



Diplôme d'Ingénieur Agronome

Spécialisation « Sciences & Génie de l'Environnement »

Année 2007 – 2008

Fonctionnement hydrique de trois espèces tropicales du genre *Eperua*

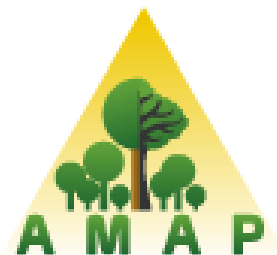
Lien entre plasticité des relations hydriques et niche écologique

Par Pauline COCHET

Sous la direction de Dr Grégoire VINCENT, chercheur à l'IRD, UMR AMAP

Campus agronomique – BP 701 – CIRAD – 97387 Kourou cedex – GUYANE FRANCAISE

Du 25 mars au 31 août 2008 - Soutenu le 2 Septembre 2008 à Nancy



Je tiens à remercier Grégoire Vincent, pour ses connaissances, son enthousiasme, sa créativité et son soutien. Il est une personne d'exception dont les qualités professionnelles et personnelles ont joué grandement à la réussite de ce projet.

Je remercie également Bernard Thibault, directeur de l'UMR EcoFog pour m'avoir accueillie sur le site de Kourou.

Je remercie Antoine Dorval tant professionnellement que personnellement pour sa motivation même à 5h du matin, sa bonne humeur et son amitié.

Merci également à Damien Bonal, Christopher Baraloto, Sandra Patiño, Benoît Burban et Jérémie (UMR EcoFog), et à Eric Nicolini (UMR AMAP) pour leurs conseils sur des aspects méthodiques.

Merci à Sandra Barantal, Clément Stahl, Fabien Wagner, Emilien Weissenbacher pour leur temps et leurs conseils dans l'analyse et la compréhension des résultats.

Merci à Kago, Kwasi, Etienne, Jansen et Fabien (CIRAD), Jean-Louis, Michel et Ginette (IRD) et tous les autres techniciens sans qui je n'aurais pu assurer les nombreuses manipulations expérimentales.

De manière générale, je tiens à souligner l'esprit de collaboration et la bonne humeur régnant au sein de l'UMR Ecofog. Ce fut un réel plaisir de travailler dans ces conditions.

Merci à cette multitude de personnalités passionnantes rencontrées en Guyane. Mes pensées s'adressent en premier vers des Parcouriens d'exception, le Bouc, Judo de l'Est, Bobby, Crispétine, Mauricio, Benoît, le 8 de Carreau et Bubu avec qui j'ai partagé bien plus qu'un lieu de vie. Je pense également à Mathieu, Jocelyn, Caro... et tous les autres sans qui la vie aurait été moins « chouettus » !

Enfin merci à toutes les personnes qui m'ont soutenue cette année et qui se reconnaîtront...

SOMMAIRE

SIGLES & ABREVIATIONS	4
INTRODUCTION & OBJECTIFS	5
MATERIEL & METHODE	9
I. Contexte	9
(1) Conditions climatiques	9
(2) Espèces étudiées	9
II. Dispositif expérimental	9
(1) Matériel végétal	9
(2) Conditions écologiques	10
(3) Système d'irrigation et suivi du traitement hydrique	10
III. Suivi morphologique des individus stressés	10
(1) Suivi de croissance	10
(2) Mesures de traits foliaires	11
(3) Mesures de biomasse	11
(4) Prédiction de la biomasse	11
IV. Potentiel hydrique et ajustement osmotique	12
(1) Mesures de potentiel hydrique	12
(2) Evaluation de l'ajustement osmotique	12
V. Mesures de conductance stomatique	13
VI. Mesure de l'efficience d'utilisation en eau	14
VII. Traitement des données	15
RESULTATS	16
I. Réponse morphologique à un déficit hydrique édaphique prolongé	16
(1) Effets du déficit hydrique sur la croissance	16
(2) Effets du déficit hydrique sur la morphologie foliaire	19
(3) Effets du déficit hydrique sur l'allocation de biomasse	20
II. Réponse physiologique à un déficit hydrique	22
(1) Caractérisation de la sécheresse atmosphérique : Variations microclimatiques diurnes	22
(2) Ajustements du potentiel hydrique en réponse à un déficit hydrique	22
(3) Ajustement osmotique en réponse à un déficit hydrique édaphique	22
(4) Ajustement de la conductance stomatique	23
(5) Ajustement de l'efficience d'utilisation de l'eau en réponse à un déficit hydrique édaphique	24
DISCUSSION & CONCLUSION	26
BIBLIOGRAPHIE	29
ANNEXES	32

SIGLES

IRD	Institut Français de recherche pour le développement
UMR AMAP	Unité de recherche mixte Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes
CIRAD	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
UMR EcoFog	Unité de recherche mixte Ecologie des forêts de Guyane

ABBREVIATIONS

* Résultats

EF	<i>E. falcata</i>
EG	<i>E. grandiflora</i>
ER	<i>E. rubiginosa</i>
Ttt	Traitement
Esp ou E	Espèce
D	Date

* Ecologie

PAR	Rayonnement photosynthétique actif (<i>photosynthetic active radiation</i>)
VPD ou D	Déficit de pression de vapeur (<i>vapor pressure deficit</i>)
$e_s(T)$	Pression de vapeur saturante des feuilles
e_a	Pression de vapeur actuelle (atmosphérique)

* Ecophysologie

DW	Masse sèche (<i>dry weight</i>)
FW	Masse fraîche (<i>fresh weight</i>)
LA	Surface foliaire (<i>leaf area</i>)
SLA	Surface spécifique foliaire (<i>specific leaf area</i>)
LMA	Masse surfacique (<i>leaf mass area</i>)
LAR	Surface foliaire rapportée à la biomasse totale (<i>leaf area ratio</i>)
Ds	Densité stomatique
LWP ou ψ	Potentiel hydrique foliaire (<i>leaf water potential</i>)
RWC	Contenu hydrique relatif (<i>relative water content</i>)
RWC^0	Contenu hydrique relatif à perte de turgescence (plasmolyse)
FW^{100}	Masse fraîche des feuilles à saturation
ψ_π	Potentiel osmotique
ψ_π^0	Potentiel osmotique à plasmolyse
ψ_π^{100}	Potentiel osmotique à saturation
P	Pression de turgescence
Gs	Conductance stomatique
$G_{s_{ref}}$	Conductance stomatique lorsque le V.P.D. est 1kPa
- m	Sensibilité de la conductance au V.P.D.
C	Carbone
$\delta^{13}C$	Composition isotopique
CO ₂	Dioxyde de carbone
^{13}C et ^{12}C	Isotopes de carbone

* Mathématiques

p	Probabilité critique
ns	Non significatif
anova	Analyse de variance paramétrique
ancova	Analyse de covariance
AIC	Critère d'Akaike (<i>Akaike Information Criteria</i>)

INTRODUCTION

La niche écologique d'une espèce est définie comme « la gamme des conditions et ressources écologiques permettant la vie à long terme d'une espèce sans immigration » (Grinnell, 1917). Elle est liée à la variabilité génétique des espèces et à l'environnement, des facteurs biotiques et abiotiques agissant comme des filtres (Diaz *et al.*, 1998 ; Engelbrecht, 2007). L'identification de ces facteurs et de la réponse à ces facteurs aide à comprendre la distribution et la coexistence des espèces dans un milieu et à prédire leur dynamique. Appréhender l'évolution de la forêt permettra d'adapter les modes de gestion dans un contexte de changement climatique.

De nombreuses auteurs ont travaillé sur l'acclimatation des plantes le long de gradients naturels de facteurs abiotiques (Wright & Westoby, 2002; Kozlowski et Pallardy, 2002). Ces gradients peuvent faire intervenir une combinaison de variations climatiques et/ou édaphiques (Diaz & Cabido, 1998 ; Epron *et al.*, 2006). Le climat peut avoir un effet direct sur les stratégies des plantes en causant un stress hydrique ou thermique et un effet indirect en influençant la disponibilité en ressources (Monk, 1966 ; Grime, 1974). Le phénotype des individus est plus ou moins modulé en fonction de facteurs environnementaux plus ou moins variables. Cette plasticité phénotypique (Bradshaw, 1965) consiste en des ajustements de caractères liés plus ou moins directement à des fonctions, appelé traits fonctionnels. Si les traits phénologiques ne sont pas sensibles à l'environnement, les traits morphologiques et physiologiques peuvent être plastiques (Valladares *et al.*, 2007 ; Grime et Mackey, 2002 ; Givnish, 2002; Wright et Westoby, 2002) et leurs variations expliquent les différences de phénotypes pour un même génotype. La plasticité physiologique consiste en des arrangements cellulaires plus ou moins réversibles et permet une réponse rapide. Elle est généralement majoritaire chez les espèces à croissance lente vivant dans des habitats peu productifs (Levitt, 1956). La plasticité morphologique est plus coûteuse mais permet des ajustements importants dans l'espace qui jouent un rôle dans l'acquisition des ressources. Par exemple, une augmentation de la surface racinaire permet de capter plus de ressources en eau. Les relations entre traits peuvent être le résultat de compromis associés à des contraintes structurales et fonctionnelles des plantes en relation avec leur écologie (Lavorel & Garnier, 2002). Par exemple, les espèces montrent un compromis entre croissance et

survie en fonction des gradients de ressources édaphiques et lumineux (Bonal et Guehl, 2001). On peut définir des syndromes de traits associés à tel ou tel environnement. Leur interprétation a mené au concept de stratégie fonctionnelle (Grime, 1977 ; Stearns, 1989 ; Choler, 2002). Par exemple, les stratégies face à une sécheresse sont diverses et peuvent être de la tolérer ou de l'éviter (Slot et Poorter, 2007 ; Tardieu, 2005 ; Tobin *et al.*, 1999).

Le climat en forêt tropicale humide est stable sur le long terme (Ricklefs, 2004) avec une alternance de périodes très humides et d'épisodes de sécheresse (Guehl, 1984 ; Wright, 1992). L'humidité du sol et les variations microclimatiques ont un impact fort sur le fonctionnement des plantes (Jones, 1992; Monteith, 1995 ; Bonal *et al.*, 2000a). La capacité à s'adapter à court et moyen terme à de telles variations des ressources en eau est un enjeu pour le maintien des espèces d'arbres en forêt tropicale humide (Bonal et Guehl, 2001) et différentes stratégies peuvent s'observer (Tobin *et al.*, 1999). Le mode de résistance à la sécheresse est déterminant pour la dynamique des populations (Engelbrecht et Kursar, 2003). La stratégie de tolérance à la sécheresse est associée à une tolérance à un déficit hydrique édaphique et à une forte demande évaporative. La tolérance résulte d'une combinaison de traits morpho-physiologiques permettant d'augmenter l'accès à l'eau et de limiter les pertes (Hsiao, 1973 ; Tobin *et al.*, 1999 ; Riseman *et al.*, 2001 ; Arndt *et al.*, 2001 ; Cruizat, 2001 ; Wright *et al.*, 2002 ; Chaves *et al.*, 2002). Les ajustements de traits morphologiques peuvent induire une réduction de croissance, une augmentation du développement relatif des racines, une modification de la morphologie des tissus néoformés et une diminution de la surface évaporative (Heckenberger *et al.*, 1998 ; Poorter et Nagel, 2000 ; Grime et Mackey, 2002 ; Wright et Westoby, 2002). Les régulations physiologiques permettent une optimisation des échanges (par des ajustements stomatiques, une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau) et un maintien de la turgescence malgré la sécheresse (grâce à des ajustements osmotiques et élastiques) (Jones, 1992 ; Beadle *et al.*, 1993 ; Fan *et al.*, 1994 ; Riseman *et al.*, 2001).

Les espèces du genre *Eperua* constituent un bon modèle d'étude de la relation entre niche écologique et capacités d'acclimatation car elles présentent des effectifs importants sur la bande côtière, des préférences variables pour des conditions édaphiques (Barthès, 1988 et 1991 ; Gadet, 1990 ; Ferry *et al.*, 1997 ; Bonal *et al.*, 2000b ; Pélissier *et al.*, 2001) et une

certaine compétition interspécifique amenant à la domination d'une espèce dans certaines zones (Collinet, 1997 ; Molino et Sabatier, 2001 ; Baraloto *et al.*, 2007). Les habitats de *E. falcata* et *E. grandiflora* ont été corrélées aux conditions pédologiques, topographiques et au statut hydrique édaphique (Baraloto *et al.*, 2007 ; Cantet, 2004 ; Ferry *et al.*, 1997 ; Alexandre, 1991; Gadet, 1990) (Annexe 1). Les arbres adultes d'*E. falcata* sont les seuls *Eperua* rencontrés dans des forêts à engorgement saisonnier où le risque d'exposition à la sécheresse est faible même en saison sèche (sol hydromorphe, nappe haute, Epron *et al.*, 2006). *E. grandiflora* se retrouve quasi exclusivement en forêt dite *terra firme* (sur les plateaux) où le risque d'exposition à la sécheresse est élevé et à l'engorgement nul (Epron *et al.*, 2006). *E. rubiginosa* est rencontrée en bas-fonds et bords de rivières où le risque de sécheresse peut être considéré comme nul *a priori* (Sol très hydromorphe, Epron *et al.*, 2006 ; Vincent, comm. pers.). L'habitat d'*E. falcata* est plus large puisque cette espèce se retrouve également sur les plateaux ou en bas-fonds.

Les niches écologiques sont donc en partie liées aux conditions hydriques. Pour expliquer le contraste d'habitats, les différences interspécifiques de la réponse (survie, croissance, fonctionnement photosynthétique, relations hydriques...) à des gradients de ressources édaphiques en eau (engorgement et sécheresse) peuvent être testées en conditions contrôlées ou semi-contrôlées (Engelbrecht *et al.*, 2007 ; Parolin *et al.*, 2001) et ont été largement investiguées sur des jeunes plants d'*Eperua* élevés sous abri ou en serre (Huc et Guehl, 1989 ; Bonal *et al.*, 2000b; Bonal et Guehl, 2001 ; Baraloto *et al.*, 2006 et 2007 ; Dorval, 2008). L'étude publiée en 2007 par Baraloto observait que plus de 80 % des *E. grandiflora* et *E. falcata* survivent à l'engorgement et 100% à la sécheresse. Les études portant sur la réponse au déficit hydrique édaphique de *E. falcata*, *E. grandiflora* et *E. rubiginosa* ont montré que ces espèces présentaient une forte plasticité en réponse à un déficit hydrique imposé avec une réduction des échanges gazeux (régulation stomatique), une diminution du potentiel hydrique, une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau, une réduction de croissance aérienne et une réallocation des ressources vers l'appareil racinaire (Dorval, 2008 ; Baraloto *et al.*, 2007 et 2006 ; Bonal et Guehl, 2001).

