en 1924 suite à des études sur la végétation au Maroc (Braun et al., 1924). Cet arbre peut vivre 10 à 200 ans, et dépasse rarement 12 à 15m de hauteur. Il fructifie à partir de 15 à 20 ans. C'est une espèce calcifuge, héliophile et thermophile. Grâce à un système racinaire pivotant et latéral, le chêne-liège peut se développer dans les sols peu propices, fortement argileux ou très superficiels. Il se reproduit naturellement par glands ou par rejets. Le tronc est caractérisé par son écorce assez épaisse et crevassée appelée le liège. Le déliègeage qui se fait dès que le tronc atteint 30 cm de circonférence, généralement à 30 ans, donne du liège mâle, crevassé et inexploitable ; le nouveau liège qui se forme est le liège femelle que l'on enlève tous les 9 ans en plaine et tous les 10 ans en montagne quand l'épaisseur de 2.5 cm est atteinte. Les feuilles du chêne-liège présentent un polymorphisme très marqué. Elles sont alternes, généralement coriaces, plus ou moins dentées, vert-brillant et présentent une pubescence sur la face inférieure. Elles ont une longévité de 14 mois en moyenne (Fiahlo., 2001), elles ressemblent fortement à celles du chêne vert. Leur taille varie de 3 à 6 cm en longueur et de 2 à 4 cm en largeur. Le pétiole peut atteindre 2 cm. Pendant l'automne, les feuilles prennent une coloration jaunâtre, phénomène dû à l'apparition des nouvelles ébauches foliaires. Elles jouent un rôle important pour le développement des arbres.

I.2.2. Le chêne-liège dans le monde

Le chêne-liège est une essence endémique du domaine atlantique du bassin méditerranéen : Portugal, Espagne, Maroc, Algérie, France, Corse, Sicile, Italie et Tunisie (Figure I.1) et (Tableau I.1).

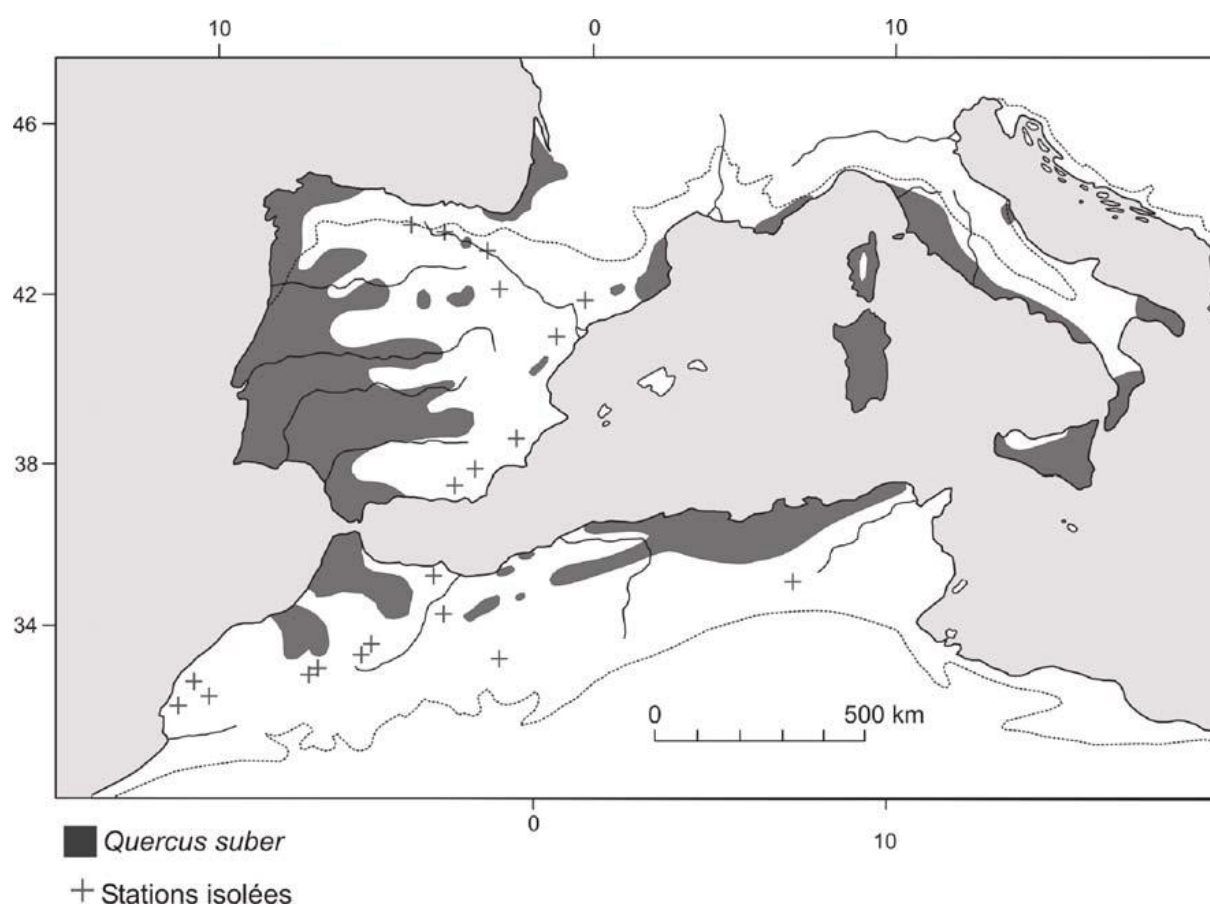


Figure I.1. Aire de distribution du chêne-liège (Quézel et Médail, 2003)

Tableau I.1. L'aire de répartition du chêne-liège (M'Hirit, 1997)

Pays	Superficie (Ha)	% de la superficie mondiale
Portugal	725.000	30
Espagne	510.000	21
Algérie	460.000	19
Maroc	376.701	16
Italie	225.000	9
Tunisie	60.000	3
France	22.000	1

I.2.3. Le chêne-liège au Maroc

Au Maroc, les subéraies s'étendent dans la portion nord-occidentale depuis les plaines du littoral jusque dans le Rif central et le Moyen Atlas : Rif occidental, Rif central, Tazekka, Rharb, Mamora, Plateau Central et arrière-pays, de Rabat-Casablanca (Emberger, 1939) (Aafi, 2007) (Figure 1.2 et Tableau 1.2).

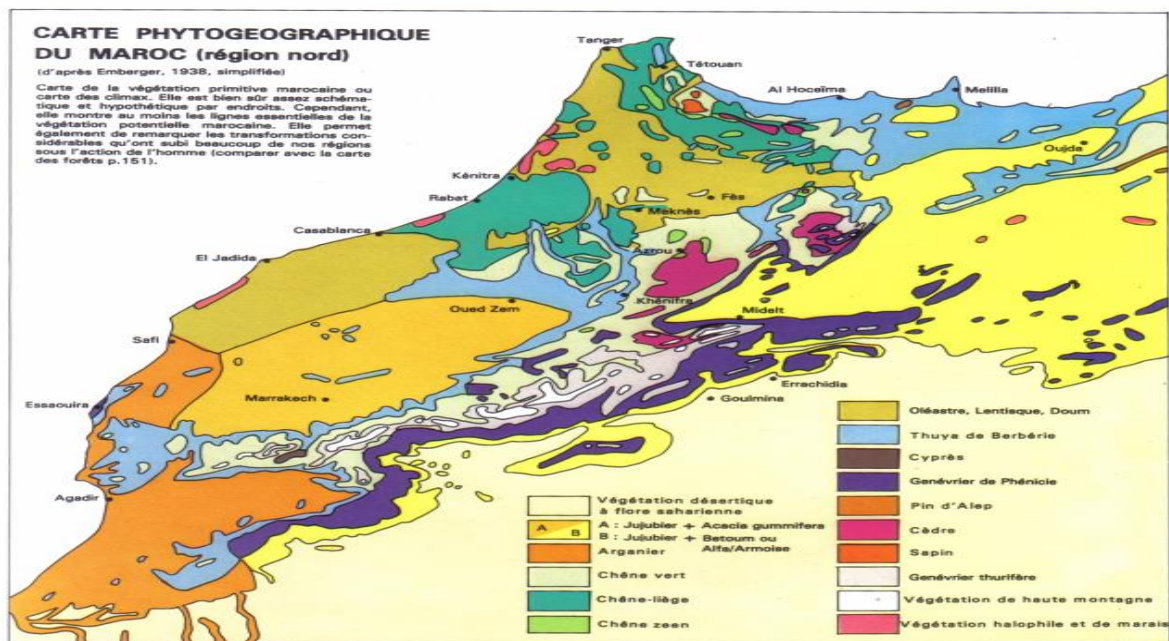


Figure I.2 : Répartition des subéraies au Maroc (Emberger, 1939)

Tableau 1.2. Superficie des massifs forestiers (Benabid, 1989 cité par Aafi 2007).

Massifs	Superficies (ha)
Subéraies atlantiques	246000
-Mamora	86000
-Larache et Charf Laakab	15000
-Ben Slimane et environ	85000
Subéraies des montagnes	164000
Rif	94000
Moyen Atlas	10000
Plateau central	60000
	350000

En outre, on observe de nombreux autres petits massifs ou îlots de chêne-liège dans les chaînes montagneuses du Rif oriental (Jbel Karn), du Moyen Atlas et du Haut Atlas (Azilal, Guedrouz, Rheraia, Amizmiz, Amsittène...) (Aafi 2007).

I.3. DELIEGEAGE DU CHENE-LIEGE

Contrairement à d'autres espèces forestières pour lesquelles la production du bois est l'objectif premier, le paramètre le plus important dans la sylviculture du chêne-liège est la croissance du liège. Le liège est un matériau présent dans l'écorce du chêne-liège, lui permettant de se protéger des insectes, du froid et des intempéries tout en lui servant à respirer, par de minces canaux nommés lenticelles.

I.3.1. Démasclage du chêne-liège

Le démasclage est le premier déliègeage de l'arbre. Cette opération consiste en l'enlèvement, sur une certaine hauteur de l'arbre et sans endommager celui-ci, de l'enveloppe subéreuse. Le liège ainsi obtenu est dit liège mâle. Cette opération dont les effets sont plus ou moins néfastes pour l'arbre nécessite la prise en considération d'un certain nombre de paramètres au cours de sa pratique.

I.3.1.1. Calibre de déliègeage

La mise en valeur est effectuée pour des arbres ayant atteint 70 cm de circonférence à 1,30 m du sol. L'âge qui correspond à cette dimension est variable ; il est de 35 à 45 ans lorsque les conditions climatiques et édaphiques sont favorables, et 25 à 30 ans en sol profond (Boudy, 1950).

I.3.1.2. Coefficient de déliègeage

Le coefficient de déliègeage est le rapport entre la hauteur totale de déliègeage par la circonférence de l'arbre à hauteur de la poitrine (à 1.3m du sol). Ce coefficient est variable selon les conditions du milieu et l'aptitude des arbres à supporter la récolte. Pour les subérais marocaines, par exemple, les coefficients appliqués se situent entre 2 et 3, tandis qu'au Portugal, par exemple les coefficients de déliègeage avoisinent 4 et plus. En fait, les avis des auteurs sont mitigés par rapport à l'adoption d'un coefficient de démasclage: Natividade (1956) a démontré qu'il ne faut jamais dépasser le coefficient de 3 au cours du déliègeage, par contre des travaux menés par d'autres auteurs (Correia et al., 1992 ; Garchi, 2002 ; Garchi et al., 2008) montrent que le stress subi par l'arbre n'est pas clairement dépendant du coefficient de déliègeage adopté.

I.3.1.3. Hauteur de déliègeage

Elle est définie comme étant le produit de circonférence à hauteur de poitrine (à 1.3m du sol) par le coefficient de déliègeage. Elle est variable en fonction des forêts et du climat.

I.3.2. Déliègeage ou récolte du liège de reproduction

La récolte du liège de reproduction constitue une opération assez délicate. Elle consiste à enlever le tissu subéreux sans endommager l'assise subérophellodermique en tenant compte de certaines considérations :

I.3.2.1. Période de déliègeage

L'opération ne s'avère techniquement possible que pendant la période du cycle végétatif annuel, lorsqu'il est possible de séparer le liège de la mère, sans que celle-ci en souffre trop. Au Maroc, la période de déliègeage s'étend du début du mois de Mai jusqu'au début du mois d'Août. La récolte dans les subéraies de montagne est généralement tardive et débute mi-juin (Ezzaim, 2001). Néanmoins, on peut affirmer que les mois de juin et juillet correspondent pour l'ensemble du pays à la période la plus appropriée pour le déliègeage.

I.3.2.2. Cycle de la récolte

Du fait que le liège a la capacité de régénérer son assise phellodermique, il offre la possibilité d'une exploitation périodique. La durée de rotation est fixée selon des critères sylvophysiologiques et technologiques. En effet, dans chaque station, on laisse s'écouler un certain nombre d'années, pour que l'arbre ayant souffert d'un stress lors de l'exploitation antérieure, soit capable de générer une couche bouchonnable (plus de 11 lignes avec 1 ligne = 2,25 mm).

Par ailleurs, cette rotation varie au sein de l'aire naturelle du chêne-liège. Ainsi, la durée nécessaire pour atteindre les dimensions marchandes du liège est de 9 ans au Portugal (Costa et al., 2001). Au Maroc, la fréquence des récoltes est de 9 à 10 ans, pour les forêts de plaine, et 10 à 12 ans, pour les forêts de montagne (El Fadili, 2003). Au cours de cette période, le liège de reproduction atteint l'épaisseur marchande souhaitée, qui est de 27 mm environ. Ce n'est que vers 45-50 ans que l'arbre commence à donner un liège de bonne qualité de plus en plus riche en subérine (Natividade, 1956 ; Costa et al., 2001). Il faut signaler que 4 à 5 rotations contribuent au vieillissement anticipé des arbres (Haddioui, 1994) qui atteint son optimum de production vers 120 à 150 ans et par suite, il s'ensuit la chute de la qualité du liège de reproduction (Natividade, 1956).

I.3.2.3. Pratique du déliègeage

La récolte du liège est effectuée à l'aide d'une hachette au fer courbé et tranchant. Elle se déroule en plusieurs phases : le couronnement qui consiste à découper une entaille horizontale sur le liège, la réalisation (deux ou plusieurs ouvertures se font parallèlement au fut de l'arbre) ; l'introduction du bras de la hachette entre le ventre de la planche et la mère ; dislocation des planches ; le nettoyage de la souche et le dépôt des planches de liège, ventre tourné vers le bas pour éviter leur dessiccation.

I.3.2.4. Incidence du déliègeage sur la santé du chêne liège

Il y a aujourd'hui un consensus sur la complexité du phénomène de déliègeage, avec une reconnaissance implicite de l'existence probable de l'interaction de plusieurs facteurs qui le conditionnent dont l'état physiologique de l'arbre et notamment les modifications de sa teneur en eau interne (Hakam et al., 2009) (Magne et al., 2010). Plusieurs travaux sont à nos jours publiés sur les effets plus ou moins néfastes du déliègeage sur la santé de l'arbre.

Suite aux études dendrométriques par des mesures mensuelles de la croissance en diamètre, des jeunes arbres (Fialho et al. 2001) et des arbres adultes (Costa et al., 2003) sur une période

incluant deux productions successives (9 ans), ces auteurs sont unanimes sur le constat selon lequel cette opération contribue à retarder le maximum du taux de croissance de Juin à Juillet, mais cependant, la croissance en diamètre de l'arbre et son comportement saisonnier semblent n'être affectés ni chez les espèces très jeunes (Fialho et al. 2001), ni dans le cas des arbres adultes matures sous production (Costa et al., 2003). Les effets de déliègeage sur les arbres adultes contribuent à une augmentation de la croissance radiale du liège surtout observée les 2 ou 3 années qui suivent le déliègeage (Costa et al., 2003).

(Costa et al., 2001), à travers des analyses portant sur l'influence des conditions climatiques sur la croissance radiale, montrent, par des mesures mensuelles, une croissance moyenne de 5.1 mm par an pour l'arbre et de 3.8 mm par an pour les cernes du liège. Cette croissance, soumise à une variation saisonnière marquée, s'étend de Mars à octobre avec un maximum en juin-juillet, le facteur influençant positivement cette croissance étant les précipitations cumulées de la période végétative. En effet, d'après ces auteurs, les pluies d'hiver favorisent la croissance au début du printemps, tandis que la croissance en automne serait due aux pluies d'été et les accroissements en juin seraient consécutifs à une température moyenne plus ou moins élevée pendant ce mois.

Des études réalisées à travers des mesures sur l'épaisseur du liège (Garchi et al., 2008) ou par observation du Houppier (Garchi, 2002) en comparant les arbres témoins aux arbres ayant subi différents traitements, n'ont montré de différence ni sur la croissance en épaisseur du liège ni sur la présentation de la biomasse par application des coefficients de déliègeage respectifs 2, 2.5 et 3.

A côté de ces effets qui sont plutôt bénéfiques pour l'arbre, le déliègeage semble être la principale cause de faiblesse du chêne-liège à travers toutes les implications sur les processus physiologiques tel que le bilan hydrique (Santos et al., 1997).

(Correia et al. (1992) à la suite des mesures des paramètres tels que la conductance stomatique, les variations diurnales de la transpiration, les pertes d'eau des surfaces déliégées ont montré que le déliègeage sévère pourraient conduire à la diminution de la conductance stomatique et aux pertes d'eau considérables des surfaces exposées après enlèvement du liège. D'après ces auteurs, le stress dû au déliègeage n'est pas clairement dépendant des coefficients de déliègeage mais dépendrait plutôt des pertes d'eau au niveau du tronc déliégé, lesquelles varient selon l'arbre et probablement à cause de la composition des tissus phloémiques de chaque arbre.

Les études menées par Pinto et al. (2006) sont en accord avec ces pertes d'eau qui pourraient être atténuées par application des anti-transpirants de fortes concentrations.

Les travaux de Werner et al., (1996) ont permis d'évaluer l'effet du déliègeage sur l'émission de la fluorescence chlorophyllienne et sur la conductance stomatique des feuilles et ont permis de trouver que le ratio F_v/F_m (rapport de la fluorescence variable par la fluorescence maximale) des feuilles était plus petit pour les arbres déliégés comparativement aux témoins indiquant, selon ces auteurs, une réduction de l'efficacité photosynthétique. Cette réduction, trouvée chez tous les arbres (déliégés et témoins) en été, pourrait refléter, d'après ces auteurs, le prolongement des stress environnementaux au cours de cette saison chaude et sèche. De plus, le stress causé par le déliègeage semble augmenter la susceptibilité des arbres à la photoinhibition.

Une étude comparative de la croissance en diamètre des arbres sains et ceux blessés au cours du déliègeage a permis de montrer une diminution de la croissance radiale des arbres malades par rapport aux arbres sains soit de 8.5 mm par an pour les premiers et 9.8 mm par an pour les seconds, surtout pendant les 2 mois qui suivent le traitement. En outre,, les blessures de déliègeage contribuent à réduire l'épaisseur du liège récolté au cycle suivant d'environ 13% (Costa et al., 2004).

Plusieurs auteurs (El Antry et al., 2008a et 2008b ; De Sousa et al., 2008) s'accordent sur le constat suivant lequel la récolte récente du liège est apparue comme un facteur décisif favorisant la prolifération des ravageurs et le dépérissement des arbres. L'installation des xylophages et des agents pathogènes est empirée par l'homme, par le biais des prélèvements (levées) exagérés. L'insecte *Platypus cylindrus F.* s'attaque majoritairement aux arbres déliégés sans distinction de l'année de déliègeage induisant un dépérissement aggravé de ces derniers (Durand et al., 2004).

I.4. PROPRIETES ELECTRIQUES DES MILIEUX BIOLOGIQUES

I.4.1. Concepts généraux

Lorsqu'un champ électrique est appliqué à un matériau, l'énergie dans le champ peut être perdue par les mouvements de friction des porteurs de charges et transformée en chaleur et/ou stockée par la polarisation des constituants du matériau. Théoriquement, un stockage d'énergie peut aussi se produire dans les champs magnétiques, mais ce phénomène est négligeable pour la plupart des éléments biologiques car leur perméabilité magnétique est quasiment égale à celle du vide μ_0 . Les matériaux, et plus particulièrement les milieux biologiques peuvent donc avoir un comportement à la fois diélectrique et conducteur. De plus, du fait des différents phénomènes de relaxation qui peuvent exister dans le milieu, les propriétés électriques des matériaux sont dépendantes de la fréquence du champ électrique appliqué. En annexe des détails sur : 1- Comportement diélectrique d'un milieu, 2- Comportement conducteur d'un milieu, 3- Pertes diélectriques et permittivité complexe, 4- Courant de déplacement et conductivité complexe, 5- Formulation générale pour un milieu mixte diélectrique-conducteur.

I.4.2. Milieux biologiques

Les tissus biologiques sont composés d'environ 60% d'eau. Deux tiers de cette eau se situent à l'intérieur des cellules (cytoplasme), et le tiers restant dans le milieu extracellulaire (milieu interstitiel). Les propriétés électriques de cette eau sont principalement influencées par des espèces ioniques dissoutes. Les tissus biologiques ont donc un comportement fortement électrolytique. Cependant, l'intérieur des cellules est isolé du milieu extracellulaire par une membrane entourant la cellule. Cette membrane constitue une barrière presque infranchissable pour les espèces ioniques présentes de part et d'autre, et confère au tissu biologique un comportement fortement capacitif. D'un point de vue électrique, il est souvent convenu, en première approche, de voir le tissu comme une suspension de cellules dans le milieu liquide extracellulaire.

I.4.2.1. Liquide extracellulaire

Les cellules doivent contrôler une gamme de substances chimiques. Pour réguler leurs concentrations, les cellules effectuent des échanges de substances qui interviennent dans leur fonctionnement. Les liquides extracellulaires peuvent être considérés, dans la majorité des cas, comme des solutions aqueuses.

I.4.2.2. Cellule

La cellule est la plus petite unité capable de manifester les propriétés d'un être vivant : se nourrir, croître et se développer. Mis à part les virus, tous les tissus biologiques sont composés de cellules ayant une structure similaire faite de trois éléments principaux : la membrane plasmique, le cytoplasme et le noyau. Les deux premiers ont une influence prépondérante sur le comportement électrique passif global d'un tissu biologique.

a) Cytoplasme ou le milieu intracellulaire

Le cytoplasme désigne le contenu de la cellule. Plus exactement, il s'agit de la totalité du matériel cellulaire contenu par la membrane plasmique, excepté le noyau. Il a une structure complexe.

b) Membrane cellulaire

La membrane cellulaire représente une interface entre deux mondes au contenu et devenir différents : le milieu intracellulaire et le milieu extracellulaire. Elle a un double rôle de protection du cytoplasme et de zone d'échanges entre le milieu intracellulaire et extracellulaire.

