

# **Relation entre architecture et performances photosynthétiques chez *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae)**

Présenté le 03 octobre 2003 par :

Nicolas Alban

Geneviève Allier

Julien Bachelier

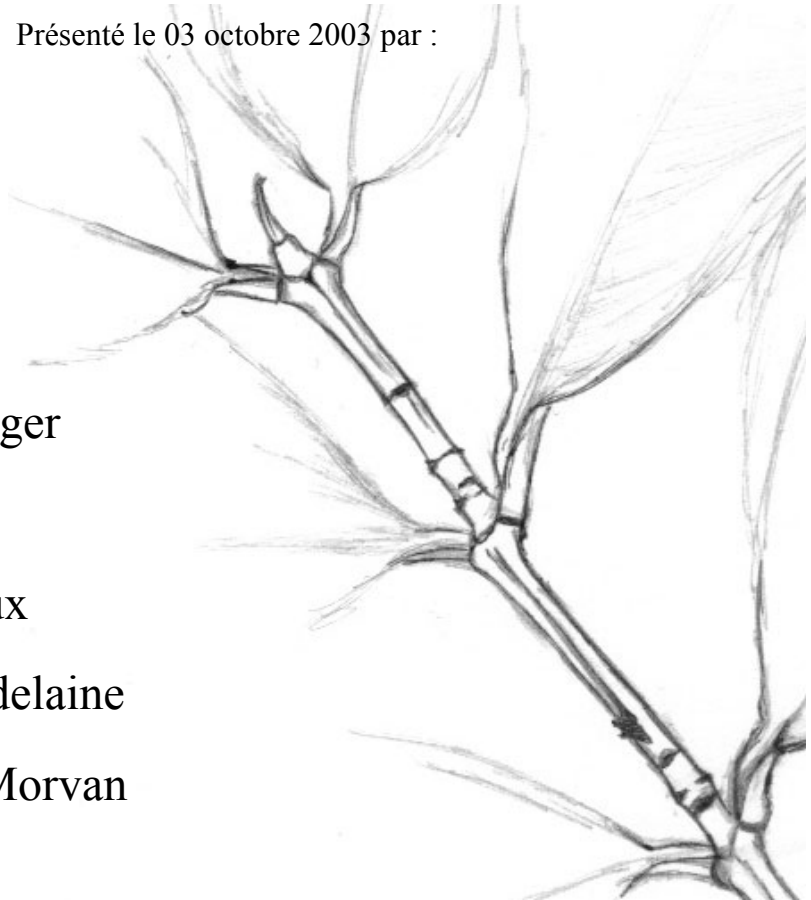
Guillaume Dahringer

Brice Dupin

Aurore Leroux

Cécile Madelaine

Xavier Morvan



**Encadrants :** Patrick Heuret  
Sabrina Coste



# I. Introduction.

En forêt tropicale humide, il existe de **fortes hétérogénéités spatiales et temporelles de la disponibilité des ressources nutritionnelles et énergétiques** (gradient de PAR de la canopée jusqu'au sol, humidité relative, concentration en CO<sub>2</sub>, éléments nutritifs ; Bazzaz & Pickett, 1980 ; Favrichon, 1995 ; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Elles conditionnent la répartition des semis et des régénérations des quelques 1300 espèces arborescentes déjà répertoriées en Guyane Française (Ter Steege, 2000). La diversité des habitats occupés traduit des différences comportementales fortes liées à l'expression des caractéristiques écophysiologiques, morphologiques et démographiques de chaque espèce d'une part, et au développement de chaque individu d'autre part (Coste, 2002).

En FTH où par exemple le processus majeur de silvigenèse est le chablis, **la lumière constitue le facteur de l'environnement qui varie le plus**, tant à l'échelle spatiale que temporelle (Rijkers *et al*, 2000). On considère que c'est le facteur qui influence le plus la morphologie, l'anatomie et la physiologie des plantes. En conséquence, c'est également le facteur limitant pour toutes les espèces de sous-bois (Rijkers *et al*, 2000).

Ainsi, l'adaptation qu'exige la **contrainte lumineuse dans les strates inférieures de la zone oligophotique** (tolérance aux faibles éclaircissements sous la couronne des arbres) passe par le développement de stratégies diverses s'exprimant à travers la plasticité des phénotypes : modèles architecturaux convergeant vers une forme permettant une interception maximale de la lumière disponible, morphologie et anatomie foliaire (Givnish, 1988 ; Witkowski and Byron, 1991 ; Rôças *et al*, 1997), composition chimique foliaire, en azote principalement (Field and Mooney, 1986 ; Reich *et al*, 1994 ; Reich and Walters, 1994 ; Anten *et al*, 1996 ; Niinemets, 1997*a* et *b* ; Le Roux *et al*, 1999*a* et *b*) et efficacité photosynthétique d'utilisation de l'azote (Field and Mooney, 1986 ; Rijkers *et al*, 2000).

On se propose dans cette étude d'aborder les stratégies écophysiologiques de *Symphonia globulifera* en situation humide de bas-fonds dans la FTH Guyanaise. Les réactions comportementales vis-à-vis du facteur lumière seront illustrées par une **méthodologie double** mêlant l'**analyse architecturale** et l'**approche fonctionnelle relative aux performances photosynthétiques des feuilles**. Ce travail devrait à terme permettre de mieux comprendre la structuration spatiale du peuplement et les différentes stratégies de développement face aux contraintes lumineuses, au sein d'une même niche écologique.

Quels traits fonctionnels permettent et favorisent la croissance et la survie des espèces à l'ombre ? On sait déjà, qu'il existe différents compromis entre croissance et survie des semis au niveau de l'acquisition et de l'allocation du carbone à l'échelle de la feuille et de la plante entière (Messier, 1999). Ainsi, une croissance rapide à l'ombre peut correspondre à de faibles capacités de survie dans des milieux peu éclairés à long terme (Kitajima 1994 ; Walters *et al*, 1993). Dans tous les cas, la capture et la conversion de l'énergie lumineuse photosynthétique fournit aux plantes la plus grande partie de leur énergie chimique et par conséquent joue un rôle majeur dans leur capacité de

compétition et de reproduction (Givnish, 1988). L'étude des capacités photosynthétiques d'espèces de tempéraments différents vis à vis du facteur lumière constitue une première étape dans la détermination des bases écophysiologiques de la répartition des espèces et de la structure des peuplements forestiers.

*Les principaux objectifs de cette étude* sont donc :

- Pour la partie architecturale :

- Caractériser les dynamiques de croissance des arbres par des observations *a posteriori*.
- Corréler le mode de développement aux conditions du milieu, notamment la lumière.
- Rechercher des critères permettant de caractériser la vigueur des arbres.

- Pour la partie photosynthèse :

- Caractériser la variabilité des capacités photosynthétiques en fonction du diagnostic architectural.
- Caractériser la variabilité des capacités photosynthétiques des différentes feuilles au sein d'un individu.
- Mettre en place un suivi de croissance et étudier *in situ* la relation entre phénologie de croissance et diminution de capacité photosynthétique des feuilles en place.

***L'analyse architecturale des arbres — d'origine relativement récente (Hallé & Oldeman, 1970) — a pour but d'interpréter la structure globale de l'arbre et de comprendre les mécanismes morphologiques qui lui ont donné naissance.*** Inspiré par les travaux du botaniste E. J. H. Corner (1953, 1954a, 1954b), Hallé et Oldeman en ont jeté les bases conceptuelles majeures dans le courant des années 70 (Hallé et Oldeman 1970 et Hallé *et al.* 1978) à partir de l'étude des formes de jeunesse de nombreuses espèces tropicales (Côte d'Ivoire, Guyane Française ...). Ces auteurs ont montré qu'indépendamment des espèces ou des familles, les plantes pouvaient être regroupées en fonction de leur mode de développement. La considération de modalités de croissance, de ramification, la différenciation morphologique des axes ou la position de la sexualité leur a permis de dégager 23 modes d'organisation simple qui rendaient compte de l'architecture et du développement de l'ensemble des plantes observées : les « modèles architecturaux ». A une étape de son développement, l'arbre est abordé dans sa totalité, et l'ensemble des structures qui le constituent est considéré. En effet, l'architecture d'une plante est le résultat du fonctionnement de ses méristèmes qui construit une répétition d'entités botaniques élémentaires (Heuret, 2002) et qui peut être caractérisé par trois processus fondamentaux (Caraglio & Barthélémy, 1997 ; Barthélémy *et al.*, 1997): le **processus de croissance et d'arrêt**, le **processus de ramification** et le **processus de réitération** qui ne correspond *in fine* qu'à une duplication d'une partie ou de la totalité de l'architecture (Oldeman, 1974).

Basée sur l'observation de caractères morphologiques fondamentaux (Caraglio & Barthélémy, 1996), cette approche qualitative du développement de l'arbre est un préliminaire indispensable à

toute tentative de modélisation et de simulation du fonctionnement d'un végétal. La modélisation de ces deux types de fonctionnement, en divers points de la plante établis par la reconnaissance des gradients morphogénétiques qui caractérisent sa structure, permet de quantifier le développement de l'arbre (Barthélémy *et al.*, 1995).

Pour cette étude, l'axe feuillé ou tige est considéré comme l'élément de base de toute architecture végétale. Il est élaboré par un méristème terminal, et généralement constitué de pousses successives appelées « unités de croissance (UC) » : des portions de tige mises en place au cours de périodes d'allongement ininterrompue (Hallé & Martin, 1968) pour un mode de croissance rythmique. Celles-ci sont constituées d'une série d'entre-nœuds et de nœuds qui portent des feuilles (ENGREF, 2001).

***L'approche fonctionnelle est centrée sur des mesures de capacités photosynthétiques des feuilles.***

Pour cela, on utilise un modèle mécaniste de photosynthèse foliaire en régime permanent (Farquhar *et al.*, 1980). Ce modèle fonctionnel et puissant permet de caractériser plus finement les capacités photosynthétiques que l' $A_{\max}$  (Assimilation nette maximale de  $\text{CO}_2$ , à lumière saturante et forte concentration en  $\text{CO}_2$ ). Il permet d'estimer *in vivo* les performances de la RubisCO et de la chaîne de transport d'électrons, avec deux paramètres clés : la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{\text{cmax}}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et le flux maximal d'électrons photosynthétique ( $J_{\text{max}}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Les capacités photosynthétiques des feuilles sont ensuite mises en relation avec leurs caractéristiques structurales et physiologiques (Field and Mooney, 1986 ; Evans, 1989) et la fraction d'azote affectée aux différents processus photosynthétiques (carboxylation, bioénergétique et interception de la lumière) est estimée (Hikosaka and Terashima, 1995 ; Niinemets and Tenhunen, 1997).

Pour cette étude, des courbes de réponse de l'assimilation nette de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à la concentration intercellulaire en  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) ont été réalisées sur des jeunes plants de *S. globulifera* en conditions forestières de bas-fonds. Les paramètres clés du modèle de Farquhar,  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$ , ont été estimés pour chaque jeune arbre à partir des courbes  $A-C_i$ . Comme la quantité d'azote foliaire par unité de surface ( $N_a$ ,  $\text{mmol m}^{-2}$ ) est généralement fortement corrélée aux capacités photosynthétiques (Field and Mooney, 1986 ; Evans, 1989), les relations entre les paramètres clés et  $N_a$  ont été étudiées.

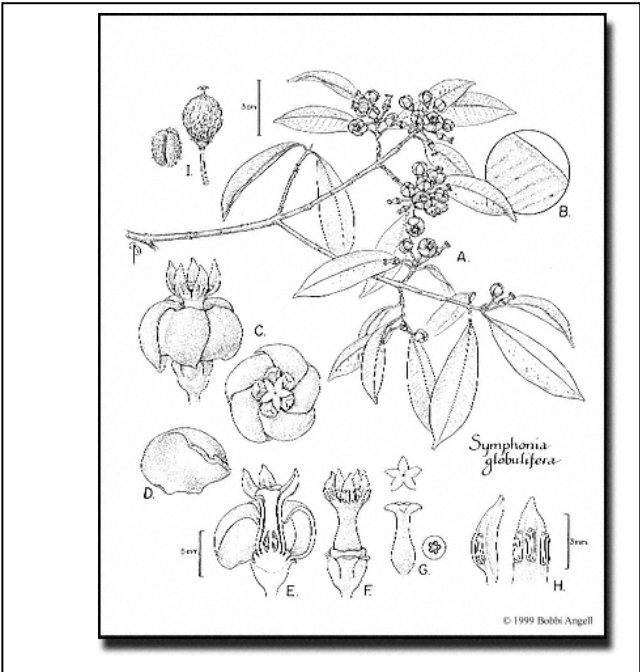
# II. Matériels et Méthodes.

## II.1 Matériel Végétal : Généralités sur *Symphonia globulifera*.

Cette étude a été réalisée dans les bas-fonds proches du campement IRD de la piste de Sainte Elie (PK20) près de Sinnamary en Guyane française. Le climat de cette région se caractérise par l'existence d'une saison humide de décembre à août, interrompue en février par une courte saison sèche, et d'une saison sèche plus longue de septembre à novembre. La moyenne des précipitations annuelles est de 2000 mm par an et la température moyenne de 25°C avec peu de variations saisonnières.