E. falcata a été qualifiée de relativement tolérante au stress hydrique édaphique et ainsi plus compétitive que d'autres espèces d'arbres guyanaises (Bonal et Guehl, 2001) ou que *E.*

grandiflora et *E. rubiginosa* (Dorval, 2008). *E. falcata* et *grandiflora* présentent des syndromes de traits d'espèces tolérantes à l'engorgement (Baraloto *et al.*, 2007). A *contrario* cette étude qualifie *E. falcata* d'intolérante à la sécheresse alors que *E. grandiflora* serait tolérante. L'intolérance à l'engorgement saisonnier jouerait un rôle plus important que la tolérance à la sécheresse.

Nous supposons que la réponse à la sécheresse (plasticité) est proche entre espèces. Quelques différences de plasticité permettraient cependant de mettre évidence des différences dans la capacité à s'adapter à une alimentation en eau déficitaire. *E. falcata* tolérant *in situ* les conditions hydriques les plus variables temporellement et spatialement, elle est pressentie plus plastique qu'*E. grandiflora* dont la niche semble plus réduite. On peut imaginer que la réponse en terme de réallocation aux racines d'*E. grandiflora* est la plus importante puisque la nappe est plus basse dans son habitat naturel. On suppose qu'*E. rubiginosa* serait l'espèce qui s'acclimaterait le moins bien à une sécheresse avec donc une plus faible plasticité de sa réponse.

Afin de compléter les connaissances existantes, nous avons eu une démarche multiple afin de (i) faire le bilan du fonctionnement hydrique des trois espèces ; (ii) identifier différents traits de réponse (à plus ou moins long terme) à un stress hydrique et quantifier leur plasticité ; (iii) mettre en évidence des différences de réponse interspécifiques et (iv) relier le fonctionnement des espèces à leurs niches écologiques. D'une part, nous avons étudié la réponse à un déficit hydrique édaphique prolongé. Le suivi de la croissance, des mesures de traits foliaires et de biomasse permettent de caractériser la réponse morphologique à un stress prolongé en terme de production et de dynamique. En parallèle, de nouvelles hypothèses quant aux différences de réponses physiologiques ont été testées, notamment des différences en terme d'ajustements osmotiques et de modifications de l'efficience d'utilisation de l'eau. D'autre part, nous avons investigué le rôle de la sécheresse atmosphérique dans le fonctionnement des plantes en étudiant la réponse physiologique aux variations microclimatiques en pépinière.

Notre étude s'intègre dans le projet DyGePop « Dynamique et Gestion des Populations d'Arbre en forêt Guyanaise » visant à établir des connaissances servant de bases à une sylviculture raisonnée (Lilian Blanc, CIRAD).

MATERIEL & METHODE

I. Contexte

(1) Conditions climatiques

Le climat guyanais présente une saisonnalité marquée avec une longue saison sèche de mi-Août à fin Novembre et une courte saison sèche en Février-Mars. Les moyennes enregistrées sur le site de Paracou (5°18'N ; 52°55'O) indiquaient des précipitations annuelles (1986-98) de 2896mm et une température journalière moyenne de 25,8°C (variations diurnes de 20 à 34 °C) toute l'année (Huc et Guehl, 1989 ; Bonal *et al.*, 2000c).

(2) Espèces étudiées

Le projet s'appuie sur le genre *Eperua* (famille : Cesalpiniaceae, nom vernaculaire : Wapa) largement représenté en Guyane française. Ces grands arbres de la canopée (15 à 30 m de haut) sont réputés assez résistants à la sécheresse. *Eperua falcata* Aubl. (nom vernaculaire : Wapa) est l'essence la plus fréquente en forêt guyanaise (jusqu'à 20% du volume sur pied selon l'ONF). Cette espèce est agrégée (dissémination autochore par déhiscence explosive), hémitolérante à l'ombre et décidue (Forget, 1989 ; Barthès, 1991 ; Favrichon, 1994 ; Bonal *et al.*, 2000b). Elle a tendance à former des peuplements denses à domination exclusive. *Eperua grandiflora* Benth. (nom vernaculaire : Wapa-Courbaril) est une essence grégaire (dissémination barochore), hémitolérante et à feuilles persistantes (Barthès, 1991 ; Bonal *et al.*, 2000b). *Eperua rubiginosa* Miq. (nom vernaculaire : Wapa-rivière) est surtout présente en bas-fonds et en bords de rivières (Vincent, communication personnelle). Ces espèces génétiquement proches présentent une morphologie différente (Détienne et Thiel, 1988 ; Alexandre, 1991).

II. Dispositif expérimental de stress édaphique

L'expérimentation a été menée dans la pépinière du CIRAD (U.M.R. Ecofog, Kourou) en collaboration avec A. Dorval, G. Vincent et les techniciens du CIRAD et de l'IRD.

(1) Matériel végétal

Les mesures de traits sont réalisées sur un dispositif expérimental sous abri (conditions semi-contrôlées) mis en place en Janvier dans une pépinière de l'UMR Ecofog (couverte et protégée des intempéries) par A. Dorval. Les plantules proviennent de graines ou plantules

prélevées sur le site de Paracou (5°18'N ; 52°55'O) en Juin 2007 et élevées en pépinière. Entre Janvier et Juillet 2008, un traitement stress ou témoin a été imposé à 168 plants par espèce.

(2) Conditions écologiques

Le sol utilisé est sablo-argileux (70% de sable ; 20% d'argile ferralitique), acide (pH5) et à faibles C/N et capacité d'échange cationique, donc plutôt peu fertile. La composition est la plus stable possible entre les pots afin de ne pas influencer la réponse (*Annexe 2A*). La température varie entre 26 et 33°C et l'humidité relative de l'air entre 60 et 80%. La lumière incidente correspond en moyenne à 5 à 6% du rayonnement photosynthétique actif (P.A.R.) (*Annexe 2B*). (Dorval, 2008) et est plutôt supérieure à celle des sous-bois mais les variations de température et d'humidité ne sont pas contrôlables. Les données microclimatiques ont permis de calculer le déficit de pression de vapeur (V.P.D.) noté D, indice intégrateur permettant d'estimer la demande évaporative subie par les plantes (*Annexe 3*).

(3) Système d'irrigation et suivi du traitement hydrique

Un arrosage semi-automatique permet d'imposer un stress relativement constant à la moitié des individus et d'assurer la capacité au champ au reste des plants. Le stress correspond à une perte en eau d'environ 13 à 15% par rapport au poids des pots à capacité au champ, le point de flétrissement étant estimé à 17%. Cela correspond à une humidité du sol de 8 à 10% (tests de Dorval, 2008). Des pesées d'individus représentatifs de la population (2 à 3 fois par semaine) et des pesées mensuelles générales sont réalisées afin d'ajuster le niveau de stress par arrosage.

III. Suivi morphologique des individus stressés

(1) Suivi de croissance

Un suivi morphométrique mensuel permet de tester l'hypothèse d'une différence de la réponse au stress en terme de croissance totale et d'accroissements. Des mesures de diamètre réalisées à 2 cm au dessus du collet ou de la graine persistante pour *E grandiflora* sont associées à des mesures de la longueur entre le collet et le dernier entre-nœud. Les dates de mise en place des unités de croissance sont notées sur l'axe principal et les éventuelles ramifications.

(2) Mesures de traits foliaires

Des mesures de biomasse et de surface foliaires (planimètre AM300 ADC BioScientific Ltd., UK ou planimètre à tapis roulant LiCor 3100C, LiCor Inc., Lincoln, NB, USA), nous déduisons la surface spécifique foliaire (S.L.A) des plantes (surface foliaire rapportée à la biomasse foliaire sèche). Une SLA inférieure suggère une moins bonne valorisation du carbone (investissement supérieur pour une même surface d'interception de lumière). La SLA est inversement corrélée à l'épaisseur des feuilles (Beadle, 1993). Permis par une technique d'empreintes de la surface inférieure des feuilles, des dénombrements stomatiques réalisés sur des feuilles formées sous stress ou non peuvent permettre d'estimer un autre type de réajustement morphologique sur des feuilles formées sous stress.

(3) Mesures de biomasse

Les modifications dans la dynamique de la morphologie des plantes (allocation de biomasse) comportent une composante environnementale que nous souhaitons quantifier (composantes également génétique et ontogénique selon Poorter et Nagel, 2000). On suppose qu'un individu stressé alloue plus de biomasse à ses racines et moins à son appareil aérien. Au cours du traitement, trois récoltes ont permis de mesurer la biomasse par compartiment (racines, graines persistantes, tiges et feuilles). En Janvier et en Avril ont été récoltés 12 individus témoins de chaque espèce, en Juillet, 12 témoins de chaque espèce et 24 stressés. La récolte triple de plants témoins permet de couvrir une large gamme de morphologie pour les trois espèces et d'extraire la composante ontogénique du signal observé (McConnaugay et Coleman, 1999). Après pesées des différents éléments une fois séchées à l'étuve pendant plusieurs jours à 60°C, on calcule le pourcentage de biomasse allouée aux racines et le ratio entre biomasse racinaire et biomasse aérienne (*root:shoot ratio*). La surface foliaire est également mesurée afin de pouvoir estimer et le L.A.R. (*Leaf area ratio*), rapport entre surface foliaire et biomasse sèche totale. Le LAR permet d'estimer la capacité d'une plante à « assumer » sa biomasse. Nous ne comptons pas la masse des graines dans la biomasse totale.

(4) Prédiction de la biomasse

Plusieurs modèles de prédiction de la biomasse sont calculés à partir de trois jeux de données de morphométrie et de biomasse (issues de récoltes de témoins en Janvier, Avril et

Juillet) par régression multiple. Ils sont comparés selon leur A.I.C. (*Akaike Information Criteria*). Par espèce, les distributions des diamètres et hauteurs suivent la normalité (test de Shapiro-Wilk, $p > 0.01$). Les deux meilleurs modèles sont les modèles à deux facteurs (hauteur et diamètre) avec et sans interaction. Ils ne sont pas significativement différents pour *E. falcata* et *grandiflora* ($\Delta A.I.C. < 2$) et légèrement pour *E. rubiginosa* ($\Delta A.I.C. = 8$). On choisit le modèle sans interaction.

IV. Potentiel hydrique et ajustement osmotique

(1) Mesures de potentiel hydrique

Le potentiel hydrique est un indicateur du statut hydrique de la plante. Il est négatif (ou nul à turgescence maximale) et quantifie l'énergie de la liaison de l'eau avec un milieu. Le potentiel hydrique des feuilles (LWP) dépend du statut hydrique du sol et des résistances internes. Sa mesure permet d'étudier l'évolution du statut hydrique des plantes au cours de la journée. On utilise une chambre à pression Scholander 3000 (PMS Instrument Co., Corvallis, OR, USA. ; Scholander *et al.*, 1965 ; Dorval, 2008). Comme les *Eperua* sont des espèces à feuilles composées, seule la dernière paire de folioles et une partie de la nervure centrale est échantillonnée (Alexandre, 1991).

(2) Evaluation de l'ajustement osmotique

Le stress hydrique est généralement associé à une perte de turgescence qui peut être à l'origine d'une inhibition de la croissance (Hsiao, 1973). Le maintien d'un certain niveau de turgescence malgré la déshydratation est assuré par des ajustements osmotiques et élastiques (Fan *et al.*, 1994 ; Beadle *et al.*, 1993). On peut mettre en évidence une réponse adaptative au stress en évaluant les deux composantes principales du potentiel hydrique ψ : la pression de turgescence P (composante mécanique liée à l'élasticité de la paroi) et le potentiel osmotique ψ_{π} (lié à la présence de solutés dissous dans le contenu cellulaire).

La contribution osmotique au potentiel hydrique peut être connue de différentes manières. Une méthode rapide mais coûteuse consisterait à doser la concentration en osmolytes de la sève (Callister *et al.*). Nous avons choisi d'appliquer la méthode des courbes Pression – Volume qui permet la détermination du potentiel osmotique à partir de mesures de potentiels hydriques (manipulations en Mai et Juin). Le principe étant d'étudier l'évolution du potentiel hydrique foliaire au cours de la déshydratation d'une feuille initialement

réhydratée. Elle est longue et peu coûteuse. Elle a été théorisée par Scholander *et al.* en 1964 et a depuis été couramment expérimentée (Beadle *et al.*, 1993 ; Kubiske et Abrams, 1990, 1991 ; Richter *et al.* 1980 ; Tyree et Hammel 1972, etc.). La méthode de réhydratation peut influencer les résultats (Parker et Pallardy, 1987 ; Kubiske et Abrams, 1991). Suite à des tests, nous avons décidé d'employer une seule méthode simple et répétable en considérant que les différences interspécifiques seraient conservées malgré ce biais (Tobin *et al.*, 1999). On réhydrate artificiellement les paires de folioles pendant 12 heures à l'obscurité (immersion du pétiole dans de l'eau dans des pots opaques). Après réhydratation, on réalise une série de mesures de potentiels hydriques pendant la déshydratation suivie grâce à des mesures de masse fraîche (balance de précision TR-64, Denver Instrument Company Ltd., UK). Les feuilles déshydratées sont ensuite séchées (3 jours à l'étuve à 60°C) pour déterminer leur masse sèche et on calcule le contenu relatif en eau RWC. On peut extraire la composante osmotique ψ_{π} du potentiel hydrique (méthode décrite en *Annexe 4*) et l'estimer à turgescence maximale et à plasmolyse (ψ_{π}^{100} et ψ_{π}^0). En comparant les paramètres RWC^0 (à plasmolyse), ψ_{π}^0 et ψ_{π}^{100} , on évalue la plasticité de l'ajustement osmotique en fonction de l'espèce et du traitement (Schulte et Hinckey, 1985). Par espèce, on a sélectionné 8 plantes stressées et 6 témoins et prélevé sur la cinquième feuille depuis l'apex.