D'un point de vue électrique, de par sa composition, la membrane constitue une interface particulièrement isolante électriquement séparant deux milieux conducteurs (fluide intra et extracellulaire), et peut donc être assimilée à un condensateur (C_m).

I.4.3. Spectroscopie d'impédance

I.4.3.1. Définition

La détermination de la permittivité ou conductivité complexes suffit à la caractérisation électrique complète d'un matériau. Cependant, ces grandeurs ne sont pas accessibles directement. A l'échelle macroscopique, l'impédance Z traduit la relation qui existe entre la tension aux bornes d'un circuit et le courant le traversant suivant la relation de la loi d'Ohm (loi d'Ohm intégrale) :

$$U = Z \cdot I \quad (1.1)$$

Le rapport des amplitudes tension / courant définit le module de l'impédance $|Z|$ et le déphasage entre la tension et le courant, paramètre qui permet de donner accès aux parties réelle et imaginaire de l'impédance complexe Z . Lors des mesures, on balaye une gamme (généralement assez large) de fréquences ou spectre de fréquences d'où la dénomination de méthode spectroscopique.

Considérons la configuration classique d'une géométrie de type condensateur plan d'épaisseur e et de section. Le courant électrique circulant dans le condensateur peut s'écrire simplement :

$$I = |\vec{J}| S \quad (1.2)$$

Et la différence de potentiel entre les deux armatures est donnée par :

$$U = |\vec{E}| e \quad (1.3)$$

D'où, l'impédance complexe :

$$\underline{Z} = \frac{\underline{U}}{\underline{I}} = \frac{|\vec{E}|e}{|\vec{J}|S} = \frac{1}{\underline{\sigma}(\omega)} \frac{e}{S} \quad (1.4)$$

Ou encore :

$$\underline{Z}(\omega) = \frac{1}{\underline{\sigma}(\omega)} K = \frac{K}{j\omega\varepsilon_0\underline{\varepsilon}(\omega)} \quad (1.5)$$

Avec :

$$K = \frac{e}{S} \quad (1.6)$$

K étant le facteur géométrique de cellule en m^{-1} . La notion d'impédance peut être étendue à d'autres géométries plus complexes que la géométrie de type condensateur plan.

Retenons simplement que l'expression reste la même et que seul le facteur de cellule K change selon les différentes géométries. En pratique, l'admittance (inverse de l'impédance) donne une représentation plus significative des comportements électriques microscopiques des matériaux :

$$\underline{Y}(\omega) = \frac{1}{\underline{Z}(\omega)} = \underline{\sigma}(\omega) \frac{1}{K} = j\omega\varepsilon_0\underline{\varepsilon}(\omega) \frac{1}{K} \quad (1.7)$$

Celle-ci est l'image de la conductivité complexe au facteur géométrique K près. Le calcul inverse (passage des propriétés macroscopiques aux propriétés microscopiques) est alors facilité.

En développant l'expression de l'admittance en fonction des caractéristiques du milieu, nous obtenons une admittance composée de 3 termes :

$$\underline{Y}(\omega) = \frac{1}{K} \sigma + \frac{1}{K} \sigma_d(\omega) + j \frac{1}{K} \varepsilon_0 \varepsilon'(\omega) \quad (1.8)$$

L'admittance totale peut alors être vue comme l'association en parallèle des trois admittances, deux conductances (G et G_d) et une capacitance (C). Dans ce modèle, G représente la conductance liée aux déplacements des charges libres (courant de conduction) et traduit donc le comportement ohmique du matériau. G_d est la conductance matérialisant les pertes

diélectriques, et C est la capacité représentant la tendance diélectrique (sans les pertes), autrement dit la capacité à se polariser du matériau. On notera, cependant, que les composants G_d et C ne sont toutefois pas des composants ordinaires car ils présentent une dépendance fréquentielle si le diélectrique présente des pertes.

I.4.3.2. Utilité et avantages de la technique

La spectroscopie d'impédance électrique (SIE) a été utilisée pour étudier la réaction aux stress des plantes (Zhang et al., 1992a, 1992b, 1993a, 1993b, 1995, Repo et al., 1994, 2000, 2004, Inaba et al., 1995, Mancuso et al., 1996, Varlan et al., 1996).

Cette méthode donne accès à diverses informations. D'un point de vue électrique, elle permet la modélisation de l'interface électrode-échantillon par un circuit électrique dit équivalent. Les valeurs de conductance et de capacitance qui peuvent être calculées, permettent de distinguer les matériaux isolants, semi-conducteurs ou encore conducteurs.

L'exploitation des spectres d'impédance permet aussi l'obtention de nombreuses grandeurs telles que les paramètres cinétiques, les coefficients de diffusion, les constantes diélectriques... En outre, l'impédance électrique facilite l'interprétation physique des résistances présentes dans le matériau telles que les résistances dues au transfert de charge, de matière...

Le principe d'analyse des résultats est basé sur l'exploitation de la réponse en fréquence de l'échantillon afin de la relier avec les processus physico-chimiques du matériau étudié tels que l'influence de sa microstructure et par conséquent sur la diffusion des porteurs de charge dans l'échantillon. En effet, les paramètres électriques mesurés dépendent des courants hydro-ioniques lesquels sont fonction de l'état physiologique des organismes considérés et des conditions environnantes (Laarabi et al., 2005a, 2005b).

Voulant expliquer le phénomène d'un point de vue biologique, certains chercheurs (Repo et al., 2000) considèrent que les propriétés du courant qui passe à travers les espaces apoplastiques (espace de circulation en dehors du cytoplasme cellulaire, et notamment dans les espaces intercellulaires et dans les parois squelettiques des cellules) et symplastique (espace constitué

par les cytoplasmes de l'ensemble des cellules liés par des plasmodesmes) du tissu testé dépendent de la fréquence du courant et des propriétés du tissu. Dans l'espace apoplastique, les ions sont les moyens de transport du courant. Quand la fréquence est grande, l'impédance diminue et l'espace symplastique devient conducteur, les espaces apoplastique et symplastique forment alors un circuit parallèle.

D'un point de vue chimique, les membranes cellulaires sont constituées, en grande partie, par des lipides et des protéines. Les résidus d'acides gras constituant les lipides sont apolaires et ont une faible constante diélectrique. Ils sont considérés comme de mauvais conducteurs. Les membranes ont, par conséquent, des résistances et des capacités électriques assez élevées (Lehninger, 1972).

Pour caractériser la conductance électrique des cellules vivantes, on a recours à des schémas équivalents, c'est à dire à des combinaisons de résistances ohmique et capacitive qui, à première vue, peuvent modéliser les paramètres électriques cellulaires.

Ainsi, des mesures de l'impédance électrique ont été élaborées et utilisées pour estimer et évaluer la présence de virus (Greenham et al., 1978), le statut nutritionnel (Greenham et al., 1982), l'état sanitaire général de la plante (Mc Dougall et al., 1987), l'endommagement des fruits (Cox et al., 1993), l'intensité du gel (Repo et al., 1994, 2004, 2008) Vainölä and Repo 2000), la variation structurale des cellules suivant l'induction de l'éthylène par les courants électriques (Inaba et al., 1995), la viabilité des cellules au cours de la congélation croissante (Privé et Zhang, 1996), la maturité des fruits (Harker, 1994, Harker et Maindonald, 1994; Omoaka et al., 1998), la sensibilité à la salinité (Mancuso et al., 1996), la capacité d'enracinement des boutures (Mancuso, 1999), la réaction des plantes aux conditions environnementales (Laarabi et al., 2005a et 2005b), l'acclimatation des tissus au froid (Stout, 1988a 1988b).

I.4.3.3. Termes d'impédance

L'impédance électrique Z est une quantité complexe composée d'une partie réelle et une partie imaginaire qui peut être soit inductive, soit capacitive.

a) Résistance

Toutes les substances ont une résistance au flux de courant électrique. Elle est proportionnelle au voltage d'un courant appliqué à travers la substance considérée. Les échantillons contenant de grosses quantités d'eau et d'électrolytes conducteurs, représentent un chemin de faible résistance électrique (Bayod, 1999) ; en d'autres termes, le tissu est d'autant plus riche en solution et solutés ioniques que la résistance à la conduction électrique est faible (Piquemal, 2005).

b) Réactance

La réactance capacitive $X_C = \frac{1}{jC\omega}$ représente l'opposition au flux instantané de courant électrique causée par le condensateur. Elle est inversement proportionnelle à la fréquence.

Dans un condensateur, la réactance augmente avec la distance qui sépare les deux plaques conductrices. Appliquée à la membrane cellulaire, la réactance grandit avec la quantité de membranes. Théoriquement, la réactance est une mesure de la capacité volumique de la membrane cellulaire et une mesure indirecte du volume intracellulaire de la masse cellulaire. Dans les tissus biologiques, la partie inductive est négligeable à cause du fait que la valeur absolue de leur susceptibilité magnétique est très faible (-0.2×10^{-6} à -0.4×10^{-6}) (Torgovnikov, 1993).

c) Angle de phase

A partir de ces deux grandeurs mesurées est calculé l'angle de phase, rapport linéaire qui provient du sinus inverse du quotient de la résistance et de la réactance. Théoriquement, l'angle de phase peut varier de 90° (circuit électrique ne comportant qu'une capacité pure) à 0° (résistance pure), la valeur de 45° correspondant aux circuits autant capacitifs que résistifs.

L'angle de phase correspond électriquement au décalage temporel qui existe entre le déplacement de l'onde du potentiel électrique par rapport à l'onde du courant, en un point donné

du circuit électrique. Une chute de l'angle de phase indique soit une mort cellulaire importante, soit une rupture de la membrane cellulaire (Piquemal, 2005). Parallèlement, une hausse de cet angle indique une augmentation de la réactance et, par conséquent, une grande quantité de membranes cellulaires intactes.

I.4.3.4. Présentation des données

En général, l'impédance est complexe c'est-à-dire faite d'une partie réelle et d'une partie imaginaire. La représentation dite de Nyquist consiste à représenter dans le plan complexe :

- soit la partie imaginaire en fonction de la partie réelle, chaque point de la courbe donne une valeur de l'impédance à une fréquence bien déterminée, ce type de représentation est dit de Nyquist ou de Cole Cole ;

- Soit par le diagramme dit de Bode pour lequel les parties réelle et imaginaire sont représentées séparément en fonction de la fréquence (en échelle logarithmique). Certains auteurs préfèrent pour ce type de représentations adopter plutôt la norme $|Z|$ et l'angle de phase $\varphi = \arg Z$.

Ces deux visions différentes d'un même résultat ne sont pas en compétition, elles sont complémentaires; chacune d'entre-elles montre un aspect particulier du diagramme d'impédance. La représentation de Nyquist permet de voir les différentes «boucles et droites» du diagramme mais masque les résultats à haute fréquence alors que la représentation de Bode offre la vision complète du domaine de fréquence, tout en étant moins parlante pour identifier certains phénomènes caractéristiques.

I.4.3.5. Modélisation

Afin de rendre compte des phénomènes physiques responsables de la conductivité et des différentes relaxations produites sous l'effet du champ électrique dans le matériau, les données de spectroscopie d'impédance électrique sont communément analysées après ajustement par un modèle électrique de circuit équivalent.

a. Eléments usuels d'un circuit électrique

Les éléments du circuit équivalent généralement rencontrés sont des résistors, des condensateurs ou des bobines. Notons que l'impédance d'un résistor est indépendante de la fréquence et en phase avec le courant, cependant, celle de la capacité diminue quand la fréquence augmente et est déphasé de $-\frac{\pi}{2}$ par rapport au courant.

Suivant les caractéristiques physiologiques du matériau, sa géométrie et les différents processus dont ce dernier est le siège, les différents éléments du circuit sont montés soit en série, soit en parallèle ou par combinaison des deux types de circuit.

Cependant, les diagrammes d'impédance des tissus biologiques montrent souvent une dispersion en fréquence (non idéale) qui ne peut être ajustée à l'aide d'éléments simples comme les résistances (R), les capacités (C), les inductances (L) ou les impédances de diffusion (élément de Warburg ou W).

Cette dispersion en fréquence est souvent décrite comme étant une variation de capacité et est exprimée en termes d'éléments à phase constante (Constant Phase Element : CPE)

b. Élément à phase constante (Constant Phase Element : CPE)

Mentionné pour la première fois dans la littérature Fricke (1932), le CPE est décrit comme une dispersion de capacités ou une variation de la capacité en fonction de la fréquence. Par la suite, en étudiant la dispersion et l'adsorption sur les diélectriques, Cole et Cole (1941) ont utilisé la capacité comme paramètre d'investigation. Ils ont alors retrouvé ce comportement CPE.

I.4.4. Paramètres électro-physiologiques

La modélisation du matériau biologique en tant que circuit électrique permet de déduire, à partir de deux grandeurs, la résistance et la réactance, des paramètres électriques de l'échantillon.

L'impédance électrique mesurée est fonction de la fréquence, elle diminue à mesure que la fréquence augmente. Les mesures d'impédance faites sur une large gamme de fréquences permettent par conséquent d'avoir les informations sur les fluides intra et extracellulaires. Les structures les plus concernées à basses fréquences sont surtout les membranes cellulaires qui enveloppent le contenu cellulaire ou limitent les organites, mais aussi la composition interne (structures fortement enclavées) lorsque la fréquence devient élevée. Les paramètres électriques déduits reflètent les propriétés intrinsèques de la cellule telles que les courants hydroioniques, la structure et l'état physiologique.

L'une des principales applications de l'impédance électrique est l'étude des propriétés électriques fondamentales des matériaux dans le but de les corrélérer avec les caractéristiques intrinsèques de ces derniers. Dans ce qui suit seront décrits quelques paramètres électriques caractéristiques des milieux biologiques tels que les résistances intra et extracellulaires permettant de rendre compte du comportement des compartiments internes et externes à la cellule au passage du courant électrique. De plus, le comportement CPE sera décrit à travers les paramètres τ et ν qui représentent respectivement le temps de relaxation moyen et son coefficient de distribution.

I.4.4. 1. Résistances intra et extracellulaires

Les compartiments intra et extracellulaires sont sensibles à divers stress et en particulier aux conditions climatiques. Le ratio des résistances à basse et à fréquence élevée (49 hertz/1.11 mégahertz) décroît au cours de l'acclimatation au froid et avec les dommages dus au gel les tiges de Lotus Corniculé (Stout, 1988a, 1988b), que l'auteur attribue à une augmentation de la résistance intracellulaire. Ce rapport permet d'estimer l'efficacité de la membrane à jouer son rôle de barrière à la diffusion des particules entre les régions internes et externes de la cellule et par suite une variation de cette grandeur pourrait d'après cet auteur signifier la destruction de la membrane. De plus cet auteur montre une corrélation linéaire significative ($p \leq 0.05$) et négative entre la résistance intracellulaire et l'humidité des tiges.

Des mesures d'impédance électrique faites sur les aiguilles du pin sylvestre (Repo et al., 1994, Zhang et al., 1995) montrent une augmentation aussi bien de la résistance intra que de la résistance extracellulaire suite à l'adaptation au froid d'automne. Ces variations d'après ces

auteurs pourraient être attribuées à l'augmentation de la viscosité intracellulaire au cours de l'acclimatation au froid résultant du mouvement des ions.

Une corrélation a été trouvée entre la résistance extracellulaire et l'altération de la membrane cellulaire due à l'activité H⁺ATPase avec une fuite relative de l'électrolyte dans les racines (Ryppö et al. 1998). La résistance électrique de la paroi cellulaire des fruits mûrs après des dommages dûs au froid est plus grande dans les tissus laineux que dans les non-laineux (Harker et al., 1994).

Un taux d'ozone (O₃) contribue à réduire la résistance extracellulaire ; par contre, de fortes doses de gaz carbonique (CO₂) augmentent la résistance intracellulaire dans les feuilles de Bouleau Argenté (Repo et al., 2004) que ces auteurs attribuent respectivement aux dommages de la membrane cellulaire et aux changements de la composition symplastique sous l'effet des stress.

De fortes corrélations ont été trouvées entre ces deux résistances des feuilles d'olives et la capacité à s'enraciner de leurs tiges (Mancuso, 1999).

Des mesures faites sur le tronc de mandarinier indiquent une augmentation de la résistance que l'auteur attribue, non pas à l'humidité, mais plutôt au phénomène d'embolisme des parties périphériques du xylème dans le tronc de l'arbre (Muramatsu et al., 2007).

I.4.4. 2. Temps de relaxation

La grandeur caractéristique du phénomène produit suite à une excitation est la durée de relaxation qui informe du temps nécessaire pour le retour à l'équilibre. Pour une grande majorité de matériaux en général et pour les matériaux biologiques en particulier, la représentation dans le mode fréquentiel des phénomènes correspond à des dispersions s'étendant sur une plus large gamme de fréquences. Le comportement fréquentiel n'est plus lié à un temps de relaxation unique mais plutôt à une distribution statique de constante de temps dont la fonction de distribution est fonction du modèle. Par conséquent, la constante de temps τ considérée est la valeur centrale de la fonction de distribution.

Quelques travaux se rapportent à ce paramètre dans la littérature. Le temps de relaxation augmente avec les blessures causées par le froid et la chaleur sur les cellules (Zhang et al., 1992b, Repo et al., 1994) et diminue avec une augmentation du taux d'ozone (Repo et al., 2004).

Ces auteurs sont unanimes sur le fait que ces variations seraient le résultat du changement de la composition de la membrane cellulaire dû aux différents stress.

De fortes corrélations ($R^2 = 0.79^{***}$) ont été trouvées entre ce paramètre et le taux de matière dans les feuilles de thé (Mizukami et al., 2007) ; ce paramètre, d'après ces auteurs, pourrait servir comme indicateur de la croissance (maturité) des feuilles fraîches de thé.

I.4.4. 3. Coefficient de distribution du temps de relaxation

Le coefficient de distribution est un nombre relié à l'angle de rotation de la droite purement capacitive dans le plan complexe de Nyquist. Dans les composés isotropes, ce paramètre vaut zéro. La littérature présente les valeurs de ce paramètre pour différentes espèces (Tableau I.3). Dans les matériaux diélectriques formés de molécules de types différents, à l'instar des échantillons biologiques, plusieurs sources peuvent contribuer à la valeur de ce paramètre incluant la variabilité biologique, l'anisotropie d'orientation cellulaire, l'hétérogénéité intracellulaire, les multiples structures des composants et la gamme des différents processus de relaxation (Repo et al., 2004).

Tableau I.3. Coefficient de distribution de quelques espèces

Type de feuille	Coefficient de distribution du temps de relaxation (Ψ)	Remarques	Référence
Pin écossais	0.57	Modèle Cole Cole	Repo et al., 1994
	0.71	Modèle HN (Havrilak et Negami)	Repo et al., 1994
Olives	0.73	Modèle Cole Cole	Mancuso, 1997
Rhododendron	0.74	Clone tétraploïde, Modèle ZARC	Repo et al., 2000
	0.70	Clone diploïde, Modèle Cole Cole	Repo et al., 2000
Bouleau argenté	0.66	Modèle Cole Cole	Repo et al., 2004
Thé	0.54	Modèle Cole Cole	Mizukami et al., 2007

I.5. CONCLUSION

Ce chapitre nous a permis de discuter dans la première et deuxième partie de quelques aspects du chêne-liège. Il a été question pour nous de passer en revue son importance dans l'économie marocaine et surtout la problématique de dégradation de cette espèce et en particulier les dégâts causés par le déliègeage. Tous les auteurs sont unanimes sur le constat de dégradation généralisée des subéraies au niveau mondial et en particulier dans le cas du Maroc. Cette dégradation, est le résultat de l'interférence de plusieurs facteurs naturels, anthropiques, historiques et de gestion forestière. En particulier, le phénomène de déliègeage, avec toutes les complications qu'il induit, contribue considérablement directement ou indirectement au dépérissement des subéraies.

Dans la troisième partie de ce chapitre ont été abordés les concepts de base permettant de comprendre les propriétés électriques des milieux biologiques.

Les outils de description des aspects conducteurs et diélectriques des milieux ont été présentés. La compréhension des différents phénomènes physiques dans un échantillon excité nécessite sa modélisation comme circuit électrique dont quelques-uns ont été décrits. Le comportement fréquentiel des milieux lié aux phénomènes de relaxations diélectriques a également été discuté. L'origine du comportement électrique d'un tissu biologique a été discutée à travers la description de ses principaux constituants (liquides extra-cellulaire, cytoplasme, membrane). La compréhension des différents aspects abordés dans ce chapitre est une condition préalable à une étude visant à la caractérisation des milieux biologiques. Dans le chapitre suivant, seront décrits la méthodologie adoptée au cours de l'étude ainsi que l'ensemble du matériel dont nous nous sommes servis.

CHAPITRE II MATERIELS ET METHODES

II.1. INTRODUCTION

Une meilleure interprétation des résultats de mesure passe par une connaissance élargie des échantillons testés. De plus, la maîtrise du dispositif de mesure est un préalable pour la fiabilité des résultats. Ainsi, ce chapitre est consacré à une présentation d'abord de la zone d'étude et du matériel végétal étudié ainsi que des conditions d'échantillonnage ; par la suite, nous exposons la chaîne de mesure et les différentes étapes utilisées pour l'exploitation des résultats de mesures électriques.

II.2. MATERIELS

II.2.1. Présentation de la zone d'étude

Les prélèvements ont été réalisés dans la parcelle AV 7 de la Mamora occidentale (Figure II.1.) entre les mois de Juillet et Août 2009. La forêt de la Mamora dont une vue d'ensemble est présentée à la figure II.2 est constituée de chêne-liège (*Quercus suber* L) régénérés par rejets de souches et de peuplements artificiels (eucalyptus, acacias, pins). Cette forêt se situe au Nord-Ouest du Maroc et représente la plus vaste subéraie de plaine (Natividade, 1956) dont 60000 ha de subéraie (Aafi, 2006). Divisée en cinq cantons A, B, C, D et E (Figure II.1.), elle se localise entre 6° et 6°45' de la longitude Ouest et entre 34° et 34°20' de la latitude Nord, et sur une tranche d'altitude qui évolue du niveau de la mer jusqu'à 280m environ (Aafi, 2006).

Cet écosystème se développe dans un climat méditerranéen, très marqué par la douceur atlantique où les températures moyennes oscillent entre 11°C en Janvier et 34°C en Août avec des précipitations moyennes allant de 450 à 600mm/an. La durée de sécheresse estivale absolue peut largement dépasser deux mois, mais elle est alors compensée sur le littoral par une humidité atmosphérique forte et constante. Les données climatiques ont permis de placer le secteur Ouest du territoire de l'écosystème à chêne-liège dans le bioclimat subhumide frais et tempéré et le secteur Est dans le bioclimat semi-aride chaud (Benabid et al., 1994).