L'espèce forestière sélectionnée pour cette étude en forêt tropicale humide est *Symphonia globulifera* L. f. . Sa position systématique est rappelée dans le tableau 1 (Judd *et al.*, 2002). Son aire naturelle de répartition regroupe les régions tropicales d'Afrique de l'Ouest et d'Amérique. En Guyane française, cette espèce est commune et affectionne particulièrement les forêts marécageuses, les **bas-fonds en forêt dense**, les galeries forestières et bosquets de savane (Barthélémy, 1988).

Fig. 1 : Planche de description morphologique de *S.globulifera*.



Règne	Embranchement	Ss Emb.	Classe	Fonds	Ss Classe (Clade)	Ss Clade	Ordre	Famille	Espèce
Végétal	Spermatophytes	Angiospermes	Tricolpées (dicotylées vraies)	Tricolpées	Rosidées	Rosidées vraies I	Malpighiales	Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L.

Tableau 1 : Position systématique de *S.globulifera*.

L'espèce est connue comme appartenant au groupe écologique des **hémi-tolérantes** (Favrichon,

---

1995) : plantes relativement tolérantes à l'ombrage existant en zone oligophotique (Coste, 2002), sous la couronne des arbres (faible luminosité et humidité constante). Les individus ayant servi à l'étude sont des arbres de bas-fonds dont la taille s'échelonne de XX à 2,5m environ. Ces jeunes plants de *Symphonia globulifera* se développent généralement à l'ombre du sous-bois (ENGREF, 2001).

Les individus de *S.g.* ont un mode de développement conforme au **modèle de Massart** (Barthélémy, 1988) :

- **Tronc orthotrope monopodial (axe A1 épicotylé) à croissance rythmique et à ramifications rythmiques,**
- **Branches plagiotropes, à ramification et à croissance rythmiques, et à développement immédiat.**

Chaque unité de croissance présente à sa base quelques paires de cataphylles séparées par des entrenœuds courts et dans sa partie apicale quelques paires de feuilles assimilatrices simples, entières séparées par des entrenœuds longs. Lors d'une phase de repos dont la phase n'a pu être déterminée, l'apex est protégé par les cataphylles. Le tronc se ramifie dès qu'il atteint 30 à 40 cm de haut. La ramification est rythmique et les branches (A2) sont plagiotropes. Elles naissent aux aisselles des 2 ou 4 premières feuilles assimilatrices d'une unité de croissance du tronc et forment des étages superposés. Les feuilles sont opposées décussées mais ramenées dans un même plan (feuilles distiques) par torsion des pétioles et des entrenœuds.

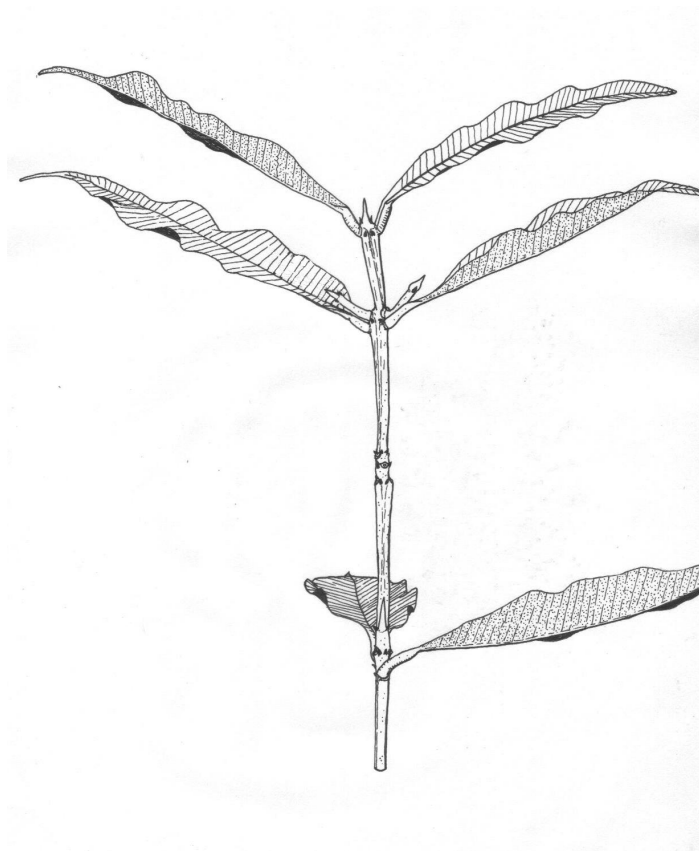


Fig. 2 : La jeune plante de *S.globulifera*.

---

## II.2 L'approche et les modèles architecturaux (ou l'analyse architecturale)

De nombreuses études ont enrichi la discipline par l'apport de nouvelles connaissances sur divers aspects du développement des plantes : les modalités d'expression de la floraison, les modalités d'expression de la floraison (Barthélémy 1988), le développement des systèmes racinaires (Atger 1992), la sénescence des arbres (Drénou 1994), leur réponse aux traumatismes (Genoyer 1994), le déterminisme de la variabilité architecturale (Loup 1994), et la phénologie et notamment les rythmes de croissance (Comte 1993 ; Loubry 1994).

Ces travaux ont permis d'établir un cadre méthodologique et conceptuel dédié à l'étude de l'évolution de la structure d'un organisme végétal tout au long des phases successives de son développement. Cette analyse architecturale repose sur l'étude d'individus parvenus à des âges différents dans des environnements variés, en considérant l'organisme à différentes échelles depuis le niveau d'organisation du métamère à celui de la plante entière. Par l'étude des caractères invariants, l'ensemble de ces observations permet de préciser la séquence de développement optimale d'une espèce donnée et de comprendre comment cette séquence est modulée par les contraintes du milieu environnant (Barthélémy *et al.*, 1995, Barthélémy *et al.*, 1997).

Inspiré des travaux de Hallé et Oldman, de Reffye va donner un cours nouveau à l'analyse architecturale des végétaux par transcription mathématique des concepts architecturaux et par la réalisation d'un modèle mathématique de développement de caféier (de Reffye 1979). Ce mouvement s'est maintenu dans les années 80 au sein de l'unité de modélisation des plantes du CIRAD, structure regroupant botanistes, agronomes, mathématiciens, et informaticiens (Barthélémy *et al.*, 1995). Dès lors, les descriptions architecturales jusqu'alors très qualitatives, inclure de plus en plus des critères quantitatifs. La compréhension entre l'organisation des forêts hétérogènes (structure spatiale, horizontale et verticale et diversité spécifique), leur fonctionnement et leur dynamique repose notamment sur l'étude des stratégies de développement des espèces d'arbres et des mécanismes de compétition pour l'acquisition des ressources (lumière, eau, nutriments). Ainsi plusieurs travaux tendent à intégrer l'information relative à la structure de l'arbre vers l'échelle du peuplement pour comprendre comment des communautés d'espèces exploitent et structurent le milieu.

➔ On décompose en différents niveaux d'organisation les plantes : arbre entier (réitéré), unité architecturale, axe, unité de croissance, métamère.

## II.3 Relevés d'analyse architecturale sur des jeunes plants de *S.g.* et traitement sous AMAPmod

### II.3.1 Relevés de terrain

La méthodologie se décompose en 2 phases :

- l'identification et localisation des individus à analyser,

Les critères d'identification des individus sont : latex jaune, feuilles opposées décussées, ramification pennée à nervures secondaires peu marquées, absence de glandes, port plagiotrope des axes secondaires. De plus, des individus dans des situations de luminosité différentes ont été



---

choisis.

- la description et le relevé de chaque individu,

Chaque individu a été nettoyé pour une meilleure lisibilité des nœuds, notamment dans la région proche du collet. Toute information (cicatrices persistantes de feuilles, de cataphylles, ...) témoignant de l'organisation structurale de l'individu a été mesurée de façon archaïque à la lampe frontale et au réglet (nœuds) et relevée (type des nœuds, changements d'axes) par rapport au début de l'unité de croissance. De même, la longueur et le diamètre des différents axes ont été relevés.

### II.3.2 Le logiciel AMAPmod

Ce logiciel a été développé à l'unité de modélisation des plantes de Montpellier afin de pouvoir acquérir et analyser des bases de données architecturales en tenant compte de l'agencement relatif des différentes entités botaniques constituant les plantes (Heuret, 2002). Une entité botanique est toujours physiquement reliée à, au plus, une entité parente quelque soit le niveau d'organisation considéré. La distinction entre les phénomènes de croissance et de ramification conduit à distinguer deux types de liaison structurales entre les entités d'une plante : une relation de type **succession** (« *suivi de.../ précédé de...* ») lorsque deux entités ont été créées par le même méristème apical et une relation de **filiation** (« *porté par.../ porteur de ...* ») lorsqu'une entité donne naissance à une autre par le processus de ramification. L'analyse d'une plante nécessite, la plupart du temps, une description simultanée de son organisation structurale à plusieurs niveaux (Barthélémy, 1991). Le passage d'une entité à une autre d'un niveau d'organisation inférieur se fait alors par une relation de **décomposition** (« *se décompose en .../ est un composant de...* »).

Afin de pouvoir constituer des bases de données qui conservent l'information topologique d'une plante (selon les règles relationnelles simples évoquées ci-dessus) un formalisme de codage de la topologie des plantes a été mis au point. Ce code est saisi sous tableur. Chaque entité botanique est désignée par une lettre accompagnée d'un nombre. Cet ensemble appelé **vertex**, est précédé d'un symbole afin de rendre compte du type de relation topologique qui le lie à l'entité précédente. Les symboles « < », « + » et « / » font ainsi respectivement référence aux relations de succession, de filiation et de décomposition. Le sens de lecture du code se fait de la gauche vers la droite. Le symbole « ^ » permet de préciser lorsqu'une relation fait référence au vertex situé au-dessus dans la même colonne du tableur (pour plus de détails voir Godin, 1998). A chaque vertex, il est possible d'associer une ou plusieurs variables mesurées sur l'entité botanique (longueur, type de production axillaire : feuilles, petites feuilles, cataphylles, ...).

A partir du code saisi, le logiciel AMAPmod construit un modèle de représentation appelé « **graph arborescent multi-échelle** » (MTG : multi-scale tree graphs ; Godin et Caraglio, 1998). Les graphs multi-échelles permettent non seulement de décrire, entièrement ou partiellement, la topologie des plantes, mais aussi d'associer, à chaque entité botanique mesurée, des attributs quantitatifs ou qualitatifs. Il est ainsi possible de constituer de véritables « **bases de données architecturales** » (Godin *et al.*, 1997b). Un langage particulier (AML ; AMAP Modeling Language) a été développé afin d'explorer les graphs multi-échelles et d'en extraire des échantillons de données qui peuvent prendre la forme de simples vecteurs, de séquences ou d'arborescences.

De nombreux outils statistiques dédiés à l'analyse de séquences sont intégrés au logiciel AMAPmod et font appel à des techniques purement descriptives (visualisation et comparaison de

---

séquences, construction de caractéristiques sous forme de corrélogrammes ou de familles de lois) ou à des procédures de construction et de comparaison de modèles. Au cours de ce travail, la description des plantes, ainsi que l'ensemble de l'analyse et la comparaison des séquences ont été réalisées à l'aide de ce logiciel.

## II.4 Mesures des capacités photosynthétiques foliaires.

### II.4.1 Le modèle mécaniste de photosynthèse foliaire de Farquhar

#### II.4.1.1 Présentation du modèle.

Ce modèle est le plus fréquemment utilisé pour décrire les **variations d'assimilation nette de CO<sub>2</sub> d'une feuille** en fonction des paramètres de l'environnement des plantes en C<sub>3</sub>. Il prend plus particulièrement en compte les réponses à la **lumière** et aux **concentrations en CO<sub>2</sub>**, en utilisant aussi des paramètres d'ajustement de ces fonctions à la température (Dreyer et Montpied, 1999). C'est un modèle biochimique de photosynthèse foliaire mis au point par Farquhar *et al* (1980). Il s'applique en **régime permanent** et *in vivo*. On utilise ici la version de Harley et Tenhunen (1991).

Ce modèle est centré sur les **propriétés cinétiques** d'une enzyme clé du cycle de Calvin, la **RubisCO** (Ribulose-1, 5-*bis*phosphate Carboxylase/Oxygénase). Le formalisme utilisé est celui des cinétiques enzymatiques de Michaelis-Menten. Le modèle repose sur l'hypothèse que l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> est le résultat de 3 processus :

- La carboxylation du RuBP par la RubisCO, à la vitesse  $V_c$
- L'oxygénation (conditions de photorespiration) du RuBP par la RubisCO, à la vitesse  $V_o$
- La respiration (production de CO<sub>2</sub> autre que par la photorespiration),  $R_d$

L'assimilation nette de CO<sub>2</sub> ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) est ainsi exprimée par :

$$A = V_c - 0.5 V_o - R_d = V_c (1 - 0.5V_o / V_c) - R_d \quad (1)$$

La vitesse de carboxylation est :

- **Conditionnée** par les propriétés cinétiques et la quantité de RubisCO présente dans la feuille.
- **Limitée** par :
  - Les concentrations relatives des deux substrats en compétition (CO<sub>2</sub> et O<sub>2</sub>).
  - La lumière (PFD, Densité de Flux de Photons dans le PAR) *via* la régénération du RuBP.