V. Mesures de conductance stomatique

La régulation stomatique a été étudiée en conditions édaphiques non limitantes. Des mesures de conductance stomatique notée G_s (en Janvier, Mars et Juin, de 8h à 17h) permettent de caractériser le comportement transpiratoire des trois espèces au cours de la journée. Elles sont faites avec un poromètre automatique à diffusion AP4 (deltaT Devices, Ltd, Cambridge, UK) (Bragg *et al.*, 1991 ; Monteith *et al.*, 1988) sur la face inférieure des feuilles (espèces hypostomatiques, Alexandre, 1991). Sachant que la conductance est corrélée avec différents facteurs tels que le microclimat et le dioxyde de carbone, la variabilité intra et inter-journalière a été comparée à celle du déficit de pression de vapeur (Monteith, 1995 ; Lohammar, 1980 ; Jones, 1992 ; Ören *et al.*, 1999). L'équation de Lohammar, modifiée par Ören modélise la conductance stomatique comme une fonction linéaire logarithmique du déficit de pression de vapeur (*Annexe 3*).

VI. Mesure de l'efficacité d'utilisation en eau

L'efficacité d'utilisation de l'eau est le rapport de l'assimilation carbonée sur l'évapotranspiration (perte en eau) (Long et Hällgren, 1993). Si la disponibilité en eau est réduite, la régulation stomatique entraîne une réduction de la transpiration, et donc une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. L'assimilation carbonée est également réduite mais cette conservation de l'eau joue un rôle dans la survie de la plante. L'efficacité d'utilisation de l'eau peut être modifiée à court terme (instantanée) par des ajustements stomatiques et à moyen terme par un changement du comportement transpiratoire sans ajustements du potentiel de carboxylation. Aussi, sous stress hydrique édaphique prolongé, on suppose que (1) des plantes soumises à un stress prolongé développent une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau, (2) les espèces les plus efficaces sont celles plus souvent soumises à la sécheresse (*E. rubiginosa* serait la moins efficace en absence de données) et (3) la plasticité de ce trait serait différente entre espèces. Dans des conditions microclimatiques identiques, la comparaison des teneurs en ^{13}C (composition isotopique $\delta^{13}\text{C}$) entre le CO_2 atmosphérique est corrélée positivement avec l'efficacité d'utilisation de l'eau à moyen terme (Farquhar *et al.*, 1982 ; Griffiths, 1991). La composition isotopique $\delta^{13}\text{C}$ est mesurée par spectrométrie de masse. Selon la stratégie des plantes en réponse au stress, le carbone assimilé est mis en réserve ou alloué à la néoformation foliaire. Nous utilisons des extraits broyés de feuilles comme matériel d'étude. La signature isotopique des feuilles formées sous stress est comparée à des feuilles formées sans stress au même moment et à des feuilles formées avant traitement (90 échantillons en tout). Avant la préparation des échantillons pour l'analyse isotopique, nous mesurons la surface foliaire (scanner portable AM300) de chaque foliole et sa masse sèche (balance de précision TR-64). Environ 1 mg a été extrait par échantillon séché et broyé et placé dans des nacelles en étain. On ajoute 6 nacelles contenant un échantillon de KEF, étalon utilisé par le laboratoire d'écophysiologie de l'UMR Ecofog (D. Bonal). La plaque de 96 échantillons est ensuite envoyée à un laboratoire d'analyses isotopiques en juillet (Davis stable isotope facility, CA, US). Les informations attendues sont les teneurs en C, N, rapports isotopiques en C et N.

VII. Traitement des données

Les données ont été analysées à l'aide des logiciels R, SYSTAT et STATISTICA. Le test de Shapiro - Wilk permet de tester la normalité des populations. Les réponses sont modélisées par des modèles linéaires simples (lm) ou multiples (glm) ou encore hiérarchiques. L'analyse des courbes pression-volume nécessite un modèle non linéaire (nls). Des analyses de variance à un ou deux facteurs ainsi que des analyses de covariance (notées respectivement anova et ancova) sont réalisées sur les données normales. Le seuil de significativité est décidé à 5%. Ces analyses sont associées à des tests de Tukey (*Honest significant difference*). Les lettres indiquent des groupes significativement différents selon le test *post hoc* de Tukey. Des tests d'homogénéité de variances et de comparaison de moyennes sont également utilisés (Sokal et Rohlf, 1995).

Les résultats sont présentés avec moyenne, erreurs standard et seuils de significativité (p : probabilité critique) codés du plus significatif au non significatif :

« *** » < 0.001 < « ** » < 0.01 < « * » < 0.05 < « . » < 0.1 < « ns ».

Des différences entre traitements indiquent une plasticité du trait étudié. Un effet d'interaction significatif souligne des différences de plasticité entre espèces. Un effet temporel met en évidence une composante ontogénique dans la plasticité du trait étudié.

RESULTATS

I. Réponse morphologique à un déficit hydrique édaphique prolongé

(1) Effets du déficit hydrique sur la croissance

Comme dans les études précédentes, la croissance est significativement affectée par le traitement prolongé de déficit hydrique (Bonal et Guehl, 2001 ; Baraloto *et al.*, 2006 et 2007 ; Dorval, 2008).

* Effet du déficit hydrique édaphique sur la croissance totale

Les populations initiales sont homogènes (tableau I). Même si les dimensions (hauteur et diamètre) et la biomasse d'*E. grandiflora* sont supérieures, la réduction significative de la hauteur et du nombre de feuilles ($p < 0.001$) est similaire entre espèces (pas d'effet d'interaction). La réduction de croissance en diamètre est moins nette ($p < 0.1$).

Tableau I – Caractéristiques morphologiques des plants en début et fin de traitement (moyennes et erreurs standard) - Comparaison par anova à deux facteurs (espèce et traitement) pour chaque date et test post hoc de Tukey.

Données	Date	Esp	Traitement					Effets		
			Stressés			Témoins		Esp	Ttt	E*T
Diamètre (mm)	19/02/2008	EF	5.40	± 0.18	a	5.20	± 0.16	a	***	ns
		EG	7.89	± 0.20	b	7.48	± 0.41	b		
		ER	5.16	± 0.16	a	5.18	± 0.25	a		
	21/07/2008	EF	7.74	± 0.17	a	7.90	± 0.26	ab	***	ns
		EG	9.93	± 0.27	b	10.10	± 0.34	b		
		ER	7.23	± 0.22	a	8.05	± 0.35	a		
Hauteur (cm)	19/02/2008	EF	56.4	± 2.2	a	56.5	± 2.2	ab	***	ns
		EG	66.3	± 2.5	b	70.8	± 3.7	bc		
		ER	51.7	± 2.3	a	53.8	± 2.5	a		
	21/07/2008	EF	63.4	± 2.2	a	87.1	± 3.4	c	**	***
		EG	71.9	± 2.1	ab	93.2	± 6.3	c		
		ER	62.1	± 2.0	ab	79.1	± 5.0	cb		
Nombre de feuilles (axe principal)	19/02/2008	EF	9.8	± 0.4	a	9.3	± 0.5	a	ns	ns
		EG	9.1	± 0.4	a	9.8	± 0.6	a		
		ER	9.6	± 0.4	a	10.3	± 0.5	a		
	21/07/2008	EF	11.1	± 0.4	a	14.9	± 0.7	b	.	***
		EG	10.0	± 0.5	a	13.9	± 1.2	b		
		ER	11.8	± 0.4	ac	14.5	± 0.7	bc		
Biomasse totale (g)	19/02/2008	EF	12.4	± 0.9	a	11.8	± 0.8	a	***	ns
		EG	22.7	± 1.4	b	22.9	± 2.3	b		
		ER	10.3	± 0.9	a	10.8	± 1.4	a		
	21/07/2008	EF	21.3	± 1.0	a	25.4	± 1.9	a	***	ns
		EG	35.2	± 2.0	b	38.9	± 4.3	b		
		ER	19.7	± 1.3	a	25.2	± 3.0	a		

* Effet du déficit hydrique édaphique sur l'accroissement pendant le traitement

Entre Janvier et Juillet, les accroissements et la production de feuilles et de biomasse (estimée à partir d'un modèle allométrique) sont ralenties sous stress ($p < 0.001$) (tableau II). Des différences interspécifiques s'observent en accroissements relatifs (tableau II) et/ou absolus (Annexe 5). En proportion, la réduction de production foliaire est moindre chez *E. falcata*. Ces données ont été comparées avec des données de forêt concernant des juvéniles d' *Eperua falcata* et *grandiflora* un peu plus hauts et larges que les plants sous pépinière (G. Vincent ; travail en cours) (Tableau III). Si l'on rapporte les accroissements observés à une même période et à la biomasse initiale (en % sur 5 mois), les accroissements observés en pépinière chez les plants stressés sont nettement supérieurs aux accroissements en forêt. Il convient donc de relativiser le ralentissement de croissance observé chez les individus stressés de notre expérimentation.

Tableau II – Effet du traitement sur les accroissements relatifs entre le 19 Février et le 21 Juillet 2008 (moyennes et erreurs standard) - Comparaison par anova à deux facteurs (espèce et traitement) et test post hoc de Tukey.

Accroissements		Esp	Traitement						Effets		
			stressés			témoins			Esp	Ttt	E*T
Relatifs	en diamètre (%)	EF	45.5 ±	3.7	a	53.4 ±	7.1	a	***	***	ns
		EG	26.1 ±	2.1	b	37.1 ±	4.4	ab			
		ER	41.2 ±	3.3	a	56.0 ±	3.1	a			
	en hauteur (%)	EF	13.5 ±	2.9	ab	54.6 ±	2.9	e	***	***	ns
		EG	9.7 ±	2.4	a	31.0 ±	3.8	cd			
		ER	22.4 ±	3.6	bc	46.5 ±	4.9	de			
	en nombre de feuilles (%)	EF	15.8 ±	3.6	a	62.6 ±	4.9	b	*	***	**
		EG	10.9 ±	2.6	a	42.0 ±	6.0	c			
		ER	24.0 ±	3.2	a	42.7 ±	4.6	c			
	en biomasse (%)	EF	42.2 ±	2.5	ab	51.8 ±	3.1	ac	***	***	ns
		EG	35.6 ±	2.0	b	39.7 ±	2.5	ab			
		ER	49.2 ±	2.3	ac	57.1 ±	2.5	c			

Tableau III – Comparaison des accroissements observés en pépinière et en forêt sur des juvéniles d'*Eperua falcata* et *grandiflora* (moyennes et erreurs standard). Comparaison en accroissements relatifs rapportés à une période de 5 mois.

Esp	Valeurs absolues en forêt			Accroissements relatifs %			
	Date des mesures	Juillet 2007	Juillet 2008	En 5 mois	Forêt	Pépinière	
						Stressés	Témoins
EF	Diamètre (mm)	9.8 ± 0.8	10.7 ± 0.4	Diamètre (%)	3.8	45.5	53.4
EG		10.2 ± 0.3	11.3 ± 0.3		4.7	26.1	37.1
EF	Hauteur (cm)	121.5 ± 5.7	130.8 ± 6.6	Hauteur (%)	3.2	13.5	54.6
EG		147.5 ± 5.1	157.0 ± 5.6		2.7	9.7	31.0
EF	Nombre de feuilles	15.0 ± 1.1	15.8 ± 1.5	Nombre de feuilles produites (%)	2.2	15.8	62.6
EG		15.7 ± 0.9	17.2 ± 0.9		3.8	10.9	42.0

*** Effet du déficit hydrique édaphique sur la longueur des entre-nœuds (Annexe 5)**

On compare les entre-nœuds formés avant et pendant le traitement. L'étude de la longueur des entre-nœuds ne prend en compte que les individus ayant produit des nouvelles feuilles en cours de traitement. *E. grandiflora* est plus haute et ses entre-nœuds plus longs (anova, effet espèce avant Février $p < 0.001$). La longueur moyenne des entre-nœuds est différente entre espèces et associée à un effet ontogénique (effet de la date). Si les plants d' *E. grandiflora* forment les entre-nœuds les plus longs avant Février, la longueur de ceux formés au cours du traitement est semblable pour les trois espèces (anova et test de Tukey).

*** Effet du déficit hydrique édaphique sur la dynamique de croissance**

Nous avons comparé le rythme d'émission des feuilles des individus stressés aux témoins (figure 1). Les feuilles prises en compte sont les feuilles matures ou immatures mais déployées (presque fonctionnelles). Ce rythme est relié à l'accroissement en hauteur.

