



**HAL**  
open science

# Approche intégrée de la résistance à la sécheresse des arbres tropicaux Cas de la forêt sèche et de la forêt de nuageen Guadeloupe

Eléonore Mira

► **To cite this version:**

Eléonore Mira. Approche intégrée de la résistance à la sécheresse des arbres tropicaux Cas de la forêt sèche et de la forêt de nuageen Guadeloupe. Bioclimatologie. Université des Antilles, 2016. Français. NNT: . tel-04820736

**HAL Id: tel-04820736**

**<https://theses.hal.science/tel-04820736v1>**

Submitted on 5 Dec 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



# THÈSE

PRÉSENTÉE A

**L'UNIVERSITÉ DES ANTILLES**

ÉCOLE DOCTORALE : MILIEU INSULAIRE TROPICAL A RISQUE : PROTECTION,  
VALORISATION, SANTE ET DEVELOPPEMENT

Par

**Eléonore MIRA**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR**

SPÉCIALITÉ : Écologie végétale

PRÉPARÉE AU LABORATOIRE ECOFOG/DYNECAR

## **APPROCHE INTEGRÉE DE LA RÉSISTANCE A LA SÉCHERESSE DES ARBRES TROPICAUX**

**Cas de la forêt sèche et de la forêt de nuageen Guadeloupe**

Soutenu le 23 mai 2016

Devant la commission d'examen formée de

Damien BONAL	DR INRA Nancy	Rapporteur
Sylvain DELZON	DR INRA Bordeaux	Rapporteur
Skip J. VAN BLOEM	Pr., Clemson University	Examineur
Olivier GROS	Pr., Université des Antilles	Examineur
Maguy DULORMNE	MCF, Université des Antilles	Encadrante
Daniel IMBERT	MCF, HDR Université des Antilles	Directeur



# AVANT-PROPOS

Cette thèse a été financée sur une durée de 3 ans par le Parc Paysager de Petit Canal, appuyé par le dispositif CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche) de l'ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie). Au-delà des travaux de recherches conduits au sein de l'équipe d'accueil DYNECAR (Dynamique des Ecosystèmes Caribéens) et poursuivis récemment à l'UMR EcoFoG, le dispositif CIFRE a intégré plusieurs activités annexes menées dans le cadre de l'association partenaire. Ces activités se sont déclinées en

- Montage et gestion de projets relatifs à des actions de vulgarisation scientifique.
- Coordination et animation d'ateliers grand public sur des thématiques en lien avec la valorisation du patrimoine floristique local.
- Formation en écologie et botanique auprès des agents en réinsertion professionnelle de l'association.
- Inventaires taxonomiques de parcelles forestières.

Les résultats obtenus au cours de cette thèse ont fait l'objet de communications dans des congrès internationaux :

- Mira E, Chauvrat A, Cochard H, Gros O, Lombion PL, Imbert D, Dulormne M. 2014. Drought resistance of tropical tree species in cloud and dry forest of a Caribbean island. Caribbean academy of science Meeting, Tobago (Poster).
- Mira E, Blazy JM, Cochard H, Schemla V, Dulormne M. 2013. Linking morphological traits with functional strategies, a typological approach of tropical forest species. The International Society for Ecological Modelling, ISEM meeting, Toulouse (Poster).
- Mira E., Gros O., Dulormne M. 2012. « Differences of leaf traits (anatomy and morphology) of 13 dominant species of two Caribbean forests: Tropical mountain vs dry forest. Caribbean Academy of Science meeting, Barbados (Poster).
- Mira E, Dulormne M, Gros O 2011. Étude des caractéristiques foliaires en forêts insulaires tropicales : Utilisation envisagée de la microscopie électronique à balayage. GUMP-microscopie (Groupe des Utilisateurs de microscopie électronique Philips) Guadeloupe (Présentation orale).

Un court métrage audio-visuel « Into the wilt » a été réalisé et sélectionné en compétition du festival du film environnemental de la Guadeloupe, le « Terra Festival » en 2016.



Ce document intègre des publications soumises ou en voie de soumission. Il est donc composé de parties rédigées en anglais (dans les chapitres 4, 5 et 6) et de parties rédigées en français. Dans un souci de clarté, le résumé de chaque projet d'article scientifique est également disponible en français en début de chapitre.

- Mira E, Blazy JM, Imbert I, Dulormne M. Linking morphological traits and functional strategies of trees: a typological approach from two contrasting tropical forest ecosystems. *Flora* (soumis 2016)
- Mira E, Cochard H, Blazy JM, Dulormne M. Diversity of growth strategies and drought resistance in canopy tree seedlings of neotropical dry forest. *En cours de soumission Plant and soil* 2016
- Mira E, Chauvrat A, Gros O, Cochard H, Dulormne M Large range of drought resistance in species of the tropical dry forest and in the montane cloud forest. *Prévu pour soumission juin* 2016.

# RESUME

Dans le contexte actuel de changement climatique, anticiper la réponse des écosystèmes forestiers face à un risque de sécheresse accrue constitue un enjeu socio-économique, écologique et scientifique majeur. Les îles antillaises au-delà de leur statut de « hot spot de biodiversité », se situent dans un « hot-spot climatique », particulièrement à même d'être affecté par la réduction des précipitations. L'archipel Guadeloupéen constitue un modèle de choix dans l'étude des réponses végétales aux conditions environnementales. Il abrite l'ensemble de la diversité des écosystèmes caribéens, distribués le long d'un gradient altitudinal et de pluviométrie. Aux deux extrémités de ce gradient se situent des formations forestières expérimentant des conditions environnementales très contrastées : la forêt sèche et la forêt de nuage.

Le premier objectif de cette étude était de caractériser les stratégies de croissance et la réponse physiologique à la contrainte hydrique de 8 espèces d'arbres structurants la forêt sèche et la forêt de nuage de Guadeloupe. Dans un premier temps, nous avons quantifié *in situ*, à différentes saisons, un large panel de traits fonctionnels intervenant à différentes échelles (cellule, feuille, individu) reflétant les principales fonctions végétatives des arbres (croissance, photosynthèse, transport hydraulique). Cette approche a permis de dresser un portrait fin du fonctionnement hydrique et carboné des espèces. L'approfondissement de la caractérisation de l'architecture hydraulique des espèces a été réalisée *ex situ* à travers une analyse structurelle (anatomique, morphologique) et fonctionnelle (résistance du xylème à la cavitation et des feuilles au flétrissement) afin de préciser leur potentiel de résistance à la sécheresse. Cette approche des différentes composantes du fonctionnement hydrique, rarement mise en œuvre, a permis de cerner les réponses des arbres de façon intégrée.

Une importante diversité fonctionnelle a été mise en évidence au sein de chaque écosystème. Les espèces de forêt sèche, subissant une contrainte hydrique saisonnière marquée, montrent une capacité de résistance à la contrainte hydrique supérieure à celle des espèces de forêt de nuage. Cependant, la coexistence de différentes stratégies phénologiques dans cet écosystème aboutit à une importante diversité de stratégies hydriques et de croissance. En forêt de nuage, la contrainte hydrique édaphique est rare mais les espèces sont à même de subir une contrainte hydrique liée aux conditions atmosphériques. Dans cet écosystème, une diversité de comportement dépendant de la capacité des espèces à maintenir leur fonctionnement en cas de contrainte atmosphérique a aussi été mise en évidence. Nous avons identifié des corrélations

intervenant entre la croissance cambiale, la résistance à la cavitation, la résistance au flétrissement foliaire et ses mécanismes d'ajustements sous-jacents ainsi que la sensibilité stomatique. Ces relations ont matérialisé un continuum cohérent et robuste de réponses fonctionnelles. La forte diversité relevée au sein des deux écosystèmes a induit une mixité de répartition des espèces le long de ce continuum.

Afin de simplifier et résumer cette diversité mise en évidence nous avons cherché à former des groupes d'espèces déterminés par un jeu de traits morphologiques faciles à acquérir pour 14 espèces de forêt sèche et de forêt de nuage. Cette méthode a produit des groupes reflétant des stratégies distinctes de gestion du carbone, influencés par la phénologie des espèces. En revanche, les groupes obtenus n'ont pas reflétés le fonctionnement hydrique des espèces.

Enfin, parce que le stade plantule représente un stade primordial en termes de potentialité de régénération naturelle des forêts, nous avons évalué *ex situ* la capacité de résistance à la sécheresse de plantules de forêt sèche. A l'instar des adultes, les plantules de forêt sèche ont montré une diversité de stratégies de réponses à la sécheresse.

La comparaison des stratégies hydriques entre plantules et adultes a mis en évidence une modification des comportements entre stades ontogéniques. Elle a intégré des traits hydrauliques tels que la résistance du xylème à la cavitation, la résistance foliaire au flétrissement et la sensibilité stomatique. Les plantules de FS, indépendamment de l'espèce, sont plus économes en termes de gestion de l'eau que les adultes. Les variations des traits de résistance à la sécheresse entre stade dépendaient de l'échelle d'observation et de l'espèce considérée. En effet, aucune variation de la résistance au flétrissement foliaire n'a été reportée entre les stades pour toutes les espèces tandis que des différences de résistance à la cavitation et de sensibilité stomatique au dessèchement ont été observées entre stade. La réponse des adultes à la sécheresse ne reflète donc pas celle des plantules et réciproquement.

En conclusion, la distribution des espèces et la biodiversité de la forêt de nuage risquent d'être fortement affectée par un climat s'asséchant. Si le cortège spécifique et les motifs de dominance actuels ne parviennent pas à se maintenir, l'ensemble des fonctions assurées par cet écosystème risque d'être compromis. Les espèces de FS, déjà adaptés à des situations de sécheresse saisonnières, présentent des caractéristiques hydrauliques qui leurs permettront probablement de persister dans un milieu plus sec. Cependant, il est fort probable que la productivité de cet écosystème se retrouve affectée par des sécheresses plus longues.

# REMERCIEMENTS

Et voici la page qui sera certainement la plus lue de ma thèse. Je vais donc tenter l'impossible exercice de n'oublier personne.

*Après trois ans de gestation et plus d'un an d'accouchement, je souhaite avant tout remercier les trois autres parents de cette thèse :*

Maguy, par où commencer ? Merci pour ton soutien, ta bienveillance et ta rigueur scientifique. On peut dire que tu as fait évoluer ma passion pour l'observation des plantes à un niveau supérieur et si aujourd'hui je dis « vive le fonctionnel !!! » c'est bien grâce à toi. Les sessions de terrains agrémentées de découvertes culinaires ont plus qu'agréablement ponctué ce long et fastidieux (mais ô combien passionnant) travail. Je vais en rester là, après on va dire que je fayote, mais ma reconnaissance et mon admiration sont à la hauteur de ton appui et de ta confiance.

Pierre Lombion, mon mécène de toujours qui m'a soutenu avant, et tout au long de cette thèse.

Daniel, pour avoir in extremis évité une fausse couche et repris la direction de la thèse en cours de route; merci pour ta confiance et ton précieux regard d'écologue.

*Viennent ensuite les parrains :*

Hervé Cochard, merci pour la formation sur le diabolique XYL'EM, l'accueil à Clermont, et bien évidemment ton regard éclairé d'hydraulicien. Mentor de toute une génération d'hydraulicien, je me joins à tes nombreuses admiratrices.

Olivier Gros, mon maître de la microscopie, merci pour le temps consacré à discuter du paufinage de mes protocoles, aux formations MEB et coupes (de bouts de doigts, entre autre, faut savoir donner de sa personne...) je t'ai bien fait rigoler avec mes lubies mais quand même, les poils des plantes, c'est super joli non ?!!

Luc Lambs, merci pour ton accueil à Toulouse, ta formation flux de sève qui même si elle n'aura pas été utilisée au cours de ce travail reste dans un coin neuronal.

### *Et les pédiatres*

Sylvain Delzon, Damien Bonal et Skip Van Bloem pour avoir accepté de rapporter et examiner ce travail.

### *Pour l'accompagnement :*

Le personnel de l'association « Paysages Parcs et Jardins Caraïbes » et plus particulièrement Mme Galbas pour sa bonne volonté et son sourire permanent. Au parc paysager, Rosan Déméa, Thierry, David, Jeanne, Nineta, Marie-France, Guilaine, Sabrina, Callou et la fabuleuse Marie Gustave.

Au labo, Charlotte qui a su ponctuer ces longues journées de manip de sa bonne humeur chronique et de petits plats salvateurs, en me rappelant que dans la vie, il y a pas que les plantes, il y a aussi les poissons. Vanessa, mes petites mains préférées, Claude et Yolande Bouchon ainsi que Jean Vaillant pour leur aide en statistique, et pour l'ambiance Pierre-Yves, Seb, Mathilde, Sylvina, Etienne, Dominique, Patrick, Aurélie et Félix.

Alain Rousteau pour sa connaissance encyclopédique de la flore de l'archipel.

Tous les stagiaires qui ont relevés le défi constitué par l'écophysiologie de terrain, accepté de souffrir de la pluie, de la chaleur (voire du froid), des moustiques, des iens iens et du manque de sommeil : Aurélie, Virgile, Mukherji, Erika, Chloé, Benoit et mon petit préféré (même si il ne faut pas faire de favoritisme, j'assume !) : Antoine, il a fallu t'alimenter en cookies mais ça valait le coup.

Sur le terrain, mes sniper : Mr Bédard et son berreta, Yann ; les agents de l'ONCFS pour avoir fait régner la loi et l'ordre lors des prélèvements au fusil. Les gardes de Petite Terre : Alain, Julien et Joël. Aurélien Landelle du parc national.

Régis Tournebize et Thierry Bajazet de l'INRA Antilles-Guyane, toujours disponibles pour un emprunt de chambre à pression et de planimètre.

A côté, mes gwada girls Aurore et Alizé parce que réfléchir, c'est bien beau, mais faut aussi décrocher alors big up les filles! Et puis, les potes, pour les sessions courtes mais intenses lors de mes retours dans l'hexagone : Kmi, Thias, Krilin, Olive, Mathieu, Boubou. Et une mention spéciale pour mes dessinateurs dont les œuvres agrémenteront ce manuscrit : CJP et Krilin.

Ma maman pour son soutien et sa philosophie positive.

Le CHU de Marie Galante qui m'a probablement sauvé du tétanos lors de la fameuse campagne catastrophe Gaiac.

La Wilt team pour la coupure récréativo-scientifique et l'ambiance de folie aux nouragues pendant la rédaction de ce manuscrit : Isabelle, Sabrina, Blaise, Ariane, Jean Yves, Benjamin, Sam, Val et Patrick.

Tous les arbres et les plantules que j'ai torturés pendant cette thèse.

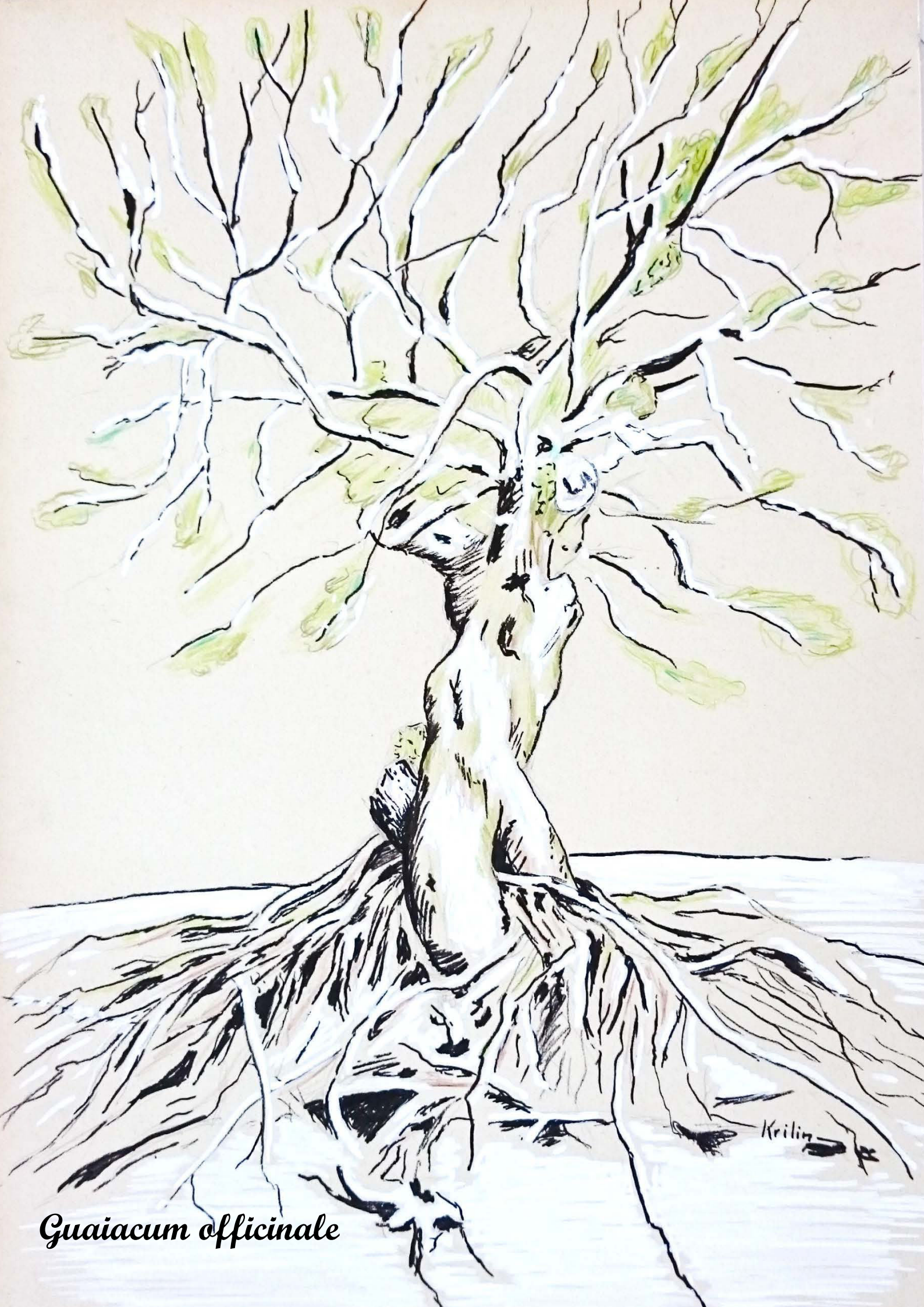
***Et une mention toute spéciale pour :***

Jean Marc, pour la reconstruction de la serre post catastrophe naturelle, elle était au top, notre serre à base de tasseaux/fil de pêche /sardines de camping, envisageons un brevet... Je te remercie aussi pour les conseils, les discussions passionnées, les parties de pêches et surtout pour les encouragements et le soutien au quotidien.

Ulysse, pour avoir été un super fœtus m'ayant permis de manipuler *in situ* jusqu'à huit mois et demi de grossesse. J'ai eu peur d'avoir à emprunter le ciras dont le doux ronronnement a bercé une bonne partie de ta vie intra-utérine, mais ouf, tu n'en as pas eu besoin pour t'endormir le soir. Merci de m'avoir enseigné qu'être maman, c'est la plus belle étape d'une vie.