Plus précisément, l'activité de la RubisCO peut être soit saturée en RuBP (et donc contrôlée par les caractéristiques de la RubisCO et les concentrations en CO<sub>2</sub> et O<sub>2</sub>), soit limitée en RuBP (c'est-à-dire par la vitesse de régénération du RuBP).

Dans le premier cas l'activité de la RubisCO est saturée en RuBP et donc contrôlée par les caractéristiques de l'enzyme et les concentrations en CO<sub>2</sub> et O<sub>2</sub>. La vitesse de carboxylation limitée par la quantité, l'état d'activation et les propriétés cinétiques de la RubisCO est exprimée par :

$$W_c = V_{cmax} C_i / [C_i + K_c (1 + O_i / K_o)] \quad (2)$$

Avec :  $V_{cmax}$  : vitesse maximale de carboxylation ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  
 $C_i$  : fraction molaire de CO<sub>2</sub> dans les espaces intercellulaires ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ),  
 $O_i$  : fraction molaire de l'oxygène ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ),  
 $K_c, K_o$  : constantes de Michaelis-Menten de la carboxylation et de l'oxygénation.

Dans le second cas l'activité de la RubisCO est limitée en RuBP, c'est à dire par sa vitesse de régénération. L'expression de la limitation de la vitesse de la carboxylation par ce facteur est :

$$W_j = J_{max} C_i / [4 (C_i + O_i / \tau)] \quad (3)$$

Avec :

$$J = \alpha Q / \sqrt{1 + (\alpha^2 Q^2 / J_{max}^2)} \quad (4)$$

Avec :  $\tau$  : facteur de spécificité de la RubisCO,  
 $J$  : flux d'électrons photosynthétique,  
 $\alpha$  : rendement quantique apparent du flux d'électrons,  
 $Q$  : densité de flux de photons dans le PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  
 $J_{max}$  : flux maximal d'électrons photosynthétique ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

La régénération du RuBP peut également être limitée par la régénération du P<sub>i</sub> lié à l'utilisation des trioses-P,  $W_p$ .

L'expression générale de l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> est donc (après réarrangement de l'équation (1)) :

$$A = [1 - (0.5 O_i) / (\tau C_i)] - \min \{W_c, W_j, W_p\} - R_d \quad (5)$$

La situation de limitation par les trioses-P étant rarement rencontrée *in vivo* sur les feuilles ; elle ne se produit qu'en situation de rétro-inhibition par l'exportation des glucides ou de très fortes carences en P, on ne tient pas compte dans cette étude du troisième terme de l'équation (5).

#### II.4.1.2 Ajustement des paramètres du modèle.

Dans la pratique, les deux paramètres les plus importants décrivant les capacités de photosynthèse d'une feuille et susceptibles d'être estimés par mesures d'échanges gazeux sont  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  (Dreyer et Montpied, 1999). Ceux-ci sont estimés à partir de courbes de réponses au CO<sub>2</sub> sous fort éclaircissement. Sur les 8 courbes expérimentales (individus de *S.g.* numérotés : 1, 2, 7, 8, 11, 13, 14 et 18) s'ajustent les deux courbes théoriques de limitation par le CO<sub>2</sub>,  $A_c$ , et de limitation par la lumière (régénération du RuBP),  $A_j$  (**fig. 2**). Les courbes de réponse  $A-C_i$  (assimilation nette de CO<sub>2</sub> en fonction de la concentration en CO<sub>2</sub> au niveau des chambres sous stomatiques) se caractérisent

---

par l'existence de deux phases : une **phase de limitation par la concentration en CO<sub>2</sub>** et une **phase de saturation par la lumière**. La première courbe A<sub>c</sub>, correspond à la première phase et donc au premier segment de la courbe expérimentale, la seconde A<sub>j</sub> s'ajuste sur le second segment. Il est donc important d'imposer des concentrations en CO<sub>2</sub> suffisamment élevées pour obtenir les deux phases et en particulier d'avoir suffisamment de points sur le segment correspondant à la limitation par le RuBP (**fig. 2**).

L'ajustement des courbes théoriques du modèle de Farquhar (1980) aux données expérimentales (courbes A-C<sub>i</sub>) a été réalisé selon une régression non linéaire par la méthode des moindres carrés, en utilisant la fonction « solveur » sous le logiciel Excel (Microsoft Office, Microsoft Inc., USA).

#### **II.4.2 Les mesures des capacités photosynthétiques foliaires : courbes A-C<sub>i</sub> par individu et mesures ponctuelles d'A<sub>sat</sub>**

Les échanges gazeux ont été mesurés avec un analyseur d'échanges gazeux à infrarouge en circuit ouvert (CIRAS-1, PP-System, Hitchin, UK) équipé d'une chambre foliaire Parkinson (2.5 cm<sup>2</sup>) (**fig. 3**).

Autant que possible, les mesures permettant de réaliser les courbes A-C<sub>i</sub> ont été effectuées sur une des dernières feuilles de l'avant dernière unité de croissance sur l'axe A1 (individus de *S.g.* numérotés : 1, 2, 7, 8, 11, 13, 14 et 18). Dans certains cas (feuilles trop petites, absentes, cassées ou trouées). La température des feuilles a été maintenue à 30°C ± 3°C, le déficit de pression de vapeur à 6 KPa ± 0.2 KPa. Un PFD (densité de flux de photons) à 500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a été utilisé après avoir vérifié que l'on se trouvait à saturation. L'assimilation nette de CO<sub>2</sub>, A, et la fraction molaire de CO<sub>2</sub> au niveau des chambres sous stomatiques, C<sub>i</sub>, ont été estimées pour une gamme de valeurs de CO<sub>2</sub> atmosphérique (C<sub>a</sub>) imposées et croissantes. Pour chaque courbe de réponse une dizaine de mesures ont été faites. (autant que possible les conditions expérimentales suivantes : C<sub>a</sub> = 40, 100, 200, 300, 400, 500, 700, 900, 1200, 1500, 1800 μmol mol<sup>-1</sup>). Chaque courbe A-C<sub>i</sub> a nécessité environ trois heures de mesures avec parfois un petit goût de fureur envers le CIRAS. Les valeurs de respiration foliaire (R<sub>d</sub>) ont été mesurées à l'obscurité et utilisées à la place de R<sub>de</sub>, la respiration estimée par le modèle. Quelques mesures aberrantes ont néanmoins été supprimées, notamment celles présentant un rapport C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> < 0,6.

Dans une deuxième phase expérimentale, des mesures d'A<sub>sat</sub> ont été effectuées pour un PFD de 500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> et pour un C<sub>i</sub> de 380 μmol.mol<sup>-1</sup> ± 15. Pour chaque individu considéré (individus de *S.g.* numérotés : 1, 2, 3, 7, 8, 11, 13, 14, 16 et 18), plusieurs mesures étaient effectuées. Les positions des feuilles ont été choisies afin de pouvoir discriminer les capacités photosynthétiques en condition de saturation lumineuse en fonction de la topologie (niveau de ramification : A1 ou A2, position du nœud dans l'UC).

#### **II.5 Mesures sur les caractéristiques structurales foliaires et la concentration en chlorophylle totale.**

Pour l'ensemble des feuilles ayant servi à la réalisation des courbes A-C<sub>i</sub> ou à la détermination des valeurs d'A<sub>sat</sub>, une moyenne de quatre mesures a été effectuée sur chaque feuille avec un SPAD-502 (*Chlorophyll Meter*, MINOLTA) juste après les mesures d'échanges gazeux. Cet appareil permet d'évaluer assez précisément les teneurs en chlorophylles des feuilles sans extraction. Le principe d'analyse est la mesure de la transmittance lumineuse de la feuille à deux longueurs d'ondes :

---

650 nm et 940 nm (Sanchez, 1998). La lumière sort de la fenêtre supérieure, traverse la feuille et la lumière transmise est collectée et enregistrée par la fenêtre inférieure. Le SPAD-502 affiche ensuite un signal électrique, appelé unités SPAD. Cependant, la relation entre les unités SPAD et la concentration en chlorophylle foliaire reste à préciser pour *Symphonia globulifera*, la courbe d'étalonnage du SPAD n'étant pas disponible dans les sources bibliographiques. Sur ces mêmes feuilles, l'épaisseur a été mesurée *in situ* et *in vivo* à l'aide d'un pied à coulisse micrométrique (Born, 2002)

Les feuilles ayant servi à la réalisation des courbes A-C<sub>i</sub> ont été prélevées pour chaque individu. La surface de chacune des feuilles fraîches récoltées (ou morceaux de feuille) a été mesurée après traitement d'images scannées sous Optimax. Les mêmes feuilles ont ensuite été placées 24H dans une étuve à 40°C, puis leur masse sèche a été mesurée. A partir de ces données, la masse surfacique foliaire (LMA, g m<sup>-2</sup>) et la densité foliaire (g.µm<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>) ont été évaluées.

## **II.6 Mesures indirectes caractérisant l'environnement lumineux incident.**

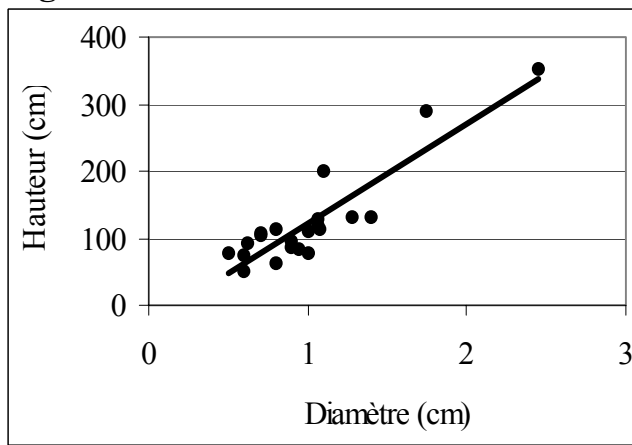
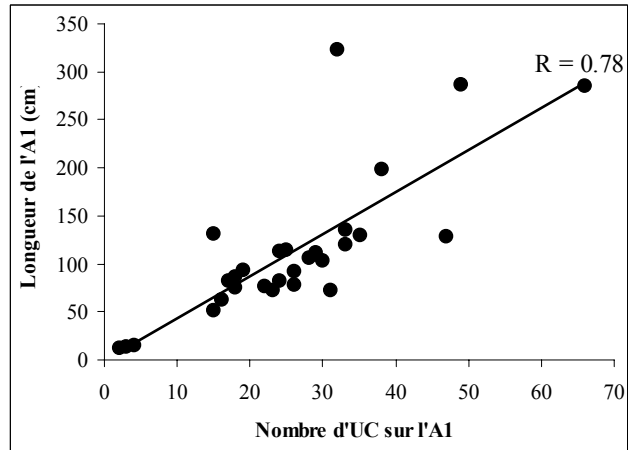
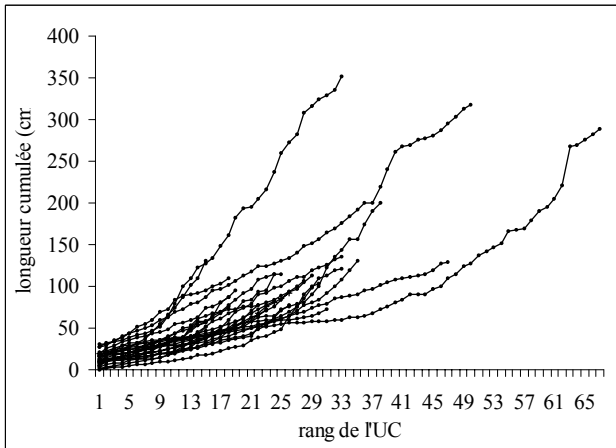
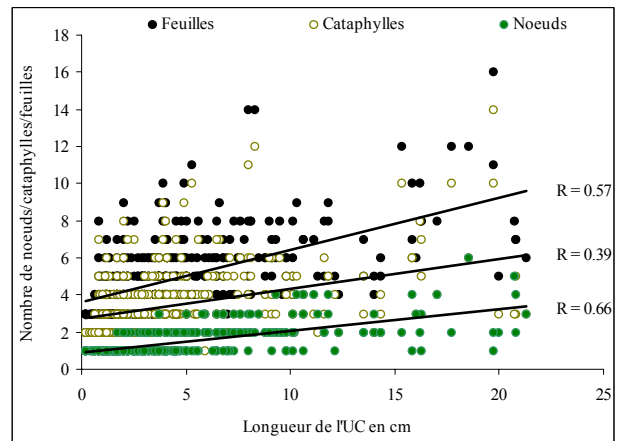
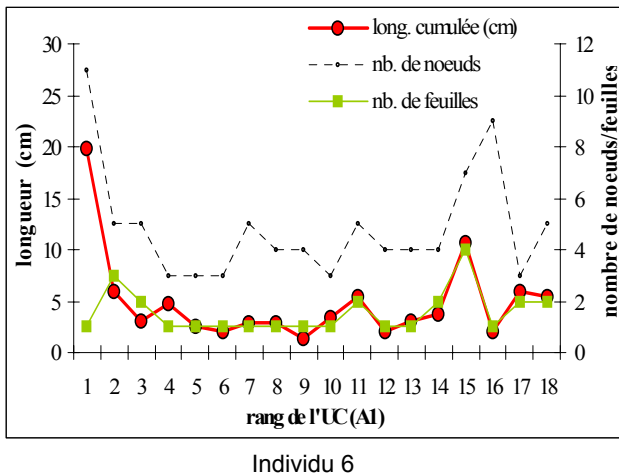
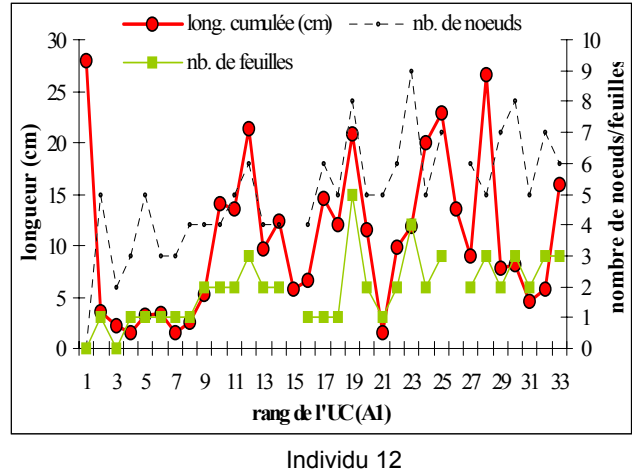
En milieu tropical, pour la croissance des jeunes arbres de *S.g.*, les trouées (« *gaps* » en anglais) et les tâches de lumière (« *sunflecks* ») sont fondamentales. Apportant à la plante une somme de photons fondamentale à leur survie, elles durent de quelques secondes à plusieurs heures et contribueraient jusqu'à 80% du flux journalier de photons absorbés par les surfaces foliaires (de Vries *et al.*, 2000).