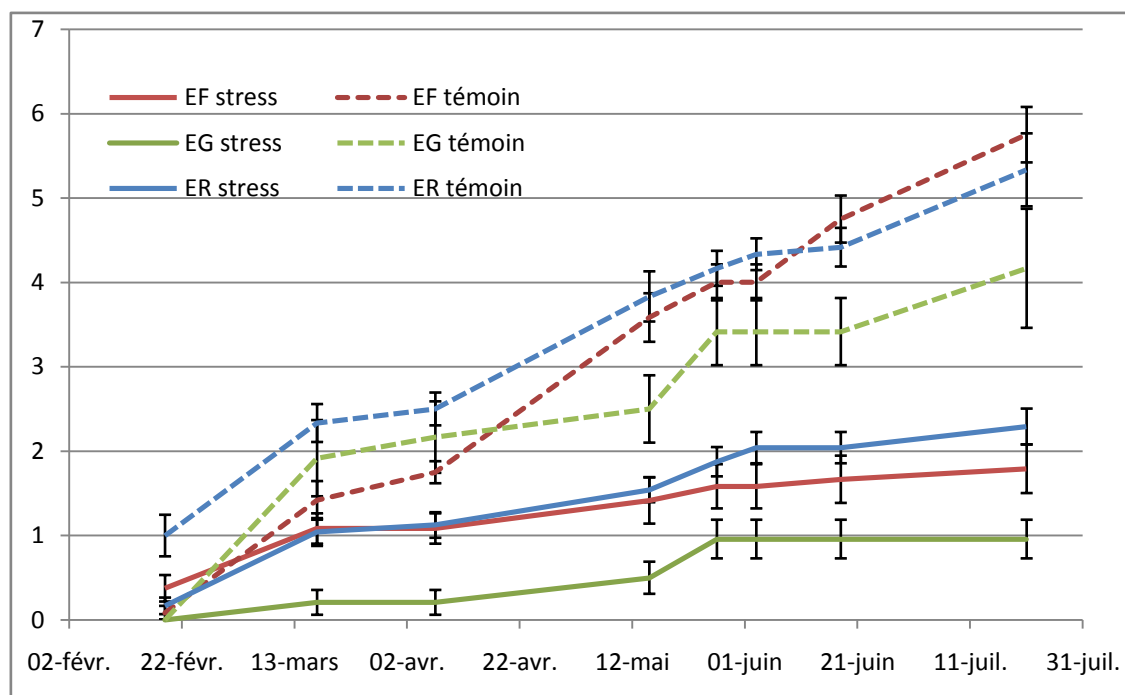


Figure 1 - Dynamique de production foliaire (nombre de feuilles formées après le début du traitement)

Les trois espèces ont toutes réduit leur production mais la dynamique de production est différente. Quelques tendances semblent se dégager en terme de dynamique de néoformation. L'effet du traitement est de plus en plus fort (jusqu'à 3 à 4 feuilles d'écart) et est significatif à partir de début Avril ($p < 0.05$). L'effet de l'espèce est toujours significatif

($p < 0.05$) malgré une forte variabilité au sein de la population d'*E. grandiflora*. Les productions foliaires de *E. falcata* et *E. rubiginosa* sont ralenties sous stress mais ne s'arrêtent jamais. Dorval (2008) a noté une reprise rapide de la production foliaire pour ces deux espèces lors d'une réhumectation du sol. La production d'*E. grandiflora* est toujours inférieure et semble plus rythmée par des flushs de production. La production foliaire s'est arrêtée dès la mise en place du traitement et a repris tard (fin Mai). Seulement jusqu'en Avril, la plasticité est différente entre espèces (interaction traitement*espèce : $p < 0.001$) (anovas à deux facteurs pour chaque date) : la réponse d'*E. grandiflora* est plus plastique en début de traitement (plus forte réduction immédiate).

(2) Effets du déficit hydrique édaphique sur la morphologie foliaire

E. falcata et *E. grandiflora* ont une surface foliaire LA supérieure à *E. rubiginosa* ($p < 0.001$, anova 2 facteurs) (tableau IV-A). Si les trois espèces montrent une réduction de surface foliaire sous stress ($p < 0.001$) sans différence interspécifique ($p > 0.05$), on remarque qu'elles ne fanent jamais (Alexandre, 1990).

Les surfaces foliaires spécifiques (notées SLA) calculées à partir de la surface et de la biomasse sèche des limbes des feuilles matures seulement sont supérieures aux SLA calculées à partir des données de feuilles matures entières (limbes et pétioles). L'écart est d'environ $1,35 \text{ m}^2/\text{kg}$ (distributions normales selon le test de Shapiro-Wilk, variances homogènes selon le test de Fisher mais moyennes différentes selon un test païré de Student). La SLA calculée à partir des limbes est utilisée ici. Ces SLA sont moyennes (autour de $15 \text{ m}^2/\text{kg}$ alors que certaines espèces dépassent $50 \text{ m}^2/\text{kg}$, Beadle, 1993). On dispose des données de SLA pour les feuilles formées avant traitement et pendant le traitement. On peut les comparer en valeurs absolues et relatives pour étudier les effets de l'espèce, de la période de formation (effet ontogénique) et du traitement. (1) Quelle que soit la période de formation, la SLA des feuilles d'*E. falcata* est supérieure ($p < 0.001$, anova) ce qui pourrait être mis en relation avec leur caractère décidu observé chez les adultes (Chabot et Hicks, 1982). (2) Les feuilles formées au cours du traitement sont nettement moins denses que les feuilles formées avant Janvier (effet ontogénique, moyennes différentes selon $p < 0.001$). *E. grandiflora* présente la plus forte plasticité ontogénique. (3) Si l'on compare uniquement les SLA absolues des feuilles formées pendant le traitement sous stress ou non (figure 4, barres rouges), *E. grandiflora* n'est pas plastique contrairement aux deux autres espèces (même

groupe homogène selon le test de Tukey, effet espèce : $p=0.03$; interaction espèce-traitement : $p=0.04$). Cependant, ce résultat est biaisé car comme le montre la figure 4, les populations initiales ne présentaient pas des SLA homogènes. Si l'on compare les accroissements relatifs de SLA, on ne trouve plus d'effet significatif du traitement mais seulement de l'espèce ($p<0.001$) (non présenté). Baraloto *et al.* (2007) avaient observé une plasticité de la SLA chez *E. falcata* et *E. grandiflora*.

Tableau IV - Traits foliaires mesurés sur les plants en Juillet 2008 (moyennes et erreurs standards) :

A - Surface totale LA (m^2) ;

B - Densité stomatique D_s moyenne par espèce ($/m^2$), mesures effectuées en Mai

A	LA (cm^2)			B	D_s ($/m^2$)	
	Esp	stressés	témoins		Esp	tous
	EF	1040 \pm 52	1650 \pm 117		EF	201.2 \pm 19.4
	EG	1076 \pm 53	1561 \pm 173		EG	249.6 \pm 14.7
	ER	778 \pm 48	1313 \pm 140		ER	248.1 \pm 8.5

Une analyse par modèle hiérarchique n'a pas permis de clarifier la réponse en terme de densité stomatique D_s (tableau IV-B). Les feuilles d'*E. grandiflora* et *E. rubiginosa* ont une densité stomatique supérieure à celle d'*E. falcata* (anova : effet espèce $p=0.005$). Si l'on estime le nombre de stomates total ($D_s \cdot LA$), *E. rubiginosa* présente le moins de stomates et *E. grandiflora* le plus.

(3) Effets du déficit hydrique édaphique sur l'allocation de biomasse

Le LAR (*leaf area ratio*) calculé en juillet est fortement lié à l'espèce (anova : $p<0.001$), avec par ordre des plus faibles aux plus fortes valeurs *E. grandiflora*, *E. rubiginosa* et *E. falcata* (figure 5). Les individus présentent une réponse très plastique au stress ($p<0.001$) puisqu'ils montrent une réduction significative du LAR. Ils sont donc moins aptes à « assumer » leur biomasse et à en produire. *E. falcata* est la plus plastique et *E. grandiflora* la moins (interaction : $p=0.013$). Les réponses en termes d'allocation de biomasse aux racines (figure 6) et de rapport biomasse racinaire/aérienne (non montrés) sont similaires (effet ontogénique extrait de la réponse par ancova, covariable : hauteur).

L'allocation au pivot racinaire (figure 6) augmente sous stress ($p<0.001$) et diffère entre espèces ($p<0.001$) avec des différences de plasticité (interaction : $p=0.05$). *E. grandiflora* a le moins de racines (en%) et est peu plastique (même groupe « c » selon Tukey pour les stressés et témoins en Juillet)). *E. rubiginosa* est la plus plastique (groupes « a » et « d »).

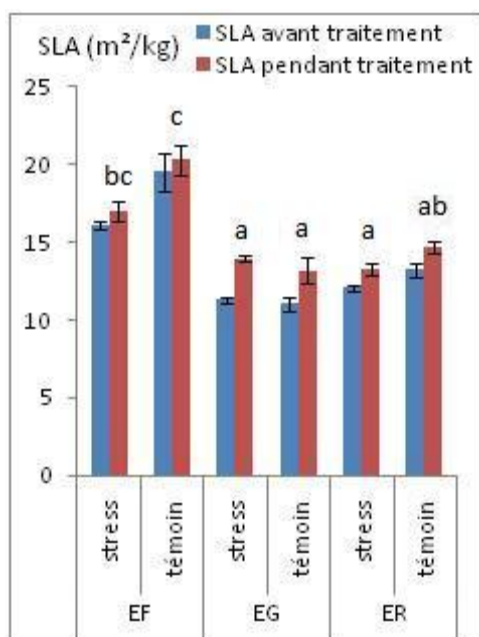


Figure 4 – Surface spécifique foliaire SLA (m²/kg) – Comparaison par période de formation (avant ou pendant le traitement) et par traitement (anova et test de Tukey)

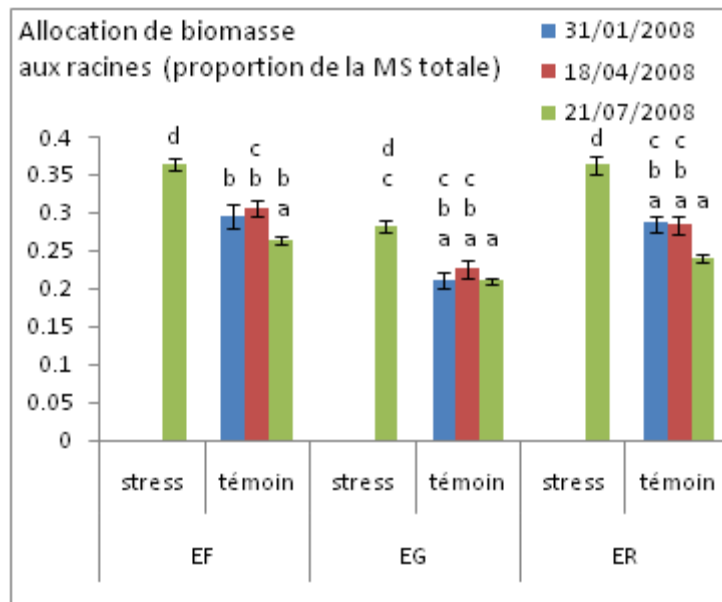


Figure 6 – Allocation de biomasse aux racines (proportion de la MS totale) en fonction de la date de récolte (anova et test de Tukey)

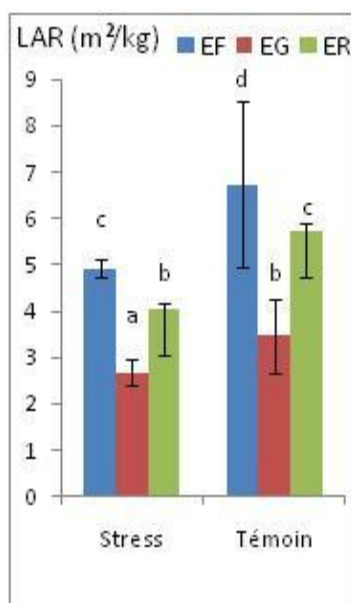
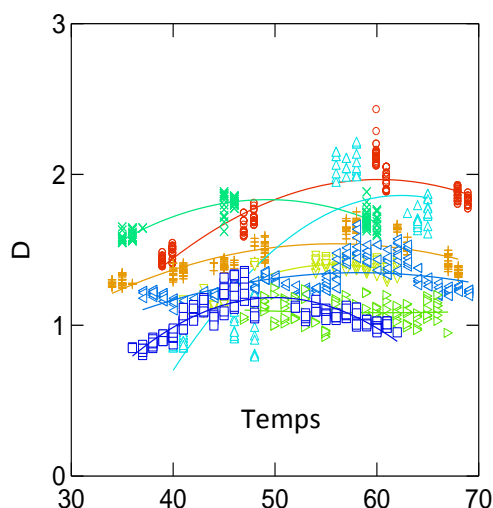


Figure 5 – Leaf area ratio LAR (m²/kg) (Anova et test de Tukey)

Tableau V – Paramètres régissant les relations hydriques pour des individus stressés et témoins (moyennes et erreurs standard) Comparaison par anova à 2 facteurs et tests de Tukey pour chaque paramètre

Paramètre estimé	Esp	Stressés			Témoins			Effets		
								Esp	Ttt	E*T
RWC ⁰	EF	0.91 ± 0.01	b		0.93 ± 0.01	ab				
	EG	0.93 ± 0.02	ab		0.94 ± 0.01	a	.	*		ns
	ER	0.92 ± 0.02	ab		0.96 ± 0.00	a				
ψ_{π}^{100}	EF	-1.52 ± 0.10	c		-1.38 ± 0.13	c				
	EG	-1.07 ± 0.08	ab		-0.97 ± 0.07	ab	***	*		ns
	ER	-1.11 ± 0.10	ab		-0.78 ± 0.04	b				
ψ_{π}^0	EF	-1.69 ± 0.11	c		-1.53 ± 0.12	bc				
	EG	-1.32 ± 0.10	ab		-1.17 ± 0.07	ab	***	**		ns
	ER	-1.36 ± 0.11	ab		-0.95 ± 0.05	a				

Figure 7 – Evolution diurne du déficit de pression de vapeur D (kPa) en fonction du temps (abscisse = numéros de classes de temps de 15 minutes) et de la date (différentes couleurs).



II. Réponse physiologique à un déficit hydrique

(1) Caractérisation de la sécheresse atmosphérique : Variations microclimatiques diurnes

L'évolution diurne du déficit de pression de vapeur D (figure 7) subi par les plantes diffère entre dates (anova à un facteur : $p < 0.001$) mais montre toujours une forme quadratique qui sera mise en relation avec les variations de conductance stomatique. La variabilité de ces réponses est liée à la variabilité de conditions microclimatiques inter et intra dates.

(2) Ajustements du potentiel hydrique en réponse à un déficit hydrique

Les *Eperua* ont un comportement anisohydrique: le potentiel hydrique foliaire résulte du statut hydrique édaphique et de la demande évaporative (Tardieu et Simmoneau, 1998). Il est sensible aux conditions climatiques saisonnières (plus négatif en saison sèche qu'en saison humide) et diurnes (figure 8-(1)) (plus négatif au moment le plus sec de la journée) avec un effet significatif ($p < 0.001$) du moment de la mesure (aube, matin, midi, après-midi, soir, nuit) (Tardieu et Simonneau, 1998 ; Franks, 2006). Ce caractère est associé à une forte compétitivité pour exploiter l'eau disponible. Lors d'un cycle d'assèchement (Dorval, 2008), le potentiel hydrique foliaire de base reste faible puis devient très sensible à partir d'une certaine humidité (« décrochage » vers 10% d'humidité du sol) et diminue ensuite fortement avec l'assèchement (figure 8-(2)). *E. falcata* serait plus tolérante : la diminution du potentiel hydrique foliaire (« décrochage ») intervient pour une humidité plus faible. Enfin, pour les trois espèces, les plants habitués au stress maintiendraient un potentiel bas plus longtemps lors d'un assèchement (Dorval, 2008 ; Annexe 6), ce qui pourrait s'expliquer par une plasticité des ajustements osmotiques. Notons que le potentiel hydrique foliaire d'*E. rubiginosa* est généralement un peu plus négatif que celui des deux autres *Eperua*.