*Guaiacum officinale*





# Table des matières

---

Table des matières .....	13
Liste des abréviations.....	17
CHAPITRE 1 Introduction .....	19
1.1 Intérêt scientifique de l'étude .....	21
1.2 Contexte scientifique.....	25
1.2.1 Réponses des arbres à la sécheresse.....	25
1.2.2 Les forêts sèches et les forêts de nuage.....	44
1.3 Problématique et objectifs .....	52
CHAPITRE 2 Contexte expérimental .....	54
2.1 Les îles antillaises, modèles de choix dans l'étude réponses végétales .....	56
2.1.1 Diversité de conditions climatiques.....	57
2.1.2 Diversité pédologique.....	63
2.1.3 Diversité biologique : les formations forestières de Guadeloupe.....	65
2.2 Choix des stations et des espèces .....	68
2.3 Choix des traits et schéma méthodologique général.....	70
Références des chapitre 1 et 2 .....	74
CHAPITRE 3 La saisonnalité, révélatrice de la diversité de stratégies écophysiological en forêt tropicale .....	88
3.1 Introduction.....	91
3.2 Matériel et méthode .....	95
3.2.1 Sites d'études et espèces sélectionnées .....	95
3.2.2 Echanges gazeux et potentiels hydriques .....	97
3.2.3 Courbes pression-volume et paramètres associés .....	98
3.2.4 Traits hydrauliques : taux d'embolie native, conductivité spécifique et foliaire .....	99
3.2.5 Croissance cambiale .....	100
3.2.6 Traits foliaires chimiques et anatomiques.....	100
3.2.7 Analyse des données.....	101
3.3 Comparaison fonctionnelle de la forêt sèche et de la forêt de nuage.....	102
3.3.1 Résultats.....	102
3.3.2 Discussion.....	116
3.4 Différences interspécifiques au sein des écosystèmes et effet de la saisonnalité .....	122
3.4.1 Résultats.....	122
3.4.2 Discussion.....	139
3.5 Conclusions .....	148

Références du chapitre 3.....	149
CHAPITRE 4 Diversité de stratégies hydraulique chez les espèces tropicales .....	156
Résumé.....	159
Abstract.....	160
Introduction.....	161
Material and methods.....	164
Results .....	170
Discussion.....	183
Acknowledgment .....	188
Supplemental data.....	189
References.....	191
CHAPITRE 5 Lien entre les traits morphologiques et les stratégies fonctionnelles des arbres .....	196
Résumé.....	199
Abstract.....	200
Introduction.....	201
Material and Methods.....	204
Results and discussion.....	212
Conclusion.....	220
Acknowledgements.....	220
References.....	221
CHAPITRE 6 Stratégies écophysologiques des plantules de forêt sèche et évolution des traits au cours de l'ontogénie.....	226
6.1 Introduction.....	229
6.2 Croissance et stratégies fonctionnelles des plantules de forêt sèche.....	232
Résumé.....	233
Abstract.....	234
Introduction.....	235
Materials and methods .....	237
Results .....	243
Discussion.....	250
Conclusion.....	252
Acknowledgments.....	253
Supplemental data.....	254
6.3 Evolution des stratégies fonctionnelles au cours du développement des arbres de forêt sèche .....	257
6.3.1 Résultats.....	258

6.3.2 Discussion.....	269
6.4 Conclusions .....	274
Références du chapitre 6.....	275
CHAPITRE 7 Synthèse et perspectives .....	282
7.1 Synthèse .....	284
7.2 Perspectives.....	290
Références du chapitre 7.....	296
ANNEXES.....	298
Annexe 1 Usages des plantes de forêt sèche.....	300
Annexe 2 Description morpho anatomique des espèces étudiées.....	308
Annexe 3 Elaboration d'un indice de résistance à la sécheresse.....	340



# Liste des abréviations

Symbole	Définition	Unité
$\delta^{13}\text{C}$	Composition isotopique du carbone de l'échantillon étudié	‰
$\Delta\text{D}$	Croissance cambiale	mm an <sup>-1</sup>
$\epsilon$	Module d'élasticité	MPa
$\Psi$	Potentiel hydrique	MPa
$\Psi_s$	Potentiel hydrique du sol	MPa
$\Psi_\pi$	Potentiel osmotique	MPa
$\Psi_p$	Potentiel de turgescence	MPa
$\Psi_l$	Potentiel hydrique foliaire	MPa
$\Psi_x$	Potentiel hydrique xylemien	MPa
$\Psi_{\min}$	Potentiel hydrique foliaire minimum	MPa
$\Psi_{\min x}$	Potentiel hydrique xylemien minimum	MPa
$\Psi_{pd}$	Potentiel hydrique foliaire de base	MPa
$\Psi_{gs50}$	Potentiel hydrique foliaire minimum induisant 50% de la réduction de conductance stomatique	MPa
$\Psi_{gs25}$	Potentiel hydrique foliaire minimum induisant 25% de la réduction de conductance stomatique	MPa
$\Psi_{tip}$	Potentiel hydrique au point de perte de turgescence	MPa
$\pi_o$	Potentiel osmotique à pleine turgescence	MPa
$A_{\max}$	Taux d'assimilation maximum par unité de surface	$\mu\text{mol.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$
$A_m$	Taux d'assimilation maximum par unité de masse	$\mu\text{molCO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$
CEC	Capacité d'échange cationique	cmol+ kg <sup>-1</sup>
$D_s$	Densité stomatique	n.mm <sup>-2</sup>
$D_t$	Densité de trichome	n.mm <sup>-2</sup>
$g_s$	Conductance stomatique	mmol.cm <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup>

<b>H</b>	Hauteur de l'arbre	m
<b>H<sub>v</sub></b>	Huber value	(x10 <sup>-4</sup> ) cm <sup>-2</sup> cm <sup>-2</sup>
<b>K</b>	Conductance hydraulique	kg s <sup>-1</sup> m <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup>
<b>K<sub>i</sub></b>	Conductance hydraulique foliaire	kg s <sup>-1</sup> m <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup>
<b>K<sub>max</sub></b>	Conductance hydraulique maximum	kg s <sup>-1</sup> m <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup>
<b>K<sub>s</sub></b>	Conductance hydraulique du xylème	kg s <sup>-1</sup> m <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup>
<b>LA</b>	Surface foliaire	cm <sup>2</sup>
<b>LIR</b>	Taux d'émission foliaire	n j <sup>-1</sup>
<b>LMF</b>	Fraction de masse foliaire	g.g <sup>-1</sup>
<b>N</b>	Contenu en azote des feuilles	%
<b>P<sub>50</sub></b>	Potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité hydraulique	MPa
<b>PLC</b>	Pourcentage de perte de conductivité hydraulique	%
<b>PPFD/ PAR</b>	Rayonnement photosynthétique actif	μmol (photon) m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<b>RGR</b>	Taux de croissance relatif	g.j <sup>-1</sup>
<b>RMF</b>	Fraction de masse racinaire	g.g <sup>-1</sup>
<b>RWC<sub>TLP</sub></b>	Teneur en eau relative au point de perte de turgescence	%
<b>S</b>	Pente de la courbe de vulnérabilité	% MPa <sup>-1</sup>
<b>SLA</b>	Surface spécifique foliaire	cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup>
<b>SMF</b>	Fraction de masse de tige	g.g <sup>-1</sup>
<b>SWD</b>	Densité du bois des branches	g.cm <sup>-3</sup>
<b>SWC</b>	Contenu en eau du bois des branches	%
<b>TE</b>	Teneur en eau	%
<b>VPD</b>	Déficit de pression de vapeur	kPa
<b>WUE</b>	Efficiencce d'utilisation de l'eau	μmol mol <sup>-1</sup>
<b>WD</b>	Densité du bois du tronc	g.cm <sup>-3</sup>

# CHAPITRE 1

## Introduction

---







## 1.1 Intérêt scientifique de l'étude

---

### *Menace climatique sur les forêts*

Les forêts recouvrent 30% de la surface terrestre (Bonan 2008 ; Keenan et al. 2015). Ces écosystèmes, contenant plus de 80% de la biomasse terrestre, abritent une biodiversité remarquable constituée de plus de la moitié des animaux et végétaux terrestres (Shvidenko et al. 2005 ; Aerts et Honnay 2011). Outre leur rôle essentiel dans le maintien des équilibres naturels via leur implication dans de nombreux cycles biogéochimiques, incluant celui de l'eau et du carbone, elles fournissent une multitude de services à l'homme. Pourvoyeuses de ressources forestières, alimentaires, pharmaceutiques ou encore d'eau potable, elles rendent également de nombreux services culturels et sont nécessaires aux populations qui en dépendent (Bonan 2008; Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010; Engelbrecht 2012).

Les forêts sont soumises à de nombreuses menaces anthropogéniques telles que la déforestation, la surexploitation ou encore l'invasion d'espèces exotiques (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010). Actuellement, la FAO estime que 32% des forêts mondiales peuvent être considérées comme primaires, autrement dit, exemptes d'impact anthropique (Morales-Hidalgo et al. 2015). La menace la plus préoccupante reste cependant celle du changement climatique. En effet, le climat de la planète se modifie, induisant des changements de températures et de précipitations. Les modèles climatologiques prédisent une transition relativement rapide vers un climat de type chaud et sec (Overpeck et Udall 2010), où des épisodes de sécheresses et de canicules seront de plus en plus fréquents et intenses (Meehl et Tebaldi 2004; Burke et al. 2006). Or, la disponibilité en eau détermine la distribution et l'abondance des espèces, conditionne le fonctionnement des écosystèmes et l'échange de CO<sub>2</sub> entre l'atmosphère et la biosphère. L'impact direct et indirect de l'augmentation des sécheresses extrêmes se fait d'ores et déjà ressentir à l'échelle globale, notamment par la mortalité accrue des arbres (Breshears et al. 2005 ; Bréda, 2006 ; Bréda et Badeau 2008 ; Allen et al. 2010). Les arbres constituant les éléments structurants des écosystèmes forestiers, la caractérisation de leur réponse fonctionnelle face à la contrainte hydrique représente un moyen d'anticiper l'impact du changement climatique sur l'ensemble de l'écosystème et de ses fonctions.

### ***Vulnérabilité des forêts tropicales à la sécheresse***

A l'instar des autres biomes forestiers, les écosystèmes forestiers tropicaux ne sont pas épargnés par cette tendance globale et apparaissent vulnérables à la sécheresse (Mahli 2008). L'évaluation de l'impact d'un changement climatique sur les forêts tropicales constitue actuellement une préoccupation majeure de la communauté scientifique (Bonan 2008 ; Corlett 2016 ; Eller et al. 2016 ; Lloyd et Farquahr 2008 ; Bawa et Dayanandan 1998 ; Condit et al. 1996 ; Nadkarni Solano 2002 ; Bonal et al. 2015). Les forêts tropicales recouvrent 17 millions de km<sup>2</sup> soit 40% de la surface forestière mondiale (Roy et al. 2001). Elles jouent un rôle prépondérant à l'échelle globale puisqu'elles contiennent 25% du stock de carbone et supportent 33% de la productivité nette de la biosphère terrestre (Bonan 2008 ; Beer et al. 2010). Elles s'imposent donc comme une composante cruciale du cycle de l'eau et du carbone à l'échelle globale (Aragão et al. 2014 ; van der Sleen et al. 2015). De plus, elles représentent un important réservoir de diversité biologique car elles abritent la moitié des espèces animales et végétales et 96% des espèces d'arbres connues (Poorter et al. 2015). Anticiper la réponse de ces écosystèmes extrêmement diversifiés et jouant un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques est donc urgente.

### ***Réponse des écosystèmes forestiers à la sécheresse et stratégies hydriques des arbres***

La réponse des écosystèmes forestiers à la sécheresse dépend fortement de la composition fonctionnelle de leur communauté végétale (Roman et al. 2015). Les arbres ont recours à une multitude de mécanismes de réponse à la sécheresse. Ces mécanismes, complexes et hiérarchisés interviennent à différentes échelles spatiales (cellulaire, foliaire, individuelle) ou temporelles et sont souvent combinés (Chaves et al. 2003; Maseda et Fernández 2006). Ils intègrent des adaptations anatomiques (par exemple, augmentation de l'épaisseur des cuticules foliaires) morphologiques (réduction de la surface foliaire), phénologiques (perte des feuilles), ou physiologiques (régulation stomatique, accroissement de la résistance du système hydraulique) visant à réduire les pertes en eau. Face à cette diversité de réponse, plusieurs approches ont conduit à définir des grands types fonctionnels, formalisés successivement par des terminologies variées (Levitt 1980 ; Larcher 1980 ; Tardieu et Simonneau 1998) qui seront développées dans le chapitre suivant. Ces approches typologiques proposent un cadre nécessaire à l'estimation des conséquences du changement climatique sur les communautés

forestières. En effet, la survie des espèces face à des sécheresses plus longues ou plus intenses dépendrait essentiellement de leur type fonctionnel (McDowell et al. 2008).

### *La forêt sèche et la forêt de nuage : des écosystèmes tropicaux mal connus*

L'engouement de la communauté scientifique vis-à-vis de l'étude des forêts tropicales s'est intensifié au cours des deux dernières décennies notamment concernant les forêts tropicales humides, négligeant les autres types d'écosystèmes forestiers tropicaux qui demeurent actuellement moins connus et étudiés (Figure 1-1). C'est notamment le cas de la forêt sèche (FS) et de la forêt de nuage de montagne (FN) sur lesquelles pèsent des enjeux écologiques et socioéconomiques tout aussi importants. Ces deux types forestiers, retrouvés sur les îles Antillaises, expérimentent des conditions environnementales extrêmement contrastées et risquent d'être impactés par la modification des régimes de précipitation prédites par les modèles climatologiques locaux (Campbell et al. 2011). La caractérisation de la réponse fonctionnelle des arbres de ces écosystèmes, notamment face à la sécheresse, demeure incomplète. En effet, la capacité de résistance et d'adaptation des espèces de FS et de FN à un environnement plus sec est peu abordé dans la littérature concernant les formations de FS et presque inexistante en FN (Oliveira et al. 2014). Ces aspects méritent d'être renseignés afin d'anticiper les réponses futures de ces écosystèmes au changement climatique.

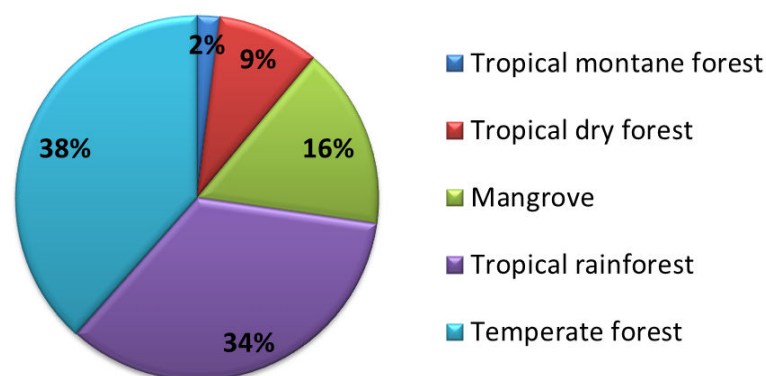


Figure 1-1 Proportions de publications scientifiques concernant les différents types de formations forestières référencées sur Google scholar (résultats obtenus sur l'ensemble du contenu du moteur de recherche)

## *Questionnement scientifique*

Afin d'anticiper les impacts des changements climatiques sur les forêts, la communauté scientifique s'intéresse particulièrement à l'évaluation de la sensibilité et de la vulnérabilité des écosystèmes à la sécheresse. Cette évaluation se fonde généralement sur l'étude de caractéristiques physiologiques des espèces telles que la réponse stomatique au dessèchement (méta-analyse de Klein et al. 2014), la résistance des feuilles au flétrissement (méta-analyse de Bartlett et al. 2012), la résistance du système hydraulique à la cavitation (méta-analyse de Maherali et al. 2004 ; Choat et al. 2012) ou des caractéristiques démographique telles que la croissance (e.g. Schuur 2003). Pour comprendre les phénomènes intervenant à ces larges échelles, l'identification des stratégies de réponses à la sécheresse des espèces est nécessaire mais demeure partielle, car ces caractéristiques sont considérées indépendamment les unes des autres. Afin de retracer les mécanismes de réponse à la contrainte hydrique avec précision, une approche intégrant différentes échelles, allant de la cellule à l'individu est nécessaire mais reste à mettre en œuvre. Cette thèse propose donc de caractériser la réponse à la sécheresse des arbres en intégrant des mécanismes intervenant au niveau des cellules, des feuilles, du bois et de l'individu en considérant deux écosystèmes tropicaux, la FN et la FS. L'étude de ces deux écosystèmes extrêmement contrastés permettrait, à priori, de cerner les stratégies de réponses possibles en milieu tropical. Pour expliciter cette problématique qu'est la réponse à la sécheresse des arbres tropicaux, ce chapitre introductif rappellera l'état actuel des connaissances scientifiques.

## 1.2 Contexte scientifique

---

### 1.2.1 Réponses des arbres à la sécheresse

---

#### 1.2.1.1 L'arbre et l'eau

---

##### ***L'eau, une ressource limitante***

Depuis leur colonisation du milieu terrestre, les végétaux dépendent de l'eau pour accomplir la majorité de leurs fonctions. Etant soumis à un environnement aérien fortement desséchant, leur importante consommation s'explique par la nécessité de maintenir un seuil d'hydratation de leur tissus suffisant pour assurer leur croissance, leur survie et leur reproduction. Or l'eau des sols accessible aux plantes terrestres ne représente que 0,27% de l'eau douce présente sur Terre (Chapin et al. 2002) et la disponibilité en eau est la principale limitation à la productivité primaire, cette limitation étant dominante ou co-dominante pour la majorité des biomes du globe (Churkina et Running, 1998). Le manque d'eau peut être lié à un déficit hydrique structurel, lorsque les précipitations sont insuffisantes tout au long de l'année (notion d'aridité). Lorsque le déficit hydrique est ponctuel, le terme de sécheresse est alors le plus approprié.

Plusieurs notions, couramment utilisées dans les travaux sur les effets du déficit hydrique, méritent d'être définies. La sécheresse est un phénomène météorologique et environnemental, correspondant à une période sans précipitation suffisamment longue pour que les réserves en eau du sol s'épuisent (Kramer, 1980). Ce terme est souvent utilisé pour décrire les changements de disponibilité en eau qui correspondent à une normale ou une moyenne du climat local (ex sécheresse saisonnière des forêts méditerranéennes) (Mitchell et al. 2015). La sécheresse peut être quantifiée via plusieurs indicateurs tels que l'écart par rapport aux précipitations moyennes, la durée, l'intensité et la saisonnalité. Cette notion est généralement associée à une diminution de la disponibilité en eau du sol. La durée de la période sans précipitation nécessaire pour provoquer une sécheresse dépend donc de la nature du sol (Bhaskar et Ackerly 2006 ; Sperry et Hacke 2002). Une sécheresse édaphique survient lorsque la teneur en eau du sol chute sous un seuil induisant des restrictions pour la croissance et la transpiration des végétaux (Breda et al. 2006). La notion de sécheresse est aussi associée aux

conditions atmosphériques, lorsque le déficit de vapeur saturante de l'air augmente (Bhaskar et Ackerly 2006). En condition naturelle, la sécheresse peut induire de nombreuses contraintes pour l'arbre incluant des contraintes nutritives, thermiques et de rayonnement.