Sur le terrain, ne disposant pas de sonde permettant d'accéder par individu à des mesures journalières de densité de flux de photons actifs (type capteur de PAR en silice amorphe relié à un *datalogger*), il a été fait le choix d'apprécier l'intensité du couvert forestier par le biais du pourcentage de trouée. Placé au-dessus de chaque plant de *S.g.* à la hauteur de la couronne, une photographie hémisphérique a été prise à l'aide d'un photoscope NIKON Coolpix muni d'un *fish-eye*. Les prises de vue ont été effectuées soit tôt le matin, soit tard le soir afin d'éviter les rayonnement directs. Les images numériques obtenues ont été traitées sous le logiciel Photoshop après saturation des blancs et des noirs (seuillage) et découpage en 6 couronnes concentriques de 15° allant de l'horizontale vers le zénith (Nicolini *et al.*, 2000). Le pourcentage de trouée par niveau d'élévation a été obtenu en divisant le pourcentage de pixels blancs sur le nombre total de pixels.

Dans l'utilisation des données obtenues, les valeurs des pourcentages de trouée pour les deux derniers niveaux d'élévation ([60-75°] et [75-90°]) ont été sommées en une seule variable considérée comme représentative de l'intensité du couvert forestier.

## **II.7 Traitement des données.**

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sous le logiciel STATISTICA (v6.0, Statsoft Inc., USA). Dans la mesure où le nombre d'échantillons était inférieur à 15, seules des ANOVA non paramétriques de Kruskal-Wallis ont pu être effectuées.

**Fig. 3****Fig. 4****Fig. 5****Fig. 6****Fig. 7 - a****- b**

**Figure 3.** Relation hauteur/diamètre chez les arbres étudiés.

**Figure 4.** Relation entre le nombre d'UC et la hauteur de l'axe principal des arbres étudiés

**Figure 5.** Longueur cumulée de l'axe principal des individus en fonction du rang de l'UC depuis la base de l'axe

**Figure 6.** Relation entre le nombre de noeuds, de feuilles, de cataphylles et la longueur de l'UC qu'ils constituent.

**Figure 7.** Longueur des Uc successives, du nombre de feuilles et du nombre total de nœuds le long de l'axe principal de l'individu N°6 (a) et de l'individu N° 12 (b)

---

## III. Résultats.

### III.1 Résultats de l'analyse architecturale

#### *Hauteur totale et diamètre basal des arbres étudiés*

La figure 3 montre une assez bonne proportionnalité entre la hauteur et le diamètre des arbres. La distribution des individus en un nuage de points regroupés autour des moyennes montre que l'échantillon pris en compte est assez homogène.

#### *Hauteur totale de l'axe A1 et nombre d'UC mises en place*

Les figures 4 et 5 nous permettent de visualiser une grande variabilité chez les individus étudiés au niveau de la dynamique de mise en place des UC. D'une part, des individus mettent en place des UC de longueur importante et atteignent donc une hauteur élevée avec un faible nombre d'UC (350 centimètres en 33 UC pour l'individu 12, **fig. 5**). D'autre part, certains individus peuvent avoir mis en place un très grand nombre d'UC courtes (288 centimètres en 67 UC pour l'individu 15, **fig. 5**). Entre ces extrêmes, de nombreux individus présentent un nombre d'UC moyen par rapport à leur hauteur totale.

#### *Relation entre le nombre de nœuds, de feuilles, de cataphylles et la longueur des unités qu'ils constituent*

Il apparaît sur la figure 6 que le nombre de feuilles assimilatrices mises en place sur chaque UC est assez bien corrélé à la longueur de ces UC ( $r=0.66$ ) mais il n'y a pas vraiment de corrélation entre le nombre de nœuds ou de cataphylles et la longueur des UC.

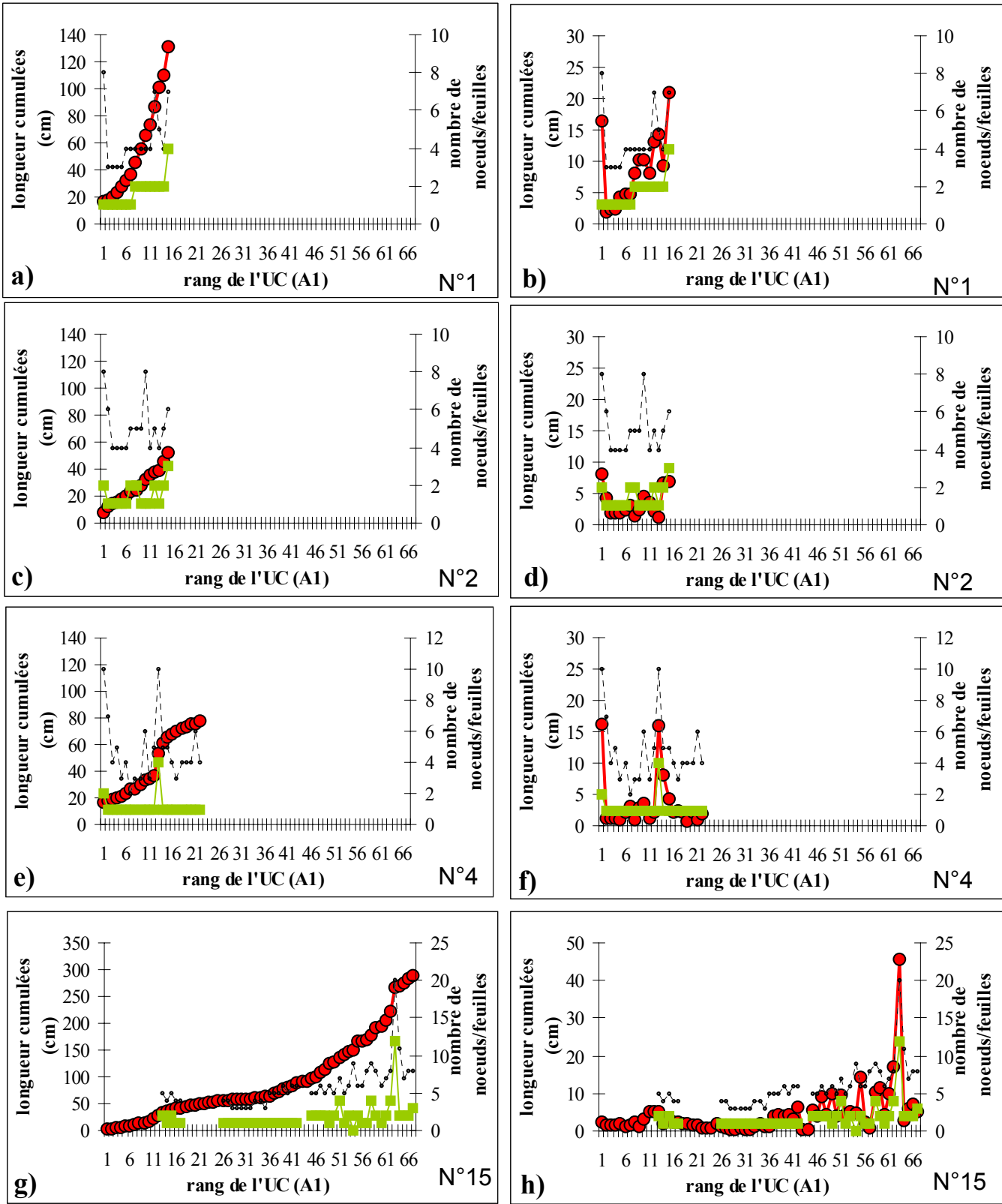
La figure 7 nous permet d'observer la variabilité existant entre les individus au niveau de la dynamique de mise en place des feuilles assimilatrices : leur mise en place peut être parfaitement corrélée à la longueur des UC (**fig. 7.a**, individu 6) ou en décalage (**fig. 7.b**, individu 12).

#### *Croissance des arbres.*

Pour les différents arbres étudiés, des dynamiques variables ont été observées (**fig. 8**). En effet, l'étude de l'évolution de la longueur cumulée des UC de l'axe principal d'une part et de la longueur des UC d'autre part en fonction du rang des UC mises en place a permis de caractériser trois grandes tendances:

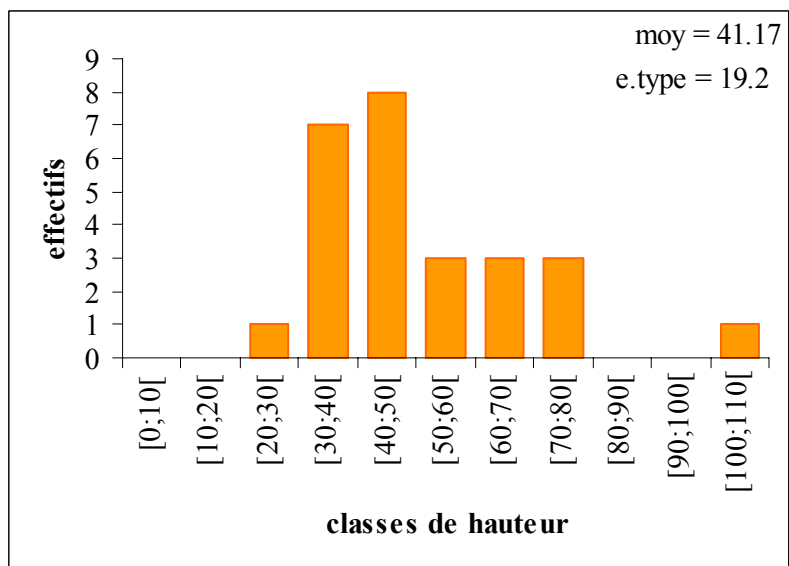
- des individus à croissance forte, comme c'est le cas pour l'individu 1 (**fig. 8.a et b**). En effet, la courbe de la longueur cumulée des UC de l'axe principal présente une allure exponentielle. En 15 UC, il a atteint 130 centimètres. D'autre part les longueurs d'UC sont de plus en plus grandes.
- des individus à croissance faible : la croissance de l'individu 2 (**fig. 8.c et d**) est linéaire avec une pente faible : cet individu n'a atteint que 52 centimètres en mettant en place 15 UC courtes.
- des individus qui alternent croissance forte et faible. L'individu 4 (**fig. 8.e et f**) allie les deux types de comportements avec des pics de croissance forte et des périodes de croissance faible. Il n'y a pas d'augmentation progressive de la longueur des UC. Par exemple, cet individu a mis en place une UC de 15,9 centimètres (UC 13) directement après une série