(3) Ajustement osmotique en réponse à un déficit hydrique édaphique

Les paramètres régissant les relations hydriques en fonction du traitement pour les trois espèces ont été obtenus grâce à la méthode des courbes Pression – Volume décrite en Annexe 4 et reportés dans le tableau V. La distribution de ces trois paramètres est normale (test de Shapiro-Wilk : $p > 0.035$). Pour les trois espèces, le contenu relatif en eau des échantillons à perte de turgescence RWC^0 est généralement au dessus de 90% (cohérent

avec les données rapportées par Beadle *et al*, 1993). *E. falcata* a tendance à avoir un RWC^0 inférieur aux deux autres espèces quel que soit le traitement ($p < 0.1$) : la plasmolyse a lieu pour des contenus en eau plus faibles. Les potentiels osmotiques à plasmolyse ψ_{π}^0 et à saturation ψ_{π}^{100} sont différents entre espèces ($p < 0.001$ dans les deux cas). Le potentiel osmotique des *E. falcata* est le plus négatif ($< -1,52$ MPa), ce qui est cohérent avec les résultats d’Alexandre (1990).

Le RWC^0 était toujours inférieur pour les feuilles des individus stressés (écart d’environ 2%, $p < 0.05$). Les plants stressés ont des potentiels osmotiques ψ_{π}^0 et ψ_{π}^{100} plus négatifs que les plants témoins ($p = 0.024$ et $p = 0.007$). L’ajustement osmotique (valeurs absolues) n’est pas significativement différent entre espèces bien que *E. grandiflora* présente des écarts plus importants (non significatif). *E. falcata* présente les potentiels osmotiques les plus bas alors que son potentiel hydrique descend le moins fortement lorsque la disponibilité en eau diminue (figure 8, Dorval, 2008). Le phénomène inverse s’observe pour *E. rubiginosa*. La composante osmotique est donc plus importante chez *E. falcata* et moindre chez *E. rubiginosa*.

(4) Ajustement de la conductance stomatique

L’évolution de la conductance est opposée aux variations du potentiel hydrique (comportement anisohydrique, Tardieu et Simonneau, 1998). L’évolution diurne de la conductance stomatique présente une forme quadratique (figure 9) avec un maximum en milieu de journée, *E. rubiginosa* transpire le plus et *E. falcata* le moins ($p < 0.001$; anova à un facteur). *E. rubiginosa* est la plus plastique et ses congénères ont un profil semblable avec des variations diurnes moins marquées. ($p < 0.001$; ancova : facteur espèce / covariable classe de temps). Si on modélise la réponse stomatique par une fonction linéaire du temps en début de journée et en fin de journée, on observe une pente plus forte pour *E. rubiginosa*. L’ouverture et la fermeture sont plus rapides chez cette espèce. Par ailleurs, la durée de l’ouverture est inférieure pour *E. rubiginosa*.

L’impact du microclimat a été testé sur la réponse stomatique (fonction de Lohammar, 1980, Annexe 3). Nous rapportons ici les paramètres calculés pour la période « midi » (de 10h15 à 13h45) pour laquelle nous avons les meilleures régressions (tableau VI). A midi (figure 10), la relation est la meilleure pour *E. falcata* et peu significative pour *E. grandiflora* qui semble moins sensible au microclimat (amplitude journalière de G_s faible). *E. rubiginosa* a la plus

forte réponse au V.P.D. en limitant sa conductance ($G_{s_{re}}$ et m forts). La conductance est reliée (i) à l'espèce, (ii) au V.P.D. (iii) au temps et (iv) à l'interaction V.P.D. * espèce dans un modèle linéaire général ($p < 0.001$ pour (i), (ii) et (iii) et $p = 0.006$ pour (iv)).

En situation de stress édaphique, la conductance est réduite à mesure que le stress s'accroît. Cette plasticité est similaire entre espèces mais l'alternance de périodes sèches et humides entraîne une plasticité de la régulation chez *E. falcata* (Dorval, 2008 ; Annexe 6). La transpiration est alors réduite même en conditions non défavorables.

(5) Ajustement de l'efficacité d'utilisation de l'eau en réponse à un déficit hydrique édaphique

Les résultats ne sont pas disponibles à ce jour. Ils permettront de connaître la signature isotopique des feuilles de *E. rubiginosa*. Dans une étude précédente, *E. falcata* présentait une composition isotopique supérieure à *E. grandiflora* ($\delta^{13}C$ d'environ -28.5 et -29 ‰) et donc une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (Bonal *et al.*, 2000c). Ces résultats étaient reliés à leur hémitolérance à la lumière et à la durée de vie des feuilles et relativement stables malgré des conditions édaphiques et topographiques différentes. Nous espérons observer une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau des feuilles formées sous stress (Baraloto *et al.*, 2007), si les nouvelles feuilles sont formées à partir de composés carbonés synthétisés pendant le stress plus que de composés issus de réserves.

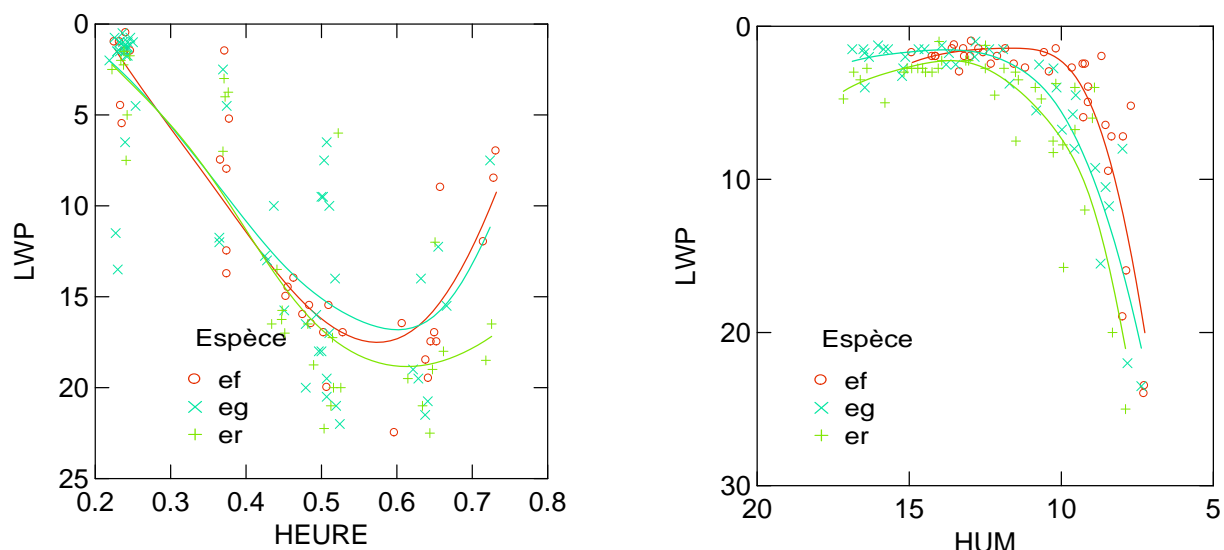


Figure 8 – Comportement anisohydrique des *Eperua* : évolution du potentiel hydrique foliaire LWP (en bars)

(1) en fonction de l'heure (sans stress édaphique)

(2) au cours d'un cycle d'assèchement édaphique (potentiels de base mesurés à l'aube en fonction de l'humidité) (Dorval, 2008)

Tableau VI – Estimation des paramètres de la fonction de Lohammar pour la période « midi » (10h15 – 13h45)

$G_{s,ref}$: conductance lorsque V.P.D. = 1 kPa

- m : sensibilité de la conductance au V.P.D.

Esp	m	$G_{s,ref}$	R^2
EF	90.2 ± 6.3	117.7 ± 2.5	0.37
EG	67.9 ± 11.2	114.0 ± 4.4	0.10
ER	109.8 ± 10.4	152.8 ± 4.0	0.24

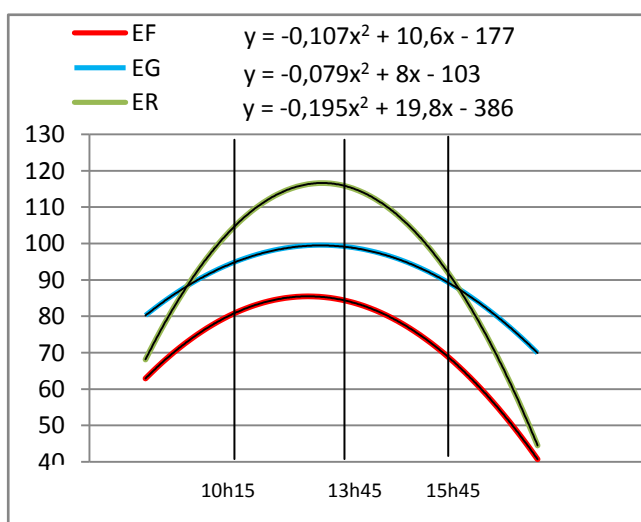
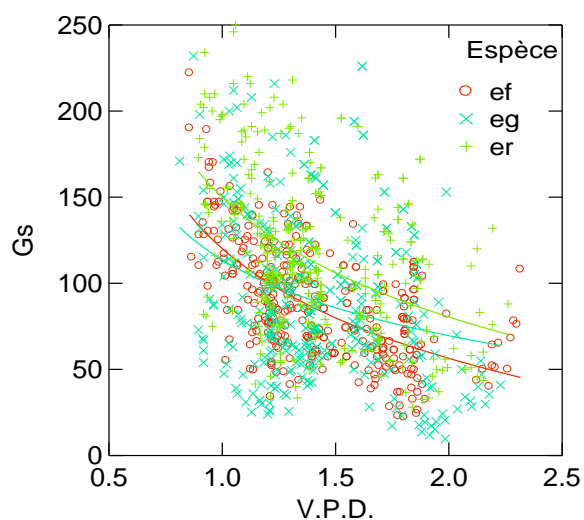


Figure 9 – Evolution diurne de la conductance stomatique ($\text{mmol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$) (modèle)

Figure 10 – Relation entre la conductance G_s (mmol/s/m^2) et le V.P.D. vers midi (10h15-13h45)

DISCUSSION & CONCLUSION

L'étude menée sur les plantules d'*Eperua* a montré une plasticité phénotypique de traits morphophysologiques comme mécanisme de réponse au stress hydrique (Bradshaw, 1965). Une partie de la plasticité observée en réponse à un déficit hydrique édaphique contrôlé est probablement liée à d'autres contraintes écologiques non maîtrisées. En conditions naturelles, l'acclimatation répond à un complexe de contraintes biotiques et abiotiques et serait limitée par un certain coût écologique interne (Valladares *et al.*, 2007 ; Givnish, 2002). Les résultats de cette étude ne sauraient représenter la réponse réelle des espèces *in situ* mais permettent de donner une idée des différences de fonctionnement entre les espèces en réponse à un stress hydrique.

Leur fonctionnement est proche et plastique en fonction de la sécheresse édaphique (variations saisonnières) et atmosphérique (variations diurnes) (fig. 8 et 10). Les pertes en eau sont limitées tardivement lors d'un assèchement du sol, le comportement étant anisohydrique (Tardieu et Simonneau, 1998 ; Franks, 2006). Les espèces seraient plutôt tolérantes à la sécheresse. Cette tolérance est liée à des ajustements stomatique (fig. 9, 10 et ann. 6) et osmotique (tabl. V) (Alexandre, 1990 ; Fan, 1994 ; Tardieu et Simonneau, 1997 ; Tobin *et al.*, 1999). Si ces régulations assurent le maintien de la turgescence, la réduction des échanges gazeux limite la photosynthèse et donc ralentit la production de biomasse à long terme (tabl. I et II). La production est redirigée vers l'appareil racinaire (fig. 6) afin d'augmenter les surfaces de captage de ressources souterraines au détriment des surfaces foliaires (tabl. IV, fig. 5) (Engelbrecht et Kursar, 2003 ; Poorter et Nagel, 1999). On n'observe pas de réponse nette en terme de modification de la morphologie des feuilles néoformées (fig. 4) (Hsiao, 1973 ; Poorter et Nagel, 1999 ; Kozłowski, 2002 ; Chavès, 2002). Les conséquences de l'échange « eau contre carbone » pourraient être réduites par l'utilisation de réserves (dans les tiges), par une modification de la stratégie de régulation stomatique ou des adaptations du métabolisme de carbone (Stearns, 1989; Chavès, 2002 ; Tardieu, 2005) que les résultats de composition isotopique permettront peut-être de discuter.

(1) *E. falcata* se distingue par un fort investissement foliaire pour capter de la lumière. Elle présente également les meilleures capacités photosynthétiques (mesurées indirectement par la SLA) (fig. 1 et 4). Cette espèce maintiendrait sa turgescence à des

niveaux de sécheresse édaphique plus prononcées (fig. 8(2) et ann. 6) grâce à des ajustements stomatiques et osmotiques (tabl. V). La transpiration est modérée en conditions édaphiques non sèches (fig. 9). La régulation est modifiée par l'alternance entre périodes sèches et favorables (moins sensible) mais est peu plastique en fonction des variations microclimatiques (ann. 6 et fig. 9).

(2) *E. rubiginosa* est la plus sensible au microclimat avec une régulation stomatique importante en fonction des conditions atmosphériques et des maxima de conductance supérieurs (fig. 9 et 10). Cette régulation n'est pas affectée par un conditionnement au stress édaphique (ann. 6). Cette espèce serait donc moins adaptée que *E. falcata* à une alternance de conditions hydriques édaphiques favorables et sèches. La surface assimilatrice d'*E. rubiginosa* est la plus faible des trois *Eperua* (tabl. IV(A)) et son système racinaire important et le plus plastique en réponse à un stress édaphique (fig. 6). La croissance est régulière et les feuilles sont épaisses (SLA faible, fig. 1 et 4) quel que soit le niveau de stress. Le potentiel hydrique est légèrement plus bas que les autres espèces (fig. 8), ce qui peut être un désavantage lorsque la plante est soumise à un stress hydrique fort, d'autant plus que son ajustement osmotique est modéré (tabl. V). Enfin, on a noté que les feuilles excisées ont tendance à se déshydrater rapidement.