La sécheresse induit un **stress hydrique** chez les plantes. Le stress hydrique est une perturbation du fonctionnement physiologique normal de l'organisme, entraînant une baisse de performance (Kramer 1980). Ce concept de stress hydrique, dépend à la fois de l'espèce et du processus physiologique considéré, ce qui rend sa quantification difficile. Nous parlerons donc de **contrainte hydrique** comme étant la déviation de la disponibilité en eau du milieu par rapport à un optimum. La **résistance** d'une espèce à une contrainte hydrique dépend de sa tolérance ou de sa capacité à éviter la déshydratation de ses tissus (Delzon 2014). La tolérance est un terme relatif qui caractérise la capacité d'une espèce à tolérer une limitation environnementale par rapport à d'autres espèces du même stade ontogénique (Niinemets et Valladares, 2008).

### *Les états hydriques et la circulation de l'eau chez les arbres*

Chez les plantes, les états hydriques sont décrits par les potentiels chimiques de l'eau, grandeur thermodynamique qui représente l'état énergétique de l'eau aussi bien aux niveaux cellulaire, tissulaire que de l'organe entier. L'énergie d'une molécule d'eau disponible pour un travail est l'énergie libre. Le terme « potentiel » se réfère à cette énergie, exprimée pour une mole de molécules (Gibbs 1931). Le potentiel hydrique ( $\Psi$ ), est nul quand l'eau est libre et diminue vers des valeurs négatives.

La caractérisation du statut hydrique d'une plante s'effectue généralement via la mesure du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_f$ ) qui définit l'état hydrique moyen d'une feuille et varie en fonction de la demande évaporative et de la régulation stomatique au cours de la journée. Deux valeurs particulières du potentiel hydrique sont généralement relevées au cours de sa cinétique journalière :

- **Le potentiel hydrique de base** ( $\Psi_{pd}$ ) est le potentiel obtenu avant le lever du soleil. La plante est alors considérée en équilibre avec le sol après une période nocturne sans transpiration. Ce potentiel est proche du potentiel hydrique du sol ( $\Psi_s$ ) et constitue un indicateur de la contrainte hydrique liée au contenu en eau du sol.

- Le **potentiel hydrique minimum** ( $\Psi_{\min}$ ) correspond à la valeur minimale de  $\Psi_1$  atteinte au cours de la journée (au midi solaire lors d'une journée bien ensoleillée).

Dans la plante, la différence entre la faible pression de vapeur d'eau atmosphérique et le potentiel hydrique foliaire produit un gradient de potentiel hydrique le long duquel l'eau circule, des potentiels les moins négatifs vers les plus négatifs (Figure 1-2). L'intégrité de la colonne d'eau est maintenue par la cohésion des molécules d'eau au sein des vaisseaux conducteurs du xylème (théorie de la tension cohésion) (Angeles et al. 2004, Cruziat et al 2002). Plus la différence entre la pression de vapeur d'eau atmosphérique et  $\Psi_1$  est élevée, plus l'écart entre les potentiels hydriques foliaires et racinaires est grand et plus les tensions au sein du xylème sont fortes (Lambers et al. 2000).

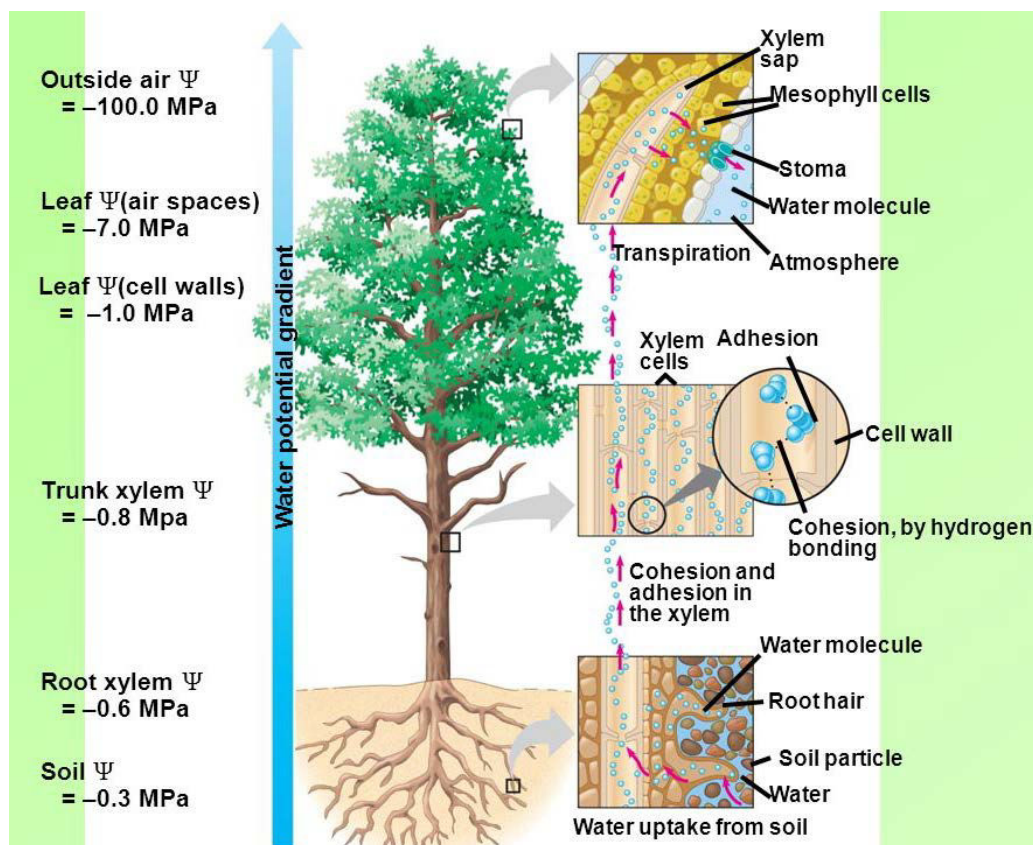


Figure 1-2 Représentation schématique du continuum sol-plante-atmosphère. Sur la gauche sont figurés des exemples de valeurs de potentiel hydrique pour chaque compartiment le long du continuum. Sur la droite est représentée la circulation des molécules d'eau formant une colonne continue transitant dans chaque organe de l'arbre. *Source : Campbell et Reece, 2004.*



### *1.2.1.2 Réponses physiologiques des arbres à la sécheresse : tolérer ou éviter ?*

---

En cas de contrainte hydrique, l'arbre doit rapidement équilibrer ses pertes et ses gains en eau, en augmentant son absorption ou en limitant sa transpiration, tout en conservant un gradient de pression entre le sol et les feuilles lui permettant de maintenir son fonctionnement hydraulique et son activité photosynthétique (Tyree 1997, Angeles et al. 2004). La réponse des arbres à la sécheresse se base sur ce compromis fondamental. Elle fait intervenir des mécanismes complexes et hiérarchisés allant de la cellule à l'individu et dépend de dynamiques temporelles qui s'étendent de la seconde au siècle. Afin de simplifier la diversité de stratégies de réponse à la contrainte hydrique, il existe une typologie proposée par Levitt en 1980 qui définit des catégories fonctionnelles basées sur les stratégies de tolérance et d'évitement à la déshydratation. Cependant, les différents mécanismes intervenant au sein de chacune de ces stratégies n'étant pas exclusifs, cette catégorisation a été alternativement abordée à travers la définition de types isohydriques ou anisohydriques (Larcher 1980). Ces typologies reflètent des stratégies extrêmement contrastées situées aux deux extrémités d'un continuum le long duquel de nombreuses déclinaisons sont possibles (Klein et al. 2014 ; Martínez Vilalta et al. 2014).

#### *1.2.1.2.1 Tolérance à la déshydratation*

La tolérance au dessèchement peut être définie comme un fonctionnement continu de la plante au cours d'une sécheresse. Cette activité physiologique continue implique un maintien de la turgescence cellulaire et du système hydraulique. Cette réponse implique une chute du potentiel foliaire minimum avec la diminution de potentiel hydrique du sol.

### ***Maintien de la turgescence cellulaire***

Les plantes tolérantes à la sécheresse ont une capacité à maintenir leur turgescence cellulaire grâce à un ajustement osmotique et/ou à une forte élasticité des parois cellulaires pectocellulosiques.

### ***Ajustement osmotique***

La direction des flux d'eau dans une cellule végétale dépend des gradients de potentiels hydriques entre le milieu intra et extra cellulaire. Le potentiel hydrique d'une cellule végétale ( $\Psi$ ) intègre deux composantes : le potentiel osmotique ( $\Psi_o$ ) et le potentiel de turgescence ( $\Psi_p$ ) ; selon l'équation  $\Psi = \Psi_\pi + \Psi_p$  (illustrée Figure 1-2). Pour maintenir la turgescence cellulaire et le gradient de potentiel dans la plante, certaines espèces accumulent activement des solutés (acides aminés, sucres solubles, ions) en situation de contrainte hydrique. Les solutés organiques sont dit compatibles car moins toxiques pour le métabolisme cellulaire que l'accumulation d'ions. Cette concentration de molécules dans les cellules, qui diminue le  $\Psi_s$ , est qualifiée d'ajustement osmotique (Zhang et al. 1999). L'accumulation de solutés compatibles peut être coûteuse pour la plante et dans les cas de stress sévères, insuffisante pour augmenter la capacité d'absorption de la plante (Kramer and Boyer 1995).

### ***Propriété élastique***

Le module d'élasticité des parois cellulaires,  $\epsilon$ , correspond au changement de pression requis pour provoquer un changement de volume cellulaire.  $\epsilon$  est donc fortement corrélé à l'épaisseur des parois (Kramer et Boyer 1995 ; Murphy et Ortega 1995). Lorsque  $\epsilon$  est faible, les parois cellulaires se déforment facilement. Une perte en eau  $\Omega$  va causer une forte diminution de volume de la cellule et un faible changement de turgescence, car la paroi cellulaire rétrécit et continue à presser le cytoplasme. À l'opposé, un  $\epsilon$  élevé implique qu'une même perte en eau  $\Omega$  va induire peu de changement dans le volume de la cellule, mais une forte diminution de la turgescence cellulaire et du potentiel hydrique. Ce manque de turgescence empêche l'expansion cellulaire. Donc, augmenter  $\epsilon$  pour diminuer le potentiel hydrique cellulaire et éviter les pertes en eau est une stratégie confinée aux tissus qui ne sont pas en cours de croissance.

Le calcul du module d'élasticité est basé sur la relation entre le volume cellulaire et le potentiel hydrique, obtenue via la construction de courbes pression-volume. La méthode de

construction de ces courbes consiste à mesurer le potentiel hydrique et le poids du contenu en eau foliaire au cours d'une déshydratation. Cette méthode a largement été expérimentée et validée depuis sa formulation par Scholander en 1964 (e.g. Beadle et al.1993 ; Kubiske et Abrams 1990, 1991 ; Tyree et Hammel 1972 ;). Outre l'élasticité, cette méthode permet de quantifier le potentiel hydrique induisant la perte de turgescence cellulaire ( $\Psi_{t\text{tp}}$ ) et le potentiel osmotique cellulaire à pleine turgescence ( $\pi_0$ ), tels qu'explicité dans la Figure 1-3.

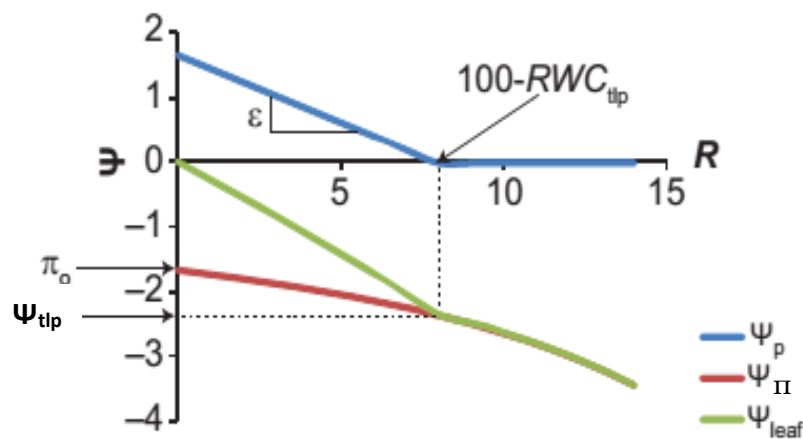


Figure 1-3 Représentation du potentiel hydrique foliaire vs 100- contenu en eau relatif total (100-RWC, unité %). le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_{\text{leaf}}$ , Mpa) est la somme du potentiel de turgescence ( $\Psi_p$ ) et du potentiel osmotique ( $\Psi_o$ ). La pente de  $\Psi_p$  entre  $r=0$  et le point de perte de turgescence ( $r=100\text{-RWC}_{\text{t\text{tp}}}$ ) est le module d'élasticité ( $\epsilon$ , Mpa). L'ordonnée à l'origine de la courbe  $\Psi_s$  est le potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\pi_0$ ) et lorsque  $\Psi_p=0$ ,  $\Psi_{\text{leaf}}=\text{potentiel hydrique au point de perte de turgescence } (\Psi_{\text{t\text{tp}}})$ .  
*Source : Bartlett et al. 2012.*

Les feuilles ayant un  $\Psi_{\text{t\text{tp}}}$  très négatif ont la capacité de rester turgescents à des potentiels plus bas, ce qui permet le maintien du métabolisme cellulaire lors de conditions plus sèches. Une synthèse de données issues des courbes pression-volume de 317 espèces publiées par Bartlett et al. en 2012, montre une forte corrélation entre  $\Psi_{\text{t\text{tp}}}$  et  $\pi_0$ . La composante osmotique serait donc un facteur essentiel au maintien de la turgescence cellulaire.  $\pi_0$  représente donc, comme le  $\Psi_{\text{t\text{tp}}}$ , un indicateur pertinent de la tolérance foliaire à la sécheresse (Bartlett et al. 2012 ; Maréchaux et al. 2015).

## Maintien du fonctionnement hydraulique

Outre le maintien de la turgescence cellulaire, les arbres tolérant la sécheresse doivent aussi maintenir leur conductivité hydraulique (Engelbrecht et Kursar 2003 ; Tyree et al. 2003) en situation de contrainte hydrique. Les arbres tolérants ont fréquemment un xylème résistant à la cavitation ou une capacité à résorber l'embolie des vaisseaux (Cochard et al. 2001).

La cavitation se définit par un changement d'état de l'eau, qui passe de la phase liquide à la phase gazeuse sous l'effet d'une chute de pression. Elle produit une embolie qui bloque la conductivité hydraulique du xylème et réduit la capacité de la plante à acheminer l'eau du sol aux sites de photosynthèse (Tyree et Sperry 1989). Chez les arbres, la cavitation des vaisseaux du xylème est induite par une diminution du potentiel hydrique xylémien. Plusieurs théories ont été émises concernant l'induction de la cavitation dans les vaisseaux du xylème mais actuellement, la théorie du « germe d'air » proposée par Zimmerman en 1983 (Cruiziat et al. 2003) est prépondérante (Figure 1-4).

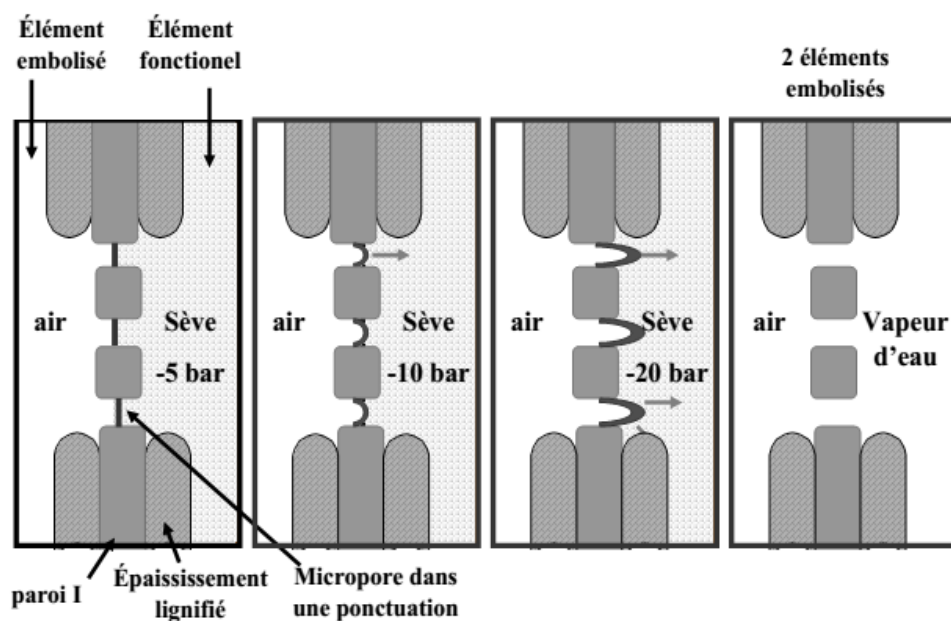


Figure 1-4 Schéma illustrant la théorie du germe d'air : propagation de la cavitation entre un vaisseau fonctionnel et un vaisseau voisin embolisé. Le vaisseau embolisé rempli d'air est à la pression atmosphérique tandis que la pression au sein du vaisseau fonctionnel diminue vers des valeurs de plus en plus négatives avec l'augmentation de la contrainte hydrique. Lorsque la pression dépasse la limite de résistance du ménisque air-sève, une microbulle est aspirée et envahit le vaisseau fonctionnel qui devient à son tour impropre au transport de l'eau. La limite de résistance dépend du diamètre des pores. *Source : Delzon 2004*

La paroi des vaisseaux est poreuse et permet à la sève de passer d'un vaisseau à l'autre par l'intermédiaire de ponctuations. Lorsqu'un vaisseau est rempli d'air, un ménisque air-eau se forme au niveau des ponctuations. La différence de pression entre la pression atmosphérique du conduit rempli d'air et la tension du conduit plein de sève est compensée par la pression capillaire due au rayon de courbure du ménisque. Lorsque la tension hydrostatique du liquide devient supérieure à la pression maximale de la ponctuation, le ménisque cède et le vaisseau s'embolise. Les ponctuations seraient donc à la base de l'apparition ou plutôt de la transmission de bulles d'air au sein des vaisseaux (Cochard 2006). La probabilité de nucléation d'une bulle d'air dans un vaisseau dépendrait donc du nombre et la taille de ses ponctuations (Wheeler et al. 2005). La diminution de conductance hydraulique induite par l'embolie des vaisseaux ( $K$ ) peut être évaluée via la détermination du pourcentage de perte de conductance (PLC):

$$PLC = 100 \left( 1 - \frac{K}{K_{max}} \right)$$

où  $K_{max}$  est la conductance hydraulique maximale.