Fig. 8



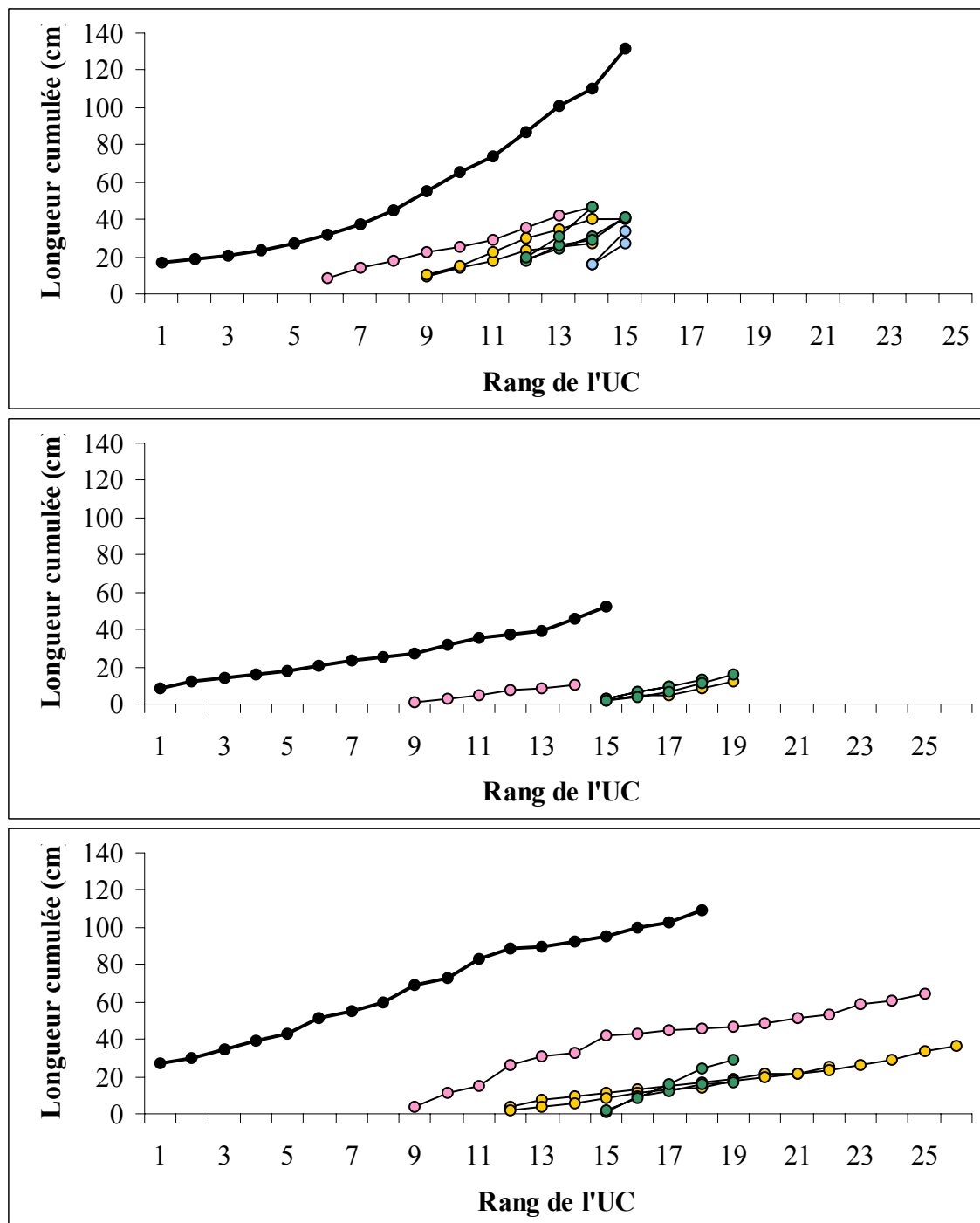
**Figure 8.** Longueur cumulée des Uc, nombre de feuilles et nombre de nœuds des UC en fonction de leur rang sur l'axe principal pour les individus 1, 2, 4 et 15. (respectivement a, c, e et g). (b, d, f et h), *idem* avec les longueurs des UC représentées en non cumulées..





**Figure 9.** Histogramme des classes de hauteur ou s'insèrent les premières branches sur l'axe principal des individus

**Fig. 10**



**Figure 10.** Longueur cumulée des Uc de l'axe principal (A1) et des branches (A2) en fonction du rang de l'UC. Les courbes des A2 débute au niveau de leur UC porteuse sur l'A1. (a) Individu 1, (b) individu 2, (c) individu 3.

---

d'UC de moins de 4 centimètres (**fig. 8.f**). Un très grand nombre d'UC courtes peuvent être mises en place avant une phase de croissance importante. C'est le cas de l'individu 15 (**fig. 8.g et h**).

#### ***Hauteur de la première ramification***

Pour l'ensemble des individus étudiés, les premières ramifications s'insèrent à une hauteur moyenne de 41 centimètres avec une variabilité assez importante (écart type = 19 centimètres, **fig. 9**). On remarque cependant qu'aucun individu ne présente de ramification en dessous de 20 centimètres. Par ailleurs, un individu semble n'avoir produit des axes secondaires qu'à partir de 100-110 centimètres. Dans son cas (et peut-être d'autres...) des rameaux élagués ayant été mis en place plus bas n'ont probablement pas été vus.

#### ***Synchronisme entre les axes d'ordres 1 et 2.***

Le synchronisme de la mise en place des UC sur les axes A1 et A2 a également été analysé et deux types de comportements ont été mis en évidence (**fig. 10**) :

- un synchronisme fort entre les axes A1 et A2 : la figure 10.a montre que chez l'individu 1, le rythme de mise en place des UC sur les axes A2 suit exactement celui de l'axe A1. Cependant, la croissance en longueur est plus importante sur l'axe A1 que sur les axes A2.
- un désynchronisme entre les axes A1 et A2 : chez l'individu 2 (**fig. 10.b**) par exemple, les derniers axes A2 mettent en place plus d'UC que l'axe A1. Les longueurs d'UC restant identiques, il en résulte un port tabulaire.

Certains individus présentent successivement ces deux types de comportement : l'individu 3 (**fig. 10.c**) par exemple montre un synchronisme de la mise en place des UC sur les axes A1 et A2 après une période de fort désynchronisme.

#### ***Rejets.***

Il est à noter qu'aucun rejet ou réitération n'a été observé.

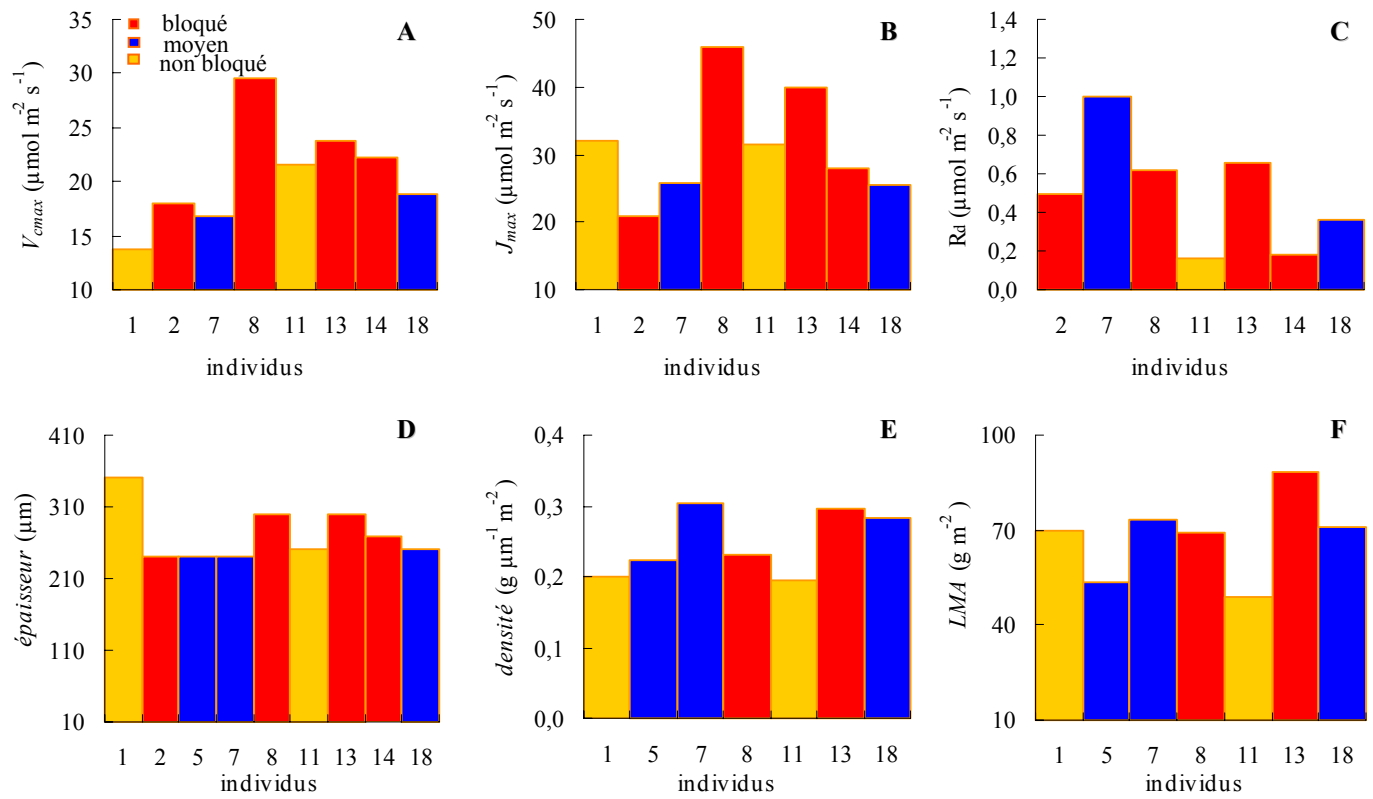
### **III.2 Variabilité des caractéristiques structurales foliaires entre individus.**

Pour l'épaisseur ( $\mu\text{m}$ ), la densité ( $\text{g } \mu\text{m}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ), le *LMA* ( $\text{g m}^{-2}$ ) et les unités SPAD, on observe très peu de variabilités entre les individus (**fig.11**).

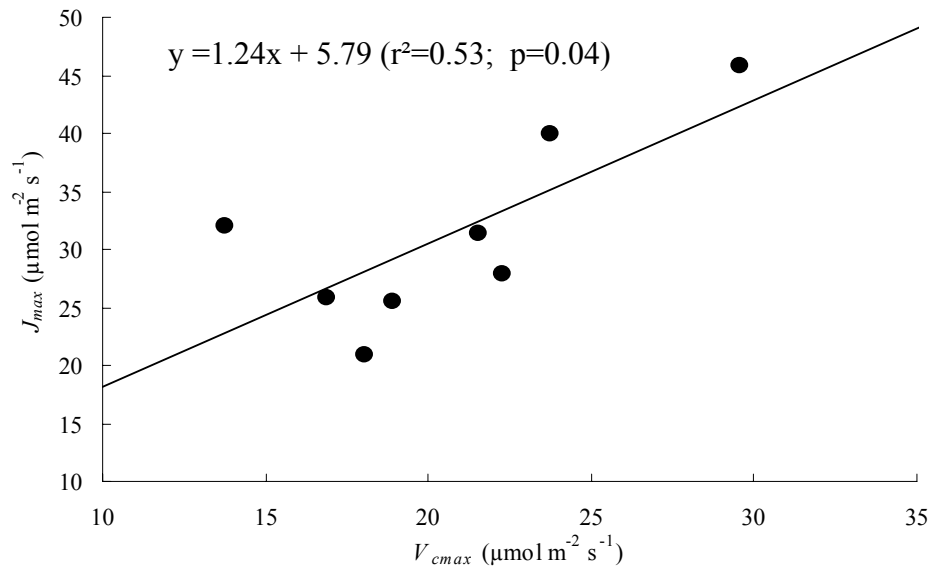
Quelles que soient les variables illustrant les caractéristiques foliaires des individus de *Symphonia globulifera* (épaisseur, densité, *LMA* et unités SPAD), il n'existe pas de différences significatives au seuil de 95% entre les moyennes des groupes d'individus formés pour les trois états architecturaux : bloqué, intermédiaire et non bloqué ( $p>0,1$ ) (**fig.13**).

### **III.3 Capacités photosynthétiques foliaires : $V_{cmax}$ , $J_{max}$ , $R_d$**

Le modèle de Farquhar s'ajuste relativement bien aux courbes de réponse de l'assimilation nette de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) à la fraction molaire en  $\text{CO}_2$  dans les espaces sous stomatiques ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ). (**Annexe 1**)



**Figure 11.** Histogrammes de (A) la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (B) le flux maximal d'électrons photosynthétique ( $J_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (C) la respiration ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (D) l'épaisseur ( $\mu\text{m}$ ), (E) la densité ( $\text{g } \mu\text{m}^{-1} \text{m}^{-2}$ ) et (F) la masse surfacique ( $LMA$ ,  $\text{g m}^{-2}$ ) de la feuille étudiée pour chaque individu. Les états architecturaux des plants (bloqué, moyen et non bloqué; cf. matériel et méthodes) sont indiqués par des couleurs différentes. Des données manquent pour certains individus.



**Figure 12.** Relation entre le flux maximal d'électrons photosynthétique ( $J_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Les valeurs sont indiquées pour chaque individu.  $p < 0.05$  indique une corrélation significative.

### III.3.1 Variabilité des capacités photosynthétiques entre les individus.

Sur l'ensemble des résultats de capacités photosynthétiques, on observe une variabilité plus importante que pour les variables structurales (**fig. 13**).