(3) *E. grandiflora* est l'espèce la moins plastique aux variations de stress hydrique édaphique et atmosphérique. Son appareil aérien est important avec des feuilles épaisses (fig. 4) et à meilleure efficacité d'utilisation de l'eau que *E. falcata* (Bonal *et al.*, 2000c) et l'allocation de biomasse est faiblement affectée par un stress édaphique (fig. 5 et 6). En situation de sécheresse édaphique, une certaine « stratégie d'attente » s'observe pour la croissance aérienne avec la mise en place retardée d'unités de croissance moins longues à feuilles denses (fig.1, ann. 5, fig. 4). Ses capacités photosynthétiques (indirectement estimées par la SLA, fig. 4) sont plus basses qu'*E. falcata*. Le temps d'ouverture stomatique est plus long que *E. rubiginosa*. La composante osmotique est moins importante pour des potentiels hydriques proches de *E. falcata*. Sa stratégie semble plus basée à la fois sur une diminution des risques de déshydratation lors d'une sécheresse longue par arrêt de croissance aérienne (fig. 1), transpiration moyenne et ouverture précoce des stomates (fig.9).

De ces observations de différences de plasticité interspécifiques, nous constatons que l'habitat des *Eperua* serait plus facilement associable à une tolérance de contraintes

hydriques fortes et/ou variables dans des milieux à faible compétition interspécifique plutôt qu'à une préférence pour des milieux à faibles contraintes. *E. falcata* est la plus plastique en réponse à une sécheresse édaphique. Cela pourrait lui conférer une meilleure capacité d'acclimatation à des conditions hydriques édaphiques variables spatialement et temporellement sous un microclimat stable, conditions également observées *in situ* (forêt saisonnièrement inondée). L'habitat d'*E. rubiginosa* réduit à un milieu hydromorphe supposé plus ouvert plus venté (bords de rivières), ce qu'on peut en partie expliquer par une meilleure capacité d'adaptation à une sécheresse atmosphérique. Cependant, la forte réponse racinaire semble paradoxale. Enfin, *E. grandiflora* étant la moins plastique, elle présenterait de plus faibles capacités d'acclimatation à des conditions édaphiques et atmosphériques variables.

Notre étude a donc montré que *Eperua falcata*, *E. grandiflora* et *E. rubiginosa* auraient toutes les trois une stratégie de tolérance à la sécheresse en évitant la déshydratation et maintenant une certaine croissance (Stearns, 1989 ; Tobin *et al.*, 1999), ce qui confirme les observations de Bonal et Guehl (2001) mais contredit celles de Baraloto *et al.* (2007) pour *E. falcata*. *E. grandiflora* montrerait une stratégie un peu plus particulière en arrêtant sa croissance aérienne.

Afin de confirmer nos résultats et les hypothèses écologiques en découlant, il est essentiel de préciser l'habitat d'*E. rubiginosa* et les conditions microclimatiques associées. En outre, il serait intéressant de travailler dans des conditions microclimatiques naturelles (moins de lumière, plus d'humidité) avec un dispositif de pépinière en forêt afin d'observer la réponse diurne et saisonnière. Tester l'influence du sol est également intéressant vue la variabilité observée sur le gradient plateau, colline, bas-fond (Sollins, 1998 ; Sabatier 1997 Epron *et al.*, 2006). En outre, si comme le pensent Baraloto *et al.* (2007), la distribution s'explique plutôt par une tolérance à l'engorgement, il serait nécessaire de mesurer des traits physiologiques en réponse à ce stress et d'intégrer *E. rubiginosa* dans un tel dispositif expérimental, une plus grande tolérance à l'engorgement étant attendue. Une autre éventualité serait de tester la réponse à différents niveaux de stress de différentes durées, et notamment un déficit hydrique sévère afin d'observer la réponse en termes de perte de feuilles et de survie (Engelbrecht *et al.* et Kursar, 2003). Enfin, des études moléculaires

permettraient d'identifier la variabilité des gènes liées à la tolérance à un stress hydrique et comment leur expression soumise à des pressions de sélection environnementale expliquerait les niches écologiques contrastées des trois espèces (travaux en cours, Delphine Audigeos).

*“ It is not the strongest of species that survive
or the most intelligent but the ones most responsive to change “*

Charles R. Darwin, 1859

BIBLIOGRAPHIE

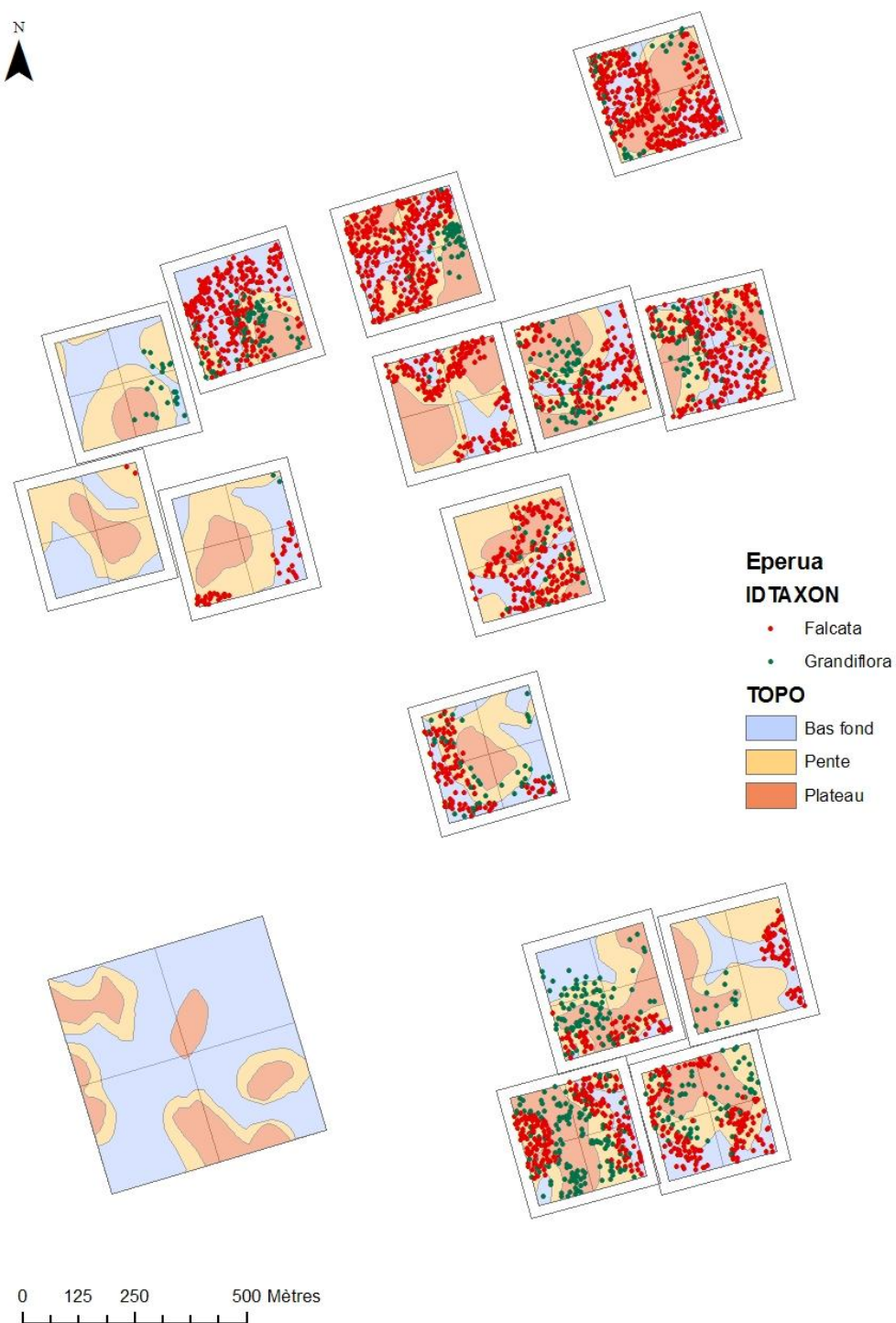
- Alexandre, D. Y. (1991) Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais: *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandifolia*. *Ann. Sci. For.* **48**, 101-112.
- Arndt, S.K., Clifford, S.C., Wanek, W., Jones, H.G., Popp, M. (2001) Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree physiology* **21**, 705-715.
- Baraloto, C., Bonal, D., Goldberg, D.E. (2006) Differential seedling growth response to soil resource availability among nine neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* **22** Part 5, 487-497.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L., Ferry, B. (2007) Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* **88**(2), 478-489.
- Barthes, B. (1988) Où pousse cet arbre : premiers résultats à l'étude des relations sol-végétation en Forêt de Paracou (Guyane) : cas du wapa et du gonfalo. Rapport interne CTFT, Cayenne, 33 p.
- Barthes, B. (1991) Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpinaceae) en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie* **46**, 303-317.
- Beadle, C.L. (1993) Growth analysis. in Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. Long, S.P. (Eds.), *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. *Chapman & Hall* 113-128.
- Beadle, C.L., Ludlow, M.M., Honeysett, J.L., (1993) Water relations. in Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. (Eds.), *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. *Chapman & Hall* 113-128.
- Bonal, D., Guehl, J.M. (2001) Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange responses to drought in seedlings of tropical rainforest. *Functional Ecology* **15**, 490-496.
- Bonal, D., Atger, C., Barigah, T.S., Ferhi, A., Guehl, J.M., Ferry, B. (2000a). Water acquisition patterns of two wet tropical canopy trees of French Guiana as inferred from H₂18O extraction profiles. *Ann. For. Sc.* **57**, 717-724.
- Bonal, D., Barigah, T.S., Granier, A., Guehl, J.M. (2000b) Late-stage canopy tree species with extremely low delta C-13 and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant Cell and Environment* **23**(5), 445-459.
- Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D., Guehl, J.M. (2000c) Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124**, 454-468.
- Bradshaw AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115-155.
- Bragg T, Webb N, Spencer R, Wood J, Nicholl C, Potter E. (1991). AP4 Porometer User Manual *Delta-T Devices Ltd.*, 197pp.
- Callister, A.N., Arndt, S.K., Adams, M.A. (2006) Comparison of four methods for measuring osmotic potential of tree leaves. *Physiologia Plantarum* **127**, 383-392.
- Cantet, L. (2004) Prédiction de l'engorgement hydrique de surface par les cortèges floristiques en forêt tropicale humide (Guyane française). Thèse, Université Henri Poincaré, Nancy. 49pp.
- Chabot, B.F., Hicks, D.J. (1982). The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **13**, 229-259.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osorio, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. (2002) How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth*. *Ann. of Bot.* **89**, 907-916.
- Choler, P. (2002) La distribution des pelouses alpines à *Carex curvula* (s.l.) en Europe : essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive. Thèse, Université J. Fourier, Grenoble. 198pp.
- Collinet, F. (1997) Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (forêt de Paracou - Guyane). - Université Lyon 1 Claude Bernard, 204 pp.

- Cruizat, P., Cochard, H., Améglio, T. (2001) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.*, **59**, 723-752.
- Détienne, P., Thiel J. (1988) Monographie des wapas de Guyane française. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, **216**, 43-68.
- Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Sciences*, **9**, 113-122.
- Dorval, A. (2008) Plasticité comparée des relations hydriques de trois espèces congénères de forêt tropicale du genre *Eperua* au stade plantule. *Mémoire de master II, Université des sciences et techniques, Montpellier*. 15pp.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* **447**(7140), 80-NIL_2.
- Engelbrecht, M.J., Kursar, T.A. (2002) Comparative drought-resistance of seedlings of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, **136**, 383-393.
- Epron, D., Bosc, A., Bonal, D., Freycon, V. (2006) Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. **22**, 565-574.
- Fan, S., Blake, T.J., Blumwald, E. (1994) The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiologia Plantarum* **90**, 408-413.
- Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry .A. (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**, 121-137
- Favrichon, V. (1994) Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt Guyanaise. *Revue Ecologique* **49**, 379-403.
- Ferry, B., Nolibos, I., Pellet, A.M. (1997). Mise en place d'un dispositif d'étude de la croissance de *Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata* sur différentes couvertures pédologiques du domaine forestier aménagé par l'ONF en Guyane. Rapport ENGREF, 40 p.
- Forget, P.M. (1989). La régénération naturelle d'une espèce autochore de la forêt guyanaise *Eperua falcata* Aublet (Caesalpiniaceae) *Biotropica* **21**, 115-125.
- Franks, P.J., Drake, P.L., Froend, R.H. (2006) Anisohydric but isohydrodynamic : seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Celle and Environment*, **30**, 19-30.
- Gadet, G. (1990). Etude de l'environnement du Wapa (*Eperua* spp.) sur le dispositif de Paracou en forêt dense humide guyanaise. Mémoire de stage, ENGREF, 37 p.
- Givnish, T.J. (2002). Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology*, **16**, 213-242.
- Griffiths, H. (1991). Applications of stable isotope technology. *Functional Ecology* **5**, 254-269.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* **111**, 169-1194.
- Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. **250**, 26-31.
- Grime, J.P., Mackey, J.M.L. (2002) The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* **16**, 299-307, 2002.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**: 427-433.
- Guehl, J.M., (1984) Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise. Influence de la couverture pédologique. *Ann. des Sciences Forestières* **41**, 195-236.
- Heckenberger, U., Roggatz, U., Schurr, U. (1998) Effect of drought stress on the cytological status in *Ricinus communis*. *Journal of Experimental Botany* **49**, 181-189.
- Hsiao, T.C. (1973) Plant responses to water stress *Annu Rv. Plant Physiol* **24**, 519-570.
- Huc, R., Guehl, J.M. (1989) Environmental control of CO₂ assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guiana *Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua falcata* Aubl.) *Ann. For. Sci.* **46s**, 443-447.
- Jones, H.G. (1992) Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology, Second Edition edition. Cambridge University Press.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G. (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review* **68**(2), 270-334.
- Kubiske, M.E., Abrams, M.D. (1990) Pressure-volume relationships in non-rehydrated tissue at various water deficits. *Plant, Celle and Environment*. **13**, 995-1000.
- Kubiske, M.E., Abrams, M.D. (1991) Rehydration effects on pressure-volume relationships in four temperate woody species: variability with site, time of season and drought conditions. *Oecologia* **85**, 537-542.
- Lavorel, S., Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. **16**, 545-556.
- Levitt, J. (1956) The Hardiness of Plants. *Academic Press*, New York, NY.
- Lohammar T., Larson S., Linder S., Falk S.O. (1980) FAST – simulation models of gaseous in Scots pine. *Ecological Bulletin (Stockholm)*, **32**, 505-523.
- Long, S.P., Hällgren, J.-E. (1993). Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. in Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. (Eds.), Photosynthesis and Production in a Changing Environment. *Chapman & Hall* 36-46.
- McConnaughay, K.D.M., Coleman, J.S., (1999). Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*. **80**(8), 2581-2593.
- McMurtrie, R.E. 1993. Modelling of canopy and water balance, hal. 220-231. Dalam D.O Hall, J.M.O Scurlock, H.R Bolhar-Nordenkamp, R.C Leegood dan S.P Long (Penyunting). Photosynthesis and Production in Changing Environment A Field Laboratory. Chapman and Hall. NY
- Molino, J.F., Sabatier, D. (2001) Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294**(5547), 1702-1704.
- Monk, C.D. (1966). An ecological significance of evergreenness. *Ecology*. **47**, 504-505.
- Monteith J.L., Campbell G.S., Potter E.A. (1988) Theory and Performance of a Dynamic Diffusion Porometer. *Agricultural and Forest Meteorology*, **44**, 27-38.