La vulnérabilité d'une espèce à la cavitation induite par un déficit hydrique peut être évaluée en établissant sa courbe de vulnérabilité, relation entre la PLC et le potentiel hydrique du xylème ( $\Psi_x$ ). Cette relation de type sigmoïde suit l'équation suivante :

$$PLC = \frac{100}{1 + \exp\left(s \times \frac{\Psi_x - P_{50}}{25}\right)}$$

$P_{50}$  représente le potentiel hydrique xylémien induisant 50% de perte de conductance hydraulique et  $S$  représente la pente de la tangente au point d'inflexion (Figure 1-5). Ces deux paramètres spécifiques varient considérablement entre les espèces et les écosystèmes (Maherali et al. 2004 ; Choat et al 2012).

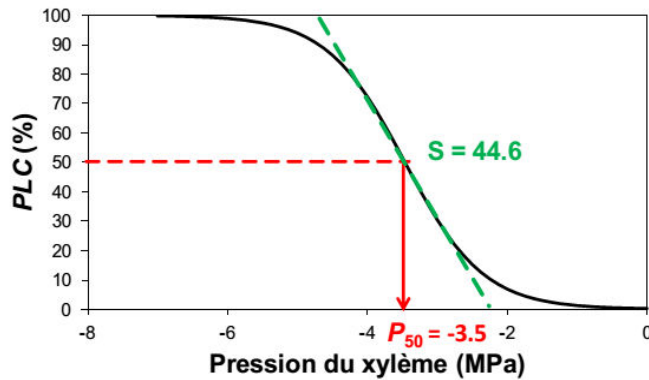


Figure 1-5 Exemple de courbe de vulnérabilité. La pression du xylème induisant 50% de perte de conductance hydraulique ( $P_{50}$ ) en rouge et la pente ( $s$ ) en vert y sont représentées. *Source : Urli 2013*

Si les arbres tolérant la sécheresse sont généralement résistants à la cavitation, certaines espèces tolérantes pourraient mettre en place des mécanismes rapides de résorption de l'embolie via une re-saturation des vaisseaux du xylème. Plusieurs études ont conclu que des plantes vulnérables à la cavitation ont une récupération rapide de leurs fonctions hydrauliques (Brodersen et al. 2010; Secchi et Zwieniecki 2011 ; Zufferey et al. 2011 ; Ogasa et al. 2013). Les arbres pourraient récupérer partiellement ou totalement leur conductivité hydraulique jusqu'à ce qu'ils atteignent un seuil létal de cavitation. Ce modèle de fonctionnement est controversé car la méthodologie employée lors de mesures de résorption de la cavitation est largement critiquée (Cochard et Delzon 2013; Delzon et Cochard 2014; Wheeler et al. 2013). La résilience à l'embolie serait plutôt liée à la formation de nouveaux vaisseaux fonctionnels (Brodrigg et al. 2010).

### 1.2.1.2 Evitement de la déshydratation

Certaines plantes évitent la déshydratation de leurs tissus en conservant un potentiel hydrique aussi élevé que possible. Chez ces espèces, le potentiel hydrique minimum varie peu lors de la diminution du potentiel hydrique du sol. Cette stratégie a été qualifiée de stratégie d'évitement de la déshydratation (Levitt 1980) et se décline en deux types fonctionnels: les « *water-savers* » et les « *water-spenders* ».

Chez les « *water-savers* », les espèces diminuent leur transpiration en phase de contrainte, à travers une forte régulation stomatique ou en ayant recours à la mobilisation des stocks d'eau de leurs tissus. Des adaptations morphologiques peuvent s'adjoindre à cette forte régulation stomatique. En effet, l'enroulement des feuilles (Ehleringer et Cooper 1992), la présence d'une couche dense de trichomes (Larcher 2000), la réduction de la surface foliaire ou de l'angle des feuilles sont des adaptations permettant de limiter la transpiration. De même, au niveau structurel, l'augmentation de l'épaisseur et de l'imperméabilité des cuticules peuvent permettre de limiter la perte en eau (Shepherd et Griffiths 2006). Les échanges gazeux peuvent être maintenus via des ajustements homéostatiques tels que le ratio entre la surface foliaire et la surface d'aubier (McDowell et al. 2002, 2006 ; Mencuccini 2003). Dans le cas de contrainte d'intensité ou de durée modérés, ces mécanismes d'évitements du stress peuvent suffire à assurer la survie de la plante (Kramer et Boyer, 1995). Si le stress s'accroît, une abscission foliaire peut intervenir (Mendez Alonzo et al. 2012). Chez les *water-savers*, la fermeture stomatique induit la diminution de photosynthèse.

Chez les *water-spenders*, l'absorption de l'eau en situation de contrainte hydrique est possible grâce au développement des parties souterraines, via un investissement du carbone vers les racines (Jackson et al. 2000) au détriment des tissus photosynthétiques et reproducteurs.

Ces stratégies de réponse à la sécheresse ont été abordées d'une façon alternative, basée sur la réponse stomatique et hydraulique à la contrainte hydrique. Les espèces évitant le stress hydrique à travers une forte régulation stomatique (*water-savers*) peuvent être qualifiées d'espèces isohydriques tandis que les espèces tolérantes peuvent être qualifiées d'anisohydriques (Larcher 1980 ; Tardieu et Simmoneau 1998).

Les plantes **isohydriques** ferment rapidement leurs stomates pour maintenir une valeur relativement constante de potentiel hydrique foliaire lors de l'augmentation du stress hydrique. Leur  $\Psi_{\min}$  reste donc constant malgré une diminution de  $\Psi_S$  (et donc  $\Psi_{pd}$ ). Ce

comportement limite rapidement la photosynthèse, mais sécurise le système hydraulique en prévenant la cavitation des vaisseaux xylémiens. Les espèces **anisohydriques** montrent une plus faible régulation stomatique en cas de sécheresse et la différence entre leur  $\Psi_{pd}$  et  $\Psi_{min}$  reste constante quel que soit leur  $\Psi_{pd}$  (Franks et al. 2007 ; Tardieu et Simonneau 1998 ; Kumagai et Porporato 2012). Ce comportement favorise la photosynthèse et ces espèces présentent généralement un xylème plus résistant à la cavitation que les plantes isohydriques.

Les limites entre ces différentes stratégies restant floues, l'assignation d'une espèce à l'un de ces types est souvent arbitraire et des comportements intermédiaires ont été mis en évidence. Ainsi, certains auteurs (Franks et al. 2007 ; Martínez-Vilalta et al. 2014) ont proposé des modèles théoriques ajoutant des types intermédiaires à la typologie dichotomique originelle isohydrique/anisohydrique (Figure 1-6).

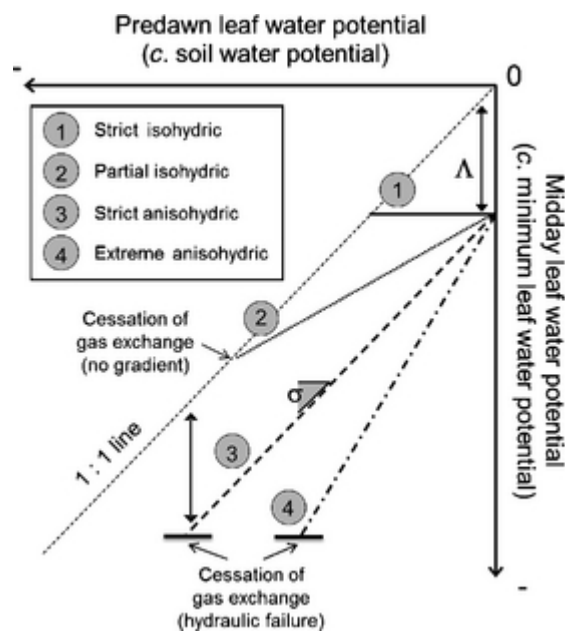


Figure 1-6 Modèle théorique des quatre formes de régulation du potentiel hydrique foliaire chez les plantes vasculaires. Le modèle se base sur une relation linéaire entre les potentiels hydriques de base et minimum. Quatre comportements sont présentés. Les isohydriques stricts ( $\sigma = 0$ ), les isohydriques partiels ( $0 < \sigma < 1$ ), les anisohydriques stricts ( $\sigma = 1$ ) et les anisohydriques extrêmes ( $\sigma > 1$ ). Le point d'interruption des échanges gazeux est représenté pour le comportement isohydrique. Il intervient lorsque  $\Psi_{pd} = \Psi_{min}$ . Pour les anisohydriques, il se produit lorsque  $\Psi_{min}$  atteint le potentiel induisant la perte totale de la conductance hydraulique de la plante. La ligne 1 : 1 est représentée en pointillés. Source : Martínez Vilalta et al 2014



### 1.2.1.3 Impact de la sécheresse sur la survie des arbres : mourir de faim ou de soif ?

L'impact de la sécheresse sur la survie des arbres est difficile à quantifier. Seules des sécheresses expérimentales ou des études menées sur du long terme ont permis de formuler des hypothèses sur les processus induisant la mort d'une plante. L'effet de la sécheresse sur la survie des arbres dépend de sa durée et de son intensité (McDowell 2011). Deux processus pourraient conduire à la mort d'un arbre : le dysfonctionnement hydraulique et l'épuisement des ressources carbonées (McDowell 2011 ; Mitchell 2014) (Figure 1-7).

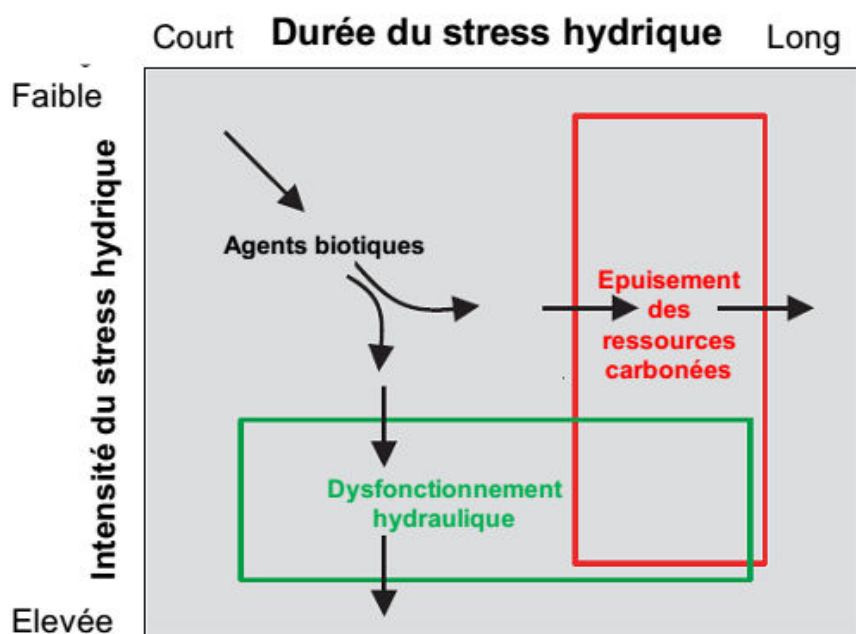


Figure 1-7 Relation théorique entre la durée de la sécheresse, son intensité et les hypothèses quant aux mécanismes induisant la mortalité de l'arbre. *Source : McDowell et al. (2008).*

#### ***Dysfonctionnement hydraulique***

En cas de contrainte hydrique sévère, la diminution de la disponibilité en eau et le maintien de la transpiration induit l'augmentation de la tension dans la colonne de sève. L'embolie des vaisseaux du xylème provoque la diminution de la conductance hydraulique et limite l'alimentation en eau des organes connectés à ces vaisseaux. L'arbre souffre alors de la sécheresse à cause d'une défaillance hydraulique: ses réserves en eau s'épuisent plus rapidement que ses réserves en carbone. La résistance à la cavitation apparaît étroitement liée

à la survie des arbres (Brodribb et Cochard 2009 ; Kursar et al. 2009 ; Anderegg et al. 2012 ; Barigah et al. 2013 ; Urli et al. 2013). La plupart des arbres fonctionnent très proches de leur seuil de 50% de cavitation, (Choat et al. 2012). La marge de sécurité hydraulique (la différence entre le niveau stress hydrique subit *in situ* par une espèce et le niveau de stress hydrique conduisant à une défaillance hydraulique de 50%), est très étroite, quelles que soient les espèces forestières et les biomes considérés. Les espèces occupant des environnements secs sont plus résistantes à la cavitation induite par la sécheresse ( $P_{50}$  plus négatif), mais expérimentent aussi un potentiel hydrique minimum plus négatif ( $P_{min}$ ) que celles présentes dans des environnements plus humides (Choat et al. 2012). Le système hydraulique des arbres les rend donc potentiellement vulnérables une sécheresse accrue dans un contexte de changement climatique (Engelbrecht 2012). En forêt tropicale humide, de récents résultats obtenus dans la forêt amazonienne reportent des marges de sécurité hydraulique négative (Rowland et al. 2015), cependant, ces résultats, potentiellement biaisés par une technique inadaptée restent largement à confirmer (Torres Ruiz et al. 2016).

### ***Épuisement des ressources carbonées***

En cas de stress hydrique prolongé, la régulation stomatique de la transpiration provoque la réduction de l'assimilation de carbone et peut conduire à un épuisement des réserves carbonées (Bossel 1986 ; Martinez-Vilalta et Pinol 2002). Un épuisement des réserves carbonées peut se produire si le stress hydrique n'est pas suffisamment intense pour provoquer une défaillance hydraulique, mais trop long pour permettre aux réserves de l'arbre de compenser sa faible assimilation. La croissance est la première performance affectée par la sécheresse (Hsiao et Acevedo 1974). Suite à la phase d'arrêt de croissance, la conductance stomatique diminue puis vient la photosynthèse. La photosynthèse peut donc être maintenue (à un taux réduit) pendant une certaine période. Le carbone assimilé peut être accumulé dans les feuilles ou d'autres organes (Ayub et al. 2011). L'accumulation de composés carbonés dans les feuilles peut améliorer leur statut hydrique en réduisant leur potentiel osmotique (Clifford et al. 1998). La respiration est la dernière fonction à être affectée par le stress hydrique. Dans un premier temps la photosynthèse reste supérieure à la respiration. Lorsque le stress se prolonge, la respiration devient supérieure à la photosynthèse se maintient grâce au stock de carbohydrates de la plante, qui diminue progressivement (McDowell 2011). Cette mobilisation des réserves carbonées et l'absence d'assimilation de carbone conduirait, à long terme, à l'épuisement des ressources carbonées et à la mort de la plante.

Ces deux mécanismes possibles affectant la survie des arbres peuvent être amplifiés par des attaques d'agents biotiques comme les insectes ou les pathogènes (Bréda et al. 2006 ; McDowell et al. 2008 ; Anderegg et al. 2015).

Les processus liés au métabolisme du carbone sont couplés à ceux impliqués dans la circulation de l'eau par des rétroactions réciproques (chargement et déchargement du phloème, régulation de la température foliaire et homéostasie des photosystèmes, contrôle stomatique, résorption de l'embolie). Si le lien intervenant entre mortalité et rupture hydraulique a pu être expérimentalement étayé (Brodribb et Cochard 2009 ; Kursar et al. 2009 ; Anderegg et al. 2012 ; Barigah et al. 2013 ; Urli et al. 2013 ; Anderegg et al. 2015), le rôle fonctionnel des carbohydrates non structurels et leur implication dans la mortalité des arbres reste largement à définir (Quentin et al. 2015 ; Hartmann 2015).

#### *1.2.1.4 Enquête d'indicateurs de stratégies de réponse à la sécheresse*

---

##### ***Traits et stratégies fonctionnels***

Bien que la disponibilité de l'eau et la réponse des arbres à la contrainte hydrique conditionnent la distribution et l'abondance des espèces forestières (Englebercht et al. 2007), la diversité des réponses spécifiques à la sécheresse a été peu prise en compte dans les modèles de végétation (Sitch et al. 2008 ; Powell et al. 2013 ; Xu et al. 2013). Ceci découle en partie de la difficulté à définir des indicateurs pertinents reflétant le potentiel de tolérance des arbres quantifiables à l'échelle d'une communauté et donc de catégoriser les plantes en types fonctionnels.

Afin d'évaluer la réponse des espèces à la sécheresse, de nombreuses études ont cherché à quantifier la réponse physiologique des plantules à une réduction de la disponibilité de l'eau via des expérimentations en conditions contrôlées (Cao 2000 ; Engelbrecht et al. 2007 ; Kursar et al. 2009 ; Urli et al. 2013). Bien que ces études aient permis d'importantes avancées et ouvert de nombreuses pistes, cette approche ne peut s'appliquer au stade adulte. Or, les arbres adultes représentent la majeure partie de la biomasse d'un écosystème forestier. Des expérimentations *in situ* utilisant des dispositifs d'exclusion de précipitations, et se positionnant généralement à l'échelle écosystémique, ont aussi été menées (Nepstad et al.

2002, 2007) mais sont limitées dans l'espace et le temps. Elles ont aussi tendance à surestimer les effets des changements climatiques à plus long termes (Rustad 2008 ; Leuzinger et al. 2011). L'utilisation de gradients naturels de pluviométrie représente une approche alternative ayant aussi ses limites. Bien que fournissant l'opportunité d'étudier les effets à long terme de régimes de précipitations contrastés sur les espèces, cette approche se heurte au problème des covariations de variables environnementales (Rustad 2008 ; Luo et al. 2011).

La quête d'indicateurs des stratégies de réponse à la sécheresse chez les arbres en milieu naturel s'est donc orientée vers l'étude des traits fonctionnels (Niinemets 2001 ; Hacke et al. 2001 ; Lamont et al. 2002). Les traits fonctionnels ont été récemment définis par Violle et al. (2007) comme étant des caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques qui influencent indirectement la fitness des individus via leur effet sur la croissance, la reproduction et la survie, les trois composantes de la performance individuelle. Ces traits reflètent les stratégies écologiques des plantes mais aussi leurs relations avec les facteurs environnementaux (Lavorel et Garnier 2002 ; Violle et al. 2007). La variation des traits est complexe: elle intervient à toutes les échelles écologiques (organes, individus, espèces, populations, communautés et écosystèmes) et résulte de plusieurs mécanismes interdépendants qui interviennent à toutes ces échelles. De plus, la variation d'un trait donné dépend d'autres traits car l'ensemble des traits caractérisant une plante est structuré par des compromis fondamentaux effectués au niveau de l'organisme pour gérer des ressources limitantes. Les traits fonctionnels constituent donc des outils permettant de comprendre le fonctionnement des espèces et de caractériser leurs stratégies de réponse.