Les vitesses maximales de carboxylation ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) varient fortement entre les individus, s'échelonnant du simple au double (de 13,74  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour l'individu 1, à 29,54 pour l'individu 8) (**fig. 11**).

Les flux maximaux d'électrons photosynthétiques ( $J_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) peuvent également doubler entre individus : 21,01  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour l'individu 2 à 45,84 pour l'individu 8 (**fig. 11**).

La respiration ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) la plus faible observée est de 0,16  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (individu 11) et la plus élevée est de 1  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (individu 7), soit plus de 6 fois supérieure (**fig. 11**).

Pour tous les individus observés, le ratio entre  $J_{max}$  et  $V_{cmax}$  varie de 1,16 pour l'individu 2 à 2,34 pour l'individu 1, soit une variation de l'ordre de 100%. Pour nos mesures, il existe une relation linéaire significative ( $p=0,04$  ;  $R^2=0,54$ ) entre ces deux facteurs (**fig. 12**).

### III.3.2 Variabilité des capacités photosynthétiques en fonction de la lumière et de l'état architectural des individus.

Quelles que soient les variables tirées du modèle et illustrant les capacités photosynthétiques foliaires des individus de *Symphonia globulifera* ( $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ,  $R_d$ ), il n'existe pas de différences significatives entre les moyennes des groupes pour les trois états architecturaux : bloqué, intermédiaire et non bloqué ( $p>0.1$ ) (**fig. 13**).

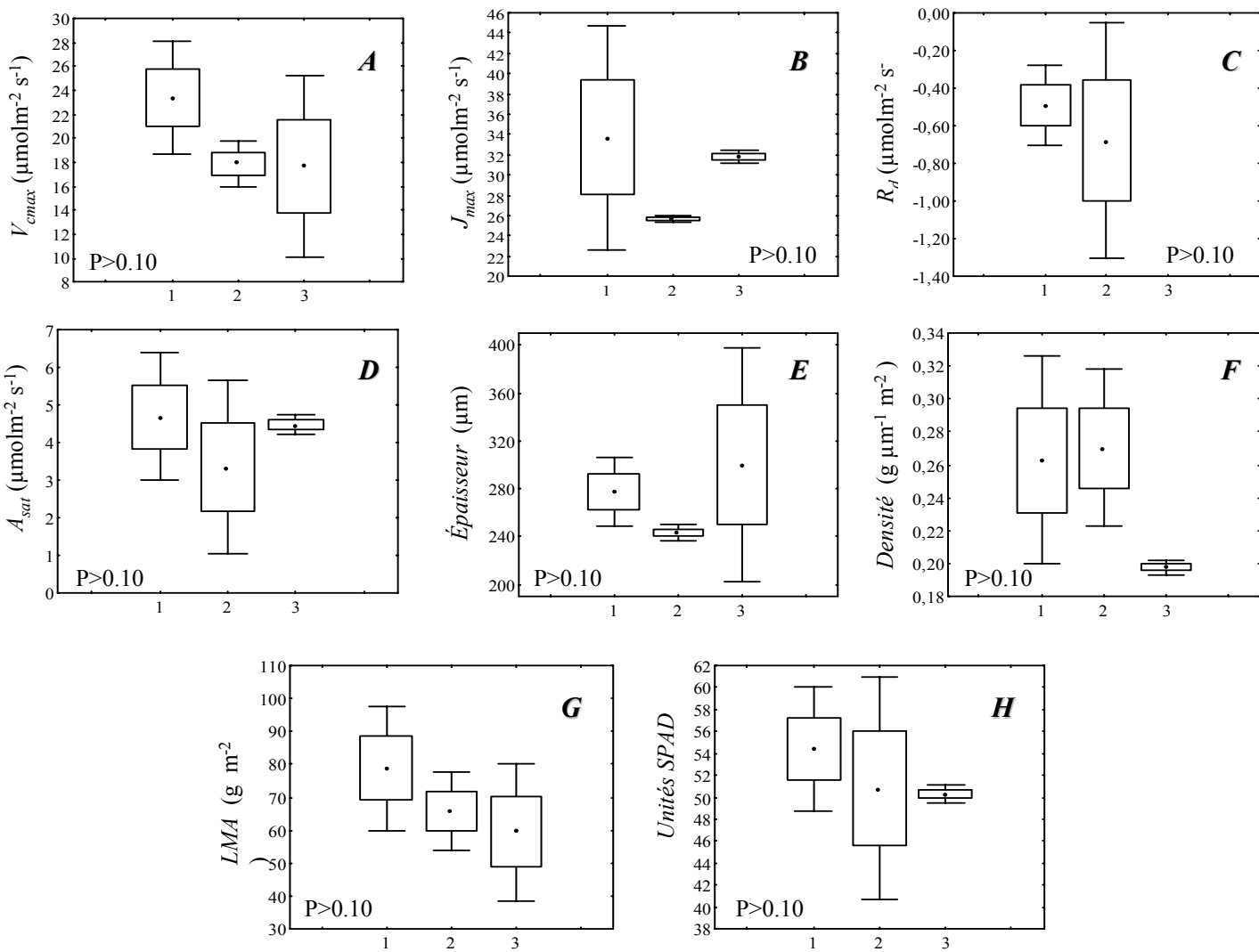
Pour la relation entre  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  et la quantité de lumière, on constate qu'un seul individu se trouve en condition lumineuse élevée (trouée), tous les autres se situant en sous-bois, dans des milieux beaucoup plus ombragés. Aucune observation significative ne peut donc être apportée (**fig. 14**). La comparaison des capacités photosynthétiques d'individus de *Symphonia globulifera* en condition de bas fonds (St Elie) avec des individus élevés en serre à 30% du rayonnement lumineux incident (**fig. 15**) montre des variations importantes pour les variables  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$ . Les individus de serre possèdent des valeurs qui sont en moyenne deux fois plus élevées que celles des individus de bas-fonds.

### III.4 Variabilité des $A_{sat}$ en fonction de la position topologique des feuilles.

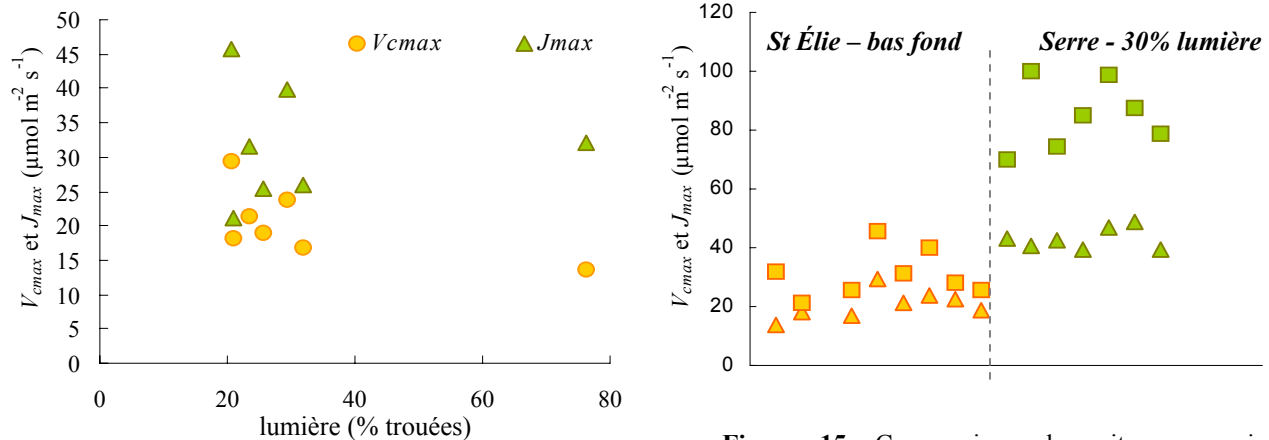
L'histogramme des valeurs d'assimilation en condition de lumière saturante ( $A_{sat}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) pour la dernière feuille de l'avant dernière unité de croissance de chaque individu étudié confirme l'existence d'une variabilité entre les individus. Les valeurs varient du simple au triple (2.17  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour l'individu 18 à 6.5  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour l'individu 13). La distinction des individus selon leur état architectural (bloqué, intermédiaire, non bloqué.) n'apporte pas d'information supplémentaire (**fig. 16**).

Les valeurs de  $A_{sat}$  en fonction de la position des feuilles sur les différents ordres de ramification (**fig. 17**), apportent quelques observations intéressantes :

- Sur les axes A1 l'assimilation des feuilles décroît de l'apex vers la base (plus les feuilles sont jeunes, plus elles seraient performantes). On constate cependant que pour

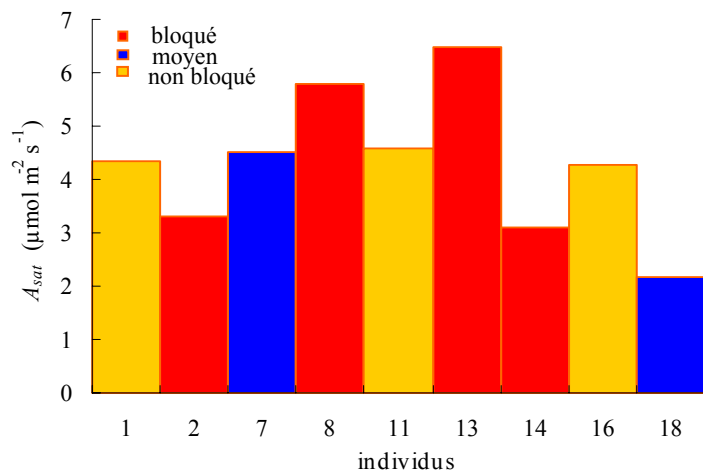


**Figure 13.** Boîtes à moustaches de (A) la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (B) le flux maximal d'électrons photosynthétique ( $J_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (C) la respiration ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (D) l'assimilation en condition de lumière saturante ( $A_{sat}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (E) l'épaisseur des feuilles ( $\mu\text{m}$ ), (F) la densité foliaire ( $\text{g } \mu\text{m}^{-1} \text{m}^{-2}$ ), (G) la masse surfacique foliaire ( $LMA$ ,  $\text{g m}^{-2}$ ) et (H) les unités SPAD, pour les 3 états architecturaux : 1, bloqué ; 2, moyen ; 3, non bloqué. La moyenne, l'erreur type et l'intervalle de confiance de la moyenne au seuil de 95% sont donnés pour chaque groupe.  $p < 0.05$  indique une différence significative entre les moyennes de tous les groupes.

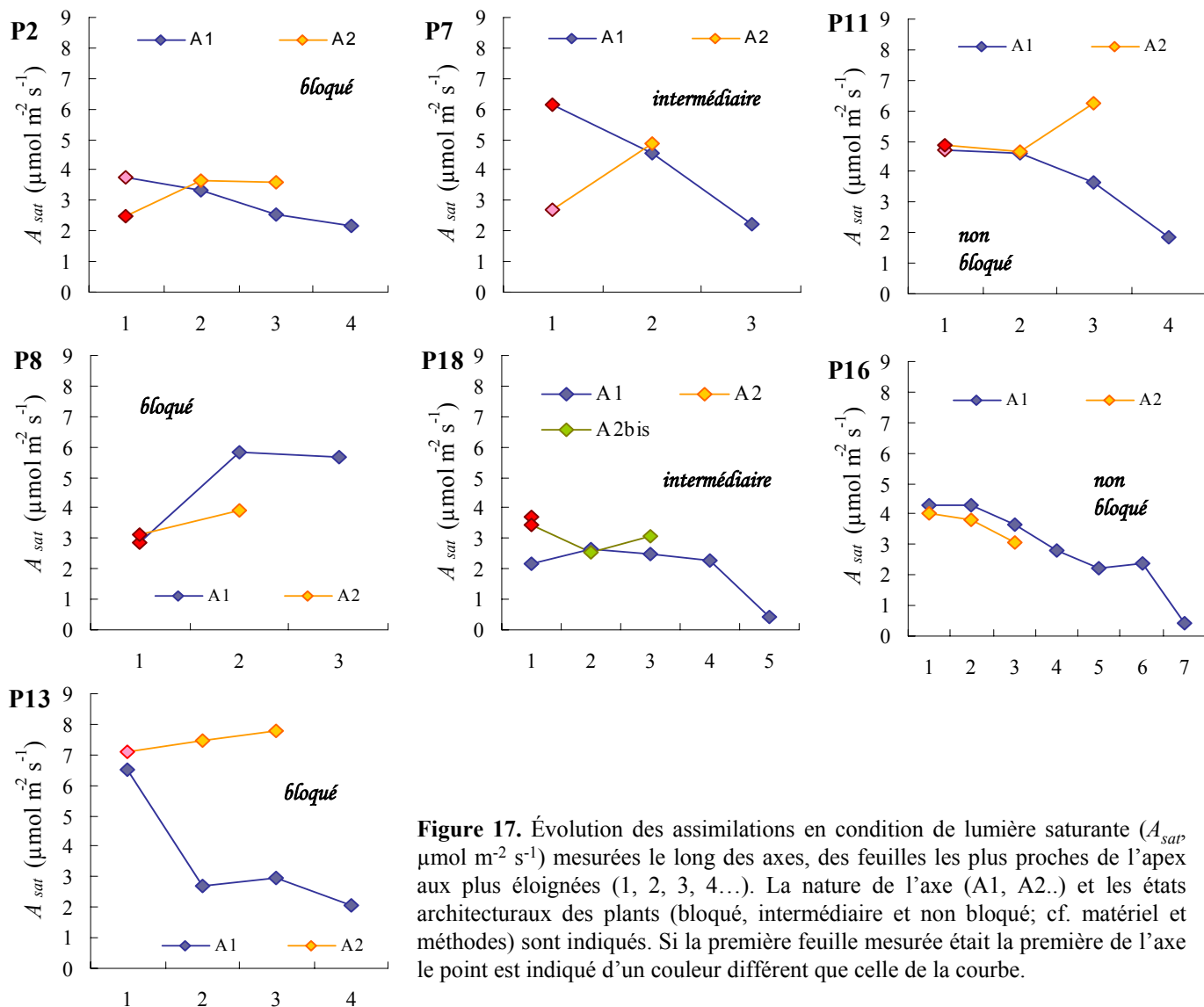


**Figure 14.** Relation entre la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), le flux maximal d'électrons photosynthétique ( $J_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et la lumière (% trouées ; cf. matériel et méthodes)

**Figure 15.** Comparaison des vitesses maximales de carboxylation ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et des flux maximaux d'électrons photosynthétiques ( $J_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) des individus étudiés à St Élie (bas fond) et des individus étudiés en serres (30% du rayonnement incident; 2002)



**Figure 16.** Histogramme de l'assimilation en condition de lumière saturante ( $A_{sat}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mesurées sur des feuilles de l'avant dernière Unités de croissance de l'axe principal. Les états architecturaux des plants (bloqué, intermédiaire et non bloqué) sont indiqués par des couleurs différentes. Des données manquent pour certains individus.