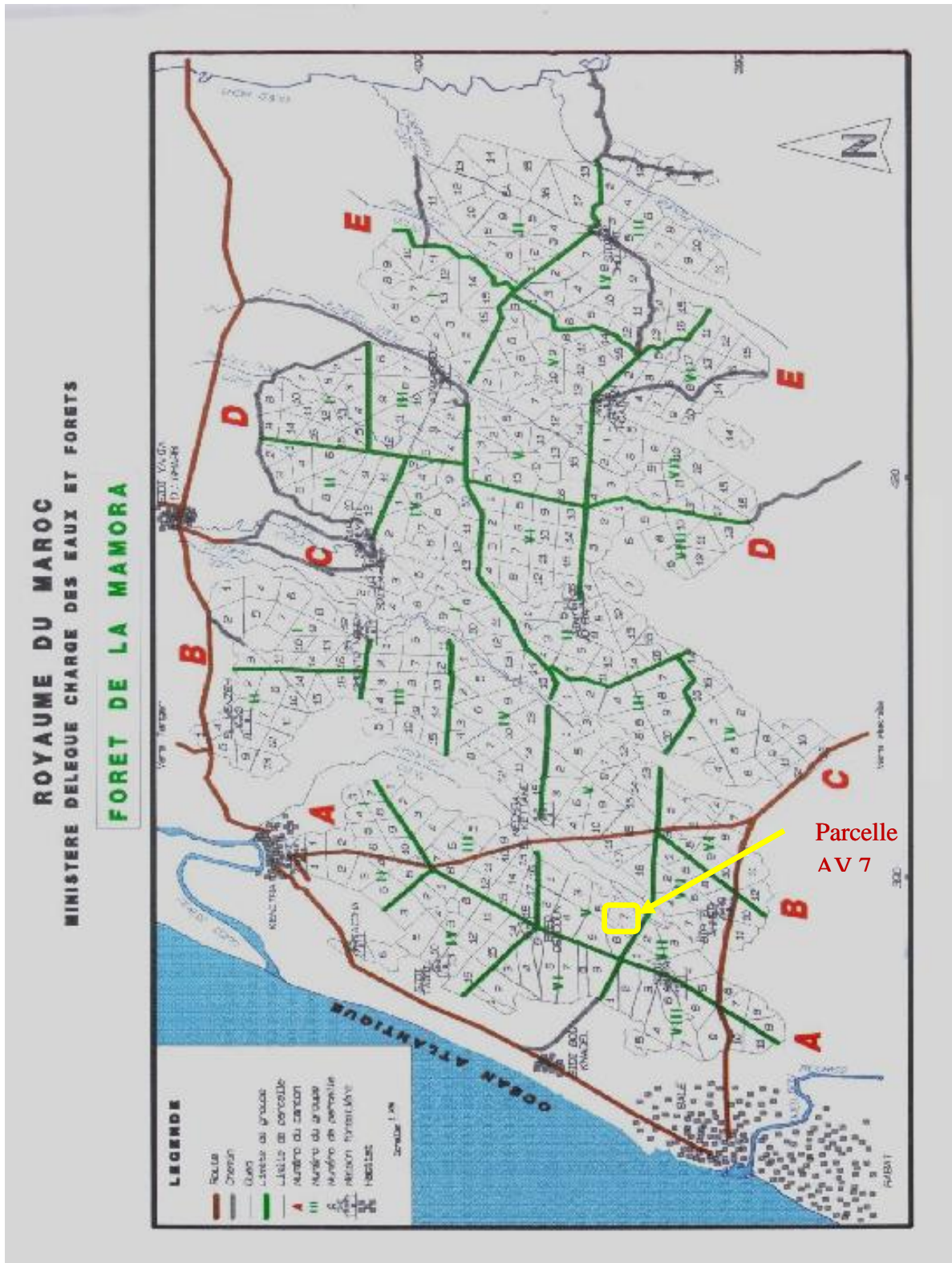


Figure II.1. Situation des parcelles AV7 dans la Mamora Occidentale

Le sol de Mamora est composé, en général, des formations marneuses miocènes qui constituent le substratum des nappes perméables, sur des sables et agrès pliocènes à l'Ouest ou sur des cailloutis à l'Est, sur lesquels est venu se superposer un dépôt continental d'une vingtaine de mètres, appelé argile sableuse rouge imperméable, à l'origine des dayas. Sur ces couches d'argile se sont étendues des couches de sable de couleurs rouge et fertiles, ou rose, beige et plus pauvres (Lepoutre, 1967).

Cette forêt est caractérisée par une humidité de 75% en été et 85% en hiver (El Asri, 1996).



Figure II.2. Vue d'ensemble de la forêt de la Mamora

II.2.2. Matériel végétal

Dans la parcelle AV7 de la Mamora occidentale, six arbres matures et productifs de chêne-liège ont été sélectionnés et numérotés T1 à T6. 2 non démasclés ont servi de témoins (T1 et T2), deux arbres (T3 et T4) démasclés pour la première fois avec CD respectivement 1,1 et 1,22, les deux autres arbres (T5 et T6) déliégés une fois avec respectivement CD 1,64 et 1,74

(Figure II.3.). Tous ces arbres ont été régénérés par rejet de souche après l'ablation du tronc (Tableau II.1.). Les différentes mesures ont été réalisées pendant l'été 2009 (7 Juillet, quelques heures avant le démasclage, 14 juillet (sept jours après démasclage), 22 juillet (quatorze jours après démasclage), 7 août (30 jours après démasclage) et 27 août (cinquante jours après démasclage).

A chaque date d'expérimentation, un rameau de l'année en cours (Figure II.4.) est coupé sur la face Sud de l'arbre (face recevant, au Maroc, la lumière solaire directe le plus longtemps possible au cours de la journée) à 2m environ de hauteur sur l'arbre puis emballés dans des sachets en plastique et transportés immédiatement au laboratoire pour les mesures d'impédance, de l'humidité et de l'épaisseur des feuilles.



Arbre (T₁), non déliégé





	
<p>De gauche à droite : Arbre (T₂), non déliégé et arbre (T₅), déliégé depuis 9.</p>	<p>De droite à gauche : Arbre (T₂), non déliégé et arbre (T₅) déliégé avec CD=1.64</p>
	
<p>De gauche à droite : Arbre (T₆) déliégé depuis 9 et arbres (T₃) et (T₄) jamais déliégés</p>	<p>De gauche à droite : Arbres (T₆), (T₃) et (T₄) déliégés avec CD=1.74, 1.11 and 1.22, respectivement.</p>

Figure II.3. : Vue d'ensemble des arbres échantillons

Tableau II.1. Caractéristiques des arbres échantillons : ND: nombre de déliègeage, il s'agit du nombre de fois pour lesquelles l'arbre a déjà été déliégé ; CD: coefficient de déliègeage obtenu par le rapport de la hauteur maximale de déliègeage par le périmètre du tronc à hauteur de 2.3 m (Natividade 1950)

arbres	Age (année)	ND	CD	Remarques
T1	35	0	0	Non-démasclé (témoin)
T2	45	0	0	Non-démasclé (témoin) Même souche que T5
T3	45	1	1,11	Même souche que T4 et T6
T4	45	1	1.22	Même souche que T3 et T6
T5	45	2	1.64	Même souche que T2
T6	45	2	1,74	Même souche que T3 et T4



Figure II.4. Rameau de feuilles de chêne-liège

II.2.3. Matériel de mesure

II.2.3.1. Présentation du LCZ mètre

Le dispositif utilisé pour les mesures électriques est un LCZ Mètre Keithley 3330 (Figure II.5). C'est un appareil digital conçu pour caractériser une large variété des composants passifs et actifs ainsi que des échantillons matériels. Cet appareil permet de mesurer les paramètres du courant tels que la tension ou l'intensité du courant traversant le matériau, de même que les

caractéristiques électriques de ce dernier telles la résistance, l'inductance, la capacité, l'impédance, la conductance, la réactance, le facteur de qualité, le facteur de dissipation et l'angle de phase de l'impédance. Il permet d'obtenir des résultats rapides avec une bonne précision. De plus, sa mise en œuvre est aisée ; cet appareil offre aussi un large intervalle d'amplitude du signal d'entrée de 10 mV à 1,1 V et une gamme de fréquence 40 Hz à 100 KHz avec un choix de 201 fréquences.



Figure II.5. Le LCZ mètre

L'utilisation de cet appareil peut être manuelle par l'intermédiaire d'un ensemble de clés dans la face avant de l'appareil (Figure II.6a), ou automatique, par l'intermédiaire d'une carte GPIB (Figure II.6b).

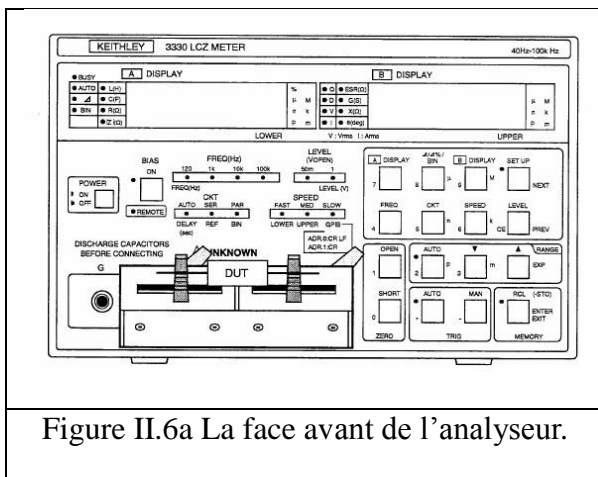


Figure II.6a La face avant de l'analyseur.

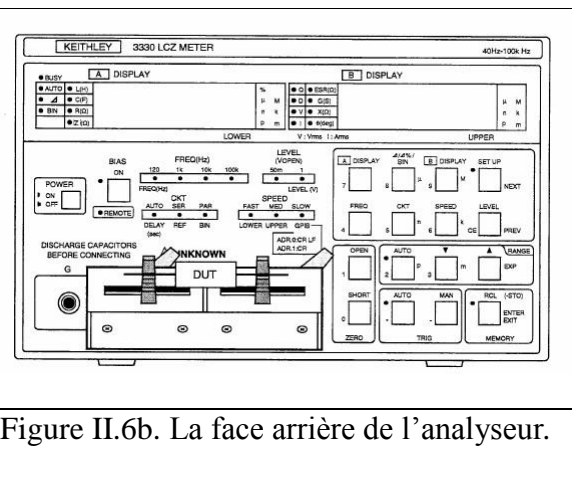


Figure II.6b. La face arrière de l'analyseur.

II.2.3.2. Principe et gamme de mesure du LCZ Mètre

Un signal alternatif de fréquence variable et de faible amplitude (10mV à 1.1V), est appliqué entre les points A et B (Figure II.7). Cette tension peut être superposée à une tension continue de polarisation. Les tensions de sortie prises sur les points B et C sont mesurées et analysées directement par l'appareil qui nous donne par la suite les composantes en phase ($//$) et en quadrature de phase (\perp) par rapport au signal d'entrée, représentant respectivement la partie réelle et la partie imaginaire de l'impédance.

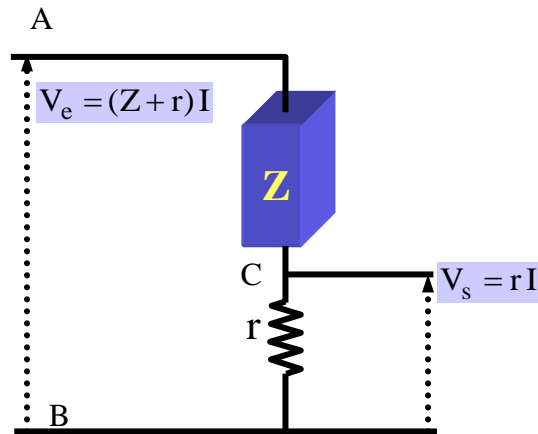


Figure II.7. Circuit de mesure des impédances complexes.

En effet,

$$V_e = (Z + r)I \quad (2.1)$$

$$V_s = rI \quad (2.2)$$

Par ailleurs, on a :

$$\begin{cases} V_s = V_{//} + jV_{\perp} \\ Z = Z_{//} + jZ_{\perp} \end{cases} \quad (2.3)$$

Le développement des équations (2.1), (2.2) et (2.3) permet de déterminer les composantes en phase $Z_{//}$ avec V_e et en quadrature de phase Z_{\perp} par rapport à V_e , présentées dans les équations (2.4).

$$\begin{aligned}
Z_{//} &= \frac{1}{Y_{//}} = \frac{V_{//}(rV_e - rV_{//}) - rV_{\perp}^2}{V_{//}^2 + V_{\perp}^2} \\
Z_{\perp} &= \frac{1}{Y_{\perp}} = \frac{-rV_{\perp}V_{//} - (rV_e - rV_{//})V_{\perp}}{V_{//}^2 + V_{\perp}^2}
\end{aligned}
\tag{2.4}$$

Le LCZ Mètre 3330 permet de mesurer une gamme de valeurs de capacités très large allant du pF à plusieurs centaines de nF tout en gardant une bonne précision. Néanmoins, la mesure de fortes capacités peut être perturbée en haute fréquence et en basse fréquence. La limitation en haute fréquence est simplement due à la valeur de l'impédance de la capacité qui va devenir négligeable par rapport à la valeur de sa résistance série. Par contre, à basse fréquence, l'impédance d'une petite capacité devient très importante et donc difficile à mesurer puisque le capacimètre doit alors être capable de mesurer un courant très faible. La résistance maximale spécifiée par le constructeur est de l'ordre de la dizaine de MΩ.

II.2.3.3. Choix du circuit de mesure du LCZ mètre

Le LCZ mètre permet de mesurer directement R et X mais à cause de la grande amplitude aux basses fréquences pour les échantillons de feuilles de chêne-liège mesurés (les valeurs dépassent 20 MΩ, valeur limite tolérée par le LCZ Mètre) l'appareil ne peut pas les mesurer. C'est pourquoi nous avons utilisé leurs correspondants dans un circuit parallèle, la conductance G et la capacité C du matériau et ensuite nous avons calculé R et X à l'aide des relations suivantes :

$$R = \frac{G}{G^2 + (\omega C)^2} \quad \text{et} \quad X = \frac{\omega C}{G^2 + (\omega C)^2}
\tag{2.5}$$

Ces deux quantités calculées sont comparables à celle mesurées directement par l'analyseur.

II.2.3.4. Calibration du LCZ mètre

En accord avec la notice de l'appareil, les mesures peuvent être particulièrement perturbées si aucune calibration n'est effectuée. Il est donc recommandé de réaliser les corrections OPEN + SHORT dans la configuration :

- La correction OPEN (ouvert) consiste à poser les points de mesure sur des plots n'étant reliés à aucun dispositif.

- La correction SHORT (court-circuit) consiste à poser les points de mesure sur des plots étant reliés entre eux grâce à une ligne de résistance la plus faible possible.

Les impédances des câbles et des pointes doivent toujours être prises en compte avant une mesure. En effet, leurs impédances associées (R_s , L_s , C_p et G_p), décrites dans la figure II.8, perturbent la caractérisation de l'impédance réelle du composant à mesurer Z_{comp} .

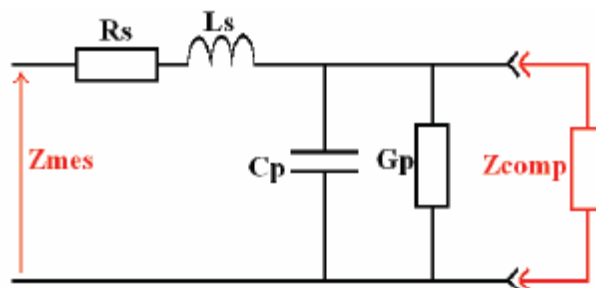


Figure II.8. Impédances parasites

Les corrections OPEN et SHORT permettent de s'affranchir, lors de la mesure de l'impédance du composant à mesurer, des impédances parasites dues à l'environnement de mesure (Figure II.9). La capacité et la conductance totale entre les deux câbles et les pointes de mesure sont mesurées lors de la calibration OPEN ($Y_p = G_p + jC_p \omega$). La résistance et l'inductance totale des lignes et des pointes sont mesurées lors de la Calibration SHORT ($Z_s = R_s + jL_s \omega$)

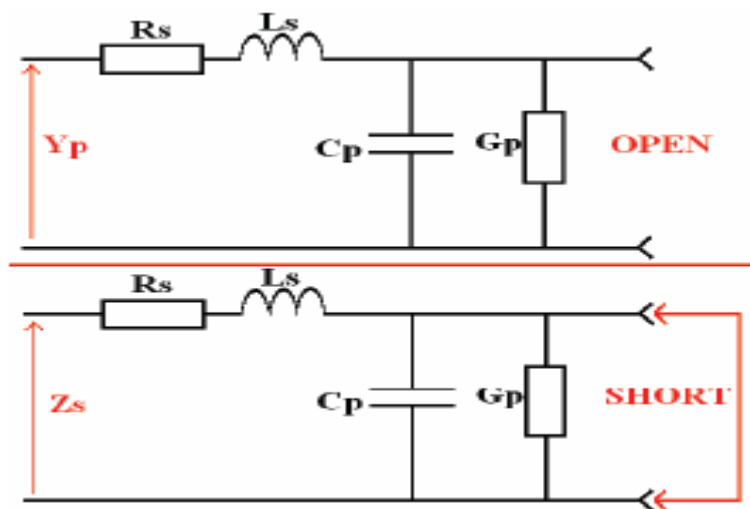


Figure II.9. Calibration OPEN SHORT

Ainsi, pendant la mesure d'un composant, le LCZ Mètre peut supprimer l'influence de Z_s et Y_p en appliquant l'équation (2.5).

$$Z_{comp} = \frac{Z_{mes} - Z_s}{1 - (Z_{mes} - Z_s)Y_p} \quad (2.6)$$

avec Z_{mes} l'impédance mesurée par le LCZ Mètre. Ces corrections sont généralement effectuées avant de commencer une série de mesures.

II.2.4. Electrodes

Les mesures sur les feuilles sont réalisées avec des électrodes autocollantes en Ag/AgCl (3M red Dot Foam Monitoring Electrode 2237-3) placées directement en contact avec le matériau par l'intermédiaire d'un gel conducteur tel celui utilisé en électro-cardiologie. La partie conductrice de l'électrode utilisée a une superficie de 0.78cm^2 correspondant à celle d'un disque de 1 cm de rayon et d'épaisseur négligeable devant son diamètre.

II.3. MODE OPERATOIRE

II.3.1. Mesures sur le terrain

II.3.1.1. Observation à l'œil nu

Une visite des différentes parcelles nous a permis d'avoir des informations sur la densité des parcelles (nombres d'arbres par hectare), la vigueur des arbres déliégés et témoins, leur état sanitaire apparent, l'état de vieillissement des feuilles....

II.3.1.2. Mesures dendrométriques

Pour chaque arbre étudié, on mesure les caractéristiques dendrométriques de l'arbre telles que la circonférence à 1.30m de l'arbre avant et après le déliègeage, la hauteur de l'arbre, la hauteur de déliègeage et la surface déliégées ; de plus, la masse et l'épaisseur du liège obtenu ont été mesurées (Tableau II.2.).

Tableau II.2. : Caractéristiques dendrométriques des six arbres de chêne-liège échantillons .
 $\Phi_{1,30}$: circonférence de l'arbre à 1.3m. ND: nombre de déliègeage représentant le nombre de fois pour lesquelles l'arbre a déjà subi le déliègeage; CD: coefficient de déliègeage obtenu en faisant le rapport de la hauteur maximale déliégée par le périmètre du tronc à 1.3m du sol.

Arbre	$\Phi_{1,30}$ (m) Avant déliègeage	$\Phi_{1,30}$ (m) Après déliègeage	Hauteur de déliègeage (m)	Surface déliégée (m ²)	Masse de liège (Kg)	Épaisseur de liège (cm)	Hauteur de l'arbre (m)
T1	0.51	-	0	0	-	-	-
T2	0.68	-	0	0	-	-	-
T3	0.70	0.59	0.78	0.46	2.5	2	9.5
T4	0.72	0.60	0.98	0.59	4.0		10.1
T5	0.95	0.76	1.56	1.19	6.3	2	12
T6	0.85	0.74	1.48	1.10	9.0	2.5	9.9

II.3.2. Mesures au laboratoire

II.2.1 Mesures d'impédance

A l'aide du LCZ mètre (HP 3330 Keithley), les spectres électriques de S.I sont mesurés en connectant les électrodes Ag/AgCl utilisés en électro cardiologie L'appareil est calibré par l'utilisation de la correction du circuit OPEN/SHORT pour minimiser l'impédance de polarisation d'interface électrodes/échantillon. La feuille insérée entre les électrodes est excitée par un champ électrique d'amplitude 30mV. A l'aide des clés de l'interface avant de l'appareil (Figure II.6a), on balaie une gamme de fréquences de 40Hz à 100kHz sur 30 points. A chaque valeur de la fréquence, on prélève la conductance G et la capacité C de l'échantillon desquelles sont calculées la partie réelle R et la partie imaginaire X de l'impédance à partir des équations 2.5.

Pour chaque arbre, les mesures ont concerné trois feuilles du même rameau. L'automatisation de l'appareil n'étant pas encore effective, toutes les mesures ont été faites manuellement.

II.3.2.2. Mesure de la masse et de l'épaisseur des feuilles

A l'aide d'une balance de haute précision (10^{-4} g), on mesure la masse des feuilles tandis que l'épaisseur est mesurée en se servant d'un pied à coulisse (précision 10^{-3} mm) (Mitutoyo N° 2046-08, AMI, Painesville, OH).

II.3.2.3. Mesure de l'humidité des feuilles

Parallèlement aux mesures électriques, le calcul de l'humidité des feuilles a été réalisé à partir de la formule :

$$H = \frac{M_H - M_0}{M_0} \times 100 \quad (2.7)$$

Où M_H représente la masse de la feuille à humidité H , M_0 est la masse anhydre de l'échantillon obtenue après passage de la feuille dans une étuve à 103°C pendant 24h.

II.3.3. Analyse et traitement des données

II.3.3.1. Présentation du modèle électrique adopté et critères de choix

Comme nous l'avons vu au chapitre I, plusieurs modèles sont proposés dans la littérature pour l'analyse des milieux biologiques, chacun d'eux ayant ses avantages et ses inconvénients. Le modèle en échelle est composé d'un nombre limité de résistors et de condensateurs idéaux ; chaque élément du circuit électrique correspond à une structure biologique et a, par conséquent, une signification physique bien précise, ce qui contribue à faciliter l'interprétation des phénomènes observés expérimentalement. Cependant, l'estimation des paramètres pour l'ensemble des éléments du modèle est limitée ; ainsi, dans le cas des tissus hautement différenciés c'est-à-dire ayant de nombreux types de cellules avec différentes tailles et à structures morphologiquement différentes, ce modèle n'est pas approprié.