- Monteith, J.L. (1995) A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment* **18**:357-364
- Oren, R., Sperry, J. S., Katul, G.G., Pataki, D.E., Ewers, B.E., Philips, N., Schafer, K.V.R. (1999) Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1515-1526.
- Parker, W.C., Pallardy, S.G. (1987) The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. Seedlings *Journal of Experimental Botany* **38**, 535-549.
- Parolin, P. (2001) Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* **128**, 326-335.
- Pelissier R, Dray S, Sabatier D. (2002) Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*, **162**, 143-156.
- Poorter, H., Nagel, O. (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**, 595-607.
- Richter, H., Duhme, F., Glatzel, G., Hinckley, T.M., Karlic, H. (1981) Some limitations and applications of the pressure-volume curve technique in ecophysiological research. in Grace, J. and Ford, B.D. and Jarvis., P.G. (Eds.), *Plants and their Atmospheric Environment* (The 21st Symposium of the British Ecological Society Edinburgh 1979). *Blackwell scientific publications* 263-272.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* **7**, 1-15.
- Riseman, A., Jensen, C., Williams, M. (2001) Stomatal conductivity and osmotic adjustment during acclimation to multiple cycles of drought stress in potted miniature rose (*Rosa x hybrida*). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **76**(2), 138-144.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prevost, M.F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M., Curmi, P. (1997) The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology*, **131**, 81-108.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D., Hemmingsen, E.A. (1965). Sap pressures in vascular plants. *Science*, **148**, 339-346.
- Schulte, P.J., Hinckley, T.M., (1985). A comparison of pressure-volume curve techniques. *Journal of Experimental Botany* **36**, 1590-1602.
- Slot, M., Poorter, L., (2007) Diversity of Tropical Tree Seedling Responses to Drought. *Biotropica* **39**(6), 683-690.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. (1995) Biometry. 3rd edition. *Freeman and Comapny*.
- Sollins P. (1998). Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? *Ecology*, **79**, 23-30.
- Stearns, S.C. (1989) Trade-Offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, **3**: 259-268
- Tardieu, F. (2004) Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. *Geoscience* **337**, 57-67.
- Tardieu, F., Simonneau, T. (1997) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*. **49**, 419-432.
- Tobin, M.F., Lopez, O.R., Kursar, T.A. (1999) Responses of tropical understory plants to a severe drought: tolerance and avoidance of water stress. *Biotropica*. **31**(4), 570-578.
- Tyree, M.T., Hammel, H.T. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *J. of Experimental Botany* **23**, 267-282
- Valladares, F., Gianoli, E., Gomez, J.M., (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* **176**, 749-763.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **33**, 125-159.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence, *Oecologia* **130**, 1-14.
- Wright, S.J. (1992) Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* **7**, 260-263.
- Wright, I.J., Westoby, M. (2002) Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*. **155**, 403-416.

ANNEXE 1

Répartition des arbres adultes d'*Eperua falcata* et *Eperua grandiflora* en fonction du statut hydrique des sols sur le site expérimental de Paracou (5°18'N ; 52°55'O), données de 2007



ANNEXE 2 A

Analyses de sols

Analyse de 5 échantillons de sols réalisée en Mai 2008
par le Laboratoire des Moyens Analytiques de l'I.R.D.

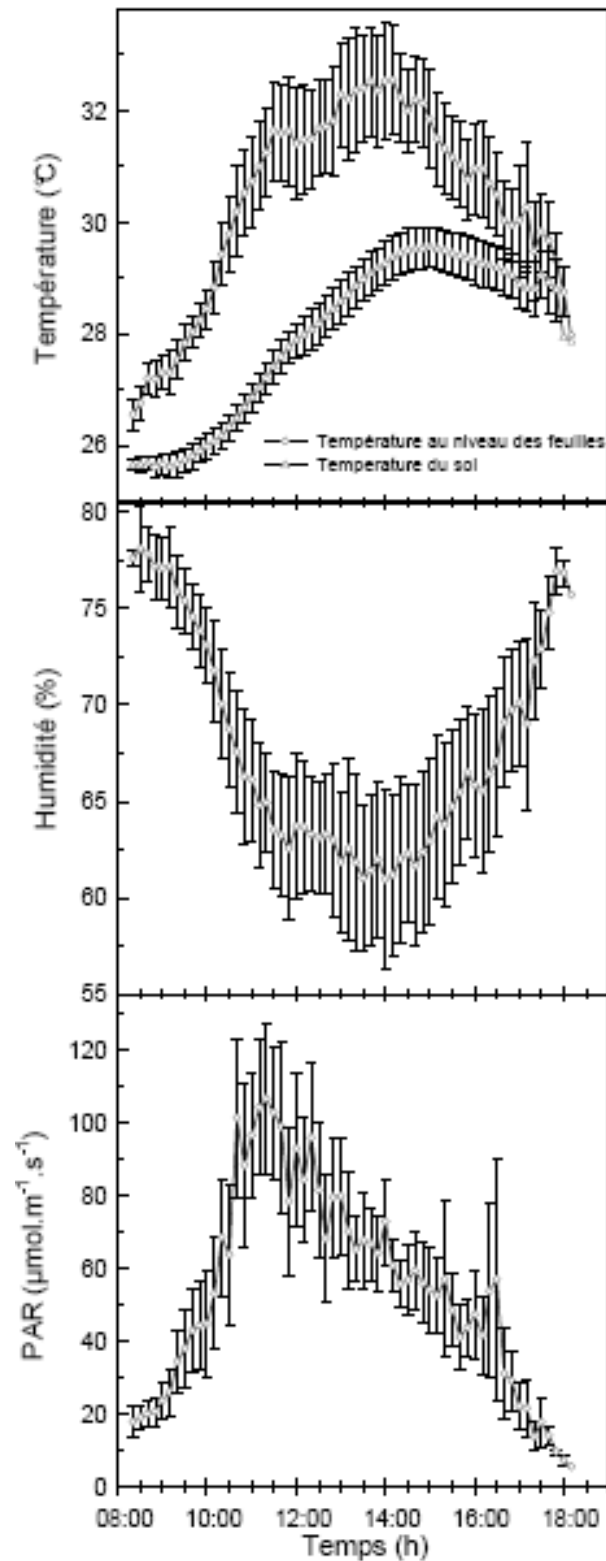
Granulométrie en %					
argiles	limons fins	limons gros.	sables fins	sables gross.	total
19.20	3.50	2.10	21.60	50.80	97
17.60	3.10	1.70	18.90	55.60	97
17.20	4.10	1.80	18.00	55.60	97
20.40	3.40	2.10	22.10	48.90	97
18.00	2.70	2.20	22.40	51.50	97

pH		Azote total %	Carbone total %	C/N	P.total mg/kg	P.assim. mg/kg
H ₂ O	KCl					
5.15	5.05	0.13	1.74	107.00	6.00	15
5.14	4.89	0.11	1.59	86.00	4.00	17
5.28	5.24	0.14	1.89	116.00	8.00	15
4.83	4.61	0.12	1.62	95.00	5.00	16
4.79	4.53	0.12	1.67	82.00	10.00	16

Bases échangeables (méq%)				Capacité d'échange méq%	Taux de saturation	Bases totales (mg/kg)			
Ca	Mg	Na	K			Ca	Mg	Na	K
3.33	0.41	0.06	0.09	5.11	76	86	211	21	308
2.41	0.31	0.07	0.10	4.50	64	63	186	50	304
3.66	0.44	0.05	0.10	5.54	77	86	206	21	295
1.93	0.28	0.06	0.08	4.70	50	49	189	71	334
2.04	0.25	0.05	0.13	5.27	47	54	220	44	343

ANNEXE 2 B

Evolution diurne moyenne des conditions de température, humidité et P.A.R. dans la pépinière
[Centrale d'acquisition Campbell CR10X data logger, Campbell Scientific Ltd., Leicestershire, UK]



ANNEXE 3

Calcul du déficit de pression de vapeur V.P.D. et modélisation de la réponse de la conductance stomatique G_s au V.P.D. par le fonction de Lohammar

La demande évaporative ou demande climatique dépend de la température, de la lumière, de l'humidité de l'air et du vent. Le V.P.D. noté D correspond à la différence entre la pression de vapeur saturante des feuilles notée $e_s(T)$ et la pression de vapeur actuelle e_a (Mc Murtrie, 1993). En considérant que les composantes les plus importantes sont l'humidité et la température (lumière à peu près constante et vent nul), nous calculons $e_s(T)$ et e_a par la formule de Murray (1967) :

$$e_a = 0.6108 \exp. \frac{17.27 T_a}{T_a + 237.3} \cdot RH$$

$$e_s(T) = 0.6108 \exp. \frac{17.27 T}{T + 237.3} \quad (\text{L'humidité interne est supposée à 100\%}).$$

$$D = e_a - e_s(T)$$

Avec :

T_a : température atmosphérique

T : température au niveau de la feuille

RH : humidité relative atmosphérique

L'équation de Lohammar (1980), modifiée par Ören (1999) modélise la conductance stomatique comme une fonction linéaire logarithmique du déficit de pression de vapeur.

$$G_s = - m \cdot \ln D + G_{s(ref)}$$

Avec :

$G_{s(ref)}$: conductance lorsque V.P.D. = 1 kPa

- m : sensibilité de la conductance au V.P.D.

ANNEXE 4

Estimation des paramètres des courbes Pression - Volume

Le contenu relatif en eau est calculé ainsi : $RWC = (FW - DW) / (FW^{sat} - DW)$

Avec:

FW : masse fraîche de la feuille à un instant t

FW^{sat} : masse fraîche à saturation

DW : masse sèche

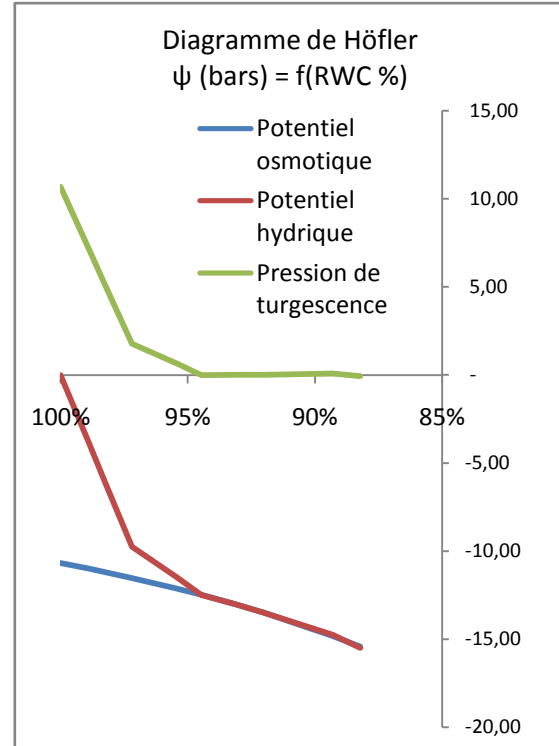
Diagramme de Höfler $\psi = f(RWC)$

Ce diagramme décompose la variation du potentiel hydrique (en rouge) au cours de la déshydratation.

ψ est nul à turgescence et est de plus en plus négatif avec la déshydratation.

La pression de turgescence P est de moins en moins positive jusqu'à être nulle lorsque la cellule est en plasmolyse.

Le potentiel osmotique ψ_{π} est toujours négatif. Il compense exactement P lorsque la cellule est en turgescence.



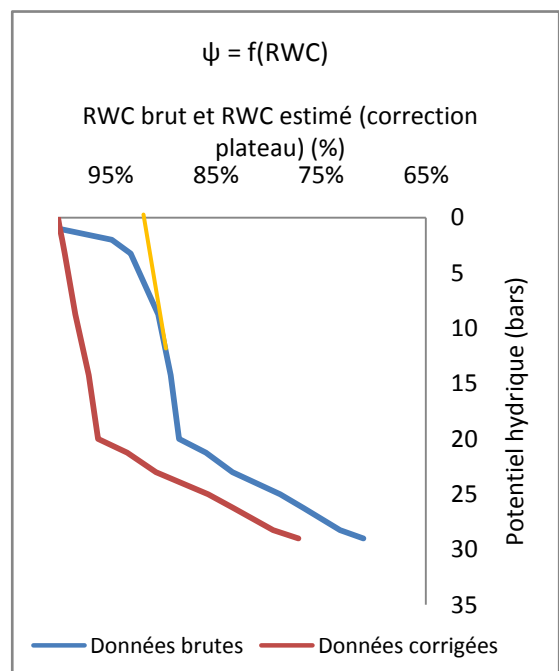
Méthode des courbes pressions volume

Cette méthode permet de tracer l'évolution du potentiel hydrique en fonction du RWC et d'en déduire les deux composantes. Différentes étapes permettent le tracé final du diagramme d'Höfler.