**Figure 17.** Évolution des assimilations en condition de lumière saturante ( $A_{sat}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mesurées le long des axes, des feuilles les plus proches de l'apex aux plus éloignées (1, 2, 3, 4...). La nature de l'axe (A1, A2...) et les états architecturaux des plants (bloqué, intermédiaire et non bloqué; cf. matériel et méthodes) sont indiqués. Si la première feuille mesurée était la première de l'axe le point est indiqué d'un couleur différent que celle de la courbe.

---

certaines feuilles de l'axe A1, très jeunes (les dernières mises en place), les valeurs de  $A_{\text{sat}}$  sont plus faibles.

- Sur les axes A2 on observe la situation inverse, à l'exception de l'individu 16.
- Pour les individus bloqués (P2, 8 et 13), l'assimilation semble d'une part plus performante pour les axes A2, et d'autre part, plus homogène quelle que soit la place de la feuille, comparativement aux individus non bloqués et intermédiaires.



---

## IV. Discussion

### IV.1 Des critères de vigueur, à des hypothèses sur les stratégies de développement.

#### *Caractérisation de la vigueur des arbres.*

A partir des résultats précédents, nous pouvons établir plusieurs critères pertinents pour caractériser la vigueur de croissance des arbres chez *Symphonia globulifera*.

Un arbre vigoureux peut ainsi être caractérisé par :

- des unités de croissance de longueur assez importante (plus de 5 centimètres)
- un grand nombre de feuilles assimilatrices par unité de croissance
- un synchronisme des axes A1 et A2 dans la mise en place des unités de croissance
- une hiérarchisation de l'arbre autour de l'axe A1 (des unités de croissance plus longues sur l'axe A1 que sur les axes A2).

Un arbre « bloqué » pourra lui être caractérisé par :

- des unités de croissance courtes (moins de 5 centimètres)
- une seule paire de feuilles assimilatrices par unité de croissance
- un désynchronisme des axes A1 et A2
- un port tabulaire qui traduit la mise en place d'unités de croissance plus longues sur les axes A2 que sur A1.

#### *Une forte capacité d'attente et de réaction*

Il apparaît que *S. globulifera* possède à la fois une forte capacité d'attente et une forte capacité de réaction. Cela se traduit par la possibilité de mettre en place une très longue série d'unités de croissance courtes, ce qui lui permet d'attendre l'amélioration des conditions lumineuses. Lorsque cela se produit, *S. globulifera* est capable de mettre aussitôt en place de grandes unités de croissances comportant de nombreuses feuilles assimilatrices.

#### *Hypothèses sur la stratégie de développement de S. globulifera*

Dans le cas d'une végétation concurrente basse (*Rapatea paludosa* et Marantaceae diverses par exemple) *S. globulifera* aurait tendance à développer uniquement l'axe principal en mettant en place des unités de croissance courtes car il ne bénéficie que de peu de lumière. Une fois cette strate dépassée, la relative amélioration des conditions lumineuses (encore limitantes) lui permettrait une croissance plus rapide avec cependant un désynchronisme des axes A1 et A2 conduisant à un port tabulaire. Il pourrait ensuite, soit essayer, toujours grâce à des UC courtes de franchir une seconde strate concurrente (*Astrocaryum sp.*, *Bactris sp.*, etc...), ou bien, à la faveur d'une trouée (chablis, volis ou dépérissement sur pied) quitter cette phase d'attente par la mise en place d'unités de

---

croissances longues et présentant de nombreuses feuilles assimilatrices, par une synchronisation des axes et une hiérarchisation autour de l'axe principal.

Si la strate de végétation basse est absente ou réduite, *S. globulifera* serait capable d'exprimer dès la germination tout son potentiel de croissance et sa vigueur. Il ne mettrait toutefois pas de rameaux en place avant une hauteur de 40 centimètres environ.

## IV.2 Influence de la lumière et de l'état architectural des plants sur les capacités photosynthétiques.

### *Limites de l'étude*

Les résultats obtenus sur le terrain sont insuffisants pour discriminer les capacités photosynthétiques en fonction de la disponibilité en lumière et du stade architectural. Les résultats ont donc été étudiés au cas par cas afin d'émettre autant que possible des hypothèses qui pourraient faire l'objet de travaux ultérieurs.

Compte tenu des limites du plan d'échantillonnage (nombre final d'individus complets insuffisants pour réaliser des ANOVA paramétriques) et des problèmes rencontrés lors des mesures, la variabilité observée entre individus masque très probablement la variabilité entre les différents états architecturaux.

### *Capacités photosynthétiques : existe-il une variabilité en fonction du facteur lumière ?*

L'étude menée en serre à Kourou sur des individus de *S.g* (Coste, C. 2002), donc en conditions lumineuses fortes (30% de lumière incidente), montre des  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  bien supérieures aux valeurs obtenues en forêt, donc en conditions lumineuses plus faibles. Cela démontre bien que chez cette espèce, les capacités photosynthétiques varient en fonction de l'environnement. A noter que ces conditions environnementales ne se limitent certainement pas à la lumière, mais qu'elles englobent d'autres facteurs comme les caractéristiques pédologiques (profondeur, hydromorphie...), climatiques (température, humidité), l'état architectural du plant (bloqué, non bloqué)... ; ce qui n'a pas permis ici de comparer directement les résultats des deux études.

### *Tentatives de réponse sur la variabilité des valeurs d' $A_{sat}$ observées sur un même plant en fonction de la position topologique des feuilles et de l'état architectural.*

La décroissance d'assimilation observée sur l'axe A1 et le contraire observé sur les axes A2 serait-elle due à un **décalage des vitesses de maturation des feuilles entre les deux types d'axe** ? Pour un plant en conditions de croissance optimales, très rapidement après leur mise en place, les feuilles de l'axe principal deviendraient les plus assimilatrices...

Une hypothèse peut être formulée concernant le lien entre l'état architectural de l'individu (bloqué, non bloqué, intermédiaire) et les capacités d'assimilation en conditions de saturation lumineuse ( $A_{sat}$ ).

Les individus bloqués sur leur axe A1 présentent la plupart du temps un port tabulaire sur leurs axes A2, caractéristique d'une **phase d'exploitation optimale de l'environnement lumineux incident**. Ainsi les feuilles de ces axes se retrouveraient globalement soumises aux mêmes conditions lumineuses et développeraient des caractéristiques foliaires équivalentes. On en viendrait

---

à considérer qu'en cas d'intensité lumineuse décroissante dans la stratification verticale de la FTH guyanaise, les jeunes plants de *S.g.* montrent une tendance plus grande à la plagiotropie (mise en place d'axes A2), afin d'exploiter au mieux la ressource lumineuse par l'élargissement de la surface de la couronne. En condition de croissance difficile, la plante a un taux de croissance en hauteur relativement bas (longueur moyenne des UC relativement faible). Elle compenserait alors la perte liée à la baisse de l'assimilation sur les vieilles feuilles de l'axe A1 (sénescence liée à une longue durée de vie des feuilles ou recouvrement altérant la croissance) par un changement de la disposition de ses axes et de ses feuilles pour contrebalancer ses effets négatifs.

A contrario, les individus intermédiaires à non bloqués disposeraient des axes secondaires plus conformes au modèle architectural et plus ramassés sur l'axe A1. Cela pourrait expliquer des assimilations moins homogènes sur les axes A2. Parallèlement, les axes A1 se trouveraient en **phase d'exploration du milieu**. Le décalage observé des vitesses de maturation des feuilles entre les axes, en favorisant la mise en place rapide de feuilles matures sur l'axe A1, annule les effets du recouvrement des feuilles sur l'axe qui peuvent constituer une perte pour l'individu porteur. Les individus de *S.g.* en croissance acrotonique rapide renouvellent leurs feuilles avant que le processus de recouvrement ne devienne trop inhibiteur et n'ont pas autant besoin de modifier leur architecture.

Au regard des résultats, il semble avéré que l'évolution de l'architecture des jeunes *S.g.* permette l'acquisition de plus grandes surfaces foliaires en phase d'exploitation, donc un accroissement du gain énergétique ou de l'efficacité de l'appareil assimilateur. Les processus anatomiques et physiologiques responsables de cette évolution architecturale et l'influence des facteurs environnementaux (poids respectifs de l'intensité du couvert forestier, de la densité de flux de photons, des conditions pédologiques d'hydromorphie, ...) doivent cependant faire l'objet d'une étude plus poussée.

---

## V. Conclusion

Il est manifeste que les critères déterminés pour la caractérisation de la vigueur de *Symphonia globulifera* ne correspondent pas aux critères déjà émis pour d'autres espèces comme *Tachigali melonenii* ou *Dicorynia guianensis* (Nicolini *et al.*, 2003). En effet, la succession d'unités de croissances courtes qui semblent être un critère important chez *S. globulifera*, n'est pas du tout pris en compte pour ces deux autres espèces, notamment car les unités de croissances ne sont pas visibles chez *T. melonenii*. Le désynchronisme des axes A1 et A2 n'est pas plus considéré. D'autre part le critère de présence de rejets, caractéristique d'individus peu vigoureux chez *T. melonenii* et *D. guianensis*, n'a absolument pas été retrouvé chez *S. globulifera*. Il semble donc nécessaire d'axer de nouvelles recherches sur la caractérisation d'autres critères pertinents.

Pour se faire, la poursuite et l'approfondissement de cette étude, suivant un nouveau protocole est nécessaire. En effet, les résultats obtenus ne concernaient qu'un nombre réduit d'individus et étaient donc difficilement exploitables statistiquement (conditions non paramétriques pour les ANOVA). De plus, l'étude architecturale ayant abouti à 3 catégories d'individus (bloqué, intermédiaire et non bloqué), l'échantillon se trouve divisé en 3 groupes disproportionnés par rapport à leur représentation dans l'échantillon. Un autre facteur aurait dû être pris en compte également dans l'échantillonnage : la lumière. En effet, un seul individu de l'échantillon est soumis à des conditions de luminosité importantes (**fig. 14**).

Pour poursuivre l'étude, il s'agirait donc d'effectuer au préalable un plan d'échantillonnage prévoyant 4 groupes selon les facteurs suivants : individus bloqués, non bloqués, en conditions lumineuses fortes (trouées), en conditions lumineuses faibles (sous-bois). Le groupe intermédiaire n'apporterait pas des résultats tranchés et ne serait donc pas intéressant à étudier dans un premier temps (éventuellement dans une phase de validation ou d'approfondissement des résultats). Ainsi un individu donné serait caractérisé par son état architectural et la lumière qu'il reçoit. Chaque groupe devra être représenté également et suffisamment pour permettre une analyse statistique fiable (utiliser des lois statistiques pour calculer ce nombre). Par contre, les mesures à réaliser sur cet échantillon ne diffèrent pas de celles de cette étude.

Cette étude nous permettrait de vérifier les différentes observations et hypothèses émises dans ce rapport et de répondre à d'autres questions :

- quelle est la décroissance des capacités photosynthétiques des feuilles en remontant les axes A1 ?
- quelle est l'augmentation des capacités photosynthétiques des feuilles en remontant les axes A2 ?
- les capacités photosynthétiques sont-elles proches pour les feuilles d'un même axe A2 chez les individus bloqués ?
- quelle est l'évolution des capacités photosynthétiques d'une feuille (durée de vie de la feuille, âge de l'optimum de fonctionnement, influence A1/A2) ?
- les capacités photosynthétiques sont-elles comparables en trouée naturelle et en serre ?
- quels sont les autres facteurs influençant la variabilité photosynthétique intra spécifique ?