Par contre, les modèles empiriques ont cet avantage qu'on a besoin d'un petit nombre de paramètres pour leur mise en application (l'expression de l'impédance totale du circuit a une forme mathématique très compactée), et surtout, ils donnent un excellent ajustement des données expérimentales et les paramètres correspondant sont plus sensibles aux changements physiologiques. Cependant, chaque composant du modèle ne correspond pas nécessairement à une structure biologique bien spécifiée (Repo et al., 1993), ce qui rend difficile l'interprétation des données d'impédance par rapport aux changements physiologiques causés par le stress.

Les avantages qu'offrent les modèles empiriques nous ont paru plus bénéfiques pour plusieurs raisons :

- La matière biologique en général (la feuille de chêne-liège, dans le cas spécifique) est formée de nombreux types de cellules avec différentes tailles et à structures morphologiquement différentes ;
- Ce modèle permet un très bon ajustement des données expérimentales contrairement au modèle simple ou en échelle;

- La forme du diagramme de Nyquist obtenu pour nos échantillons est distribuée c'est-à-dire ayant un arc de cercle symétrique dont le centre se trouve non pas sur l'axe des abscisses mais plutôt en-dessous de ce dernier ;

- Les études antérieures (Mancuso, 1999; Mizukami et al, 2007; Väinölä et al., 2000; Repo et al., 2004) ont montré que ce modèle est approprié pour un excellent ajustement des données expérimentales obtenues sur les feuilles. Ainsi, du point de vue électrique, l'échantillon testé a été approché par le modèle distribué DCE (Distributed Circuit Element) en série avec un résistor de résistance R_∞ . Le circuit DCE est composé d'un élément à phase constant (CPE) en parallèle avec un résistor de résistance R (Figure II.10).

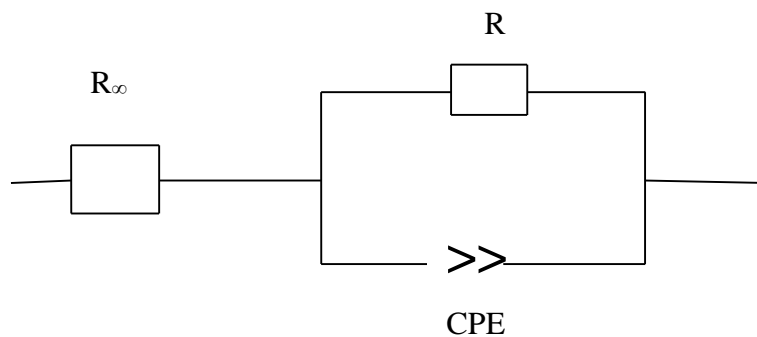


Figure II.10. Modèle DCE unique pour les feuilles de chêne-liège

Tel que nous l'avons vu lors de l'étude du CPE, l'impédance d'un échantillon présentant un CPE fait appel à une distribution de capacités dont l'expression est donnée par Macdonald, 1987 :

$$Z_{CPE} = \frac{1}{(j\omega C)^\psi} \quad (2.6)$$

Où C est la capacité, ω la fréquence angulaire, ψ le coefficient de distribution du temps de relaxation et j l'unité imaginaire.

Le CPE en parallèle avec un résistor donne le DCE dont l'impédance est obtenue par :

$$\frac{1}{Z_{DCE}} = \frac{1}{R} + \frac{1}{Z_{CPE}} \quad (2.7)$$

Ce qui nous conduit à l'expression du circuit DCE donné par :

$$Z_{DCE} = \frac{R}{1 + R(i\omega C)^\psi} = \frac{R}{1 + (i\omega CR^{1/\psi})^\psi} \quad (2.8)$$

Si on pose

$$\tau = CR^{1/\psi} \quad (2.9)$$

on obtient

$$Z_{DCE} = \frac{R}{1 + (i\omega\tau)^\psi} \quad (2.10)$$

Pour le circuit entier, on a donc:

$$Z = R_\infty + Z_{DCE} = R_\infty + \frac{R}{1 + (i\omega\tau)^\psi} \quad (2.11)$$

II.3.3.2. Extraction des paramètres du modèle

Le diagramme de Nyquist (représentation de la partie réelle de l'impédance en fonction de la partie imaginaire) donne un arc de cercle (Figure II.11). Les paramètres individuels du circuit équivalent ont été estimés par la méthode d'ajustement des moindres carrés non linéaires à partir du logiciel Microsoft Excel.

Après ajustement de la courbe, les résistances R_∞ et R sont obtenues par intersection de la courbe avec l'axe des abscisses respectivement en haute fréquence et en basse fréquence.

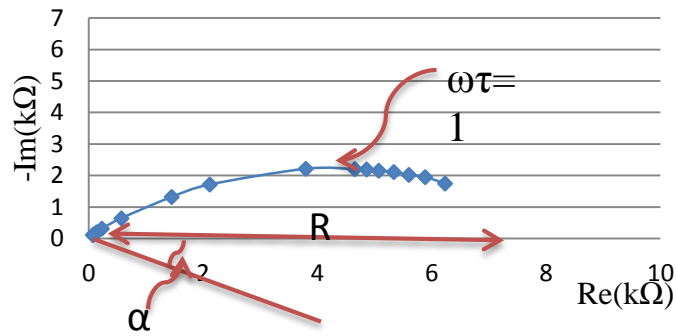


Figure 2.11 Détermination des paramètres du modèle électrique dans un diagramme de Nyquist : la résistance aux grandes fréquences R_∞ , le temps de relaxation τ , la résistance aux basses fréquences R et l'angle α .

Le sommet de l'arc correspond à la relaxation maximale décrite par la relation

$$\omega\tau = 1 \quad (2.12)$$

permet d'obtenir la valeur moyenne de la constante de relaxation

$$\tau_c = 1/\omega \quad (2.13)$$

soit la fréquence caractéristique de l'échantillon

$$f_c = \frac{1}{2\pi\tau_c} \quad (2.14)$$

Le centre de l'arc de cercle est déprimé (il se trouve en-dessous de l'axe) et une mesure de l'angle α conduit à la détermination du paramètre ψ à partir de la relation :

$$\psi = 1 - \frac{2\alpha}{\pi} \quad (2.15)$$

Les paramètres obtenus du circuit équivalent permettent de déterminer les résistances intra- et extracellulaires. A cause du fait qu'à basse fréquence, le courant électrique ne peut traverser la membrane cellulaire, il ne circule qu'en dehors du cytoplasme (Repo, 2004) ; cette considération permet de calculer la résistance extracellulaire par :

$$R_e = R_\infty + R \quad (2.16)$$

A mesure que la fréquence augmente, le courant électrique est capable de traverser la membrane cellulaire et ainsi, peut se déplacer dans toute la cellule, les espaces apoplastes (espace de circulation en dehors du cytoplasme cellulaire et notamment dans les espaces intercellulaires et dans les parois squelettiques des cellules) et les espaces symplastiques (espace constitué par le cytoplasme l'ensemble des cellules liées par les plasmodesmes) et forment donc un circuit en parallèle de sorte que l'expression de la résistance à ces fréquences est telle que :

$$\frac{1}{R} = \frac{1}{R_e} + \frac{1}{R_i} \quad (2.17)$$

En remplaçant R_e par son expression obtenue dans l'équation 2.14, on a :

$$\frac{1}{R} = \frac{1}{R_\infty + R} + \frac{1}{R_i} \quad (2.18)$$

Une réorganisation de l'équation 2.16 nous permet de tirer l'expression de la résistance intracellulaire

$$R_i = R_\infty \left(1 + \frac{R_\infty}{R}\right) \quad (2.19)$$

La normalisation des résistances en tenant compte de l'épaisseur de la feuille et de la surface excitée permet d'obtenir leurs valeurs spécifiques déterminées par la formule : $r = \frac{A_s}{e} R$, où A_s est l'aire de la partie excitée de l'échantillon ($A_s = \pi d^2/4$ avec d le diamètre de l'électrode) et e l'épaisseur de l'échantillon. Dans ce manuscrit, les lettres majuscules feront référence aux valeurs non normalisées tandis que les lettres minuscules se rapporteront aux valeurs normalisées (spécifiques). Il est à noter que le temps de relaxation et son coefficient de distribution ne nécessitent aucune normalisation.

Pour chaque arbre, et à chaque date d'expérimentation, les mesures ont été faites sur trois feuilles d'un même rameau et la moyenne des trois mesures obtenues est prise comme caractéristique de l'arbre.

II.3.4. Sources d'erreurs

Aucun travail expérimental ne peut être fait sans des erreurs. Ces dernières dont les origines sont diverses peuvent cependant être minimisées :

- Effet des capacités en série : il est possible qu'on ait des espaces libres entre l'échantillon et les électrodes qui introduisent des capacités en série avec celle de l'échantillon et contribuent ainsi à des erreurs considérables de mesure. Ces erreurs sont minimisées en améliorant le contact entre l'échantillon et les électrodes par l'ajout d'une colle conductrice ;
- Effet des capacités en parallèle : ces capacités, en parallèle à celle de l'échantillon, existent habituellement quand les dimensions de l'échantillon sont petites devant l'aire de la surface des électrodes ; l'aire de la surface de tous les échantillons que nous avons testés était supérieure à 0.78cm^2 représentant l'aire de la surface des électrodes ;
- La reproductibilité des mesures a été vérifiée en utilisant des composants de caractéristiques bien connues ;
- Tous les appareils utilisés (LCZ mètre, balance, pied à coulisse) au cours de nos expérimentations ont été étalonnés avant toute mesure.

II.3.5. Analyses statistiques

L'analyse statistique des données a été réalisée à l'aide des logiciels Microsoft Excel et SPSS (version 11.0). Le logiciel Microsoft Excel nous a permis de faire une analyse descriptive des résultats obtenus à travers le calcul des valeurs moyennes, de la variance et des coefficients de variation entre les variables, les mesures étant faites sur un grand nombre d'échantillons.

Dans le but d'établir l'existence d'un lien entre les différentes variables dépendantes mesurées et d'apprécier l'intensité de ce lien, le coefficient de corrélation de Pearson a été calculé pour les variables individuelles à l'aide de SPSS suivi d'un test de signification de la pente. De plus, les courbes de régression linéaire simple ont été tracées entre les variables présentant des différences hautement significatives. Par comparaison des moyennes des groupes de variables mesurées deux à deux, l'analyse de la variance (ANOVA) est réalisée dans le but d'évaluer

l'effet des variables indépendantes (CD, ND, date d'expérimentation) sur les variables dépendantes.

II.4. CONCLUSION

Dans ce chapitre nous avons présenté la zone d'étude, le matériel végétal étudié, l'instrumentation électronique utilisée pour la caractérisation des échantillons aux basses fréquences et la procédure adoptée pour le traitement et l'analyse des résultats.

CHAPITRE III RESULTATS ET DISCUSSIONS

III.1. INTRODUCTION

Dans ce chapitre seront présentés les résultats de mesures électriques sur les feuilles de chêne-liège. Il sera aussi présenté et discuté le spectre d'impédance des feuilles, l'adoption du modèle DCE pour l'analyse des échantillons sous stress, l'évolution des paramètres extraits du modèle (résistance du milieu intracellulaire, la résistance du milieu extracellulaire, le temps moyen de relaxation ou le coefficient de distribution) ainsi que l'humidité des feuilles. A la fin du chapitre, une analyse descriptive des données conduira au calcul de la moyenne et du coefficient de variation et à la recherche de corrélations entre les variables étudiées. L'impact des différents traitements sur les paramètres sera évalué par l'ANOVA.

III.2. SPECTRES D'IMPEDANCE DES FEUILLES

Le chêne-liège est une espèce à feuilles alternes, c'est-à-dire disposées les unes après les autres. Sur un rameau, l'âge de la feuille augmente quand on évolue du bas vers le sommet. Les figures III.1 et la figure III.2 présentent respectivement les spectres d'impédance de 3 feuilles d'un même rameau en diagramme de Nyquist et de Bode (Hakam et al. 2009; Magne Takam et al. 2010; Hakam et al. 2012a; 2012b; 2012c)

Les âges notés 1, 2 et 3 sont comptés respectivement de la feuille la plus ancienne vers la feuille la plus jeune. Pour les feuilles testées, les spectres d'impédance se présentent sous la forme d'une boucle capacitive dans le plan complexe entre 40Hz et 100kHz. La forme de la boucle est indépendante de l'âge des feuilles. La dépression de cette boucle (centre de l'arc en dessous de l'axe des x) montre l'intensité du comportement CPE des échantillons mesurés, ce qui se vérifie en traçant la partie imaginaire en fonction de la fréquence en coordonnées logarithmiques (figure III.2.) ; étant donné que la réactance est indépendante de la résistance d'électrolyte, la pente est constante dans tout le domaine des fréquences élevées.

Le module de l'impédance aux fréquences élevées est indépendant de l'âge des feuilles. Par contre aux basses fréquences, on observe une forte augmentation du module de l'impédance

avec l'âge des feuilles. De plus, l'augmentation de l'âge des feuilles contribue à un déplacement des spectres vers les basses fréquences et à une légère variation de la valeur de l'angle de phase.

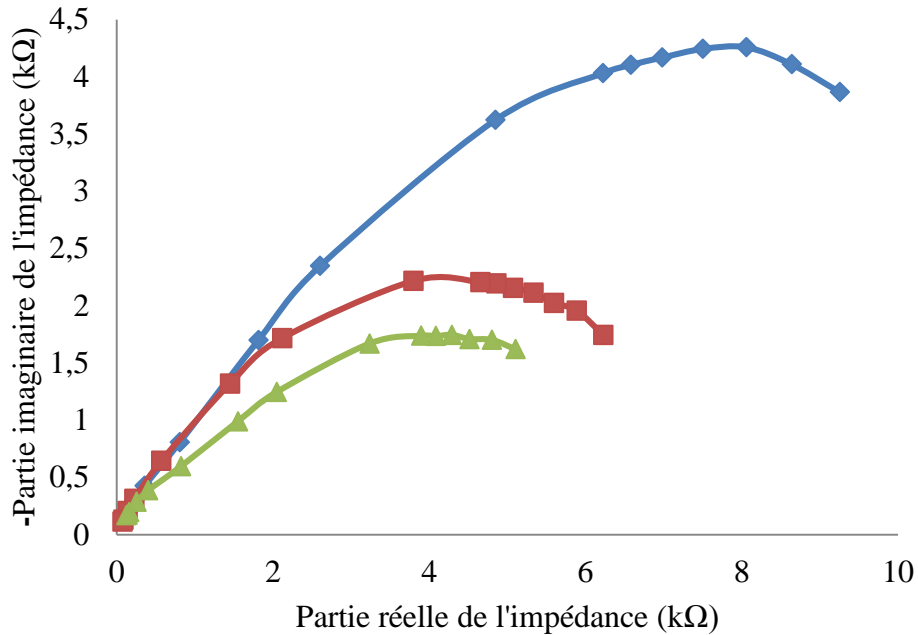


Figure III.1. Spectres d'impédance des jeunes feuilles de chênes-lièges à différents stades de maturité. L₁ (grand arc), L₂ (arc moyen) et L₃ (petit arc) sont respectivement la première, la deuxième et la troisième feuille formées sur un rameau de l'arbre 4. Les spectres sont composés de 35 différentes fréquences croissantes de la droite (40Hz) vers la gauche (100kHz).

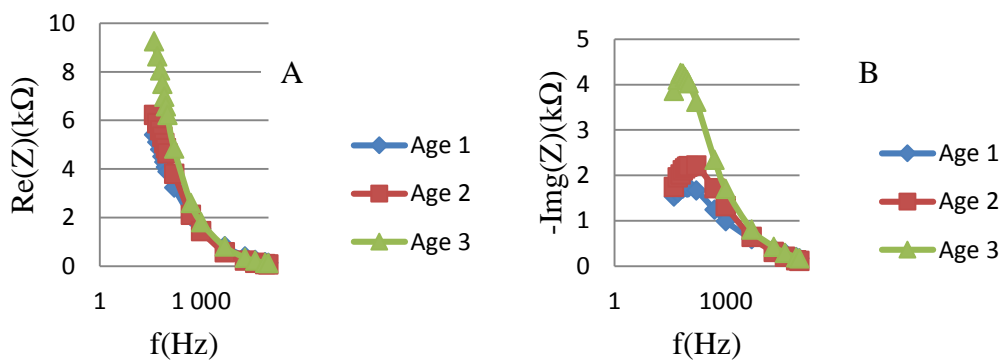


Figure III.2. Evolution des parties réelle (A) et imaginaire (B) de l'impédance en fonction de l'âge des feuilles.

En basses fréquences (la fréquence f est très inférieure à f_c), l'impédance est purement résistive et vaut R . A ces fréquences, la cellule est simplement assimilable à une sphère isolante et la totalité du courant passe par le milieu extracellulaire. Au fur et à mesure que la fréquence augmente, un courant capacitif commence à traverser la membrane et prend sa valeur maximale à la fréquence de coupure : il s'ensuit des variations progressives opposées des parties réelle et imaginaire de l'impédance (diminution de la partie réelle et augmentation de la réactance). Puis le comportement capacitif du cytoplasme commence à devenir prépondérant devant l'impédance résistive pour des fréquences supérieures à la fréquence caractéristique : la partie réelle tend progressivement vers zéro et la partie imaginaire tend à se stabiliser à un palier correspondant à la contribution en parallèle des milieux intra et extracellulaire ($R_e // R_i$)

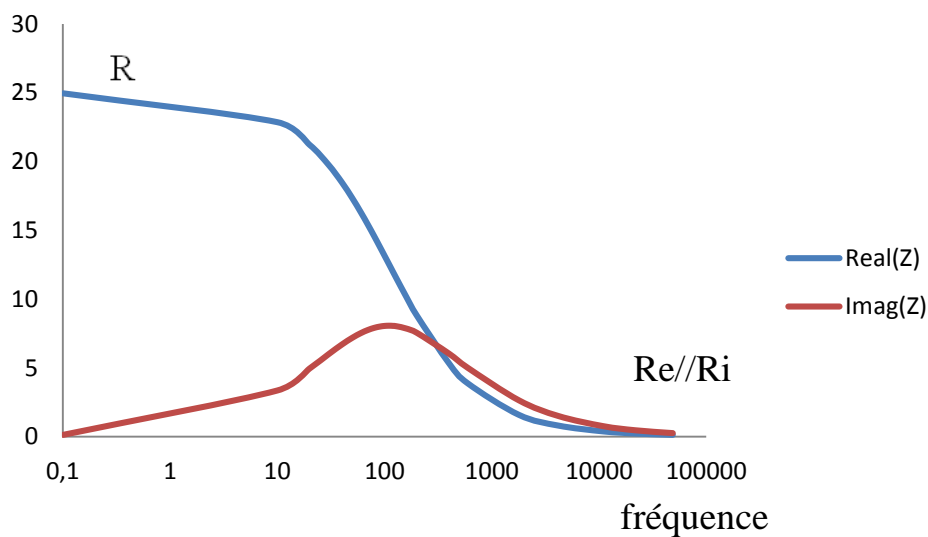


Figure III.3. Diagramme de Bode décrivant le comportement fréquentiel du modèle électrique adopté.

III.3. RESULTATS DE LA SIMULATION

Les propriétés électriques des tissus biologiques restent encore mal connues en basses fréquences. L'objectif visé par la simulation numérique est l'étude de plusieurs facteurs d'influence tels que les valeurs des résistances des milieux intra et extracellulaire ou l'influence des variations des paramètres caractérisant le CPE sur les courbes d'impédance en vue de faciliter l'interprétation des courbes expérimentales. Les résultats de simulation présentés ci-dessous ont été obtenus dans une gamme de fréquence de 40 à 10^5 Hz.

III.3.1. Influence du milieu intracellulaire

La figure III.4 illustre l'influence de la valeur de la résistance du milieu intracellulaire au passage du courant électrique sur les spectres calculés. Les résultats sont donnés pour trois valeurs de résistances intracellulaires (0.02k Ω , 1k Ω et 2k Ω) de cellules proches des valeurs trouvées dans la littérature. Les variations de ce paramètre n'ont aucune importance sur l'amplitude de variation du module de l'impédance qui est lié plutôt à la résistance du milieu extracellulaire dont la valeur ($R_e = 26.5k\Omega$) est très grande devant celles des résistances intracellulaires. Ensuite, on observe que le déplacement en bloc du spectre vers les basses fréquences tout comme la diminution de l'angle de phase sont d'autant plus importantes que ce paramètre augmente.

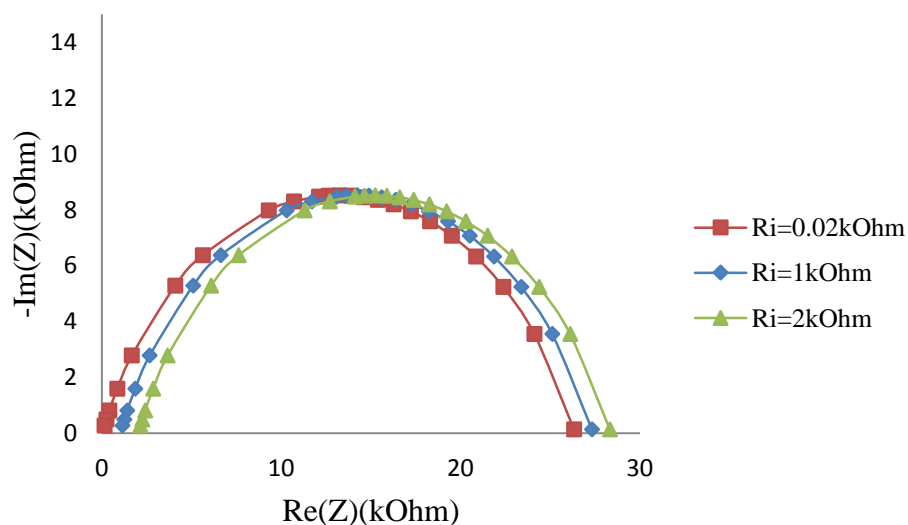


Figure III.4 Résultats de modélisation numérique. Influence de la résistance du milieu intracellulaire. Variation de l'impédance complexe pour trois valeurs de la résistance intracellulaire de l'échantillon : $R_i = 0.02k\Omega$, $R_i = 1k\Omega$ et $R_i = 2k\Omega$. La résistance du milieu extracellulaire vaut $R_e = 26.5k\Omega$, le temps de relaxation $\tau = 1.44ms$ et son coefficient de distribution $\psi = 0.73$.