La quête de ces stratégies de réponses passe par la définition d'axes de variabilité permettant de décrire les grandes lignes des fonctions des individus/espèces et de prédire leur comportement dans différentes situations (Westoby et al. 2002). Les corrélations interspécifiques entre les traits reflètent des axes de stratégies écologiques fondamentales employées par les plantes pour investir leurs ressources et affronter les contraintes environnementales. Les syndromes de traits attribués aux individus ou aux espèces permettent alors d'exprimer la position de chacune le long de ces axes de variabilité (Westoby et al. 2002). Cela nécessite que les traits utilisés soient « robustes », c'est-à-dire qu'ils varient plus entre espèces qu'au sein de chacune, permettant une typologie significative et pertinente des espèces (Garnier et al. 2001 ; McGill et al. 2006). Certains ensembles de traits varient simultanément car ils sont structurellement ou physiologiquement liés mais aussi parce que les plantes s'adaptent à leur environnement en ajustant conjointement plusieurs traits

(Westoby et al. 2002 ; Reich et al. 2003). Ainsi, un guide standardisé des traits fonctionnels, compilant la définition du cadre conceptuel, des connaissances et des méthodes de mesures a été établi et récemment actualisé (Cornelissen et al. 2003 ;Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Les traits fonctionnels peuvent être de deux types, « soft » ou « hard ». Les hard traits rendent directement compte d'une fonction de la plante mais leur acquisition est difficile et coûteuse tandis que les soft traits sont des indicateurs approximatifs de cette fonction et sont plus facile à mesurer (Weiher et al. 1999 ; Hodgson et al. 1999). Dans la recherche d'axes de stratégies écologiques, l'acquisition des données permettant de comparer de nombreux taxons et de nombreux biomes ont donc eu tendance à favoriser les soft traits.

### ***Soft traits***

Certains soft traits ont été reliés aux stratégies de réponse à une contrainte hydrique. C'est le cas de la **surface spécifique foliaire** (SLA). En effet, les feuilles présentant de faibles SLA sont plus denses et possèdent de plus petites cellules avec des parois plus rigides. Ceci pourrait contribuer à éviter la perte de turgescence à des potentiels hydriques bas (Cheung 1975 ; Zimmermann 1978 ; Monson et Smith 1982). Un autre exemple de trait ayant été relié à la tolérance au dessèchement est une forte densité de bois. La **densité de bois** serait associée à un ensemble d'adaptations anatomiques du xylème telles que des parois épaisses, une surface de lumen réduite et de petites ponctuations qui permettraient une résistance accrue à la cavitation (Hacke et al. 2001 ; Zanne et al. 2006 ; Sperry et al. 2008). Cependant, l'utilisation de ces soft traits comme indicateurs des stratégies de tolérance reste limitée et controversée (Zanne et Falster 2010 ; Bartlett et al. 2012 ; Fortunel et al. 2014 ; Maréchaux et al. 2015 ; Blackman et al. 2010). D'autres soft traits pourraient être pressentis comme étant liés aux stratégies fonctionnelles relatives à la gestion de l'eau chez les arbres. C'est le cas de traits structurels foliaires tels que les **traits stomatiques**. Les stomates sont à la base de la gestion de l'eau et du carbone par la plante. Les traits morphologiques leurs étant associés (densité, dimension) ont largement été considérés au regard de leur rôle dans la gestion du carbone (Woodward 1987 ; Beerling et Chaloner 1993, Beerling et al. 1995 ; Royer et al. 2001) mais peu considérés au regard des stratégies de gestion de l'eau à l'échelle interspécifique. Or, certaines études décrivent une densité stomatique plus élevée chez les xérophytes et chez des plantes cultivées dans des conditions de limitation en eau ou d'humidité réduite (Gindell 1969 ; Quarrie et Jones 1977 ; Clifford et al. 1995). De la même façon, les **trichomes**, bien que suspectés de jouer un rôle dans les stratégies de gestion de l'eau via leur effet sur

l'augmentation de la couche limite ou d'interception de l'humidité atmosphérique (Press 1999) sont rarement pris en compte. C'est aussi le cas de la **structure interne des tissus** foliaires qui pourrait affecter la transpiration et la résistance à la sécheresse. En général, les espèces présentant des feuilles fines avec de fortes SLA sont considérées comme plus vulnérables à la sécheresse que celles ayant des feuilles épaisses et robustes (Mediavilla et al. 2001; Li et al. 2009). Cependant, les relations entre la structure foliaire et les réponses écophysiologicals des espèces restent largement à explorer (Kröber et al. 2014).

### ***Hard traits***

En parallèle de cette recherche de soft traits, l'identification de hard traits, possédant un fort lien mécaniste avec la réponse des arbres au déficit hydrique a été menée. De récents résultats ont proposé plusieurs indicateurs pertinents permettant d'évaluer les stratégies fonctionnelles des arbres.

A l'échelle de l'individu, la **résistance du xylème à la cavitation** permet de définir sa résistance à la sécheresse et de comparer les tolérances hydrauliques au dessèchement, entre espèces et entre écosystèmes. La  $P_{50}$  est l'indicateur de résistance à la cavitation le plus communément employé et s'avère significativement plus négatif chez les espèces de milieux secs que chez les espèces de milieux humides (Figure 1-8).

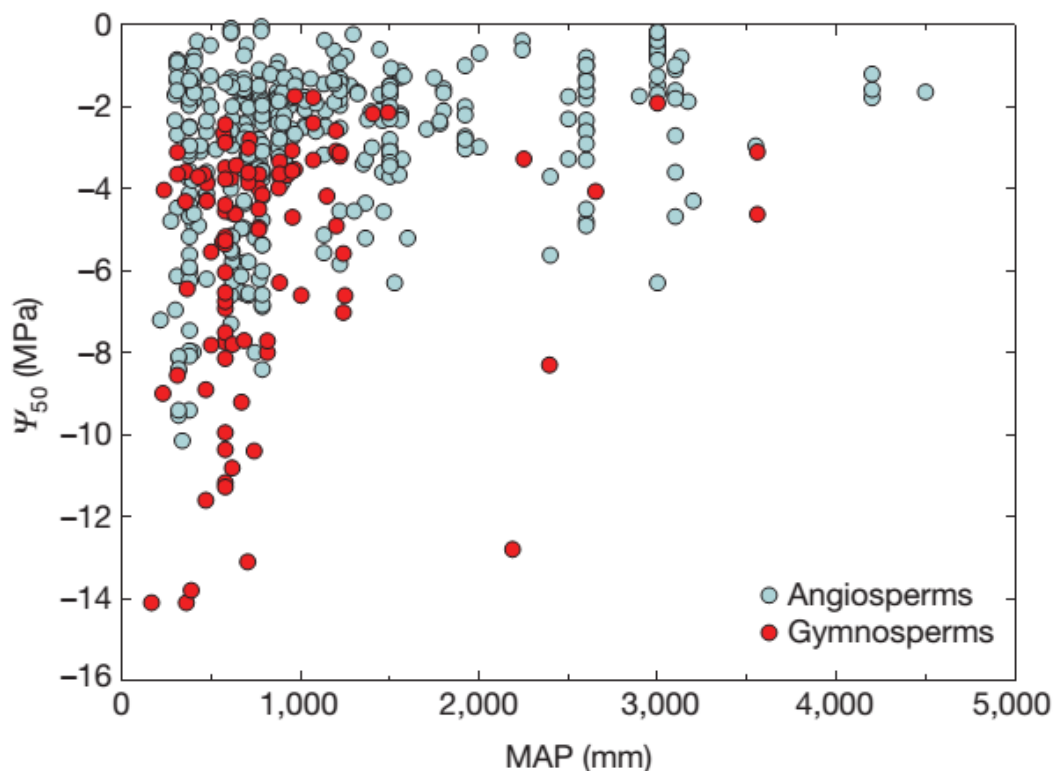


Figure 1-8 Résistance à la cavitation en fonction des précipitations annuelles moyennes (MAP) pour 384 espèces d'angiosperme et 96 espèces de gymnosperme. Chaque point représente une espèce. La résistance à l'embolie diminue significativement avec l'augmentation des précipitations annuelles. *Source : Choat et al. 2012*

A l'échelle de la feuille, le potentiel hydrique foliaire correspondant à la **perte de turgescence cellulaire**( $\Psi_{t\text{lp}}$ ) ou le **potentiel osmotique à pleine turgescence** ( $\pi_0$ ) sont fortement corrélés à la disponibilité en eau entre les biomes (Figure 1-9) et pourraient permettre de prédire la tolérance cellulaire des espèces à la sécheresse (Bartlett et al. 2012).

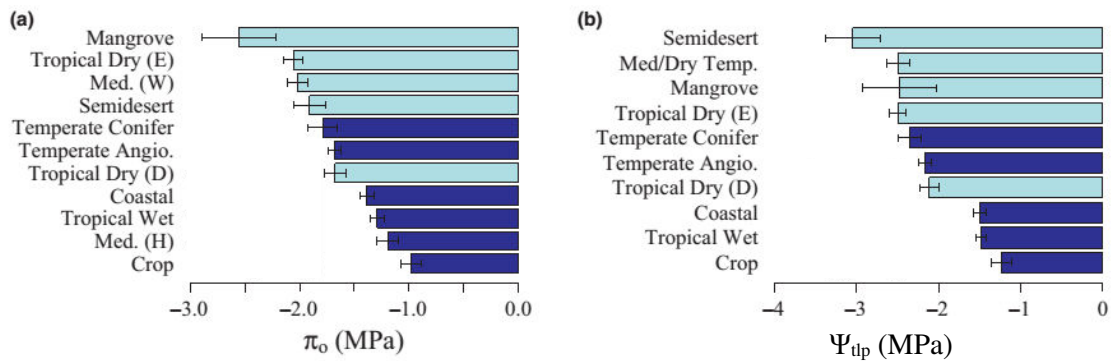


Figure 1-9 Variation de  $\Psi_{t\text{lp}}$  et  $\pi_0$  entre différents biomes. Les barres claires correspondent aux biomes secs tandis que les barres foncées correspondent aux biomes humides. Une distinction est faite entre les espèces décidues (D) et sempervirentes (E) des forêts sèches tropicales et entre les espèces herbacées (H) et ligneuses (W) des écosystèmes méditerranéens. *Source : Bartlett et al. 2012.*

Le **potentiel hydrique induisant une diminution de 50% de la conductance stomatique**( $\Psi_{gs50}$ ) est un indicateur ayant été récemment proposé. Il représenterait une alternative pertinente à l'approche dichotomique sans réalité mathématique des stratégies isohydriques et anisohydriques (Klein 2014). La variation de ce trait a été observée entre différents biomes (Figure 1-10). Les espèces de milieux secs tendent à maintenir leur conductance stomatique à des potentiels foliaires minimum plus négatifs que celles des milieux humides.

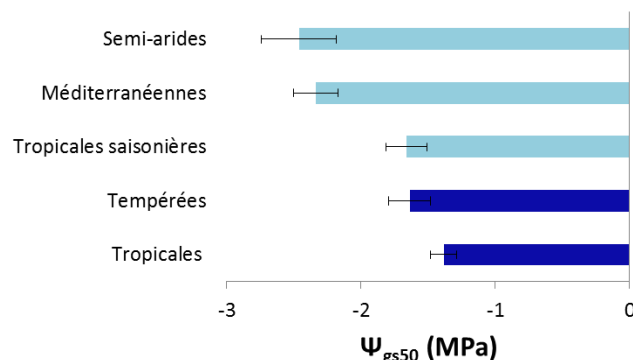


Figure 1-10 Variation de potentiel hydrique foliaire induisant 50% de perte de conductance stomatique ( $\Psi_{gs50}$ ) en fonction des biomes forestiers. Les barres claires représentent les biomes humides et les barres foncées, les biomes secs. Les barres représentent l'erreur standard. *Source : Klein 2014.*





Ces traits physiologiques ont individuellement fait l'objet de méta-analyse afin de caractériser leurs variations entre espèces et écosystèmes. Toutefois, rares sont les études ayant cherché à établir des liens entre eux. Une corrélation entre  $\Psi_{gs50}$  et  $P_{50}$  a été observée entre biomes (Klein 2014), de même qu'une relation entre  $\Psi_{tip}$  et  $P_{50}$  au sein d'écosystèmes forestiers secs tropicaux (Brodribb et al. 2003 ; Fu et al. 2012). Ces résultats suggèrent la présence d'une coordination existant entre les différents compartiments de l'arbre mais les liens existants entre la réponse hydraulique des branches, des feuilles et des stomates face à la contrainte hydrique, et au regard de soft traits, restent à confirmer.

---

## 1.2.2 Les forêts sèches et les forêts de nuage

---

Sous les latitudes tropicales, la quantité et la saisonnalité de la pluviométrie a une influence déterminante sur la structure et la productivité des écosystèmes forestiers (Gentry 1988 ; Clark et al. 2001 ; Engelbrecht et al. 2007). La sensibilité des espèces à la sécheresse façonne leur distribution et leur abondance à l'échelle locale mais aussi régionale (Engelbrecht et al. 2007). Dans les milieux secs, expérimentant une saisonnalité marquée, se rencontre la forêt sèche tandis que les milieux plus humides abritent la forêt humide. Dans les régions montagneuses, plusieurs types d'écotones de cette forêt humide s'étagent le long d'un gradient altitudinal. Certaines zones montagneuses, en plus de recevoir une forte quantité d'eau distribuée de façon homogène au cours de l'année, se situent dans la zone de condensation des nuages dont l'air est fréquemment saturé en vapeur d'eau. Le type de végétation dominant ces milieux est qualifié de forêt de nuage.

---

### 1.2.2.1 La forêt sèche

---

Selon le système de classification de Holdridge (1967), les forêts sèches (FS) tropicales et subtropicales se développent dans des habitats exemptés de gel dont la température annuelle est supérieure à 17°C. Les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 250 et 2000 mm et le ratio annuel d'évapotranspiration potentielle/précipitation est supérieur à 1. A l'échelle globale, les types de formations forestières correspondant à cette enveloppe

climatique sont nombreux et répandus, (transitions entre semi-déserts /savanes et forêt humide). Connaître l'étendue originelle de la forêt sèche est impossible car de nombreuses savanes et formations arbustives dérivent probablement de forêts sèches perturbées. Cependant, selon Miles et al. (2006), la forêt sèche tropicale représenterait 40% des forêts tropicales, avec une superficie globale de 1048700 km<sup>2</sup>.

### *Services écosystémiques*

Les forêts tropicales représentent un puit de carbone important (IPCC 2007). La contribution des forêts sèches à ce pool global, bien que non précisément connu, est probablement substantiel. Par exemple, une étude au Mexique a estimé le stock de carbone à 141 tC ha<sup>-1</sup> en FS, comparé à 414 tC ha<sup>-1</sup> en forêt humide (Jaramillo et al. 2003). Cette étude a été étendue aux forêts sèches latino-américaines dont le stock de carbone a été estimé entre 47 et 126 tC ha<sup>-1</sup> (Gibbs 2007). La productivité primaire nette des FS représente 50-75% de celle des forêts tropicales humides (Murphy et Lugo 1986). La FS fournit des ressources renouvelables que les populations peuvent directement s'approprier, quantifier, et commercialiser. Ce service d'approvisionnement intègre l'eau douce. Près de 90% des précipitations sont remobilisées dans l'atmosphère via l'évapotranspiration dans les zones dominées par les forêts sèches tropicales (Burgos 1999), où les précipitations mensuelles sont plus faibles que l'évapotranspiration pendant la majeure partie de l'année (Barradas et Fanjul 1985). De plus, parmi la richesse spécifique contenue dans la FS de nombreuses espèces, natives ou introduites sont ou ont été utilisées pour leurs propriétés médicinales, leur bois, le charbonnage, la construction, la menuiserie, l'ébénisterie, l'artisanat ainsi que la production d'épices. Enfin, les espèces de FS natives sont adaptées à une disponibilité en eau faible et saisonnière. Les prévisions climatologiques de la zone Caraïbe prédisent une augmentation des températures et une diminution des précipitations (Campbell et al. 2011). Les espèces de FS constituent donc un pool d'espèces sauvages adaptées à ces conditions. Elles pourraient représenter une source importante de diversité génétique remplaçant les cultures actuelles et permettre la mise en place de futures productions innovantes (Murphy et Lugo 1995).

Outre ses services d'approvisionnement, la FS fournit de nombreux services de régulation. Elle intervient dans la régulation climatique. A l'échelle locale, les FS fournissent ombre et humidité aux agriculteurs et à leurs animaux. A l'échelle régionale, une transformation de la forêt et les changements d'albédo pourrait induire des modifications dans l'importance

relative des flux de chaleur, impactant les bilans hydriques et énergétiques régionaux. De plus, elle participe au maintien de la fertilité des sols. En effet, les sols supportant les FS accusent une forte saisonnalité dans les régimes de précipitations et présentent donc un fort potentiel de lessivage (Campo et al. 2001). Cependant, des mécanismes de recyclage permettant d'éviter la perte de nutriments ont été sélectionnés au sein de cet écosystème. Ces mécanismes incluent une couche dense de litière (Martínez-Yrizar et Sarukhán 1990), une immobilisation microbienne des nutriments pendant la saison sèche (Jaramillo et Sanford 1995, Campo et al. 2001), une résorption des nutriments foliaires précédant l'abscission des feuilles (Rentería et al. 2005), une résistance de la forêt aux feux (Maass et al. 2005), et une forte stabilité des agrégats du sol (García-Oliva et al. 1995). La présence d'une litière foliaire liée au caractère semi-décidu des FS protège les sols d'un impact direct des gouttes de pluie. Cela permet le maintien d'un fort taux d'infiltration dans le sol, limitant le lessivage et l'érosion, et en conséquence, les inondations (Maass 1992, Cotler et al. 2002). Enfin, la présence de pollinisateurs est nécessaire pour prendre en charge une bonne partie des cultures agricoles. La FS permet l'alimentation et le maintien de nombreux pollinisateurs tels que les insectes mais aussi les chiroptères. L'usage récréatif de la FS s'ajoute aux nombreux services que fournit cet écosystème.

### ***Menaces anthropique et climatique***

La forêt sèche a été décrite comme étant l'écosystème forestier le plus menacé sous les latitudes tropicales par Janzen en 1988 car moins de 2% des FS mésoaméricaines originelles persistent. Au vu des forts taux de déforestation et de dégradation des écosystèmes forestiers actuellement reportés dans de nombreux pays tropicaux où les FS sont présentes, ce statut d'écosystème particulièrement menacé reste d'actualité (Blackie et al. 2014). Les menaces pesant sur la FS sont anthropogéniques ou naturelles, souvent simultanées et dépendent d'une zone géographique donnée (Miles et al. 2006 ; Dale 2011 ; Sanchez-Azofeifa et Portillo-Quintero 2011). Contrairement aux forêts tropicales humides, les forêts sèches se répartissent dans des zones favorables aux activités humaines. Leurs sols sont fertiles, à topographie relativement plane et leur climat sec et saisonnier limite les attaques pathogènes et le développement des adventices. Les forêts sèches sont aussi constituées d'une végétation de petite stature plus facile à couper et favorisant la mise en place de cultures agricoles (Tosi and Voertman 1964 ; Murphy and Lugo 1986 ; Janzen 1988 ; Maass 1995 ; Fajardo et al. 2005). Les FS représentent donc la première frontière de conversion des terres forestières en terres

agricoles par l'homme (Sanchez-Azofeifa et Portillo-Quintero 2011) et les taux de déforestation des FS sont suspectés d'être supérieurs à ceux des forêts humides (Aldhous 1993). Ceci explique probablement pourquoi une plus grande proportion de FS (48,5% à l'échelle globale) a disparu, comparé avec les autres biomes terrestres (Hoekstra et al. 2005). Outre la transformation de la FS en cultures agricoles, pâturages et zones d'urbanisation, l'extraction de ressources forestières (bois, gibier et autres produits non ligneux), l'introduction d'espèces exotiques invasives modifie les équilibres naturels de cet écosystème.