[1] Courbe $\psi = f(RWC)$

On trace $\psi = f(RWC)$ (courbe bleue).

On corrige l'effet « plateau » observé dans la zone de saturation (biais expérimental et intrinsèque liée à de l'eau liée, Parker et Pallardy, 1986) par régression linéaire (droite orange).



ANNEXE 4 - suite

Ainsi, on estime la vraie masse fraîche à saturation FW^{100} et le vrai contenu relatif en eau RWC.

On peut tracer $\psi = f(\text{RWC estimé})$ (courbe rouge).

[2] Courbe $1/\psi = f(\text{RWC})$

ψ_{π} est proportionnel à une concentration donc $1/\psi_{\pi}$ est une fonction linéaire du RWC.

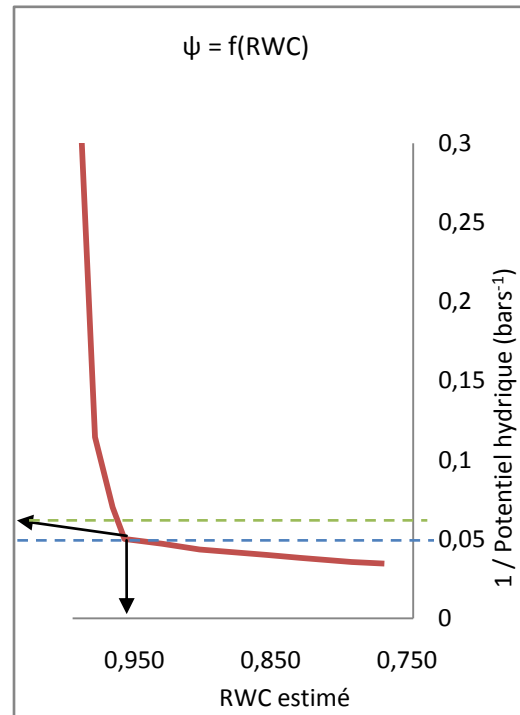
Le tracé de $1/\psi = f(\text{RWC})$ permet de définir un point d'inflexion qui se fait à RWC^0 , contenu relatif en eau à plasmolyse (flèche noire).

La courbe présente deux parties :

- de $\text{RWC} = 100\%$ à RWC^0 une partie non linéaire supposée exponentielle dans laquelle la pression de turgescence intervient.
- $\text{RWC} < \text{RWC}^0$ une partie linéaire aux faibles RWC : le potentiel hydrique est égal au potentiel osmotique.

L'inflexion de la courbe lorsque le potentiel hydrique est égal au potentiel osmotique à plasmolyse ψ_{π}^0 (pointillés bleus).

Par extrapolation linéaire, on estime le potentiel osmotique à saturation (pointillés verts). On dispose de suffisamment d'information pour tracer le diagramme de Höfler $\psi = f(\text{RWC})$



Pour cet exemple, on a : $\text{RWC}^0 = 95\%$; $\psi_{\pi}^0 = -12,5$ bars ; $\psi_{\pi}^{100} = -10,7$ bars

Ces différentes étapes peuvent être réalisées en une fois grâce à une modélisation non linéaire à 3 paramètres dont la routine sous R est reportée ici avec $\text{LWP} = \psi$; $\text{PSYSAT} = \psi_{\pi}^{100}$; $\text{RWC0} = \text{RWC}^0$:

```
nls(LWP~PSYSAT/RWC+(exp(-a*(RWC-RWC0))-)*ifelse(RWC>RWC0,1,0),
start=list(a=-10,RWC0=0.9,PSYSAT=-1),data=Data,trace=TRUE)
```

ANNEXE 5

Résultats morpho-métriques complémentaires

Comparaison de la longueur des entre-nœuds formés avant et pendant le traitement pour les individus présentant des néoformations (moyenne et erreurs standard) – Comparaison par anova et ancova et test de Tukey

Longueur des entre-nœuds (cm)	Esp	Ttt	19/02/2008				21/07/2008				2 dates				
			Effets		Esp	Ttt	E*T	Effets		Esp	Ttt	E*T	Esp	Date	E*D
	EF	stress	5.9 ± 0.2	a	***	ns	ns	4.7 ± 0.6	c	***	ns	ns	***	**	*
		témoin	6.2 ± 0.3	a				5.6 ± 0.4	c						
	EG	stress	7.5 ± 0.3	b				5.6 ± 0.5	c						
		témoin	7.3 ± 0.2	b				5.7 ± 0.4	c						
	ER	stress	5.4 ± 0.2	a				5.1 ± 0.8	c						
		témoin	5.3 ± 0.3	a				6.1 ± 0.7	c						

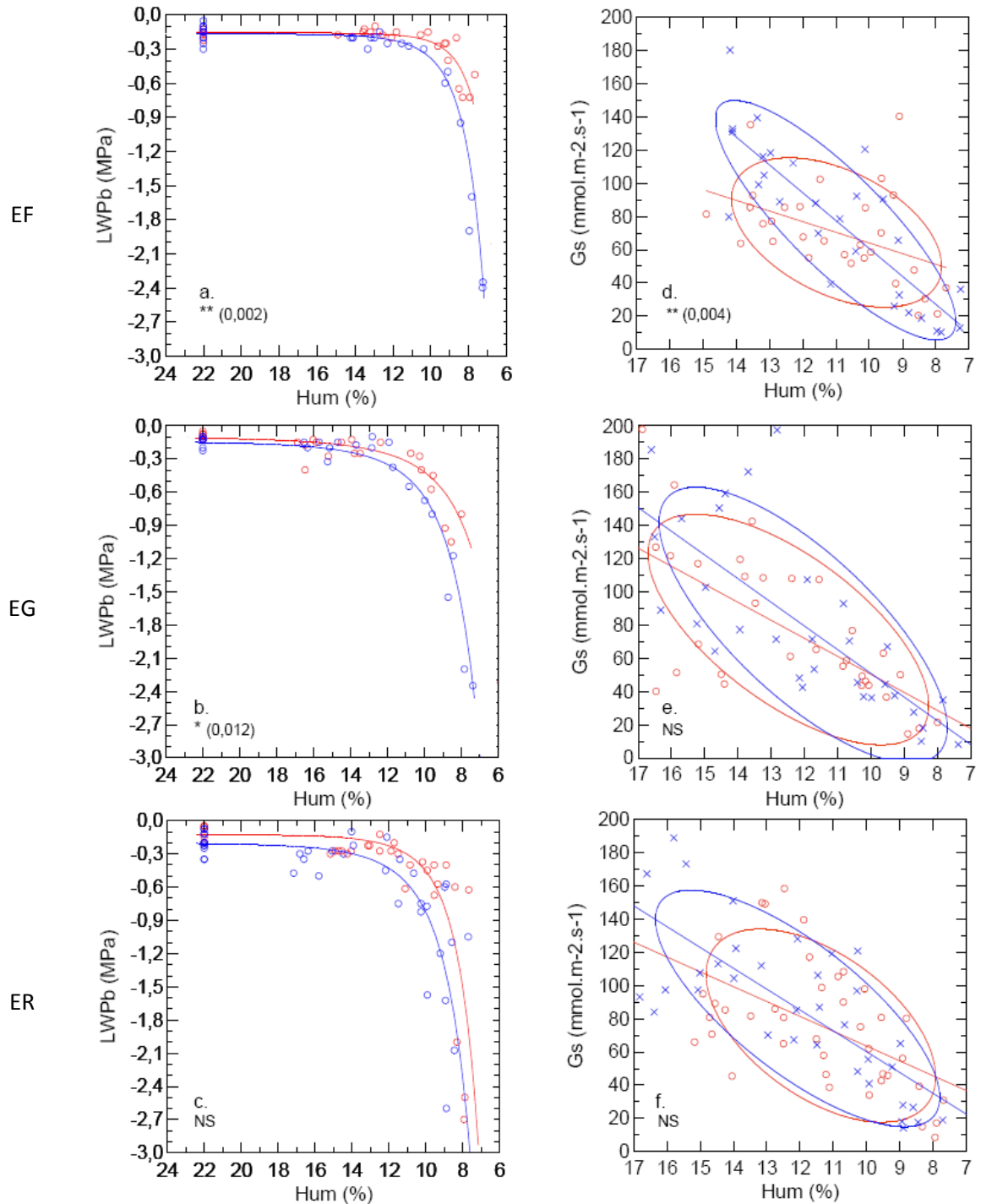
Effet du traitement sur les accroissements absolus et relatifs entre le 19 Février et le 21 Juillet 2008 (moyennes et erreurs standard) ; comparaison par anova à deux facteurs

Accroissements		Esp	Traitement				Effets		
			stressés		témoins		Esp	Ttt	E*T
Absolus	en diamètre (mm)	EF	2.34 ±	0.14	2.70 ±	0.30	ns	***	ns
		EG	2.04 ±	0.15	2.62 ±	0.25			
		ER	2.07 ±	0.15	2.87 ±	0.16			
	en hauteur (cm)	EF	7.00 ±	1.45	30.63 ±	1.87	.	***	ns
		EG	5.58 ±	1.35	22.38 ±	3.30			
		ER	10.38 ±	1.65	25.25 ±	3.25			
	en nombre de feuilles	EF	1.42 ±	0.30	5.67 ±	0.33	*	***	*
		EG	0.96 ±	0.23	4.17 ±	0.71			
		ER	2.13 ±	0.25	4.33 ±	0.47			
	en biomasse (g)	EF	8.89 ±	0.62	13.64 ±	13.64	*	***	ns
		EG	12.49 ±	0.94	15.99 ±	15.99			
		ER	9.40 ±	0.58	14.47 ±	14.47			
Accroissements		Esp	Traitement				Effets		
			stressés		témoins		Esp	Ttt	E*T
Relatifs	en diamètre (%)	EF	45.5% ±	3.7%	53.4% ±	7.1%	***	***	ns
		EG	26.1% ±	2.1%	37.1% ±	4.4%			
		ER	41.2% ±	3.3%	56.0% ±	3.1%			
	en hauteur (%)	EF	13.5% ±	2.9%	54.6% ±	2.9%	***	***	ns
		EG	9.7% ±	2.4%	31.0% ±	3.8%			
		ER	22.4% ±	3.6%	46.5% ±	4.9%			
	en nombre de feuilles (%)	EF	15.8% ±	3.6%	62.6% ±	4.9%	*	***	**
		EG	10.9% ±	2.6%	42.0% ±	6.0%			
		ER	24.0% ±	3.2%	42.7% ±	4.6%			
	en biomasse (%)	EF	42.2% ±	2.5%	51.8% ±	3.1%	***	***	ns
		EG	35.6% ±	2.0%	39.7% ±	2.5%			
		ER	49.2% ±	2.3%	57.1% ±	2.5%			

ANNEXE 6

Effet de l'habitué au stress sur l'évolution du potentiel hydrique foliaire de base LWPb et de la conductance stomatique Gs au cours d'un cycle d'assèchement (diminution de l'humidité) avec réhumectation préalable. Expérimentations menées en Mai (Cochet et Dorval, 2008)

Rouge : plants habitués / Bleu : plants non habitués



A gauche : le potentiel hydrique foliaire de base (LWPb) (en MPa) en fonction de l'humidité du substrat (en%)

A droite : la conductance stomatique (Gs) (en mmol m⁻² s⁻¹) en fonction de l'humidité du substrat (en%).

a. et d. *E. falcata* / b. et e. *E. grandiflora* / c. et f. *E. rubiginosa*.

En rouge : Traitement stressé puis stressé (SS)

En bleu : Traitement irrigué puis stressé (IS). Pour Gs,

Régression linéaire et ellipse de confiance : Sample (EII) p: 0,6827.

Effet des traitements significatif à P < 0.05 (*), P < 0.01 (**) et P < 0.001 (***)

Trois espèces de forêt tropicale humide (*Eperua*) présentent des niches écologiques contrastées par les conditions hydriques édaphiques et microclimatiques. La réponse à un déficit hydrique prolongé et l'influence des variations de la demande atmosphérique ont été investiguées sur des juvéniles grâce à un dispositif en conditions semi-contrôlées. L'étude de la valeur et de la plasticité de traits morpho-physiologiques a mis en évidence une stratégie commune de tolérance à la sécheresse, avec un fonctionnement proche et plastique en réponse à la sécheresse. Le maintien de la turgescence est assuré grâce à une régulation de la transpiration et un ajustement osmotique conséquent et à long terme, la croissance est réduite et réallouée aux racines. *E. falcata* est la plus compétitive et la plus plastique en réponse à un stress édaphique, ce qui pourrait expliquer sa répartition sur un gradient plus large. *E. rubiginosa* est plus plastique en réponse à des variations de la demande atmosphérique qu'en réponse à un déficit édaphique auquel elle n'est pas soumise *in situ* (milieux hydromorphes). Présente en forêts où le risque de sécheresse est fort, *E. grandiflora* semble s'adapter à une sécheresse longue et peu variable en limitant les risques de déshydratation grâce à un arrêt de la croissance aérienne.

Three congeneric species (*Eperua*) of the tropical rainforest show different habitats which are contrasted by edaphic et microclimatic water conditions. An semi-controlled experimentation leaded on saplings aimed to test their responses to a long-term edaphic drought and to microclimate. The study of levels and plasticity of morphological and physiological traits shows a common strategy of tolerance to drought. The water relations of the three species are close and plastic in response to a drought. Turgor is maintained thanks to fast stomatal control and osmotic adjustments on a longer term. Growth decreases and biomass is reallocated towards roots. *E. falcata* is the most plastic species in response to a drought, which might be linked to the colonisation of larger spaces with spatial variations of water conditions. *E. rubiginosa* is more responsive to atmospheric drought than to edaphic drought. It could explain its presence along rivers which are more open habitats. *E. grandiflora* is the least responsive to both droughts and its strategy seems to be based on a growth stop.