III.3.2. Influence du milieu extracellulaire

Etudions maintenant comment la résistance du milieu extracellulaire influence le spectre d'impédance calculé par modélisation numérique (figure III.5). On observe un décalage du spectre vers les basses fréquences soit une augmentation de la constante de temps, mais sans aucune influence sur l'angle de phase. De plus, aux basses fréquences, on constate que l'augmentation du module de l'impédance est d'autant plus importante que la conductivité du milieu extracellulaire est faible.

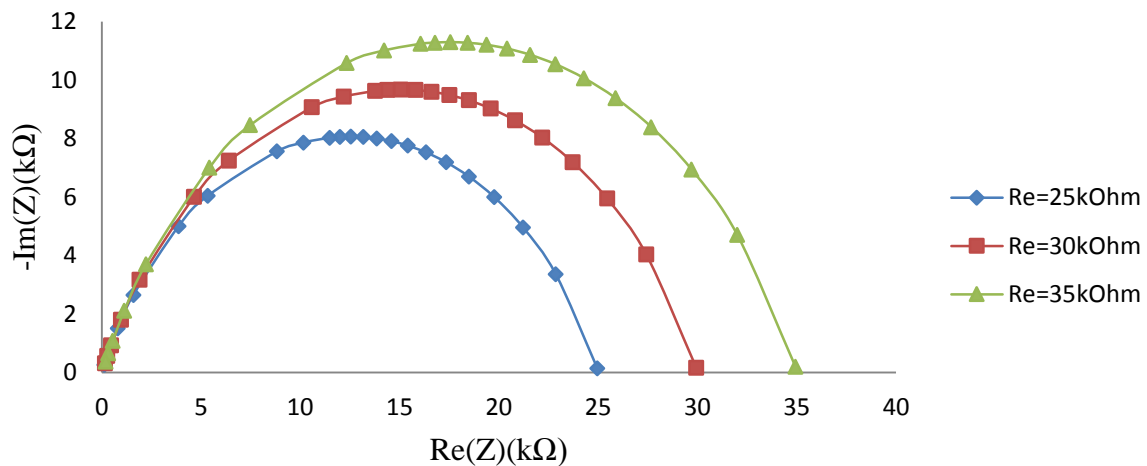


Figure III.5. Résultats de modélisation numérique. Influence de la résistance du milieu extracellulaire. Variation de l'impédance complexe pour trois valeurs de la résistance extracellulaire de l'échantillon : $R_e = 25k\Omega$, $R_e = 30k\Omega$ et $R_e = 35k\Omega$. La résistance du milieu intracellulaire vaut $R_i = 35\Omega$, le temps de relaxation $\tau = 1.44ms$ et son coefficient de distribution $\psi = 0.73$.

III.3.3. Comportement de l'élément à phase constante

III.3.3.1. Par variation de la moyenne du temps de relaxation

Pour mieux apprécier l'effet des variations du temps de relaxation sur les spectres, nous avons choisi de représenter la partie imaginaire de l'impédance en diagramme de Bode (figure III.6), ce paramètre n'ayant aucune influence sur la partie réelle de l'impédance.

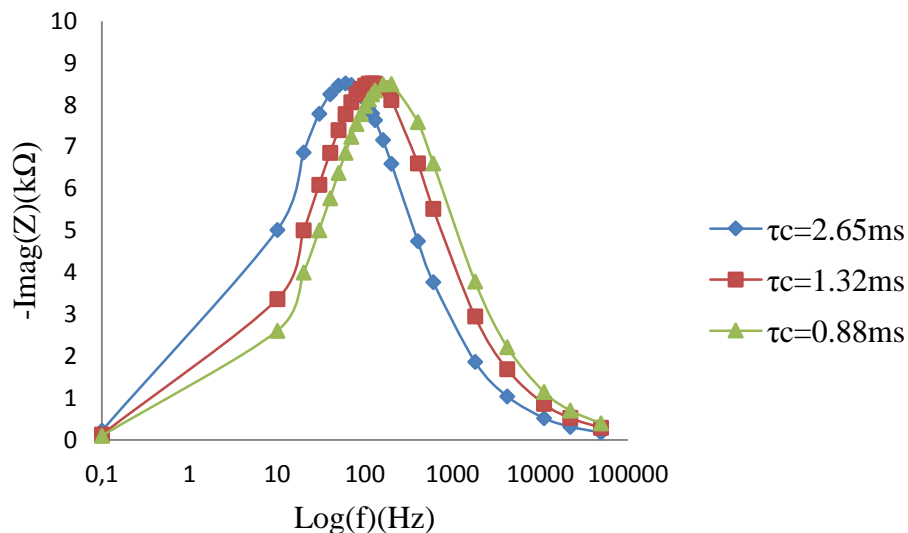
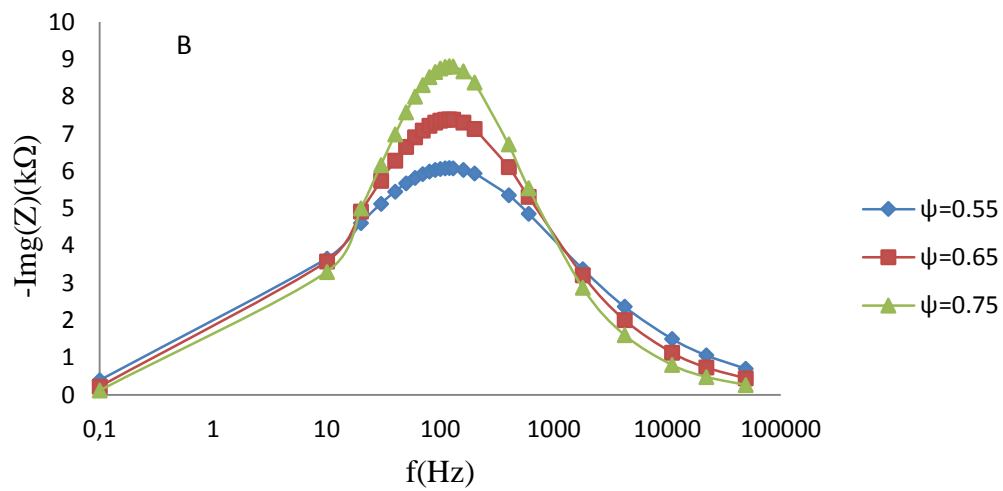
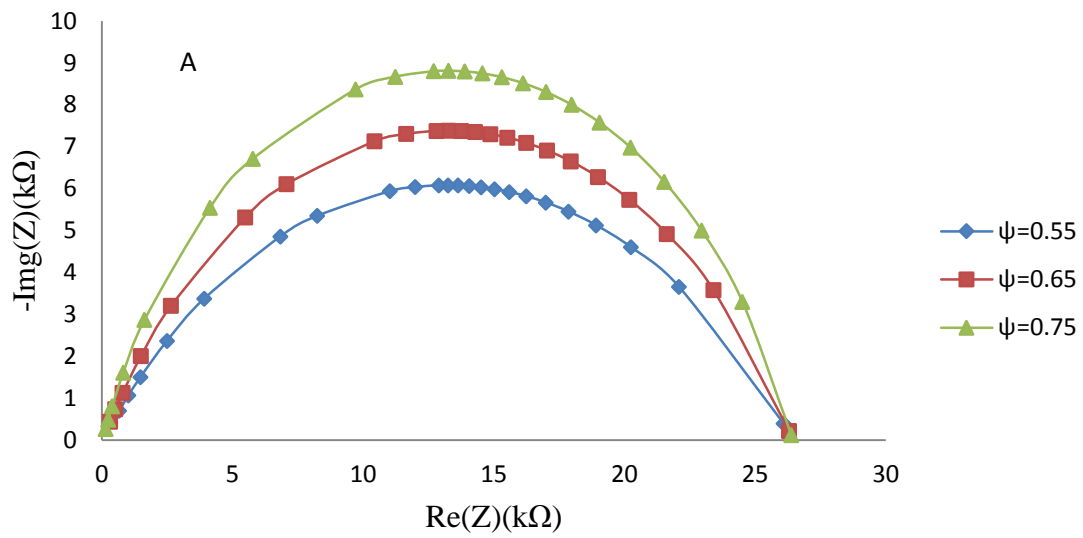


Figure III.6. Résultats de modélisation numérique. Influence du temps de relaxation. Variation de la réactance pour 3 valeurs différentes de temps de relaxation de l'échantillon: $\tau_c=0,88\text{ms}$ $\tau_c=1,32\text{ms}$ $\tau_c=2,65\text{ms}$ avec le même coefficient de distribution $\psi = 0.73$. La résistance du milieu intracellulaire vaut $R_i = 35\Omega$. La résistance du milieu extracellulaire vaut $R_e = 26.5k\Omega$.

Lorsqu'on augmente progressivement le temps de relaxation, ce qui contribue à décaler la bande de fréquences à laquelle se produit la transition vers les basses fréquences, on observe une diminution de la réactance pour des fréquences inférieures à la fréquence caractéristique ; par contre, un phénomène opposé se produit pour des fréquences supérieures à la fréquence caractéristique (figure III.6).

III.3.3.2. Par variation du coefficient de distribution du temps de relaxation



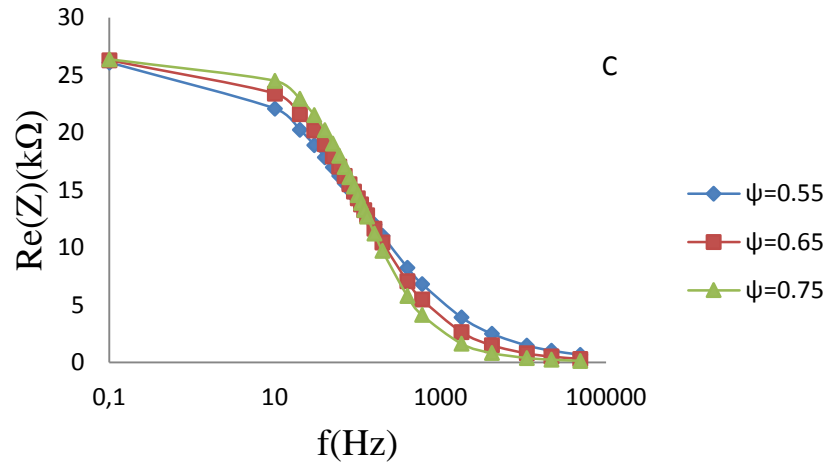


Figure III.7. Résultats de modélisation numérique. Influence de la constante de distribution du temps de relaxation. (A) Variation de l'impédance complexe, (B) de la partie imaginaire de l'impédance et (C) de la partie réelle de l'impédance pour trois valeurs de la constante de distribution: $\psi = 0.55$, $\psi = 0.65$, $\psi = 0.75$ pour la même valeur du temps de relaxation moyenne $\tau = 1.32ms$. La résistance du milieu intracellulaire vaut $Ri = 35\Omega$. La résistance du milieu extracellulaire vaut $Re = 26.5k\Omega$.

Pour une augmentation du coefficient de distribution du temps de relaxation, on remarque une forte augmentation du module de l'impédance particulièrement pour des fréquences proches de la fréquence caractéristique (figure III.7. A) ; cette augmentation est surtout due à l'augmentation de la réactance (figure III.7. B et C).

Théoriquement et pour ce modèle, la fréquence de coupure est donnée par l'équation

$$f_c = \frac{1}{2\pi CR^{1/\psi}} \text{ donc la capacité de l'échantillon est donnée par la formule :}$$

$$C = \tau R^{\frac{1}{\psi}} \quad (3.1)$$

Cette expression nous a permis de calculer les valeurs de la capacité de la membrane correspondantes aux différentes valeurs de τ_c et de ψ (Tableau III.1.) On remarque de très fortes augmentations (de l'ordre de 200%) de la capacité de la membrane (C) pour une variation de 50% pour la constante du temps (τ_c) ou pour une variation de 18% du coefficient de distribution de la constante du temps ψ .

Tableau III.1. Evolution de la capacité en fonction du temps de relaxation (τ_c) et de son coefficient de distribution (ψ) pour une valeur constante de la résistance extracellulaire $R_e = 26,5K\Omega$

$\tau(ms)$	$C(\mu F)$	ψ	$C(\mu F)$
0.88	0.77	0.55	0.01
1.32	1.15	0.65	0.21
2.65	2.32	0.75	1.66

Les variations de la capacité de la membrane n'ayant aucune influence sur le passage du courant en basses et hautes fréquences qui est dominé par R_e et R_i respectivement, confirment bien le fait que les variations du temps de relaxation (τ_c) et de son coefficient de distribution (ψ) sont sans effet sur le comportement du spectre à ces fréquences.

III.3.4. Validation du modèle

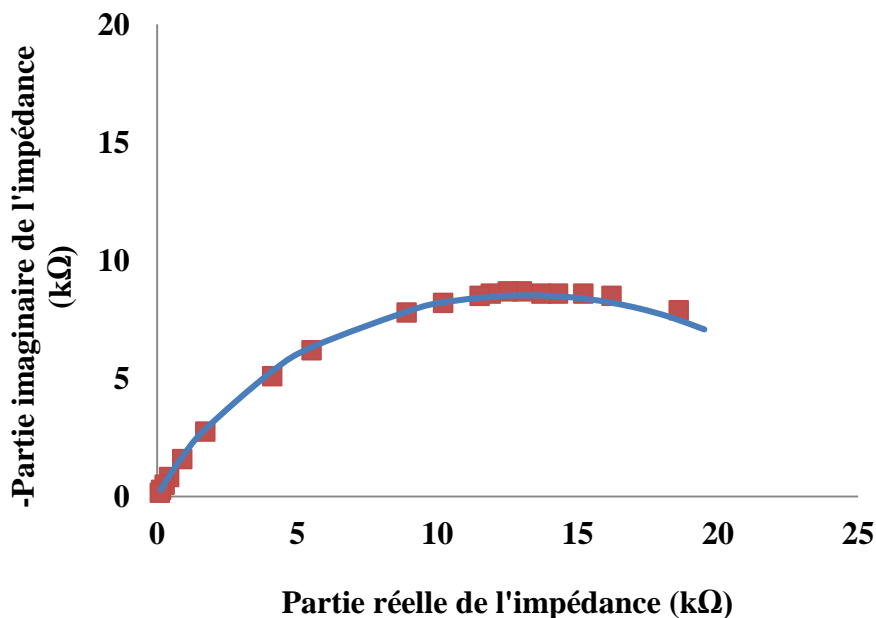


Figure III.8. Les valeurs expérimentales (en pointillé) et théoriques (en trait continu) obtenues à partir du circuit équivalent de la première feuille (L_1) formée sur la tige de l'arbre T_3 . Augmentation de la fréquence de droite (40 Hz) à gauche (100 KHz).

Afin de valider le modèle, nous avons tracé sur la figure III.8 deux courbes :

1- Une courbe en pointillé représentant le spectre expérimental en diagramme de Nyquist pour un échantillon de feuille de chêne-liège. Ce spectre expérimental a la forme d'un arc de cercle dont le centre se trouve non pas sur l'axe des abscisses mais plutôt déprimé définissant un angle de phase $\alpha \neq \frac{\pi}{2}$.

2- une courbe en trait continu obtenue théoriquement à partir du modèle DCE du circuit de la figure II.10. Ce spectre coïncide parfaitement avec le spectre expérimental. Il est en forme d'un arc de cercle déprimé définissant un angle de phase $\alpha \neq \frac{\pi}{2}$. On rappelle que la particularité principale du modèle DCE est qu'il tient compte d'une distribution de temps de relaxation autour d'une valeur moyenne à travers le paramètre ψ différent de 1 ;

En plus des deux précédentes courbes, nous avons reporté sur la figure III.9 une troisième courbe en trait continu obtenue par le modèle simple R//C (figure III.10.). Ce modèle considère l'unicité du temps de relaxation c'est-à-dire une valeur de $\psi = 1$. Cette réponse est dite idéale, car tous les dipôles participant au phénomène de relaxation ont le même temps de relaxation τ . Ce comportement a été principalement observé dans des diélectriques liquides tels que l'eau (Jonscher, 1983). En pratique, il est assez rare d'observer une telle relaxation dans des diélectriques solides. En effet, généralement les interactions entre les dipôles ne peuvent pas être négligées dans ces matériaux, ce qui induit une dispersion du temps de relaxation τ .

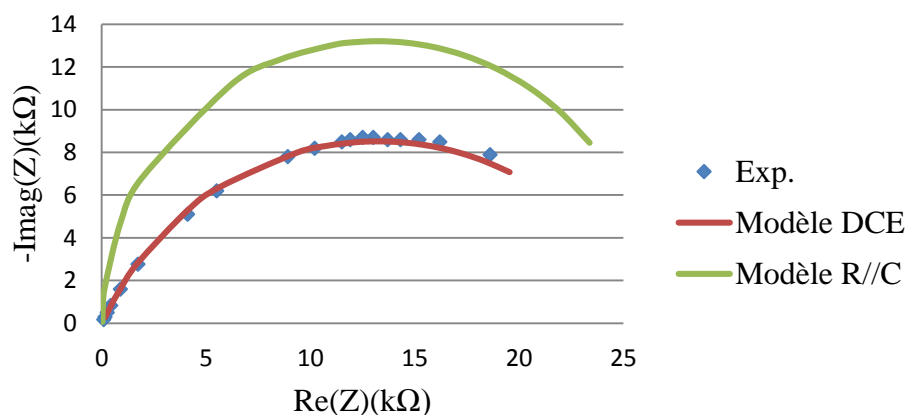


Figure III.9. Exemple de spectre d'impédance et de meilleur fittage avec le modèle DCE en comparaison avec le modèle simple R//C; $f=40\text{Hz}-100\text{kHz}$.

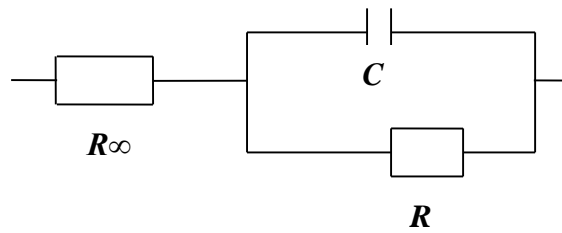


Figure III.10. Modèle de circuit équivalent R//C simple. R_∞ et R des résistances respectivement aux fréquences élevées et basses. C est la capacité de la membrane cellulaire.

Par comparaison des courbes expérimentale et théorique DCE, il apparaît que les mesures obtenues expérimentalement sont en parfaite adéquation avec les valeurs déduites du modèle DCE (Tableau III.2). Aux fréquences élevées, les mesures sont relativement plus stables. Aux basses fréquences, l'écart entre la résistance extra cellulaire déterminée par les deux méthodes est de l'ordre de 11%, ce qui reste acceptable et pourrait s'expliquer par les instabilités du circuit de mesure aux basses fréquences dues aux phénomènes d'interface métal-électrolyte.

Tableau III.2. Paramètres mesurés et calculés à partir les modèles DCE et R//C.

	$R_i(\Omega)$	$R_e(k\Omega)$	$f_c(Hz)$	$\tau(ms)$	Ψ
Valeurs expérimentales	34	29.4	110	1.5	0.73
Modèle DCE	35	26.5	110	1.44	0.73
Modèle R//C	35	26.5	110	1.44	1

III.4. EVOLUTION DES PARAMETRES ELECTRO-PHYSIOLOGIQUES

Des diagrammes d'impédance de Nyquist sont extraits les paramètres électro-physiologiques tels qu'indiqués au § II.3.3.2. D'une manière générale, les paramètres électriques mesurés reflètent différentes propriétés intrinsèques de la cellule telle que sa forme, sa taille, la

morphologie de sa membrane ou encore sa composition interne lorsque la fréquence d'excitation devient suffisamment élevée.

L'évolution au cours du temps après déliègeage de chacun des paramètres électrophysiologiques mesurés (résistance extra cellulaire, résistance intra cellulaire, temps de relaxation et coefficient de distribution du temps de relaxation) est présentée sous forme de courbes (Figures III.11 ; III.12 ; III.13; III.14). Chaque point des courbes représente la moyenne de 3 mesures obtenues sur 3 feuilles distinctes d'un même rameau pour chaque arbre. Les disparités entre les mesures obtenues sont visibles à travers les barres d'erreurs représentées sur les courbes, et par les valeurs des écarts-type (σ) et des coefficients de variation de (CV%) (Tableaux III.3 ; III.4 ; III.5 ; III.6). Les mesures ont été réalisées à température ambiante ($\sim 25^{\circ}\text{C}$). Le signal d'excitation est maintenu à 30mV .

III.4.2. Résistance extracellulaire

La valeur moyenne de la résistance extracellulaire spécifique r_e des feuilles du chêne-liège avant déliègeage est de $9\text{k}\Omega$. A partir du septième jour après le déliègeage, on observe une augmentation de ce paramètre aussi bien chez les arbres déliégés que chez les arbres témoins (figure III.11). Les valeurs maximales ont été obtenues, pour ce paramètre, quatorze jours après déliègeage. Pour l'arbre T_5 , il atteint la valeur de $24.7\text{ k}\Omega$. On remarque pour les mesures obtenues de r_e après le quatorzième jour, une stabilisation asymptotique pour les six arbres (T_1 , T_2 , T_3 , T_4 , T_5 et T_6). Si les valeurs des écarts-type entre les mesures obtenues sont relativement faibles, les coefficients de variation entre les mesures sont plus importants ; les valeurs trouvées sont situées entre 0.15 et 37,48% (Tableau III.3).

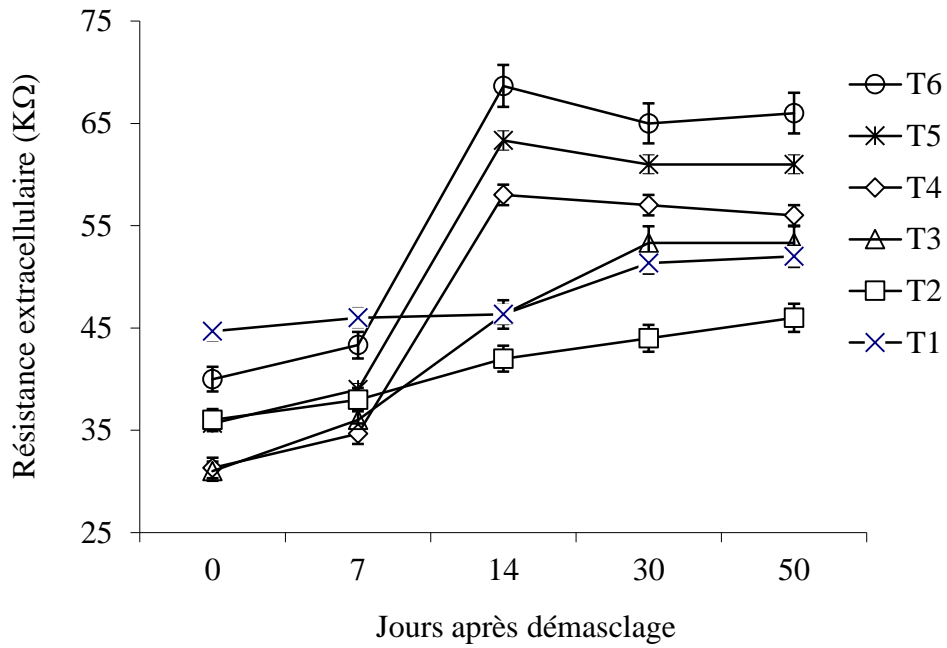


Figure III.11 Evolution de la résistance extracellulaire (r_e) des feuilles de chêne-liège après déliègeage. Les deux arbres T1 et T2 ont servi comme témoins, les deux arbres (T3 et T4) déliégé pour la première fois avec CD respectivement 1,1 et 1,22, les deux autres arbres (T5 et T6) déliégés une fois avec respectivement CD 1,64 et 1,74. Les barres indiquent l'erreur standard.