La FS située sur le continent américain est particulièrement menacée par le changement climatique. 38% des FS sont susceptibles d'être impactées contre moins de 20% dans les autres régions du monde. Ceci résulte d'une diminution importante des précipitations prédites dans plusieurs zones de l'Amérique tropicale par les modèles de changement climatiques actuels. Cependant, on peut aussi s'attendre à ce que de nouvelles zones deviennent climatiquement propices à l'établissement de la FS mais les incertitudes restent multiples quant au pouvoir de colonisation de la FS dans ces nouvelles aires de répartitions (Miles 2006).

### ***Diversité de comportement écophysologiques en forêt sèche***

Les forêts sèches comportent communément une proportion d'espèces décidues, perdant leurs feuilles lorsque la disponibilité en eau du sol affecte leur activité physiologique (Frankie et al. 1974 ; Reich et Borchert 1984 ; Bullock et Solis-Magallanes 1990). Ce comportement décidu correspond à une stratégie d'évitement du dessèchement. En effet, l'abscission foliaire réduit la transpiration pendant la saison sèche. Des variations significatives dans la période, la durée et l'étendue de la perte des feuilles existent en forêt sèche (Daubenmire 1972 ; Frankie et al. 1974 ; Reich et Borchert 1984 ; Borchert 1994). Ces différences de période reflètent la sensibilité des différentes espèces à la contrainte hydrique et la capacité de chaque individu d'accéder et transporter l'eau stockée dans les couches profondes du sol (Reich et Borchert 1984 ; Borchert 1994). Les espèces décidues ne peuvent effectuer leur photosynthèse et leur croissance qu'au cours d'une période favorable plus courte, contrairement aux espèces sempervirentes. Ces espèces investissent donc dans une machinerie photosynthétique performante leur permettant de maximiser leurs gains de carbone au cours de cette période. En saison humide, les décidues montrent souvent une activité photosynthétique plus importante que celle des sempervirentes (Chabot et Hicks 1982 ; Eamus et Prior 2001 ; Prado

et DeMoraes 1997 ; Eamus 1999 ; Sobrado 1993) et leurs feuilles présentent de fortes teneur en azote (Eamus 1999 ; Sobrado 1991). Cet investissement dans la maximisation de la photosynthèse intervient au détriment du renforcement structurel des tissus. Ainsi, les décidues ont des feuilles présentant de plus fortes surfaces spécifiques foliaires et investissent dans une grande surface d'interception du rayonnement (Choat et al. 2006 ; Ackerly et al. 2002). Les espèces sempervirentes montrent une activité photosynthétique plus basse au cours de la saison humide, mais ont une saison photosynthétique plus longue. Le besoin en nutriment pour remplacer leurs feuilles est moindre, car ces espèces investissent dans des feuilles plus durables, à faibles SLA (Chabot et Hicks 1982 ; Cunningham et al. 1999).

Une forte activité photosynthétique s'accompagne d'une forte consommation en eau, et donc d'une efficacité hydraulique accrue (Sperry et al. 1993 ; Brodribb et Feild 2000 ; Brodribb et al. 2002 ; Santiago et al. 2004). Bien que les distinctions dans le comportement carboné des décidues et sempervirentes soit admises, la comparaison de leur fonctionnement hydraulique a produit des observations contradictoires. Certaines études ont révélées que les décidues présentaient une plus forte conductivité hydraulique que les sempervirentes (Sobrado 1993 ; Choat et al. 2005 ; Chen et al. 2009 ; Fan et al. 2011 ; Markesteijn et al. 2011a ; Fu et al. 2012), tandis que d'autres ont montré des efficacités hydrauliques comparables (Brodribb et al. 2002 ; Ishida et al. 2010), et Goldstein et al. (1989) a même trouvé que certains sempervirentes présentaient une plus forte conductivité en saison humide. De la même façon, la résistance à la cavitation a été trouvée comme étant plus importante chez les sempervirentes par certains auteurs (Choat et al. 2003 ; Chen et al. 2009 ; Fan et al. 2011) ; tandis que d'autres décrivent des valeurs comparables (Sobrado 1997 ; Brodribb et al. 2003 ; Markesteijn et al. 2011b).

D'autres traits, comme la profondeur racinaire ou le stockage d'eau dans le tronc diffèrent entre espèces décidues et sempervirentes. La profondeur des racines est susceptible d'être reliée à la phénologie et les espèces sempervirentes auraient un système racinaire plus profond leur permettant de maintenir l'absorption d'eau et leur canopée pendant la saison sèche (Sobrado et Cuenca 1979). Certaines espèces décidues résistent à la sécheresse en stockant une importante quantité d'eau dans leurs tronc allant jusqu'à être qualifiées d'espèces à tronc succulent (Borchert 1994).

### *1.2.2.2 La forêt de nuage*

---

La nomenclature typologique liée aux forêts tropicales de montagne est complexe et largement dépendante des conditions microclimatiques régionales. Les forêts altimontaines tropicales situées dans la zone de condensation des nuages sont qualifiées de forêts de nuages (FN) (Bruijnzeel et al. 2011). La fréquence et la persistance des nuages ou du brouillard, témoins d'une saturation atmosphérique en eau définissent donc cet écosystème. Cela se traduit à l'échelle globale, par une large gamme d'enveloppes climatiques possibles, indépendantes de l'altitude (Jarvis et Mulligan 2011) allant de zones de précipitations abondantes à des régions beaucoup plus arides, induisant des difficultés quant à formaliser la typologie des FN (Stadtmuller 1987 ; Hamilton 1995). En effet, l'altitude de formation de la ceinture nuageuse, et donc l'altitude d'occurrence de la FN, montre des variations considérables à l'échelle globale. Elle dépend de l'humidité de l'air, des processus de formation des nuages, de la vitesse et de la direction des vents, de la distance à la mer et d'effets macro et micro topographiques. Dans les montagnes continentales, la FN se retrouve entre 2000 et 3500 m d'altitude. Dans les zones côtières et insulaires où il existe une compression des écotones qualifiée d' « effet Massenerhebung », on peut la rencontrer à 500 m d'altitude (Hamilton 1995 ; Merlin et Juvik 1995). A l'échelle globale, l'aire de répartition de la FN couvrirait 215000 km<sup>2</sup> soit 1,4% de la surface des forêts tropicales (Aldrich et al. 1997 ; Billington et al. 1997).

#### ***Services écosystémiques***

Les caractéristiques climatiques et structurelles de la FN sont à la base des services écosystémiques fournis par cet écosystème. Le plus remarquable concerne son rôle dans l'alimentation des cours d'eau. La végétation présente la capacité à intercepter l'eau contenue dans les nuages par condensation directe sur les feuilles et les troncs, autrement appelé précipitations horizontales. Cette mobilisation additionnelle de l'eau atmosphérique peut représenter 5 à 20% de la pluviométrie (Bruijnzeel et Proctor 1995). De plus, la faible demande atmosphérique, causée par une immersion nuageuse fréquente, induit une faible évapotranspiration permettant une mobilisation de l'eau liquide (Bruijnzeel et al. 2011). La FN joue aussi un rôle important dans la réduction de l'érosion des sols et des glissements de terrains, fréquents dans les zones de montagne (Sidle et al. 2006). Les FN sont

importantes d'un point de vue de la conservation biologique. En effet, la flore constitutive présente généralement une forte diversité et un fort taux d'endémisme, supérieurs à ceux relevés dans les forêts humides de basse altitude (Bruijnzeel et al. 2010a, b ; Grubb et Whitmore 1966 ; Bertonecello et al. 2011). Certains auteurs expliquent la composition floristique et la distribution actuelle des FN néotropicales comme étant issues des fluctuations climatiques lors du Pleistocène, causant des expansions et rétractations de la végétation (Webster 1995 ; Meireles 2003 ; Bertonecello et al. 2011).

### ***Menace climatique***

La menace la plus préoccupante pesant sur les FN est celle du changement climatique. L'évaluation des impacts du changement climatique sur les formations forestières altimontaines est particulièrement complexe et incertaine. Cette incertitude découle de la résolution insuffisante des modèles climatiques, particulièrement dans les zones insulaires. Les prédictions concernant la distribution des précipitations dans les montagnes tropicales sont actuellement contradictoires (Mulligan et al. 2011), et les différents modèles généraux de circulation sont en désaccord concernant la magnitude et l'orientation des changements de précipitation à l'échelle régionale (Bruijnzeel et al. 2011). Au vu de la complexité spatiale du climat et plus particulièrement des précipitations dans les montagnes tropicales, les impacts liés aux changements des précipitations à l'échelle locale sont difficiles à prédire (Oliveira et al. 2014). Cependant, les projections des modèles climatiques globaux s'accordent à prédire un réchauffement et une augmentation de l'évapotranspiration dans les régions tropicales montagneuses dans les prochaines décennies, résultant de l'augmentation des températures des surfaces terrestres et marines (Still et al. 1999) et induisant probablement une augmentation de l'altitude de formation des nuages. Cette migration en altitude de la ceinture nuageuse est d'ores et déjà perceptible au Costa Rica (Still et Foster 1999 ; Foster 2001).

Un autre frein s'appliquant à l'évaluation de l'impact du changement climatique sur les FN est celui de la connaissance fondamentale du fonctionnement de ces écosystèmes. En effet, le lien entre les variables micro-météorologiques et leur impact sur le fonctionnement des FN reste encore largement à explorer (Oliveira et al. 2014). Quoiqu'il en soit, au vu de leur aire de répartition réduite liée à une forte dépendance à un ensemble de caractéristiques climatiques uniques, il paraît évident que l'augmentation de la température et la diminution de l'humidité de l'air auront des conséquences dommageables sur ces écosystèmes. Ces

changements seront à même d'affecter la structure et le fonctionnement des FN notamment via une mortalité de certaines espèces induite par la sécheresse (Lowry et al. 1973; Werner 1988) ou une migration des espèces actuellement situées à plus basse altitude (Pounds et al. 1999).

### ***Réponse à la sécheresse des espèces de forêt de nuage***

Les conditions environnementales et notamment les régimes de précipitation des différentes forêts de nuage du globe étant très diverses, chaque FN expérimente des conditions environnementales propres (Jarvis et Mulligan 2011). La généralisation de la réponse fonctionnelle des arbres d'une FN est donc impossible. De plus, rares sont les études considérant la physiologie des espèces de forêts de nuages (Oliveira et al. 2014). En termes de comportement hydrique, en Nouvelle Zélande, une forte sensibilité stomatique au dessèchement, dépendante des conditions atmosphériques a été reportée. Les stomates se ferment à des VPD relativement basses, induisant une limitation de la transpiration, même en condition de forte disponibilité en eau (Jane et Green 1985 ; Motzer 2005). Les espèces de FN auraient donc un comportement à tendance isohydrique. Santiago et al. (2000) ont montré que les individus de *Metrosideros polymorphus* situés en FN Hawaïenne sont plus vulnérables à la cavitation que les individus rencontrés en forêt humide de basse altitude. *Drimys brasiliensis*, une espèce de FN brésilienne présente un système hydraulique très vulnérable, avec une  $P_{50}$  de  $-1,56$  MPa (Oliveira et al. 2014), une valeur élevée comparativement à la valeur moyenne de  $-2,6$  MPa reportée pour les forêts tropicales (Choat et al. 2012). De plus, cette espèce présente une marge de sécurité hydraulique réduite (0,4 MPa), indiquant que cette espèce fonctionne proche de son point de rupture hydraulique. Ces résultats suggèrent donc une vulnérabilité à la sécheresse des arbres de FN élevée mais ils restent à confirmer concernant les FN de la Caraïbe.



## 1.3 Problématique et objectifs

---

La compréhension du fonctionnement des forêts représente l'étape préalable nécessaire à leur conservation et à leur gestion. Parmi la multiplicité d'écosystèmes forestiers rencontrés sous les latitudes tropicales, la FN et la FS expérimentent des conditions environnementales extrêmement contrastées. Malgré les enjeux écologiques, socio-économiques et scientifiques associés aux FS et aux FN, la réponse écophysiological des arbres de ces deux écosystèmes est peu étudiée comparativement à celle d'autres biomes forestiers. Ainsi, la comparaison fonctionnelle de ces deux types forestiers n'a, à notre connaissance, jamais été effectuée. La pertinence de cette comparaison réside dans le fait que les conditions climatiques expérimentées par ces deux écosystèmes pourraient avoir induit la sélection d'une large gamme de réponse fonctionnelle intégrant l'ensemble des stratégies possibles en milieu tropical.

L'évaluation de la réponse des écosystèmes à la sécheresse débute par la caractérisation du comportement écophysiological des arbres structurants, et plus particulièrement leur comportement hydrique et carboné. Afin de caractériser finement ces stratégies et de dresser un portrait fonctionnel précis des espèces, une approche holistique, intégrant des traits à différentes échelles (cellulaire, foliaire, individuel) et au regard des fluctuations saisonnières de disponibilité en eau semble être une approche appropriée. Elle requiert cependant un suivi temporel de l'assimilation carbonée, de la croissance, du statut hydrique, de la résistance cellulaire au dessèchement, du comportement stomatique et des caractéristiques hydrauliques. Cette approche nécessite une acquisition de données très couteuse et est donc rarement étendue à plusieurs espèces et encore moins à plusieurs écosystèmes. Ainsi, l'étude des liens existants entre les différents mécanismes de réponse à la sécheresse restent à approfondir et l'évaluation de la robustesse de ces relations est accessible à travers la comparaison d'écosystèmes extrêmement contrastés tels de la FN et la FS.

Le manque de données et plus spécifiquement d'indicateurs morphologiques de tolérance à la sécheresse contraint les prédictions de l'évolution des communautés forestières dans un environnement plus sec. En effet, les traits morpho-anatomiques proposés restent controversés et la quantification de traits physiologique est trop couteuse pour être largement étendue à un grand nombre de taxons, limitant l'identification de groupes fonctionnels de réponse à la

sécheresse. Cela explique partiellement que la diversité de réponse végétale à la sécheresse soit éludée dans les modèles globaux de végétation. Cette quête d'indicateurs reste à approfondir et passe par l'analyse conjointe des variations d'une large gamme de traits morphologiques et anatomiques au regard de traits écophysologiques à travers des biomes contrastés.

L'objectif principal de ce travail de thèse est de caractériser la réponse à la contrainte hydrique et plus précisément les stratégies de gestion du carbone et de l'eau par les espèces dominantes de deux écosystèmes tropicaux contrastés. Nous chercherons:

- à définir le comportement carboné (assimilation de CO<sub>2</sub>, croissance cambiale...) et hydrique (conductance stomatique, potentiel hydrique, conductivité hydraulique, et paramètres de la courbe pression-volume) de 8 espèces arbres, via l'intégration d'un panel de traits physiologiques à des échelles d'observations différentes (cellule, feuille, individu) et à travers un suivi saisonnier
- à évaluer la résistance des espèces d'arbres à la sécheresse et prévoir leur réponse aux changements climatiques
- à déterminer si des types fonctionnels reflétant les stratégies de résistance à la sécheresse peuvent être déterminés par un jeu de traits morphologiques, facile à acquérir et couramment utilisés dans la littérature,
- à discuter de la stabilité des réponses hydriques durant la vie de l'arbre au stade plantule et adulte, en prenant comme modèle d'études des espèces de FS.

# CHAPITRE 2

## Contexte expérimental

---





## 2.1 Les îles antillaises, modèles de choix dans l'étude réponses végétales

Dans l'étude des réponses végétales aux variations environnementales, les îles Antillaises constituent un modèle de choix. Elles abritent une importante biodiversité, leur conférant le statut de « hot spot de biodiversité » (Myers et al. 2000). Parmi les îles de l'arc Antillais, l'archipel guadeloupéen est particulièrement remarquable car il renferme l'ensemble des écosystèmes rencontrés dans la Caraïbe. Son relief et son climat constituent une mosaïque de milieux contrastés sur lesquels se développent de nombreux types de formations végétales (Rousteau 1996). Cette section a pour objectif de définir les facteurs environnementaux propres aux îles antillaises en prenant pour exemple le cas de la Guadeloupe.

L'archipel antillais est délimité par la Mer des Caraïbes au sud et à l'ouest, par le Golfe du Mexique à l'ouest et par l'Océan Atlantique à l'est. Les Antilles sont divisées en deux sous-ensembles : les Grandes Antilles au nord, (Cuba, Jamaïque, Porto Rico, Haïti et la République Dominicaine) et les Petites Antilles formées par les îles allant des Iles Vierges, au nord, jusqu'à Grenade, au sud (Figure 2-1).



Figure 2-1 Carte géographique des Antilles. *Source : Joseph 2012*

---

## 2.1.1 Diversité de conditions climatiques

---

Les Antilles sont soumises à un climat de type tropical océanique à régime d'Alizés. Les variations saisonnières des îles antillaises sont conditionnées par la position latitudinale de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). Cette ceinture de quelques centaines de kilomètre de large constitue une zone de basse pression au niveau de l'équateur. Formée par la convergence de masses d'air chaudes et humides, ses mouvements latitudinaux périodiques sont induits par des courants atmosphériques variant en intensité en fonction de la période de l'année. Au niveau des Antilles, ces courants sont générés par les activités de l'anticyclone des Açores (hémisphère nord) et de l'anticyclone de Sainte Hélène (hémisphère sud). Les six premiers mois de l'année, la ZIC est au Sud des Antilles, proche de l'équateur et elle remonte progressivement au nord pour atteindre les Petites Antilles au cours des mois de septembre-octobre (Figure 2-2). Lorsque la ZIC est proche des îles, des passages de dépressions tropicales d'intensité plus ou moins fortes sont fréquents.