---

Des études sur de grands individus pourraient être entreprises : les capacités photosynthétiques sont-elles comparables ?

## VI. Bibliographie

**Anten, N. P. R., Hernandez R., Medina. E. M. 1996.** The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest tree, *Tetrorchidium rubrivenium*. *Functional Ecology* **10**:491-500.

**Wilson, J.B. 1999.** Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* **86**: 507-522.

**Bazzaz, F. A. and. Pickett, S. T. A. 1980.** The physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:287-310.

**Barthélémy, D. 1988.** Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. Thèse Doct. Physiologie, biologie des organismes et populations, Acad. Montpellier, 285p.

**Barthélémy, D., Blaise, F., Fourcaud, T., Nicolini, E. 1995.** Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives. *Rev. For. Fr.*, **47**(n° sp.) : 71-96.

**Barthélémy, D., Caraglio, Y., Costes, E. 1997.** Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *In* : Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux, Bouchon, J., De Reffye, Ph. Et Barthélémy, D. (Eds), Sciences Update, Ed. INRA, Paris, p.89-136.

**Born, C. 2002.** Variabilité interspécifique du  $\Delta^{13}\text{C}$  foliaire. Relations entre  $\Delta^{13}\text{C}$  et tolérance à la sécheresse édaphique. Rapport de DEA, Université Henri Poincaré - Nancy I.

**Caraglio, Y., Barthélémy, D. 1997.** Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *In* : Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux, Bouchon, J., De Reffye, Ph. Et Barthélémy, D. (Eds), Sciences Update, Ed. INRA, Paris, p.11-88.

**Coste, S. 2002.** Diversité des traits fonctionnels relatifs aux performances photosynthétiques d'espèces d'arbres de la forêt tropicale guyanaise. Rapport de DEA, Université Henri Poincaré – Nancy I, 19p.

**Dreyer, E., Le Roux, X., Montpied, P., Daudet, F. A. & Masson, F. 2001.** Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* **21**:223-232.

**Dreyer, E., Montpied, P. 1999.** Présentation résumée du modèle de photosynthèse foliaire de Farquhar. Cours d'écophysiologie forestière. INRA Nancy : 1-13.

**ENGREF, 2001.** Stratégies de régénération et installation de *Symphonia globulifera* : une approche architecturale. Module de formation en Forêt Tropicale Humide, 13p.

**Eperon et al, 1995 ;**

**Evans 1989**

**Evans and Loreto, 2000**

**Evans and Seemann, 1989**

**Farquhar, G.D., Von Cammerer S. & Berry, J.A. 1980.** A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* **149** : 78-90.

**Favrichon, V. 1995.** Modèle matriciel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide. Thèse Université Claude Bernard – Lyon 1-, 251p.

**Field, C., Mooney, H. A. 1986.** The photosynthesis nitrogen relationship in wild plants. *On the economy of plant form and function*. (ed. T. J. Givnish), pp 25-55. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

**Givnish, T. J. 1988.** Adaptation to sun and shade: A whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**:63-92.

**Hallé, F., Martin, R. 1968.** Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoidées). *Adansonia*, **8(4)** : 475-503.

**Hallé, F., Oldeman, R.A. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178p.

**Harley, P., C. & Tenhunen, J. D. 1991.** Modeling the photosynthetic response of C<sub>3</sub> leaves to environmental factors. *Modeling crop photosynthesis-from Biochemistry to Canopy*. Madison, USA, American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. CSSA 19 : 17-39.

**Heuret, P. 2002.** Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison, Thèse Doct. Biol. For., Univ. Henri Poincaré, Nancy I, 145p.

**Hikosaka, K. Terashima, I. 1995.** A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C<sub>3</sub> plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment* **18** : 605-618.

## Jordan et Ögren, (1984)

**Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellog, E.A., Stevens, P. 2002.** Botanique systématique : une perspective phylogénétique. De Boeck Université éd., Paris, 166-167, 467p.

**Kitajima, K. 1994.** Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**:419-428.

**Leroux, X. L., Grand, S., Dreyer, E. & Daudet, F.A. 1999a.** Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree physiology* **19**:481-492.

**Leroux, X. L., Sinoquet, H. & Vandame, M. 1999b.** Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiology* **19**:181-188.

**Makino, A. & Osmond, C.B. 1991.** Effects of nitrogen nutrition on nitrogen; partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant physiology* **96** : 355-362

**Messier, C. 1999.** Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal For. Res.* **29**: 812-823.

**Niinemets, Ü. (1997).** Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* **11**:518-531.

Niinemets 97 b

**Nicolini, E., Bathélémy, D. & Heuret, P. 2000.** Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., en régénération forestière, *Can. J. Bot.* **78** :1531-1544.

**Niinemets, Ü. & Tenhunen, J. D. 1997.** A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* **20** : 845-866.

**Oldeman, R.A.A. 1974.** L'architecture de la forêt guyanaise. Paris : ORSTOM, Mémoire n°73. 204p.

**Poorter, L., Kwant, R., Hernández, R., Medina, E. & Werger, M. J. A. 2000.** Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. *Trees physiology* **20** : 519-526.

**Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S. & Uhl, C. 1994a.** Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia* **97**: 62-72



**Reich, P. B. & Walters M. B. 1994b.** Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species-II Variation in nitrogen vis-à-vis specific leaf area influences mass and area-based expression. *Oecologia* **97**: 73-81

**Rijkers, T. 2000.** Leaf function in tropical rain forest canopy trees – The effect of light on leaf morphology and physiology in different-sized trees.

With **TL Pons and F. Bongers.** 9-24. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* **2000**. 14: 77-86.

**Rôças, G., Barros, C. F. & Scarano, F. R. 1997.** Leaf anatomy plasticity of *alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a brazilian montane atlantic rain forest. *Trees* **11**:469-473.

**Sanchez, A. 1998.** Protocole d'analyse *in vivo* des chlorophylles avec le *Chlorophyll Meter* SPAD-502 (Minolta), *In* : Protocoles d'analyse des pigments photosynthétiques foliaires, fascicule INRA Nancy, laboratoire d'écophysiologie, 9 :10.

**Seemann, J.R. & Berry, J.A. 1982.** Interspecific differences in the kinetic properties of RuBP carboxylase protein. *Carnegie Institution Year Book* **81** :78.83.

**Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. A. 1996.** Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. Pages 162-186 in S. Mulkey, R. L. Chazdon, and A. P. Smith, editors. *Tropical forest ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

**Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. 1988.** On the definition of ecological species groups in tropical rainforests. *Vegetatio* **75**:81-86.

**Ter Steege, 2000**

**de Vries, P.J., Pons, T.L. et Bongers F. 2000.** Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species : comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest. *In* : Leaf function in tropical rain forest canopy trees – The effect of light on leaf morphology and physiology in different-sized trees, *Oecologia* **2000** : 25-44.

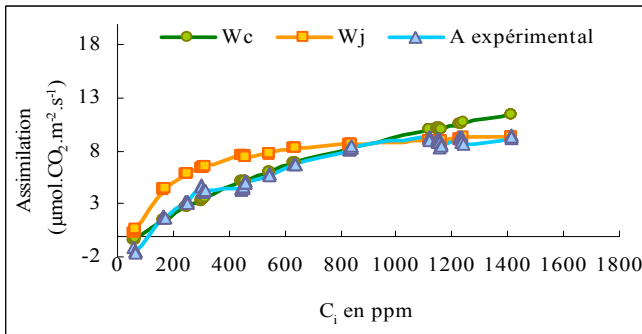
**Warren et al et al, 2002**

**Walters et al, 1993b**

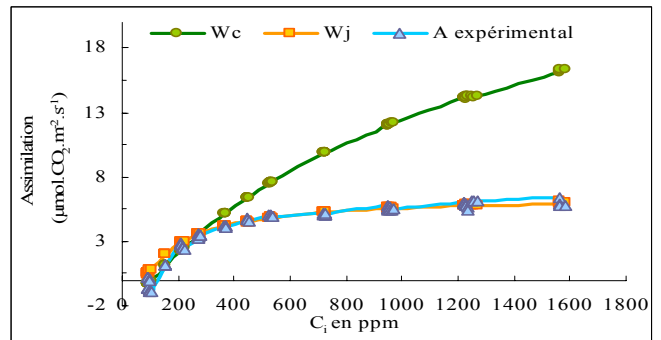
**Witkowski, E. T. F. & Byron., 1991.** Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* **88** : 486-493.

**Wright, I. J., & Westoby, M. 2001.** Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration : generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* **127** : 21-29.

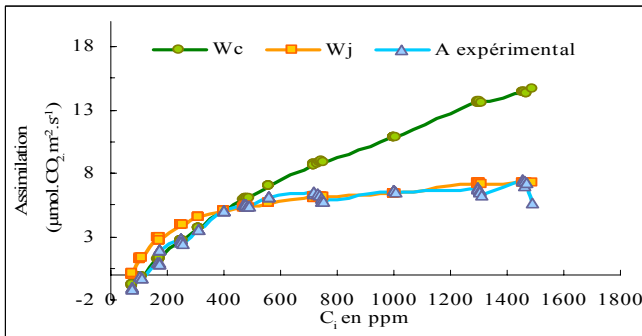
N°1



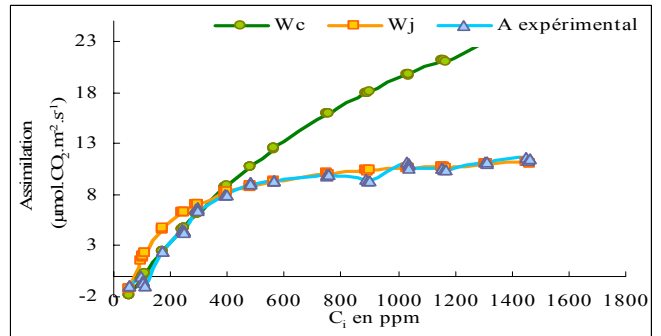
N°2



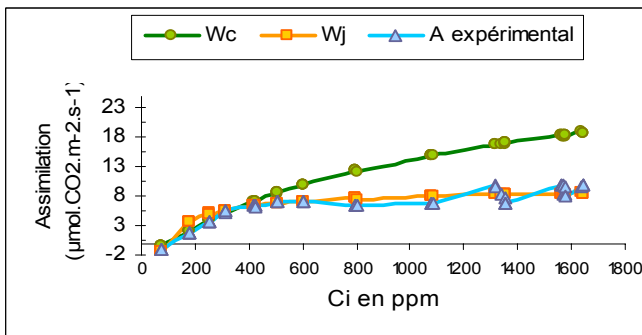
N°7



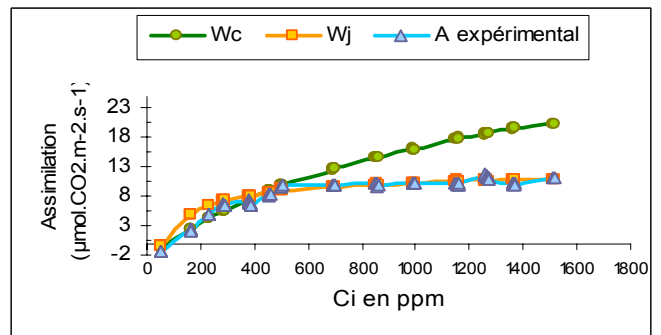
N°8



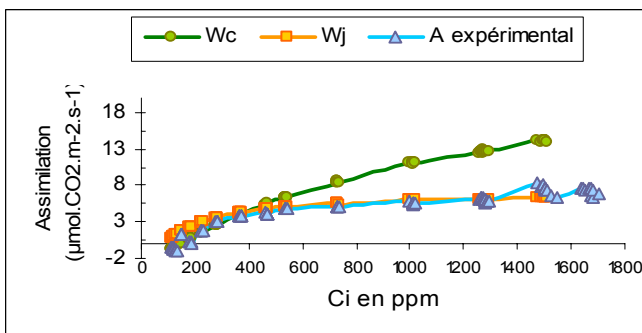
N°11



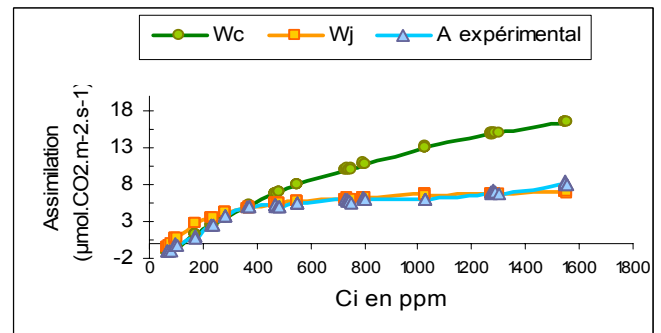
N°13



N°14



N°18



**Annexe 1.** Courbes de réponse de l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> (A) à la fraction molaire en CO<sub>2</sub> dans les espaces sous stomatiques (C<sub>i</sub>).