Tableau III.3 Résistances extracellulaires spécifiques des feuilles de chêne-liège, valeur moyenne M (k Ω); Ecart-type σ ; Coefficient de variation CV(%).

N°arbre	CD/ND	jour	Résistance extracellulaire r _e (k Ω)				
			0	7	14	30	50
1	0/0	M	10.73	14.07	14.41	13.65	14.07
		σ	0.05	0.13	0.84	0.99	0.06
		CV	0.48	0.95	5.82	7.23	0.42
2	0/0	M	9.75	10.68	11.00	11.26	11.80
		σ	0.53	0.65	0.31	0.02	0.91
		CV	5.48	6.10	2.82	0.15	7.71
3	1.11/1	M	5.52	11.52	11.86	14.27	14.10
		σ	2.02	1.37	0.15	1.02	0.35
		CV	26.53	11.87	1.26	7.11	2.49
4	1.22/1	M	8.56	9.70	15.16	15.24	14.34
		σ	3.92	0.97	0.69	0.16	1.45
		CV	25.76	9.95	4.56	1.06	10.14
5	1.64/2	M	9.28	14.86	24.67	18.11	15.80
		σ	3.78	5.57	5.60	0.80	1.01
		CV	26.75	37.48	22.69	4.41	6.40
6	1.74/2	M	8.91	12.17	17.39	16.85	16.71
		σ	0.60	0.46	0.96	1.11	0.03
		CV	6.73	3.80	5.51	6.59	0.15

r_e = Résistance extracellulaire spécifique

III.4.1. Résistance intracellulaire

La valeur moyenne de la résistance intracellulaire spécifique (r_i) qui se situe autour de 13.5Ω pour tous les arbres avant le déliègeage est demeurée relativement constante pour les arbres témoins. Par contre, chez les arbres déliègés, on observe une augmentation brutale de ce paramètre à partir du 7^{ème} jour (figure III.12). Les valeurs maximales ont été mesurées au quatorzième jour après déliègeage (r_i entre 26 et 30.41Ω). Ces variations sont fonction du coefficient de déliègeage (CD). On observe une tendance asymptotique des courbes d'évolution des arbres déliègés. Les coefficients de variations entre les mesures obtenues ont des valeurs relativement basses (Tableau III.4). Le coefficient de variation de la résistance intracellulaire varie entre 0.78% et 20.40%.

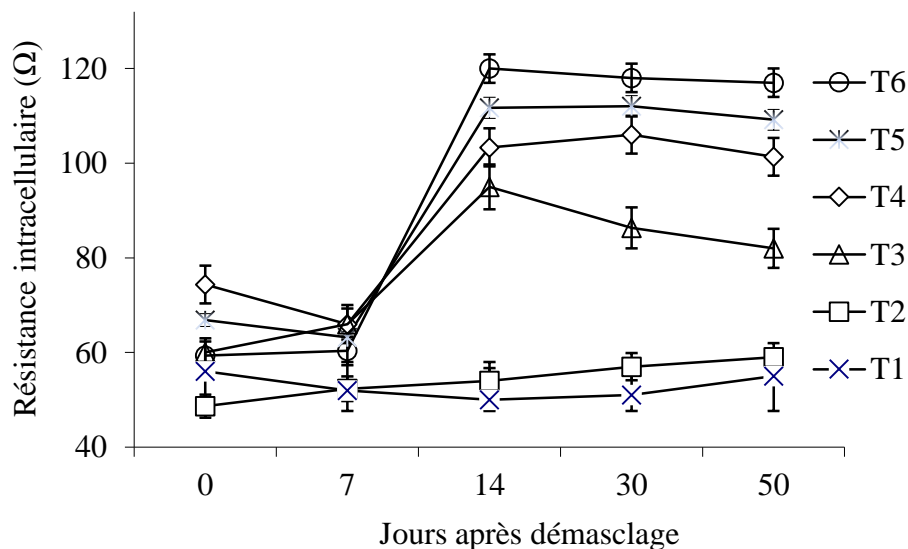


Figure III.12 Evolution de la résistance intracellulaire des feuilles de chêne-liège après déliègeage. Les deux arbres T₁ et T₂ ont servi comme témoins, les deux arbres (T₃ et T₄) déliègés pour la première fois avec CD respectivement 1,1 et 1,22, les deux autres arbres (T₅ et T₆) déliègés une fois avec respectivement CD 1,64 et 1,74. Les barres indiquent l'erreur standard.

Tableau III.4 Résistances intracellulaires des feuilles de chêne-liège, valeur moyenne M (Ω); Ecart-type σ ; Coefficient de variation CV(%).

N°arbre	CD/ND	Résistance intracellulaire r_i (Ω)					
		jour	0	7	14	30	50
1	0/0	M	13.45	14.50	15.57	13.59	14.88
		σ	0.71	1.43	1.22	0.67	0.48
		CV	5.28	9.89	7.83	4.89	3.25
2	0/0	M	13.19	14.72	14.16	14.59	15.12
		σ	0.59	0.97	0.99	0.29	0.79
		CV	4.50	6.50	6.95	1.95	5.22
3	1.11/1	M	15.42	21.04	26.08	23.10	21.71
		σ	2.83	1.00	2.37	0.95	0.64
		CV	14.32	4.84	9.10	4.12	2.93
4	1.22/1	M	19.94	18.51	27.04	28.37	25.95
		σ	1.56	0.49	0.21	0.20	0.88
		CV	7.83	2.63	0.78	0.69	3.38
5	1.64/2	M	11.26	21.59	28.84	22.63	18.46
		σ	0.38	4.40	5.83	0.92	0.34
		CV	3.34	20.40	20.22	4.06	1.81
6	1.74/2	M	13.17	16.83	30.41	30.55	29.64
		σ	1.81	2.04	1.49	0.73	1.01
		CV	13.96	12.12	4.89	2.40	3.39

r_i = La résistance intracellulaire spécifique

III.4.3. Temps de relaxation

Le temps de réponse au signal électrique des feuilles du chêne-liège est de l'ordre de 1.30ms avant le traitement. Puis une augmentation graduelle est observée pendant la période d'expérimentation (Figure III.13). Cette augmentation de l'ordre de 13% pour les arbres témoins, est plus marquée pour les feuilles des arbres démasclés et en particulier pour l'arbre T₆ où on a enregistré des variations de 73% au cinquantième jour après déliègeage, augmentation par rapport à la valeur prise avant le traitement. Les valeurs des écarts-types et des coefficients de variation calculées sont relativement faibles (Tableau III.5).

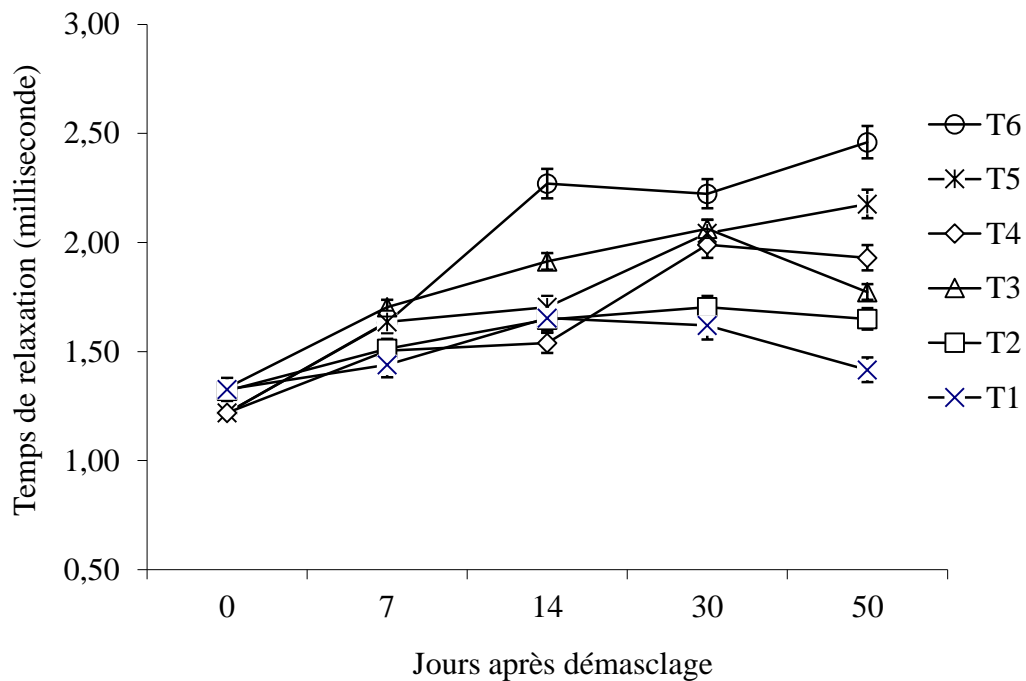


Figure III.13. Evolution du temps de relaxation des feuilles de chêne-liège après déliègeage. Les deux arbres T₁ et T₂ ont servi comme témoins, les deux arbres (T₃ et T₄) déliégés pour la première fois avec CD respectivement 1,1 et 1,22, les deux autres arbres (T₅ et T₆) déliégés une fois avec respectivement CD 1,64 et 1,74. Les barres indiquent l'erreur standard.

Tableau III.5. Constantes de temps des feuilles de chêne-liège : valeur moyenne τ (ms); Ecart-type σ ; Coefficient de variation CV(%).

N°arbre	CD/ND	Temps de relaxation τ (ms)					
		jour	0	7	14	30	50
1	0/0	M	1.33	1.44	1.65	1.72	1.42
		σ	0.11	0.00	0.11	0.31	0.19
		CV	8.00	0.00	7.00	18.00	13.00
2	0/0	M	1.32	1.51	1.65	1.70	1.65
		σ	0.00	0.07	0.10	0.10	0.10
		CV	0.00	4.00	6.00	6.00	6.00
3	1.11/1	M	1.33	1.70	1.91	2.06	1.77
		σ	0.11	0.10	0.13	0.60	0.01
		CV	8.00	6.00	7.00	29.00	1.00
4	1.22/1	M	1.22	1.50	1.54	1.99	1.93
		σ	0.00	0.09	0.09	0.00	0.05
		CV	0.00	6.00	6.00	0.00	3.00
5	1.64/2	M	1.22	1.64	1.70	2.04	2.18
		σ	0.00	0.11	0.10	0.39	0.16
		CV	0.00	7.00	6.00	19.00	7.00
6	1.74/2	M	1.22	1.63	2.27	2.22	2.46
		σ	0.00	0.06	0.00	0.45	0.19
		CV	0.00	4.00	0.00	20.00	8.00

III.4.4. Coefficient de distribution du temps de relaxation

Le coefficient de distribution du temps de relaxation ψ est resté presque constant au cours des expérimentations (valeurs comprises entre 0.68 et 0.78) (Figure III.14). Le coefficient de variation pour ce paramètre se situe entre 1 et 11% (Tableau III.6)

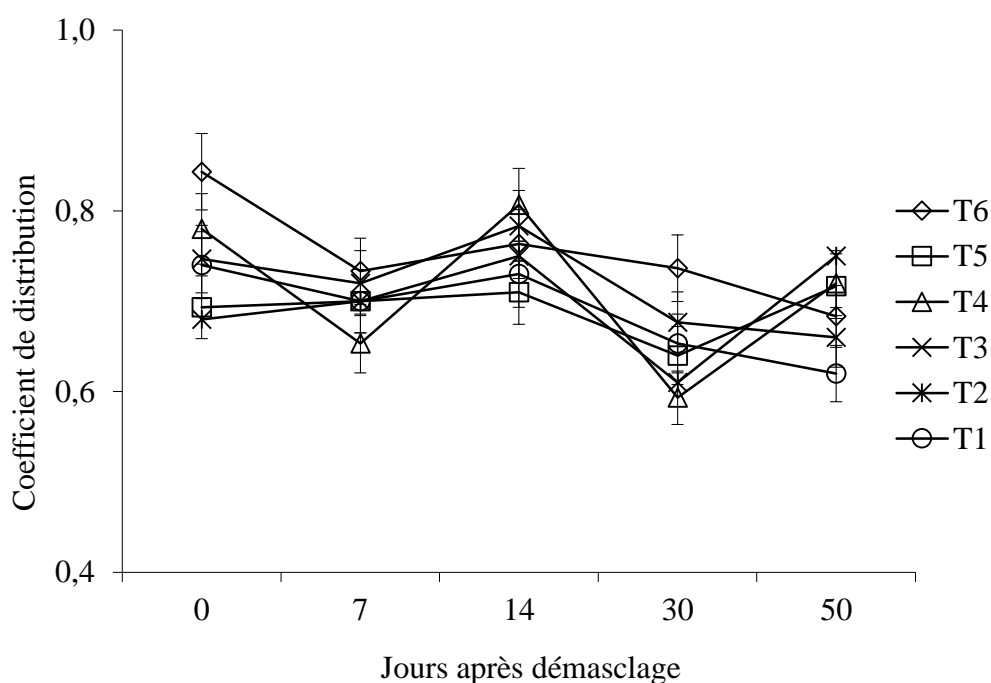


Figure III.14 Evolution du coefficient de distribution du temps de relaxation des feuilles de chêne-liège après déliègeage. Les deux arbres T₁ et T₂ ont servi comme témoins, les deux arbres (T₃ et T₄) déliégés pour la première fois avec CD respectivement 1,1 et 1,22, les deux autres arbres (T₅ et T₆) déliégés une fois avec respectivement CD 1,64 et 1,74. Les barres indiquent l'erreur standard.

Tableau III.6 Coefficient de distribution du temps de relaxation des feuilles de chêne-liège :
valeur moyenne M ; Ecart-type σ ; Coefficient de variation CV(%).

N°arbre	CD/ND	Coefficient de distribution ψ					
		jour	0	7	14	30	50
1	0/0	M	0.74	0.70	0.73	0.65	0.66
		σ	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02
		CV	2.00	3.00	2.00	4.00	3.00
2	0/0	M	0.68	0.70	0.75	0.61	0.75
		σ	0.03	0.02	0.00	0.03	0.01
		CV	4.00	3.00	0.00	4.00	1.00
3	1.11/1	M	0.75	0.72	0.78	0.68	0.66
		σ	0.04	0.01	0.02	0.04	0.01
		CV	6.00	1.00	2.00	6.00	2.00
4	1.22/1	M	0.78	0.65	0.81	0.59	0.72
		σ	0.02	0.04	0.01	0.04	0.03
		CV	2.00	6.00	1.00	7.00	6.00
5	1.64/2	M	0.69	0.70	0.70	0.71	0.68
		σ	0.07	0.04	0.08	0.00	0.01
		CV	10.00	5.00	11.00	0.00	2.00
6	1.74/2	M	0.84	0.73	0.76	0.74	0.68
		σ	0.03	0.01	0.03	0.03	0.05
		CV	3.00	2.00	4.00	4.00	7.00

III.5. EVOLUTION DE L'HUMIDITE DES FEUILLES

Les mesures de l'humidité ont été réalisées pendant l'été 2009 (7 Juillet, quelques heures avant le déliègeage 14 juillet (sept jours après déliègeage), 22 juillet (quatorze jours après déliègeage), 7 août (30 jours après déliègeage) et 27 août (cinquante jours après déliègeage). le calcul de l'humidité des feuilles a été réalisé à partir de l'équation (2. 7), avec M_H la masse de la feuille à humidité H , M_0 est la masse anhydre de l'échantillon obtenue après passage de la feuille dans une étuve à 103°C pendant 24h. Les résultats de mesures sont présentés sous forme de graphe (figure III.15) (Hakam et al., 2012c).

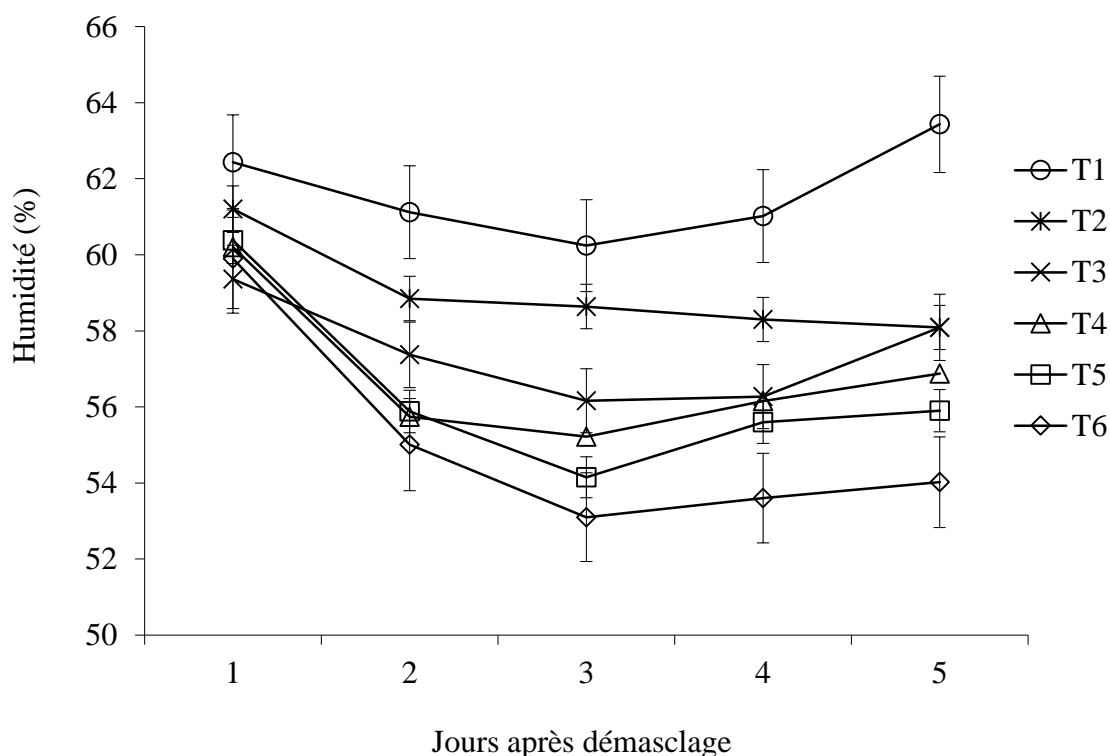


Figure III.15. Variation de l'humidité des feuilles de chêne-liège après déliègeage.

Les deux arbres T_1 et T_2 ont servi comme témoins, les deux arbres (T_3 et T_4) déliégés pour la première fois avec CD respectivement 1,1 et 1,22, les deux autres arbres (T_5 et T_6) déliégés une fois avec respectivement CD 1,64 et 1,74. Les barres indiquent l'erreur standard.

L'humidité des feuilles dont la valeur moyenne initiale est de 61% pour les 5 arbres de 45ans et de 63% pour l'arbre T1 de 35ans décroît progressivement pour tous les arbres aussi bien pour les arbres témoins que pour les arbres déliégés. Les valeurs les plus basses ont été mesurées le 14^{ème} jour après déliègeage pour tous les arbres échantillons. On a observé des diminutions de l'ordre de 5% pour les 2 arbres témoins contre 10,7% en moyenne pour les arbres déliégés. L'arbre T6 dont le coefficient de démasclage est le plus élevé (1.74) a subi la plus forte diminution de l'humidité (11.7%). Après le quatorzième jour, on a observé une légère augmentation suivie d'une tendance vers une asymptote des courbes de l'humidité des feuilles des arbres déliégés.

III.5.1. Effet du déliègeage (coefficient, nombre) et de la date d'expérimentation sur l'humidité des feuilles

Une analyse de la variance à un facteur nous a permis d'évaluer les effets individuels des paramètres tels que le coefficient de démasclage (CD), le nombre de déliègeage qu'a subit l'arbre (ND) et la date d'expérimentation (Tableau III.7). Compte tenu des trois valeurs de F obtenues, on est amené à rejeter l'hypothèse d'égalité nulle des moyennes de l'humidité pour les trois paramètres testés. Nous constatons donc qu'il y existe une différence hautement significative (à 1%).

Tableau III.7. Résultats ANOVA de l'humidité

Sources de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Carrés moyens	F
CD	4	333.344	83.336	29.154***
ND	2	330.535	165.268	43.493***
Date	4	203.058	50.764	9.420***

III.5.2. Corrélation entre l'humidité et les paramètres électro-physiologiques

L'humidité conditionne fortement les propriétés électriques des matériaux en général. Exception faite sur le coefficient de distribution du temps de relaxation, l'humidité des feuilles a un effet significatif sur les paramètres électro-physiologiques des feuilles de chêne-liège (Tableau III.8). La plus forte corrélation a été trouvée entre l'humidité et la résistance intracellulaire ($R=0.79^{**}$). Si à la date du 8 juillet, l'humidité n'a corrélé de façon significative qu'avec r_e , il a été observé une corrélation significative entre l'humidité et tous les paramètres électro-physiologiques à la date du 27 Août.

Tableau III.8. Coefficient de corrélation de Pearson du modèle de régression linéaire simple pour la comparaison des paramètres de spectroscopie d'impédance (EIS) avec l'humidité. Les coefficients de corrélations ont été calculés en utilisant les mesures individuelles ($N=90$) puis à chaque date d'expérimentation séparément ($N=18$) (les astérisques indiquent les différences statistiquement significatives (ns non significatif ; * $p<0.5$; ** $p<0.01$)).