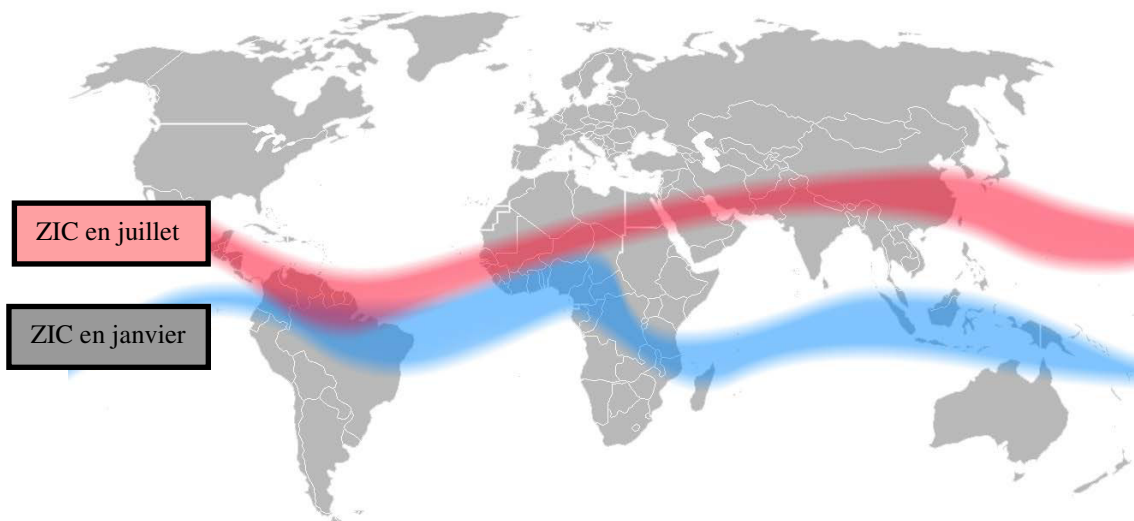


Figure 2-2 Variation saisonnière de la position latitudinale de la zone intertropicale de convergence. Source : <http://fr.academic.ru/dic.nsf/frwiki/1759244>

### *2.1.1.1 Variations temporelle du climat*

---

#### ***Variations climatiques intra-annuelles***

##### **Précipitations**

Le régime des précipitations régissant le climat antillais définit deux saisons principales, une pluvieuse et une plus sèche. La saison sèche communément appelée carême, s'étend de janvier à mi-avril. La saison des pluies s'étend de juillet à novembre. Elle est liée au réchauffement de l'océan atlantique tropical qui favorise la convection et la remontée en latitude de la zone de convergence intertropicale (ZIC). Les ondes d'est (organisation d'amas orageux prenant naissance au niveau de l'Afrique et traversant l'Atlantique) circulent à intervalle régulier. Elles peuvent évoluer en phénomènes cycloniques ou en ouragans, surtout entre août et octobre. Le régime des pluies s'intensifie et il n'est pas rare de mesurer plus de 100 mm d'eau en un jour. La saison de transition entre le carême et la saison des pluies s'effectue généralement de la mi-avril à juin. Des pluies soutenues peuvent être observées en liaison avec des phénomènes issus des latitudes supérieures (fronts froids, thalweg d'altitude). La seconde saison intermédiaire se produit en fin d'année, lorsqu'une transition s'opère avec la reprise des conditions anticycloniques. La subsidence et le renforcement des alizés, basculant au nord-est, entraînent une diminution importante de la pluviométrie lors de cette période.

##### **Température**

La moyenne annuelle de température en Guadeloupe est de 26°C. L'amplitude thermique annuelle varie entre 3 et 4°C et reste inférieure à l'amplitude journalière qui approche les 5°C (Météo France, station Godet, données moyennes sur la période 2000-2010).

##### **Humidité relative**

L'humidité relative moyenne de l'air est de 87% (Météo France, station Godet, 2000-2010). Elle varie de 5% au cours de l'année entre le mois le plus humide (octobre) et le moins humide (avril) et présente des écarts journaliers plus importants, de 17%.

##### **Rayonnement et insolation**

La saison sèche est la période la plus ensoleillée de l'année avec en moyenne moins de 5 journées sans aucune éclaircie. Le soleil atteint son zénith au début du mois de mai et août et

ne descend pas à moins de 50° au-dessus de l’horizon au cours de l’hiver. Le rayonnement global mensuel varie entre 440 et 691 J m<sup>-2</sup> avec les plus faibles valeurs en novembre et les plus fortes valeurs en avril.

## Vents

Les vents dominants sont de secteur est à nord-est, et présentent aussi des variations saisonnières. Pendant la saison sèche, ils soufflent régulièrement avec des vitesses comprises entre 30 et 50 km h<sup>-1</sup>. Pendant la saison des pluies, ils sont moins réguliers, plus faibles et orientés est, sud-est. Lors du passage de dépressions tropicales, les vents enregistrés atteignent des valeurs très importantes. Ainsi, pendant un cyclone les vents peuvent atteindre 100 à 200 km h<sup>-1</sup> : le record enregistré en Guadeloupe étant de 270 km h<sup>-1</sup> lors du passage du cyclone Hugo en 1989.

## *Variations climatiques interannuelles*

L’analyse des variations climatiques inter annuelles entre 2000 et 2014 à Godet en Grande-Terre indiquent une forte variabilité inter annuelle de la pluviométrie.avec un coefficient de variation des cumuls annuels de précipitation de 27%. Les cumuls mensuels de température ou de rayonnement global présentent une moindre variabilité d’une année à l’autre avec des coefficients de variations inférieurs à 10% pour ces deux variables (Tableau 2-1).

Tableau 2-1 Analyse de la variabilité interannuelle sur la station de Godet pour la période 2000-2014

Années	Cumul rayonnement global (J m <sup>-2</sup> )	Cumul de précipitations (mm)	Cumuls de températures (°C)
2000	7458	1175	9466
2001	7648	1081	9466
2003	7143	1328	9472
2004	7117	1590	9395
2005	7070	1634	9537
2008	6613	1076	8590
2009	7511	1297	9432
2011	6892	2209	9536
2012	7377	1277	9630
2013	7281	1274	9584
2014	6241	1005	9155
Moyenne	7087	1358	9325
Ecart type	492	355	395
C.V.	7%	25%	4%



### 2.1.1.2 Variations spatiales du climat

Le relief de l'archipel guadeloupéen induit des variations spatiales de plusieurs variables climatiques plus importantes que les variations saisonnières.

#### Pluviométrie

Les variations spatiales de pluviométrie sont plus importantes que les variations saisonnières. Comme illustré sur la Figure 2-3, une élévation de 100m d'altitude induit une augmentation du cumul annuel de précipitations de 400mm.

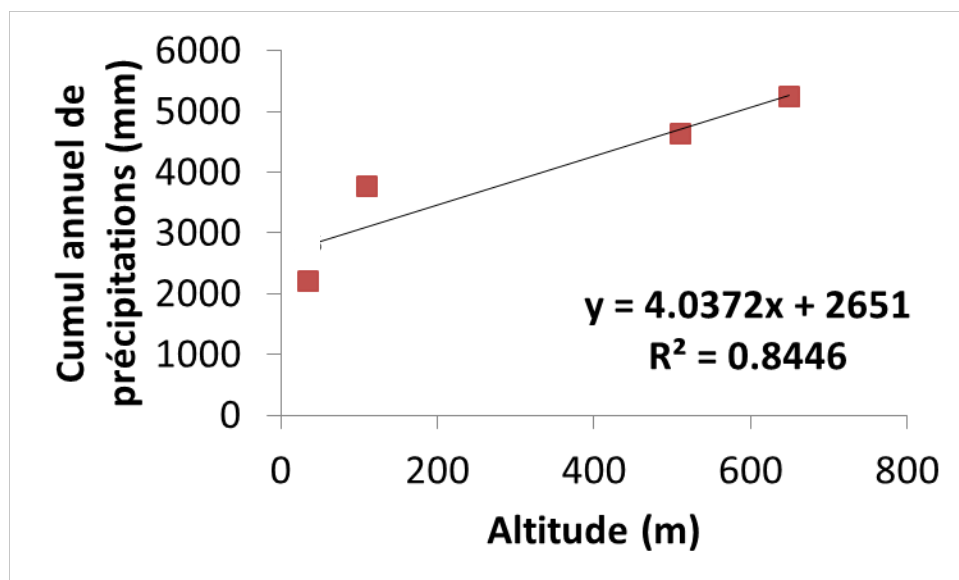


Figure 2-3 Exemple de variation altitudinale des précipitations annuelles cumulées obtenues en 2011 en côte au vent. Les données sont issues des stations météo France de Godet, Duclos, Matouba et Morne Léger à respectivement 35, 110, 510 et 650 m d'altitude.

Trois mécanismes principaux expliquent cette variabilité spatiale des régimes de précipitations: l'effet de continentalité, l'effet orographique et l'effet de Foehn. L'effet de continentalité favorise le réchauffement et l'élévation des masses d'air humide, à l'origine de précipitations, pendant leur déplacement au-dessus de terres émergées. Ce mécanisme entre en action dès que le parcours terrestre dépasse la distance de 10 km. L'effet orographique aboutit au même résultat par la contrainte que le relief impose aux masses d'air

humide, forcées à s'élever. En altitude, l'air se refroidit, l'eau se condense et entraîne des pluies abondantes. L'effet orographique est 20 fois plus puissant que l'effet de continentalité sur une distance équivalente. Il s'applique principalement sur le versant « au vent » de la Basse-Terre, c'est-à-dire le versant Est, exposé aux alizés dominants. L'effet de Foehn (Figure 2-4) est une conséquence de l'effet orographique. L'air se vide de son humidité sur les hauts sommets du relief puis redescend le long des pentes du versant situé « sous-le-vent », plus sec et plus chaud à mesure qu'il perd en altitude. Cette variabilité spatiale des conditions climatiques induit un étagement altitudinal des microclimats.

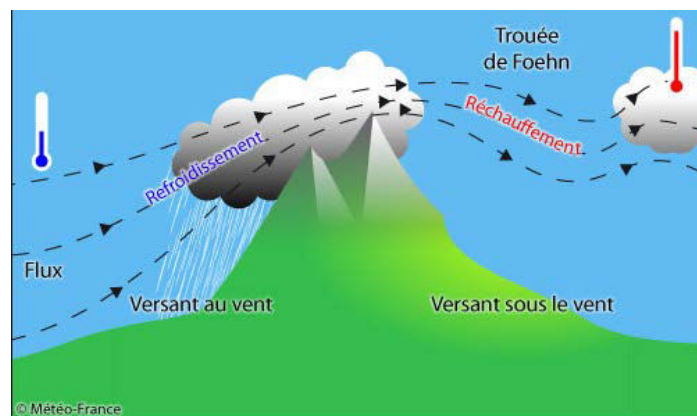


Figure 2-4 Schéma illustratif de l'effet de Foehn  
 Source : Atlas des paysages de l'archipel Guadeloupe 2013

## Température

La température dépendant du relief, une élévation de 100m d'altitude correspond à une baisse de 0,6°C. Bien que les amplitudes thermiques annuelles restent comparables avec celles de basse altitude, les amplitudes thermiques journalières sont plus importantes. A titre d'exemple, la station météo de Duclos, située à 110 m d'altitude présente une amplitude journalière de 6,5°C, soit 1.5°C supérieure aux amplitudes thermiques journalières reportées en basse altitude (Météo France, station Duclos, 2005-2010).

## Humidité relative

En altitude, l'humidité relative de l'air devient plus importante avec une moyenne annuelle de 94% à Duclos, soit 7% plus élevée qu'en basse altitude. Les écarts journaliers et annuels restent comparables avec ceux relevés en basse altitude.

## **Rayonnement**

Le rayonnement global tend à diminuer avec l'altitude et la moyenne des cumuls de rayonnement global annuels est plus faible de 608 J m<sup>-2</sup> à 110 m d'altitude (Météo France, station Duclos, 2005-2010)

---

### *2.1.1.3 Projections climatiques*

---

De plus, dans le contexte actuel de changement climatique, les îles de l'arc Antillais se positionnent parmi les hot-spots climatiques mondiaux (Giorgi 2006). Les modèles de projections climatiques les plus récents sont capables de prédire une tendance générale de l'évolution du climat à l'échelle des Petites Antilles pour la période 2071-2100. Les différents scénarii issus de ces modèles convergent vers une augmentation des températures mensuelles (de 1 à 4°C) et une modification de la quantité et des régimes de précipitations. En effet, il est attendu une diminution de 10 à 20% des précipitations annuelles pour le sud de la Caraïbe et une augmentation de la saisonnalité. Les mois de janvier à juin seraient plus secs avec une baisse de 20 à 50% des précipitations et le second semestre de l'année pourrait lui aussi connaître une réduction des précipitations (Campbell et al. 2011). La température des eaux de surface devrait augmenter de 1°C ce qui engendrerait des conditions favorables à une augmentation de la fréquence des dépressions tropicales (Angeles et al. 2007). Si ces projections se confirment, les îles des Petites Antilles passeront progressivement d'un régime tropical humide à un régime tropical sec. Ce phénomène sera surexprimé par l'importance de la saison sèche, les variations climatiques interannuelles et les modalités de l'anthropisation, impossibles à prédire (Joseph 2012).

## 2.1.2 Diversité pédologique

L'origine géologique des îles de l'arc antillais couplé à la diversité de microclimats observables sur ses îles conditionnent une grande diversité de sols, illustrée Figure 2-5.

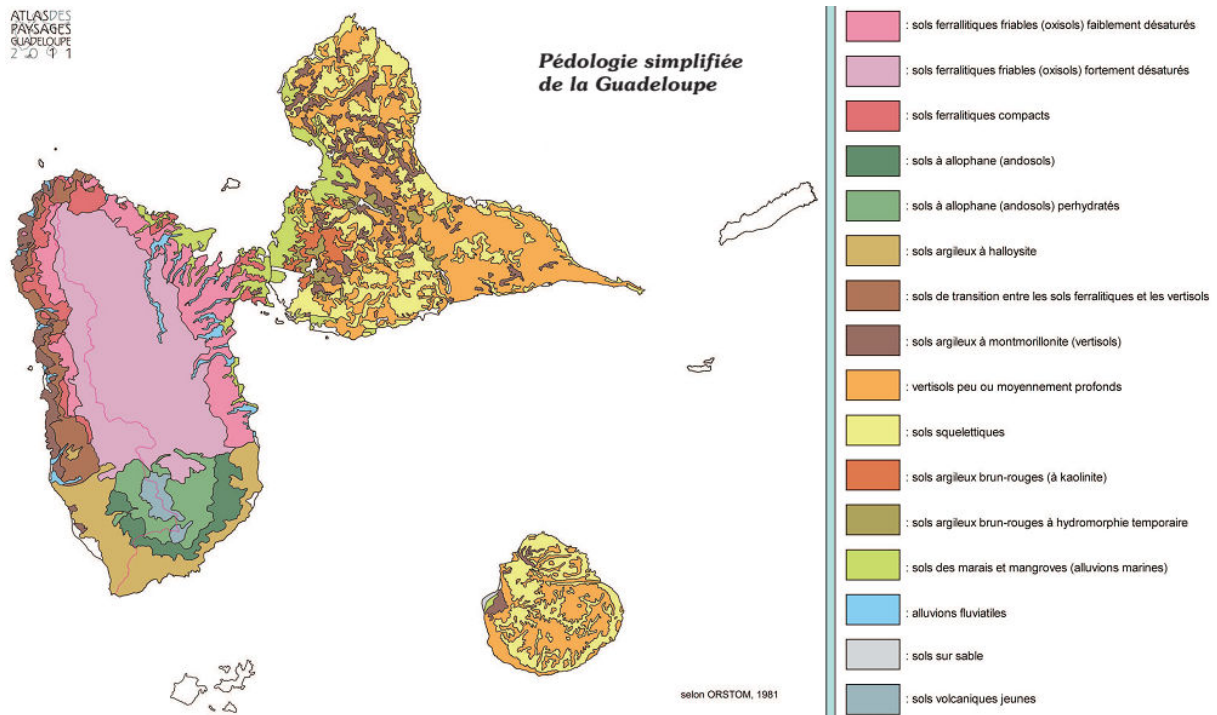


Figure 2-5 Carte pédologique simplifiée de l'archipel Guadeloupéen. *Source : Atlas de la Guadeloupe 2013*

Dans l'archipel guadeloupéen, l'île de la Basse-Terre, appartenant à l'arc interne des Petites Antilles, est la plus jeune, son volcanisme est encore actif. Les premiers volcans du Nord de la Basse-Terre ont émergé il y a 3 MA mais l'essentiel de l'île s'est édifié par la suite, du Nord vers le Sud, jusqu'à notre ère. Les reliefs du Sud Basse-Terre sont donc les plus jeunes, le massif de la Soufrière et de la Madeleine n'ayant pas plus de 200 000 ans. Le socle volcanique des îles de l'arc externe, plus ancien (40 MA), n'est plus visible aujourd'hui car il est recouvert d'épaisses couches de calcaires (120 m d'épaisseur en Grande-Terre). Il s'agit de calcaires biodétritiques et bioconstruits, résultant de l'accumulation de squelettes d'algues et de coraux qui s'y sont développés pendant plusieurs millions d'années, à une époque où ces plateaux insulaires étaient immergés, à une profondeur compatible avec le développement

d'une vie sous-marine intense. Les îles de l'arc externe sont donc des plateaux calcaires. Les sols de Guadeloupe, à dominante argileuse, appartiennent à 4 grandes familles :

- Les sols ferrallitiques, rencontrés sur socle volcanique ancien (Nord de la Basse-Terre), parfois très profonds (15 m), riches en kaolinite, avec une bonne rétention en eau mais pauvres en silice et en matière organique.
- Les sols à allophanes et à halloysite, sur socle volcanique récent (Sud de la Basse-Terre), à grande capacité de rétention en eau, fertiles et riches en matière organique peu dégradée.
- Les vertisols, rencontrés surtout sur substrat calcaire, fertiles mais peu perméables, riches en argiles gonflantes (montmorillonite) qui sont très sensibles à l'alternance des phases humides et sèches (importante rétractation des sols par forte chaleur).
- Les alluvions, fluviatiles et marines, de compositions variées, souvent hydromorphes à faible altitude.

En Basse-Terre, les roches-mères présentent une composition chimique assez homogène (surtout des andésites) malgré leurs différences de nature lithologique (coulées, brèches, débris, ponces, etc.). La durée et l'intensité de l'altération découlent de l'âge des socles volcaniques et de leur exposition aux fortes précipitations (qui entraînent un lessivage des sols). Les roches calcaires ont quant à elles leurs propres processus d'altération variant peu d'une île à l'autre (Atlas de la Guadeloupe 2013).

## 2.1.3 Diversité biologique : les formations forestières de Guadeloupe

La colonisation des Petites Antilles originelles (proto Antilles) par les espèces végétales fut extrêmement difficile, compte tenu de l'éloignement des Amériques et d'une tectonique active. Toutefois, l'existence de deux archipels (Grandes et Petites Antilles), en dépit de la discontinuité spatiale, permit un transfert de végétaux des deux Amériques vers la fin du Crétacé. Les flores des Petites Antilles ont donc des origines Gondwaniennes (Amérique du sud) que Laurasiennes (Amérique du nord). Suite à la colonisation végétale des proto Antilles, les déplacements latéraux des entités insulaires ont créé suffisamment d'isolement pour induire des phénomènes de spéciations (Philippe Joseph, végétation forestier des petites Antilles). De nombreuses espèces endémiques strictes d'une île ou d'un archipel sont issues de ce processus, et aujourd'hui, sur 476 espèces d'arbres décrits dans les Petites Antilles, 101 sont endémiques (Rollet 2010). La diversité des conditions pédoclimatiques structure le couvert végétal et au-delà de la diversité floristique, il existe une forte diversité écosystémique au sein des îles des Petites Antilles. En Guadeloupe, il a été dénombré 32 unités de végétations avant la colonisation par Rousteau (1996) dans sa carte écologique (Figure 2-6).