Coefficient de corrélation de Pearson (r) à différentes dates d'expérimentation

(A) Paramètres EIS en fonction du coefficient de déliègeage (CD)

	Données individuelles	8 Juillet	14 Juillet	22 Juillet	7 Aout	27 Aout
R _i -CD	0.728**		0.61**	0.88**	0.81**	0.73**
R _e -CD	0.350**			0.77**	0.85**	0.81**
τ-CD	0.394**	0.62**	0.50*		0.51*	0.88**
f _c -CD	-0.35**	0.65**	-0.49*		-0.57*	-0.88*

(B) Paramètres EIS en fonction du nombre de déliègeage (ND)

	Données individuelles	8 Juillet	14 Juillet	22 Juillet	7 Aout	27 Aout
R _i -ND	0.688**		0.54*	0.79**	0.73**	0.65**
R _e -ND	0.374**			0.86**	0.83**	0.82**
τ-ND	0.438**	-0.56*	0.58*	0.54*	0.56*	0.89**
f _c -ND	-0.35*	0.59**	-0.56*	-0.52*	-0.58*	-0.87*

(C) Paramètres EIS en fonction de l'humidité (H)

	Données individuelles		8 Juillet	14 Juillet	22 Juillet	7 Aout	27 Aout
R _i -H	-0.788**			-0.63**	-0.83**	-0.84**	-0.73**
R _e -H	-0.519**		0.67**		-0.84**	-0.66**	-0.60**
Ψ-H							-0.55*
f _c -H	0.71			0.49*	0.49*	0.68	0.90**

(D) L'humidité (H) en fonction du coefficient de déliègeage (CD) du nombre de déliègeage (ND)

	Données individuelles	8 Juillet	14 Juillet	22 Juillet	7 Aout	27 Aout
H-CD	-0.741**	-0.71**	-0.93**	-0.97**	-0.88**	-0.83**
H-ND	-0.735**	-0.69**	-0.88**	-0.96**	-0.86**	-0.82**

La figure III.16 illustre la relation linéaire (significatif à 1%) entre les paramètres électro-physiologiques et l'humidité.

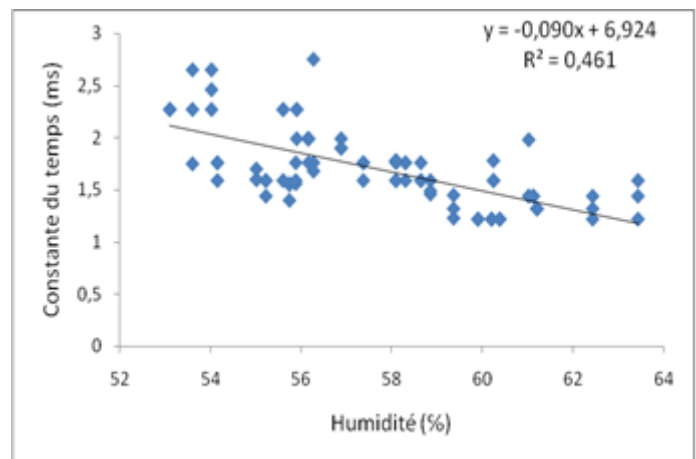
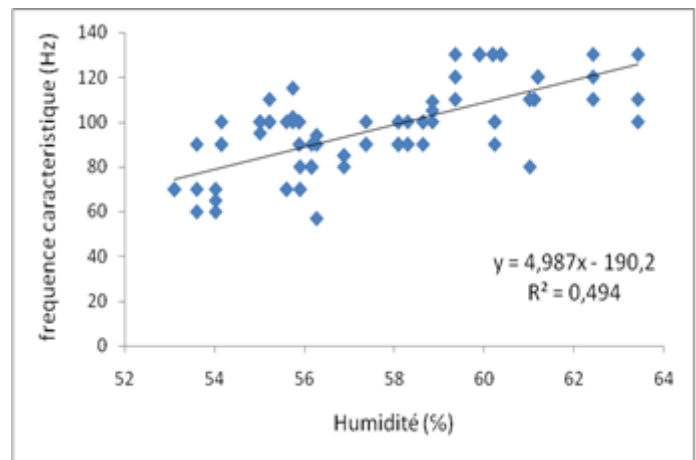
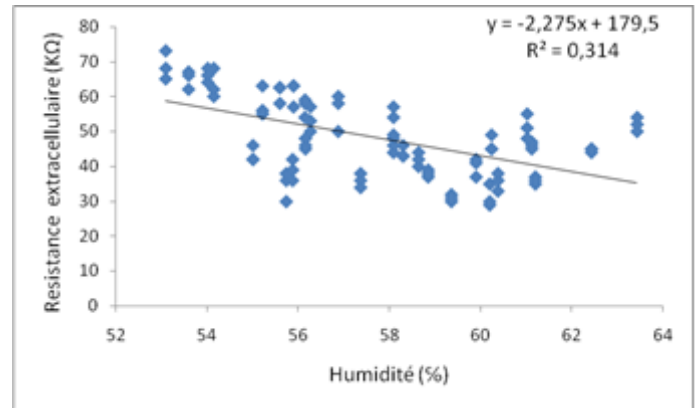
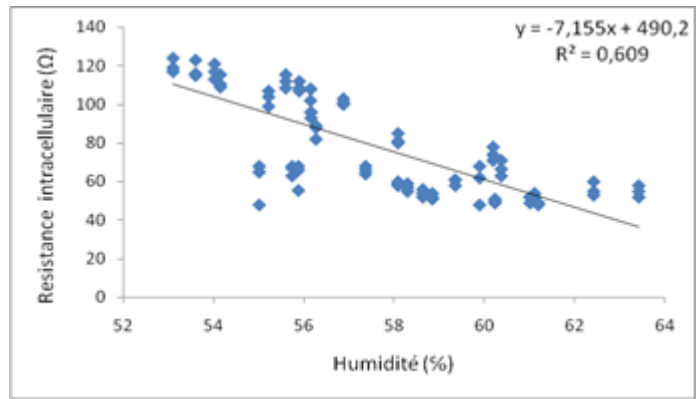


Figure III.16. Courbes de corrélation entre l'humidité des feuilles et leurs paramètres électrophysiologiques avec les coefficients de détermination correspondant.

III.6. EFFET DU DELIÈGEAGE (COEFFICIENT, NOMBRE) ET DE LA DATE D'EXPERIMENTATION SUR LES PARAMETRES ELECTRO-PHYSIOLOGIQUES

L'effet de la date est fort pour tous les paramètres électro-physiologiques (Tableau III.9). Il en est de même du coefficient de déliègeage et du nombre de déliègeages sur les deux résistances et le temps de relaxation. Par contre, aucun des traitements n'a un effet statistiquement significatif sur le coefficient de distribution.

Tableau III.9. Résultats ANOVA des paramètres électro-physiologiques

Paramètre		Sources de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Carrés moyens	F
ri		CD	4	1377.41	344.35	19.13***
		ND	2	1330.84	665.41	27.43***
		Date	4	985.73	246.43	8.63***
re		CD	4	240.18	60.04	5.98**
		ND	2	230.22	115.11	8.63***
		Date	4	566.61	141.65	14.60***
τ		CD	4	1.74	0.435	4.98**
		ND	2	1.63	0.81	7.00**
		Date	4	5.48	1.37	18.55***
ψ		CD	4	0.013	0.03	1.16ns
		ND	2	0.013	0.007	1.71ns
		Date	4	0.13	0.03	13.34***

III.7. DISCUSSIONS

III.7.1. Evolution des paramètres électro-physiologiques

Il a été montré que les valeurs théoriques sont en bon agrément avec les valeurs expérimentales. L'occurrence d'un seul arc de cercle pour le spectre typique d'impédance des feuilles avec un ajustement fortement satisfaisant du simple modèle DCE indique l'adéquation de ce modèle dans l'étude des feuilles. Ce résultat est en bon agrément avec les études existant déjà dans la littérature sur les feuilles d'olives (Mancuso, 1999), de rhododendron (Väinölä et al., 2000), du bouleau argenté (Repo et al, 2004) ou même de thé (Muzukami et al., 2007).

Les valeurs relativement basses des écarts-types et des coefficients de variation reflètent les variations raisonnables entre les échantillons. Dans le cas particulier de la résistance extracellulaire, plusieurs raisons pourraient expliquer la dispersion relativement élevée entre les données : d'une part, ce paramètre est obtenu à partir du spectre à basses fréquences lequel est perturbé comme nous l'avons déjà signalé par des instabilités au niveau du système, ce qui n'est pas le cas aux fréquences élevées. D'autre part, ces dispersions sont inhérentes à l'âge des feuilles, paramètre qui influence fortement le spectre à basses fréquences.

L'influence de l'âge sur le module de l'impédance aux basses fréquences est en accord avec les résultats présentés par d'autres auteurs (Repo et al., 2004 ; Muzukami et al., 2007) et est directement liée aux variations de la résistance extracellulaire telles que nous l'ont montré les résultats de la simulation.

Les réponses cellulaires des feuilles de l'année en cours au stress causé par le déliègeage ont été détectées par les paramètres électro-physiologiques, et ces différents paramètres ont été sensibles à différents facteurs. Les effets du déliègeage sont plus évidents à partir du 14^e jour après l'écorçage.

L'augmentation de la résistance intracellulaire durant l'été additionnellement aux effets d'écorçage pourrait s'expliquer par 2 hypothèses : une augmentation de la perméabilité de la membrane cellulaire avec pour conséquence une diffusion des ions de l'espace symplaste vers l'apoplaste et une diminution de la résistance extracellulaire. Cependant, nos mesures ont plutôt montré une augmentation de cette dernière. Une autre explication et la plus probable serait qu'il y a réduction de la mobilité des ions suite à l'évaporation d'eau dans les deux compartiments.

Mathématiquement, le temps de relaxation τ est mesuré au sommet de l'arc de cercle correspondant à l'équation $\omega\tau=1$ où ω représente la fréquence de coupure. Telle que nous l'avons sitôt observée dans les résultats de la modélisation, une augmentation du temps de réponse de la cellule contribue à décaler la bande de fréquences à laquelle se produit la transition vers les basses fréquences, avec une diminution de la réactance et par conséquent une augmentation de la capacité de la membrane. En effet, compte tenu du modèle électrique adopté, entre la capacité et le temps de relaxation il existe la relation $\tau = r^{1/\psi} C$.

L'interprétation biologique des variations de τ n'est pas connue (Repo et al., 2000) ; il a été proposé que l'altération des propriétés de la membrane cellulaire affecte le temps de relaxation des feuilles d'olives (Mancuso et al., 1996, cité par Repo, 2000), et par conséquent r et/ou C , cette assertion n'est pas soutenue par nos analyses car une altération de la membrane contribue à une diminution de la capacité C . Or, les résultats de la modélisation montrent plutôt une augmentation de C avec τ à ψ constant. Par contre, les résultats de Muzukami et al (2007) seraient en concordance avec les nôtres. En effet, ces auteurs ont trouvé une augmentation de τ avec la croissance des feuilles de thé, c'est-à-dire avec le taux de matière sèche, ou mieux avec la diminution de l'humidité. Le temps de relaxation et la résistance extracellulaire augmentent quand l'humidité diminue ; ainsi la quantité d'eau pourrait partiellement expliquer ce comportement de r et τ . Ces résultats pourraient nous laisser penser que le déliègeage contribue à la maturité précoce des feuilles des arbres, c'est-à-dire au vieillissement de ce dernier. Ce vieillissement précoce des feuilles pourrait contribuer plus ou moins à une diminution de la durée de vie de l'arbre.

Les diagrammes d'impédance présentent un comportement CPE traduit par le paramètre ψ compris entre 0.68 et 0.72. Ce comportement CPE peut s'expliquer soit par une distribution des résistances aux fréquences élevées le long du rayon de l'électrode liée à la distribution du courant et du potentiel à la surface de l'électrode (distribution à 2 dimensions), soit par la présence d'hétérogénéités dans l'épaisseur de l'échantillon testé liée à une distribution de capacités (distribution à 3 dimensions) (Jorcin, 2006).

Les valeurs de ce paramètre existent dans la littérature pour les feuilles de différentes espèces : $\psi=0.66$ pour les feuilles du bouleau argenté (Repo et al 2004); $\psi=0.61$ pour les feuilles de thé (Mizukami 2007) ; $\psi=0.57$ dans le pin écossais (Repo et al 1994) ; $\psi=0.73$ dans les feuilles d'olives (Mancuso, 1999). Du point de vue biologique, Repo et al (2004) expliquent la valeur de ce paramètre différente de 1 par l'existence de différents types de molécules dans les

matériaux diélectriques ; dans les matériaux biologiques par exemple, plusieurs sources peuvent contribuer à la valeur de ce paramètre incluant la variabilité biologique, l'anisotropie de l'orientation, l'hétérogénéité intracellulaire.

Tous ces phénomènes conduisent à l'existence de différents processus de relaxations dont la conséquence directe est la distribution du temps de relaxation, c'est-à-dire à une dépression de la boucle capacitive (centre de l'arc de cercle en dessous de l'axe des x).

III.7.2. Evolution de l'humidité

La diminution de l'humidité, indépendamment du traitement pour tous les arbres, pourrait s'expliquer par la diminution progressive des nappes d'eau souterraines en été où aucune pluie n'a été signalée pendant la période d'expérimentation. Les résultats de Repo et al. (2008) par des mesures d'humidité des tiges du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) montrent des baisses d'humidité plus accentuées pour les tiges de l'année en cours que pour celles de l'année antérieure que ces auteurs expliquent par le phénomène de déshydratation qui se produit majoritairement au mois d'Août et se prolongent jusqu'au mois de Novembre. Ces résultats pourraient expliquer le fait que l'humidité soit moins affectée par le déliègeage, comparativement aux effets de ce traitement sur les paramètres électrophysiologiques; Les mesures de l'humidité ayant été réalisées non seulement sur les feuilles de l'année en cours mais sur celles de l'année précédente, des baisses d'humidité plus accentuées pour les arbres démasclés pourraient s'expliquer par des pertes d'eau par évaporation au niveau des surfaces écorcées. En effet, Correia et al., (1992) ont mesuré de grandes quantités d'eau perdues au niveau du tronc déliégé ; ces auteurs expliquent les pertes d'eau excessives par le fait que les arbres déliégés présentent de larges surfaces des tissus vivants exposées et leurs proximités avec le système de transport favorise l'évaporation d'eau. Ces pertes d'eau déjà maximales le jour du déliègeage continuent d'exister jusqu'au cinquantième jour (Correia et al., 1992) mais n'affectent fortement l'humidité des feuilles que le quatorzième jour après déliègeage.

Les courbes d'humidité et celles des deux résistances présentent une tendance à l'asymptote 21 jours après le déliègeage. Plusieurs explications pourraient aller en faveur de ce comportement :

- Soit la réaction de l'arbre à équilibrer son déficit hydrique par la diminution progressive de la transpiration au niveau des feuilles (Correia, 1992) ;
- Soit par régulation stomatique (ouverture et fermeture des stomates), en diminuant ainsi les pertes d'eau ;
- Soit par la formation d'une nouvelle couche de phellogène avec régénération immédiate de la fonction du liège laquelle, à cause de l'imperméabilité du liège, limite les pertes d'eau par évaporation (Natividade, 1950).

III.8. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons observé les tendances de variations des spectres d'impédances calculés en fonction des paramètres d'intérêt (résistance du milieu extracellulaire, résistance du milieu intracellulaire, angle de phase). Les variations des impédances mesurées sont en accord avec la réponse fréquentielle d'un modèle électrique composé d'une résistance (traduisant la résistance du milieu extracellulaire au passage du courant électrique) en parallèle avec un CPE (matérialisant le comportement distributif des temps de relaxation de la cellule, le tout en série avec une résistance (traduisant le passage des fuites de courant dans le milieu interne à la cellule). Cette première étude nous laisse supposer que le modèle validé pourra être sensible aux paramètres électriques caractéristiques de l'échantillon testé.

Ces remarques doivent néanmoins être nuancées pour plusieurs raisons : d'une part, il existe des contraintes métrologiques, qui n'apparaissent pas dans le cadre idéal de la modélisation électrique proposée ; d'autre part, les mesures sont faites sur des échantillons soumis à divers stress environnementaux hormis le stress dû au déliègeage induisant un grand nombre de paramètres sur lesquels nous n'avons aucune maîtrise. Ces contraintes pourront limiter la sensibilité de mesure dans la configuration réelle.

CONCLUSION GENERALE

L'étude présentée dans ce mémoire concerne l'effet du déliègeage sur les paramètres électro-physiologiques des feuilles de chêne-liège.

Dans la première partie de ce travail, une synthèse bibliographique a montré que le phénomène de déliègeage est très complexe ; il expose une partie considérable des tissus vivants de l'arbre et provoque une plaie étendue. La grande quantité d'eau perdue par la surface décapée est susceptible d'influer sur l'équilibre de l'eau et, directement ou indirectement, limite les processus physiologiques.

La deuxième partie de ce mémoire a été consacrée à la présentation des différents matériels et méthodes utilisés. Il s'agit de la description de la zone où ont été récoltés les échantillons, de l'appareillage de mesure et des procédures de détermination des différents paramètres par spectroscopie d'impédance.

Dans des échantillons biologiques, la proportion de courant circulant dans les espaces extracellulaires (espaces intercellulaires entre les cellules) et les espaces intracellulaires dans les tissus dépend de la fréquence du courant alternatif. A basse fréquence, le courant alternatif traverse l'espace extracellulaire. Lorsque la fréquence augmente, les membranes cellulaires deviennent plus conductrices et par conséquent, la quantité de courant intracellulaire augmente.

Les spectres d'impédance ont été mesurés avec deux électrodes Ag / AgCl reliées au dispositif de mesure d'impédance (LCZ mètres 3330 de marque Hewlett-Packard). Les feuilles ont été orientées verticalement lors de l'exécution des mesures d'impédance. Les parties réelle (Z_r) et imaginaire (Z_i) de l'impédance ont été mesurées dans une plage de fréquence de 40 Hz à 100 kHz. La tension d'entrée du signal était de 30 mV (rms). La section de la partie conductrice

d'électrodes est de 0,78 cm² correspondant à un disque de 1 cm de diamètre. Après les mesures d'impédance, les échantillons ont été pesés et séchés à 100 ° C ± 3 pendant 24 heures. L'échelle de précision 1mg a été utilisée. Les taux d'humidité des feuilles ont été calculés.

Lorsque les variations de l'amplitude et de la phase du courant alternatif sont transformées dans

le plan complexe, elles induisent un spectre d'impédance variable avec la fréquence intrinsèque.

Dans cette étude, le modèle mathématique ZARC illustré par un schéma équivalent a été ajusté aux données. Le modèle ZARC comprend un élément de circuit distribué (DCE) en série avec une résistance (R_{∞}). L'élément DCE inclut un élément de phase constante (CPE) en parallèle avec une résistance (R).

La troisième et dernière partie de ce travail a été consacrée aux résultats et discussions.

Les résultats des mesures de l'humidité des feuilles ont permis de remarquer que ce paramètre a diminué pendant la période d'expérimentation, aussi bien pour les arbres déliégés que pour les arbres témoins. Cette baisse plus prononcée pour les arbres déliégés a été attribuée aux pertes d'eaux par évaporation au niveau du tronc écorcé.

Les résultats des mesures SIE dans le plan complexe entre 40 Hz à 100 kHz pour trois jeunes feuilles de chêne-liège d'une même branche ont été présentés.

Le spectre d'impédance de chaque feuille a un seul arc en forme de parabole, où la partie supérieure correspond à la valeur de fréquence caractéristique du matériau f_c et l'intersection de la parabole avec l'axe des x donne le R_{∞} et R_e .

Le rayon de l'arc augmente avec la maturité des feuilles.

Nous avons observé une augmentation des résistances intra et extracellulaires ainsi que du temps de relaxation de même lié à la décroissance de l'humidité des feuilles.

L'étude comparative réalisée a montré que le modèle de circuit distribué qui tient en compte la distribution des constantes de temps est en meilleure adéquation avec le spectre d'impédance des feuilles de chêne-liège. Les paramètres variés issus de ce modèle sont très sensibles aux variations physiologiques liées au stress causé par le déliègeage de l'arbre.

Nous avons attribué ces différentes perturbations des propriétés physiques et physiologiques à la réaction de l'arbre face au stress auquel il est soumis ; de sorte que la tendance générale à l'asymptote 21 jours après le démasclage pourrait signifier que l'arbre cherche à équilibrer son déficit hydrique.

Ce résultat est en accord avec les études antérieures sur les feuilles d'olives (Mancuso 1999), les feuilles de Rhododendron (Väinölä et al., 2000), les feuilles du bouleau argenté (Repo et al. 2004) ou les feuilles du thé (Mizukami et al., 2007).

L'augmentation des résistances intra et extracellulaire pourrait être en relation avec les pertes d'eau après déliègeage.

L'augmentation de la résistance intracellulaire pendant l'été conjuguée avec l'effet de déliègeage pourrait indiquer une diminution de la teneur électrolytique et l'augmentation du sucre dans la cellule.

En effet, telle que mentionnée par Mancuso (1999), la diminution de la résistance intracellulaire dans les feuilles d'olives pendant l'hiver a été le résultat d'une augmentation de la teneur électrolytique et une diminution de la concentration en sucre cellule.

La diminution de toutes les résistances, 21 jours après l'écorçage, peut être expliquée par réaction de la plante à équilibrer le déficit en eau par la régulation stomatique (ouvertures et fermetures des stomates), les pertes d'eau sont réduites et la plante a tendance à retrouver son humidité.

L'augmentation du temps de relaxation (τ) avec un coefficient de déliègeage plus élevé signifie que la valeur de la fréquence caractéristique (f_c) a été déplacée vers les basses fréquences.

Dans les matériaux diélectriques, qui se composent de différents types de molécules, par exemple échantillons biologiques, des sources multiples peuvent contribuer au paramètre 'temps de relaxation' y compris la variabilité biologique, l'anisotropie d'orientation de la cellule, l'hétérogénéité intracellulaire, les structures de composants multiples et l'existence d'une gamme de différents processus de relaxation (Repo 2004).

La comparaison des moyennes des différents paramètres par l'ANOVA a permis d'évaluer l'influence du traitement (coefficient et nombre de déliègeage) et de la date d'expérimentation sur les différents paramètres dépendants. En effet, un effet hautement significatif du traitement et de la date d'expérimentation a été trouvé sur les paramètres électro-physiologiques et l'humidité.

La teneur en humidité des feuilles tend vers une asymptote, 21 jours après déliègeage. On peut présenter deux explications à ce phénomène: soit la réaction de l'arbre à équilibrer son déficit hydrique par une diminution progressive de la transpiration au niveau des feuilles (Correia et al.1992), ou la formation d'une couche phellogène nouvelle qui limite les pertes d'eau par évaporation (Natividade 1950).

En conclusion, ce fut la première fois que SIE a été appliquée pour étudier l'effet du déliègeage sur le stress hydrique des feuilles de chêne-liège '*Quercus Suber L*'. Les paramètres d'impédance ont été significativement sensibles aux variations physiologiques dans les feuilles.

Selon cette technique, les arbres semblent équilibrer leur déficit hydrique 21 jours après le déliègeage.

Cependant, le déliègeage a eu lieu pendant l'été, lorsque les arbres ont déjà été soumis à d'autres contraintes environnementales ; par conséquent, il y avait un grand nombre de variables sur lesquelles nous n'avons eu aucun contrôle. D'autres recherches sont nécessaires pour évaluer la vitesse dite de l'écart à l'équilibre hydrique dans le but de définir le coefficient de déliègeage spécifique pour chaque arbre en fonction des caractéristiques de l'arbre.

BIBLIOGRAPHIE

A. Aafi, 2006. La Mamora. Encyclopédie du Maroc, N°21 : 7199-7200.

A. Aafi, 2007. Etude de la diversité floristique de l'écosystème de chêne-liège de la forêt de la Mamora. Thèse de Doctorat de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc, 190 pages.

A. Aurengo, B. Auvert, F. Grémy, F. Leterrier, T. Petit Clerc, 1982. Biophysique. François Grémy, Flammarion, médecine sciences.

S. Bayod, 1999. Les applications de la bioimpédance, Thèse 3^{ème} cycle, Université de Technologie de Compiègne, France, p. 97-99.

A. Benabid, M. Fennane, 1994. Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa* 14: 21-97.

A. Benabid, (2000). Flore et écosystème du Maroc : évaluation et préservation de la biodiversité. Ibis Press, Paris, 357 p.

Blanquet Braun, R. Maire (1924). Etudes sur la végétation et la flore Marocaines. Mémoires de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. N°VIII, première partie, p. 160-163

N. Belahbib, M. H. Pemonge, A. Ouassou, H. Sbay, A. Kremer, J. Petit (2001). Frequent cytoplasmic exchanges between oak species that are not closely related : *Quercus suber* and *Quercus ilex* in Morocco. *Molecular Ecology*, 10: 2003-2012.

P. Boudy, 1950. Economie Forestière Nord Africaine, Tome 2, Fascicule I et Fascicule II, Monographie et Traitement des Essences Forestières, Edition Larose, Paris, France. 878p.

P. Boudy, 1952. Guide forestier en Afrique du Nord. Edition La Maison Rustique, Paris, 505 p.

K. S. Cole, R. H. Cole, 1941. Dispersion and Absorption in Dielectrics I. Alternating Current Characteristics. *J. Chem. Phys.* 9(4), 341–351.

O. A. Correia, G. Oliveira, M. A. Martins-Loução, F. M. Catarino, 1992. Effects of bark-stripping on the water relations of *Quercus suber* L.. *Scientia. Gerundensis* 18:195-204.

A. Costa, H. Pereira, A. Oliveira, 2001. A dendroclimatological approach to diameter growth in adult cork-oak trees under production. *Trees* 15:438-443.

A. Costa, H. Pereira, A. Oliveira, 2003. Variability of radial growth in cork oak adult trees under cork production, *Forest Ecology and Management*, 175: 239-246.

A. Costa, H. Pereira, A. Oliveira, 2004. The effect of cork-stripping damage on diameter growth of *Quercus suber* L. *Forestry* 77(1):1-8.

M. A. Cox, M. I. N. Zhang, J. H. M. Willison, 1993. Apple bruise assessment through electrical impedance measurements. *J. Hortic. Sci.* 63: 393-398.

E. De Sousa, S. El Antry Tazi, Z. Atay Kadiri, M. Abourouh (2008). Problématique des subéraies dans le bassin méditerranéen, *Annales de la Recherche forestière au Maroc* 39:63-73.

C. Durand, M. Bellanger, M. Decoust, 2004. Etat sanitaire de la subéraie Varoise ; Impact du démasclage et de la présence de l'insecte *Platypus cylindrus* F. Mémoire de 3^{ème} cycle, Université Aix Marseille III, France 21p.

A. El Abid (2008). Approche multisectorielle pour une gestion durable des subéraies de la Maâmora. *Annales de la Recherche forestière au Maroc* 39:103-107.

S. El Antry Tazi, M. Abourouh, A. Aafi (2008a). Etat des connaissances Scientifiques sur les subéraies : Bilan et perspectives. *Annales de Recherche forestière au Maroc*, Tome spécial 39 : 9-18

S. El Antry Tazi, N. Maatouf, M. Haddan (2008b). Les principaux champignons et insectes ravageurs du chêne-liège au Maroc et quelques mesures susceptible de minimiser leurs dégâts, *Annales de la Recherche forestières au Maroc* 39:220-226.

A. El Asri, A. El Abid, F. Benchekroun, 1996. Production potentielle de bois mine dans une plantation de Pin maritime en forêt de la Mamora. *Annales de Recherche Forestière*. Rabat, Maroc, 29, 114-125.

A. El Fadili, 2003. Etude de la qualité du liège de reproduction au niveau des subéraies de plaine et essai de cartographie de la qualité de liège de la Maâmora, Mémoire de 3^o cycle, E.N.F.I, Salé, Maroc.

L. Emberger (1939). Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 1/500 000. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich*, 14:40-157.

M. Ezzaim, 2001. Etude du calibre du liège en fonction des régions subéricoles du Maroc (Cas des subéraies de plaine). Mémoire de 3^{ème} Cycle, ENFI, Salé, Maroc, 109 p.

C. Fialho, F. Lopes, H. Pereira (2001). The effect of cork removal on the radial growth and phenology of young cork oak trees. *Forest Ecology and Management* 141:251-258.

H. Fricke, 1932. The theory of electrolytic polarization. *Philos. Mag.*, 14:310–318.

S. Garchi, 2002. Effets de l'intensité de démasclage sur la formation du liège. *Annales de la recherche forestière au Maroc* 35 : 88-95

S. Garchi, T. Sghaier, 2008. Etude de l'effet du coefficient du démasclage et de la grosseur des tiges sur la croissance en épaisseur du liège : résultats d'un essai multi-sites après 10 ans de croissance. *Geo-Eco-Trop*, 32 : 21-28

C. G. Greenham, K. Helms, W. J. Muller, 1978. Influence of virus inflections on impedance parameters. *J. Exp. Bot.* 29, 867-877.

C. G. Greenham, P. G. Randall, W. J. Muller, 1982. Studies of phosphorus and potassium deficiencies in *Trifolium subterraneum* based on electrical measurements. *Revue canadienne de botanique*, 60, 634-644.

A. Haddioui, 1994. Production et industrie des lièges au Maroc, réalités et perspectives, Mémoire de 3^{ème} cycle de l'INAU, Rabat, 127 pp.

A. Hakam, M. Magne Takam, M. Chokairi, A. Ettouhami, B. Mohamdou, A. El Alami, A. El Abid, A. Famiri, M. Ziani, 2009. Etude par spectroscopie d'impédance de l'effet du démasclage sur les propriétés physiologiques et électro-physiologiques des feuilles de chêne-liège (*Quercus Suber* L.). Journées d'information : Contrôler la qualité du bois sans le détruire : de l'arbre sur pied jusqu'au produit fini. 21-22 octobre, Mont-de-Marsan, France.

Abdelillah Hakam, Mariange Magne Takam, Mustapha Chokairi, Noureddine Alami Chantoufi, Zeindene Hamoutahra, Abdelaziz El Alami, Aabderrahim Famiri, Mohsine Ziani, Joseph Gril, 2012a. Effect of bark stripping on the electrical impedance of *Quercus Suber* leaves. *Maderas Ciencia y tecnología* 14(2):195-208.

A. Hakam, M. Magne Takam, M. Chokairi, A. El Alami, Z. Hamoutahra, N. Alami, A. Famiri, M. Ziani, F. Ghailane¹, B. Mohamadou, 2012b. Bark stripping effect of Cork Oak (*Quercus Suber* L.) detected using moisture content measurements of leaves. *Phys. Chem. News* 63: 73-77

Abdelillah Hakam, Mariange Magne Takam, Mustapha Chokairi, 2012c. Effet du démasclage sur l'impédance électrique des feuilles de chêne liège. Premières journées scientifiques du GDR 3544 'Sciences du Bois' CIRAD, Montpellier, 26-28/11/2012

A. Hammoudi (2002). Subéraie et biodiversité du paysage. Colloque Vivexpo. Inst. Médit. du liège. France.

F. R. Harker, J. H. Maindonald, 1994. Ripening of nectarine fruit, changes in the cell wall, Vacuole, and membranes detected using electrical impedance measurements. *Plant Physiol.*106:165-171.

A. Inaba, T. Manabe, H. Tsuji, T. Iwamoto, 1995. Electrical impedance analysis of tissue properties associated with ethylene induction by electric currents in Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Physiol.* 107, 199-205.

- A. K. Jonscher, 1983, Dielectric Relaxation in Solids. Chelsea Dielectrics Press, London.
- J. B. Jorcin, M. E. Orazem, N. Pébère, B. Tribollet, 2006. CPE analysis by local electrochemical impedance spectroscopy, *Electrochimica Acta* 51, 1473–1479.
- S. Laarabi, K. EL Kinani, A. Ettouhami,; M. Limouri, 2005a. Impédance in vivo des organes aériens de certaines plantes mono- et dicotylédones. *C. R. Biologies* 328:253-262
- S. Laarabi, K. EL Kinani, A. Ettouhami, M. Limouri, 2005b. Analyse spectrométrique, in vivo, de l'impédance électrique de la première feuille de maïs (*Zea mays* L.) en fonction des conditions hydriques du sol et de l'atmosphère. *C. R. Biologies* 328:493-503.
- A. L. Lehninger, 1972. Biochemistry (The molecular basis of cell structure and function), Worth Publishers, Inc., New York. *Plant Cell Physiology* 34, 1151-1157.
- B. Lepoutre et M. Combes, « La Mamora », Les Cahiers de la Recherche Agronomique, série Congrès de Pédologie méditerranéenne, 1966, Madrid, no 24 « Description des régions traversées », 1967, p. 279-295.
- J. R. Macdonald, 1987. Impedance spectroscopy: emphasizing solid materials and systems. New York: John Wiley & Sons, Inc 368 p.
- J. R. Macdonald, 1990. Impedance spectroscopy: old problems and new developments. *Electrochim. Acta* 35(10):1483-1492.
- J. R. Macdonal, 1995. Exact and Approximate Nonlinear Least Squares Inversion of Dielectric Relaxation Spectra. *J. Chem. Phys.* 102:6241-6250.
- R. G. MacDougall, R. G. Thompson, H. Piene, 1987. Stem electrical capacitance and resistance measurements as related to total foliar biomass of balsam fir trees. *Canadian Journal Of Forest Research*, 17(9), 1070-1074.
- M. Magne Takam, A. Hakam, M. Chokairi, B. Mohamadou, A. El Alami, A. El Abid, A. Famiri, M. Ziani, 2010. Determination of the spectroscopic parameters of the bark -stripped cork oak

(*Quercus suber* L) leaves at frequency rangin from 40 HZ to 100 KHZ. Poster presentation. Joint international workshop IAWS Executive Committee / 7th ESTB (School of Wood Science and Technology). March, 22nd-25th. Faculty of Sciences, Rabat, Morocco and Al Akhawayn University, Ifrane, Morocco.

S. Mancuso, E. Rinaldelli, 1996. Response of young mycorrhizal and non mucorrhizal plants of olive tree (*Olea europae* L.) to saline conditions. II. Dynamics of electrical impedance parameters in shoots and leaves, *Advances in Horticultural Sci.*, 10(3), 135-145.

S. Mancuso, 1999. Seasonal dynamics of electrical impedance parameters in shoots and leaves relate to rooting ability of olive (*Olea europaea*) cuttings. *Tree physiology* 19:95-101

GH. Markx, CL. Davey, DB. Kell (1991) Dielectric permittivity and the bruggeman probe : novel techniques for the online dtermination of biomass concentration in plant cell cultures. *J Biotechnol*, 19 :145–158.

S. Massat, et D. Oukasso (1993). Objectifs et Techniques d'Aménagement des Subéraies au Maroc. Actes de Session de Formation Continue, ENFI, Salé, Maroc, pp. 62-65.

Messali S. (2003) Le liège : histoire, transformation et utilisation. Alger: Ed. Jijel Liège Etanchéité. . 7 p. (brochure).

O. M'Hirit (1997) Le Chêne-liège au Maroc, Stratégie de Conservation et d'Amélioration. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc*, numéro spécial.

O. M'hirit, P. Blerot, 1999. *Le grand livre de la forêt marocaine* Editions, Mardaga, 280 pages.

Y. Mizukami, K. Yamada, Y. Sawai, Y. Yamaguchi, 2007. Measurement of fresh tea leaf growth using electrical impedance spectroscopy. *Agricultural journal* 2(1):134-139.

N. Muramatsu, K. Hiraoka, 2007. Water status detection of Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc) trees using an electrical impedance method, *Environ. Control Biol.*, 45 (1) 1-7.

J. V. Natividade, 1938. Técnica cultural dos sobreirais. II. Descortiçamento, Ministerio do Comércio e Industria, Junta Nacional da Cortiça, Lisboa, 72 pp.

J. V. Natividade, 1950. *Subericultura*. Ministerio de Economia, Direcção General dos Serviços Florestais e Aquícolas. Lisboa, 387 p.

J. V. Natividade, 1956. Subériculture, Edition Française de l'Ouvrage Portugais Subéricultura. ENGREF. Nancy, France, 303 pp.

Teresa M. Pinto, José M. G. Torres-Pereira, 2006. Bark stripping in cork oak (*Quercus suber* L.): effect of an antitranspirant application on gas exchange and water relations of the stripped surface. *Trees* 20:247-252.

M. Piquemal, 2005. Acupuncture et membrane cellulaire au vu de la bioimpédance *Acupuncture & Moxibustion*, 4(4) 307-314.

J. P. Privé, M. I. N. Zhang, 1996. Estimating cold stress in 'Beautiful Arcade' apple roots using electrical impedance analysis. *Hort. Technology* 6, 54-58.

P. Quézel et F. Médail, 2003 : *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 592 p.

T. Repo, M. I. N. Zhang, 1993. Modelling Woody Plant Tissues Using a Distributed Electrical Circuit, *Journal of Experimental Botany*, 44 (262) 977-982.

T. Repo, M. I. N. Zhang, A. Ryyppö, E. Vapaavuori, S. Sutinen, 1994. Effects of freeze-thaw injury on parameters of distributed electrical circuits of stems and needles of Scots pine seedlings at different stages of acclimation. *J. of Exp. Bot.* 45:823-833.

T. Repo, G. Zhang, A. Ryyppö, R. Rikala, 2000. The electrical impedance spectroscopy of Scots pine (*Pinus sylvestris* L) shoots in relation to cold acclimation. *J. of Exp. Bot.* 51(353):2095-2107.

T. Repo, E. Oksanen, E. Vapaavuori, 2004. Effects of elevated concentrations of ozone and carbon dioxide on the electrical impedance of leaves of silver birch (*Betula pendula*) clones. *Tree physiology* 24:833-843.

T. Repo, S. Sutinen, P. Nöjd, H. Mäkinen, 2007. Implications of delayed soil frost thawing on the physiology and growth of Norway spruce. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22:118-127.

T. Repo, K. Mononen, L. Alvila, T. T. Pakkanen, H. Hänninen, 2008. Cold acclimation of pedunculate oak (*Quercus robur* L) at its northernmost distribution range. *Environmental and Experimental Botany* 63, 59-70.

A. Ryyppö, T. Repo, E. Vapaavuori, 1998. Development of freezing tolerance in roots and shoots of Scots pine seedlings at nonfreezing temperatures. *Can. J. For. Res.* 28:557-65.

P. Quézel et F. Médail (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 592 p.

J, B. D. Santos, 1940. Estomas e actividade estomática no sobreiro, *Publicações da Direcção Geral dos Serviços Florestais e Aquícolas*, 7: 5-53.

M.N.S. Santos, E.M.R. Sousa, 1997. Bases para a Recuperação do (eds) Sobreiro e Cortiça, Lisboa, pp 294-302

SPSS. v. 11.0

D. G. Stout, 1988a. Effect of cold acclimation on bulk tissue electrical impedance: I Measurements with birdsfoot trefoil at subfreezing temperatures, *Plant Physiol.* 86(1):275-282.

D.G. Stout, 1988b. Effect of cold acclimation on bulk tissue electrical impedance II measurements with alfalfa and birdsfoot trefoil at nonfreezing temperatures, *plant physiol.* 86(1), 283-0287

G. I. Torgovnikov, 1993. *Dielectric properties of wood and wood-based materials*. Springer-Verlag, New York 196 p.

A. Väinölä, T. Repo, 2000. Impedance spectroscopy in frost hardiness evaluation of *Rhododendron* leaves. *Annals of Botany* 86:799-805.

C. Werner, O. Correia, 1996. Photoinhibition in cork-oak leaves under stress: Influence of the bark-stripping on the chlorophyll fluorescence emission in *Quercus suber* L. *Trees* 10:288-292

S. A. Yessad (2000). Le chêne liège et le liège dans les pays de la Méditerranée occidentale. Louvain La Neuve : Forêt Wallone ASBL. 190 p.

M. I. N. Zhang, J. H. M. Willison, 1992a. Electrical impedance analysis in plant tissues: in vivo detection of freezing injury. *Can. J. Bot.* 70, 2254–2258.

M. I. N. Zhang, J. H. M. Willison, 1992b. Electrical impedance analysis in plant tissues: The effect of freeze-thaw injury on the electrical properties of potato tuber and carrot root tissues. *Canadian Journal of Plant Science* 72(2), 545-553.

M. I. N. Zhang, J. H. M. Willison, 1993a. Electrical impedance analysis in plant tissues: impedance measurements in leaves. *J. Exp. Bot.* 44,1369–1375.

M. I. N. Zhang, J. H. M. Willison, M. A. Cox, S. A. Hall, 1993b. Measurement of heat injury in plant tissue by using electrical impedance analysis. *Can. J. Bot.* 71,1605–1611.

M. I. N. Zhang, T. Repo, J. H. M. Willison, S. Sutinen, 1995. Electrical impedance analysis in plant tissues: on the biological meaning of Cole-Cole α in Scots pine needles. *European Biophysics Journal*, 24(2), 99-106.

Titre: Effet du déliègeage sur les paramètres électro-physiologiques des feuilles du chêne-liège (*Quercus Suber L.*).

Résumé:

Ce travail examine l'effet du déliègeage sur les paramètres d'impédance électrique des jeunes feuilles du chêne-liège (*Quercus Suber L.*) entre 40 Hz et 100kHz. C'est une nouvelle application de la spectroscopie d'impédance électrique (SIE) dans la science des plantes. Plusieurs coefficients de déliègeage (CD) ont été appliqués sur les arbres étudiés. Dans cette étude, le modèle mathématique ZARC illustré par un schéma équivalent a été ajusté aux données. Le modèle ZARC comprend un élément de circuit distribué (DCE) en série avec une résistance (R_{∞}). L'élément DCE inclut un élément de phase constante (CPE) en parallèle avec une résistance (R). Plusieurs paramètres électro-physiologiques de ce modèle (Résistance intracellulaire (R_i), résistance extracellulaire (R_e), temps de relaxation (τ) et coefficient de distribution (Ψ)) ont été comparés avec la teneur en humidité (MC) des feuilles. En effet, le phénomène de déliègeage est très complexe, il expose une partie considérable des tissus vivants de l'arbre et provoque une plaie étendue. La grande quantité d'eau perdue par la surface décapée est susceptible d'influer sur l'équilibre hydrique de l'arbre et du coup, modifier ses processus physiologiques. Le déliègeage peut donc affecter la teneur en eau des feuilles de chêne-liège ce qui produit par conséquence des changements des paramètres(SIE).Il a été montré que les valeurs théoriques sont en bon accord avec les valeurs expérimentales. L'augmentation des résistances intra et extracellulaire pourrait être en relation avec les pertes d'eau après déliègeage. La teneur en humidité des feuilles tend vers une asymptote, 21 jours après déliègeage. La diminution de toutes les résistances et l'augmentation de l'humidité des feuilles 21 jours après déliègeage peut être expliquée par la réaction de la plante à équilibrer le déficit en eau par la régulation stomatique (ouvertures et fermetures des stomates), les pertes d'eau sont réduites et la plante a tendance à retrouver son humidité. En conclusion, ce fut donc la première fois que la SIE a été appliquée pour étudier l'effet du déliègeage sur le stress hydrique des feuilles de chêne-liège (*Quercus Suber L.*). Les paramètres d'impédance ont été significativement sensibles aux variations physiologiques dans les feuilles. Selon cette technique, les arbres semblent équilibrer leur déficit hydrique 21 jours après le déliègeage.

Mots-clés: Chêne-liège, *Quercus suber L.*, déliègeage, impédance électrique, feuilles, circuit équivalent, modèle ZARC.

Title: Effect of bark stripping on the electrophysiological parameters of cork oak (*Quercus Suber* L.) leaves.

Abstract:

This study examined the effect of bark stripping on the electrical impedance parameters of cork oak young leaves between 40 Hz and 100 kHz. This was a new application of the electrical impedances spectroscopy (EIS) in plant science. Various stripping coefficients (CD) were applied on the trees. In this study, the mathematical model ZARC illustrated by an equivalent circuit was fitted to the data. The ZARC contains a distributed circuit element (DCE) in series with a resistor (R_{∞}). The DCE includes a Constant Phase Element (CPE) in parallel with a resistor (R). Several electrophysiological parameters of this model (Intracellular resistance (R_i), extracellular resistance (R_e), relaxation time (τ) and distributed coefficient (Ψ)) were compared with moisture content (MC) of the leaves. In fact, the effect of bark stripping is very complex and it exposes a considerably part of living tissues and causes an extensive wound. The large amount of water lost from the stripped surface is most likely to influence the water balance and, directly or indirectly, limits the physiological processes. Bark stripping is expected to affect water metabolism of leaves and therefore changes in the EIS parameters are expected as well. It is shown that the theoretical values are in good agreement with the experimental ones. The increase of intra and extracellular resistances could be in relation with water losses after stripping. Moisture content and all electrical parameter curves aim to an asymptote 21 days after bark stripping. The decrease in all resistances and the increase of Moisture Content 21 days after bark stripping can be explained by plant reaction to balance water deficit by stomatal regulation (opening and closing the stomates); water losses are reduced and the plant tends to find its moisture. In conclusion, this was the first time that EIS was applied to study the effect of bark stripping on the dehydration stress of the *Quercus Suber* L. leaves. Impedance parameters were significantly sensible to physiological variations in the leaves. According to this technique, the trees seemed to balance their hydric gap 21 days after stripping.

Keywords: Cork oak, *Quercus Suber* L., bark-stripping, electrical impedance, leaves, equivalent circuit, ZARC model.