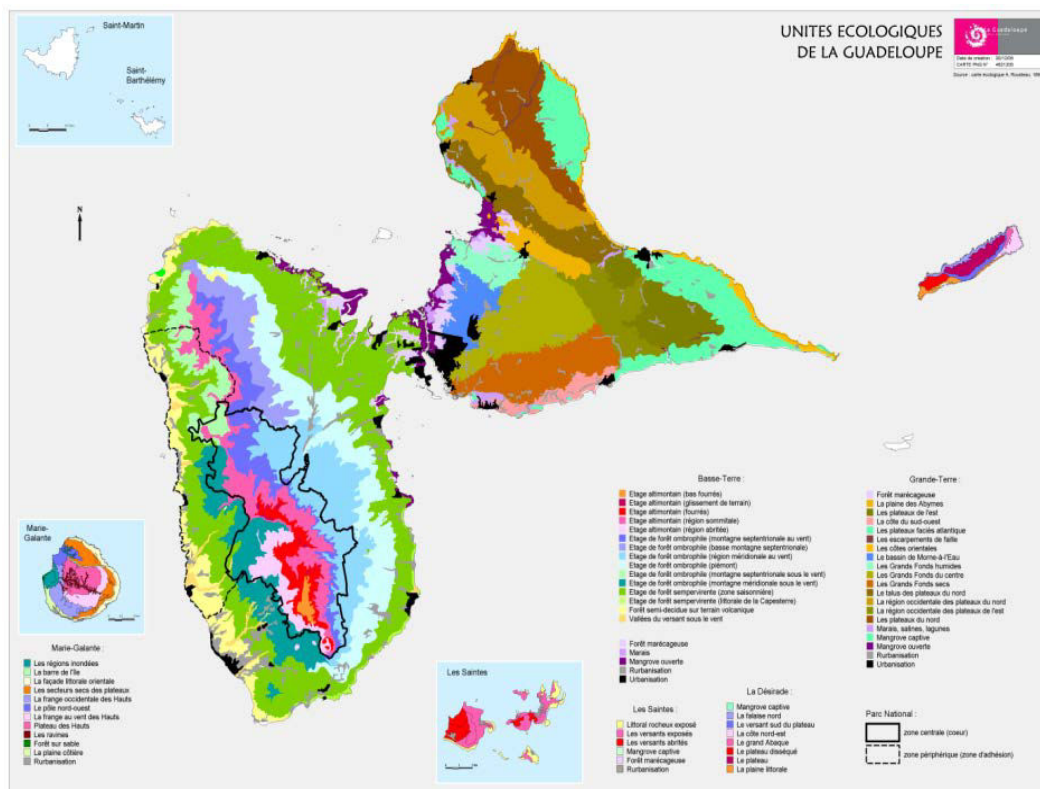


Figure 2-6 Carte écologique de la Guadeloupe. Source : Rousteau 1996

L'altitude des montagnes de la Basse Terre induit un étagement des écotones représenté Figure 2-7. Sur de très courtes distances, la succession des écosystèmes forestiers guadeloupéens comporte à une extrémité la FS et à l'autre la FN

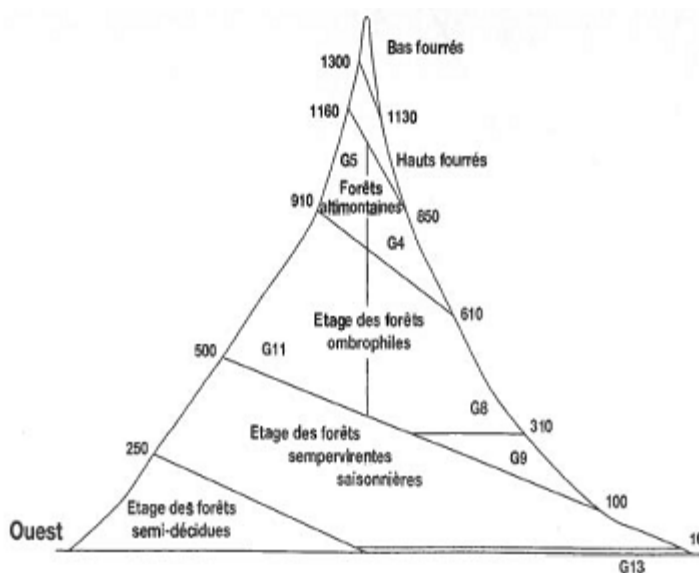


Figure 2-7 Etagement altitudinal des formations forestières de la Basse-Terre. *Source : Rousteau 1996*

### *2.1.3.1 Spécificités de la forêt sèche de Guadeloupe*

Dans l'archipel guadeloupéen, la forêt sèche semi-décidue couvre 19 060 ha soit 27% des formations végétales du territoire (Géoportail 2010) et contient 146 espèces natives d'arbres dont 25 sont endémiques des Petites Antilles soit un taux d'endémicité de 17% (Rollet 2010). On la retrouve dispersée sur les sols calcaires de la Grande-Terre, Marie-Galante, les Saintes et Désirade ainsi que sur les sols volcaniques de la côte sous le vent de la Basse-Terre comme illustré dans la figure 16. L'annexe 1 compile les usages reportés en Guadeloupe concernant les plantes communément retrouvées en forêt sèche. Malgré la présence de nombreuses espèces économiquement valorisables en forêt sèche guadeloupéenne, les forts coûts de production ainsi que les difficultés techniques liées au territoire n'ont pas permis l'émergence

d'une filière d'exploitation structurée de la forêt. Cependant, quelques entreprises innovantes, notamment dans le domaine cosmétique et pharmaceutique valorisent certaines espèces de forêt sèche telles que *Bursera simaruba* ou *Calophyllum calaba* par exemple.

La forêt sèche Guadeloupéenne originelle a été fortement dégradée par l'activité anthropique et le cortège spécifique la structurant aujourd'hui n'a probablement plus rien à voir avec celui précédant la colonisation européenne (Rollet2010). Certaines espèces actuellement dominantes ont été introduites et les motifs de dominance des espèces native ont probablement été conditionnés par la coupe et les feux. En effet, plus la formation est secondarisée, plus elle est décidue et les espèces à feuilles caduques des forêts sèches se retrouvent en forêt mésophile. Certaines espèces climaciques à fort intérêt économique, ayant fait l'objet d'une exploitation irraisonnée par le passé, se retrouvent donc aujourd'hui de façon anecdotique dans les cortèges spécifiques de FS.

#### *2.1.3.2 Spécificités de la forêt de nuage de Guadeloupe*

---

Les formations forestières situées au-delà de 650m d'altitude sur les reliefs au vent de la Basse-Terre ont été caractérisées comme relevant du type altimontain (Rousteau 1996), elles couvrent 5312ha soit 7% des formations végétales du territoire, on la rencontre exclusivement en Basse-Terre (Géoportail 2010). Ces forêts, régulièrement immergées dans le brouillard, pourraient être qualifiées de forêts de nuage au regard de la typologie formalisée par Stadtmüller (1987). Du fait de leur manque d'accessibilité, de conditions pédoclimatiques climatiques peu propices à leur conversion à d'autres utilisations (agricoles ou urbanisation) et du statut de protection conféré par le Parc national, les écosystèmes forestiers de montagnes demeurent aujourd'hui relativement préservés et peuvent être considérés comme étant des formations forestières primaires. La forêt d'altitude comporte 28 espèces strictement inféodées. Elle abrite aussi 108 espèces communes avec les forêts denses de basse altitude et 14 espèces transgressives, ayant une large aire de répartition allant de la forêt semi décidue à la forêt altimontaine. Son taux d'endémisme est de 33% (Rollet 2010).



## 2.2 Choix des stations et des espèces

Le choix des stations d'étude a été conditionné par des critères de représentativité et d'accessibilité. Nous avons sélectionné deux stations principales abritant des formations forestières sèches et de nuage typiques. Le Parc Paysager de Petit Canal (61°29'O ; 16°22'N 20m d'altitude) abrite une parcelle de 2 ha de forêt sèche dont le cortège spécifique et la structure présentent le même degré de perturbation que celui des formations relativement préservées rencontrées au nord de la Grande-Terre (Imbert, communication personnelle). La station de forêt de nuage sélectionnée se situe au sommet de la mamelle pigeon (61°44'O ; 16°10'N, 786m d'altitude) dans le nord de la Basse-Terre, et recouvre 400 m<sup>2</sup>. La position géographique de ces deux stations est illustrée Figure 2-8. Le climat et les caractéristiques du sol de chaque station sont décrits chapitre 1.

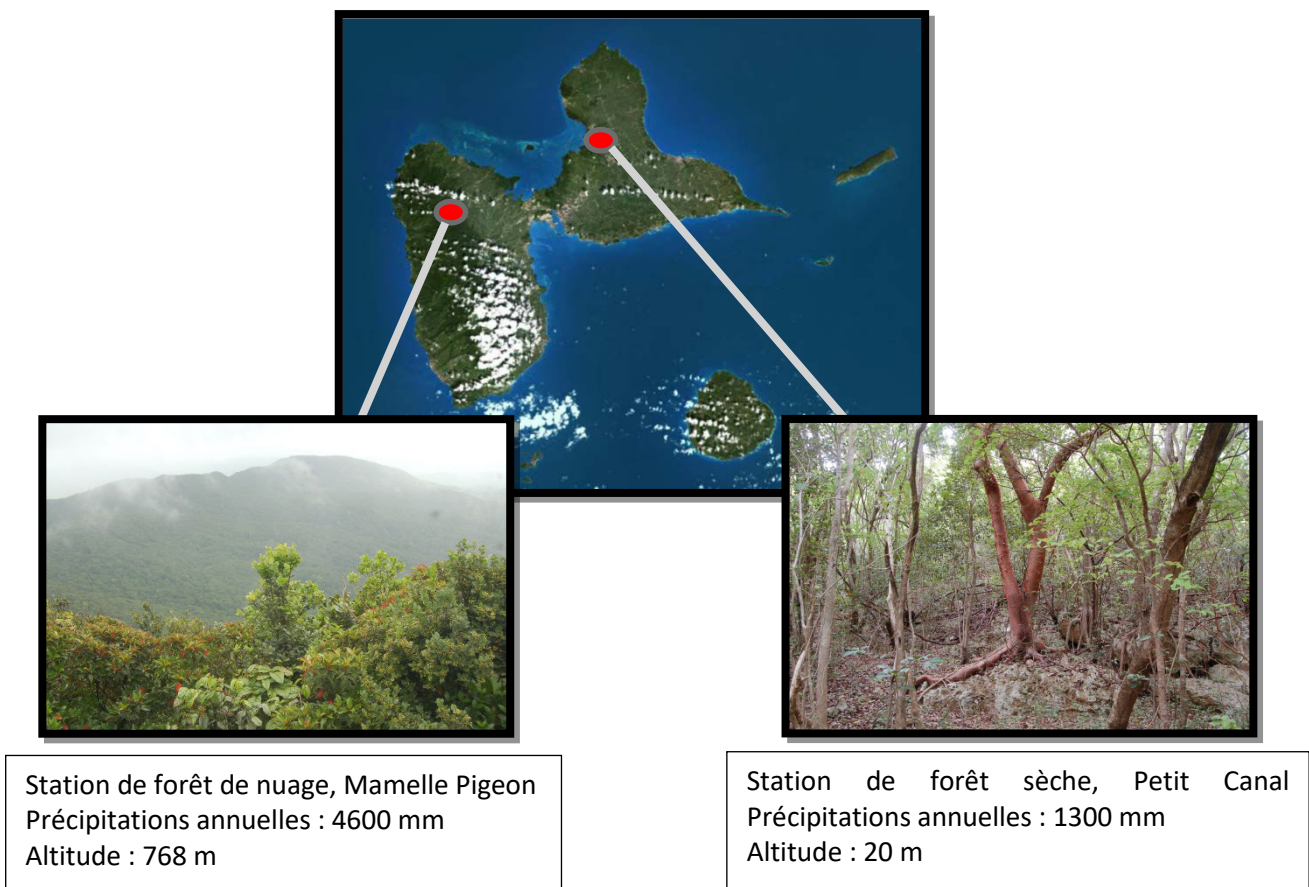


Figure 2-8 Position géographique des deux sites d'étude dans l'archipel guadeloupéen

La parcelle de FN a fait l'objet d'un inventaire taxonomique exhaustif des espèces dont le diamètre à 130 cm dépassait 10 cm. Cet inventaire a intégré la mesure des diamètres permettant de calculer la surface terrière de chaque espèce et de déterminer ainsi son abondance relative (Données fournies par Rousteau). Nous avons sélectionné 7 angiospermes dominants de canopée dont l'accessibilité d'au moins 4 individus adultes et en bonne santé par espèce était possible. Ces espèces totalisent 54% de la surface terrière de la parcelle (Figure19)

En FS, 3 transects de 50 m de longueur ont été établis. De part et d'autre de ces transects, des parcelles de 5x5m ont été inventoriées et les diamètres des individus dont le diamètre était supérieur à 10 cm ont été mesurés. Nous avons sélectionné les 5 espèces d'angiospermes natives dominantes de canopées, totalisant 82% de la surface terrière de la parcelle (Figure2-9) Nous avons ajouté à ces espèces une espèce ayant une forte valeur économique, *Tabebuia heterophylla* et une espèce menacée, classée sur la liste rouge de l'UICN *Guaiacum officinale*. La population de *Guaiacum officinale* considérée dans cette étude se situe sur l'île de la Petite-Terre. La description morpho-anatomique et les usages traditionnels des espèces sélectionnées sont présentées en annexe 2.

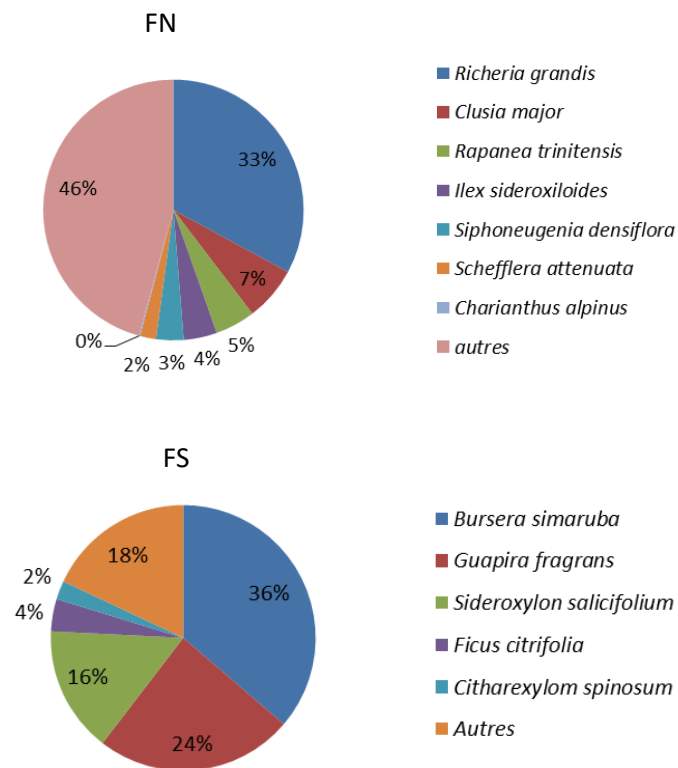


Figure 2-9 Pourcentage de surface terrière des espèces sélectionnées pour chaque écosystème

## 2.3 Choix des traits et schéma méthodologique général

---

Nous avons sélectionné des traits « *hard* » et « *softs* » ainsi qu'un trait de performance, la croissance cambiale. Ces traits, mesurés au niveau des cellules, des feuilles, du bois et de l'individu permettent d'approcher les principales fonctions végétatives des arbres (photosynthèse, transpiration et transport hydraulique) et d'identifier les stratégies d'acquisition et de gestion de l'eau et du carbone. Les traits considérés dans cette étude, leur type et les fonctions auxquelles ils sont associés sont présentés dans le tableau 2-1

Tableau 2-1 Ensemble des traits fonctionnels considérés avec leur échelle, leur type et leur fonctions associées. Le tableau reporte les traits ayant été mesurés sur les arbres adultes de FN et FS à différentes saisons ainsi que les traits mesurés sur les plantules de FS.

<b>Echelle</b>	<b>Type de trait</b>	<b>Trait</b>	<b>Fonction associée</b>	<b>Effet saison adultes</b>	<b>Plantules</b>
Individu	Performance	Croissance		X	x
Cellules foliaires	<i>Soft</i>	Densité stomatique	Transpiration		X
	<i>Soft</i>	Densité de trichomes	Transpiration		X
	<i>Hard</i>	$\Psi_{gs50}$	Transpiration		X
	<i>Hard</i>	$\Psi_{tlp}, \epsilon, \pi_0$	Transpiration	X	X
Feuille	<i>Soft</i>	Anatomie	Photosynthèse/Transpiration		X
	<i>Soft</i>	Contenu en azote	Photosynthèse		
	<i>Soft</i>	SLA	Photosynthèse		X
	<i>Soft</i>	LA	Photosynthèse		X
	<i>Hard</i>	$A_{max}$	Photosynthèse	X	X
	<i>Hard</i>	$g_s$	Transpiration	X	X
	<i>Hard</i>	$\delta^{13}C$	Photosynthèse/transpiration		
	<i>Hard</i>	$\Psi_{pd}/\Psi_{min}$	Photosynthèse/Transpiration	X	
	<i>Hard</i>	$K_l$	Transport hydraulique	X	
Bois	<i>Soft</i>	Densité de bois	Transport hydraulique		X
	<i>Soft</i>	Contenu en eau du bois	Transport hydraulique		X
	<i>Soft</i>	Anatomie du xylème	Transport hydraulique		X
	<i>Hard</i>	$P_{50}$	Transport hydraulique	X	X
	<i>Hard</i>	$K_s$	Transport hydraulique	X	

La pertinence du choix de ces traits a été explicitée dans la section 1.2.1.4. Le schéma de l'ensemble de l'étude est présenté dans la Figure 2-10. Les flèches de couleur correspondent aux principaux liens considérés dans les différents chapitres de ce manuscrit.

Nous avons, dans le chapitre 3 (flèches bleues Figure 2-10), cherché à évaluer l'impact des variations saisonnières de disponibilité en eau sur la performance et le fonctionnement hydrique et carboné des espèces de FN et de FS. Des mesures de croissance cambiale ont été effectuées en saison sèche et humide. Parallèlement, nous avons mesuré des *hard traits* relatifs à la photosynthèse (assimilation de carbone) et au fonctionnement hydrique (statut hydrique, conductance stomatique, paramètres courbes pression volume, conductivité hydraulique native) de 8 espèces de FS et FN. Ces données ont permis d'effectuer la comparaison fonctionnelle de ces deux écosystèmes et de préciser la réponse écophysiological des espèces constitutives.

Dans le chapitre 4 (flèches violettes dans la Figure 2-10), nous avons étudié les relations intervenant entre les structures anatomiques foliaires et du bois et les caractéristiques hydrauliques intervenant au niveau des feuilles et des branches chez 8 espèces de FS et FN.

Le chapitre 5 (flèches oranges dans la Figure 2-10), concerne la recherche d'indicateurs morphologiques de résistance à la sécheresse. Nous avons cherché à établir les liens existant entre traits *hard* et *soft* chez 14 espèces de FS et FN. Nous avons identifié des groupes d'espèces basés sur des *soft traits* mesurés à l'échelle de la feuille et du bois et évalué la pertinence de ces groupes au regard des *hard traits*.

Enfin, dans le chapitre 6 (flèche verte dans la Figure 2-10), nous avons cherché à évaluer la résistance à la sécheresse chez 3 espèces de forêt sèche au stade plantules et caractérisé les modifications des traits associés entre le stade adulte et plantule.

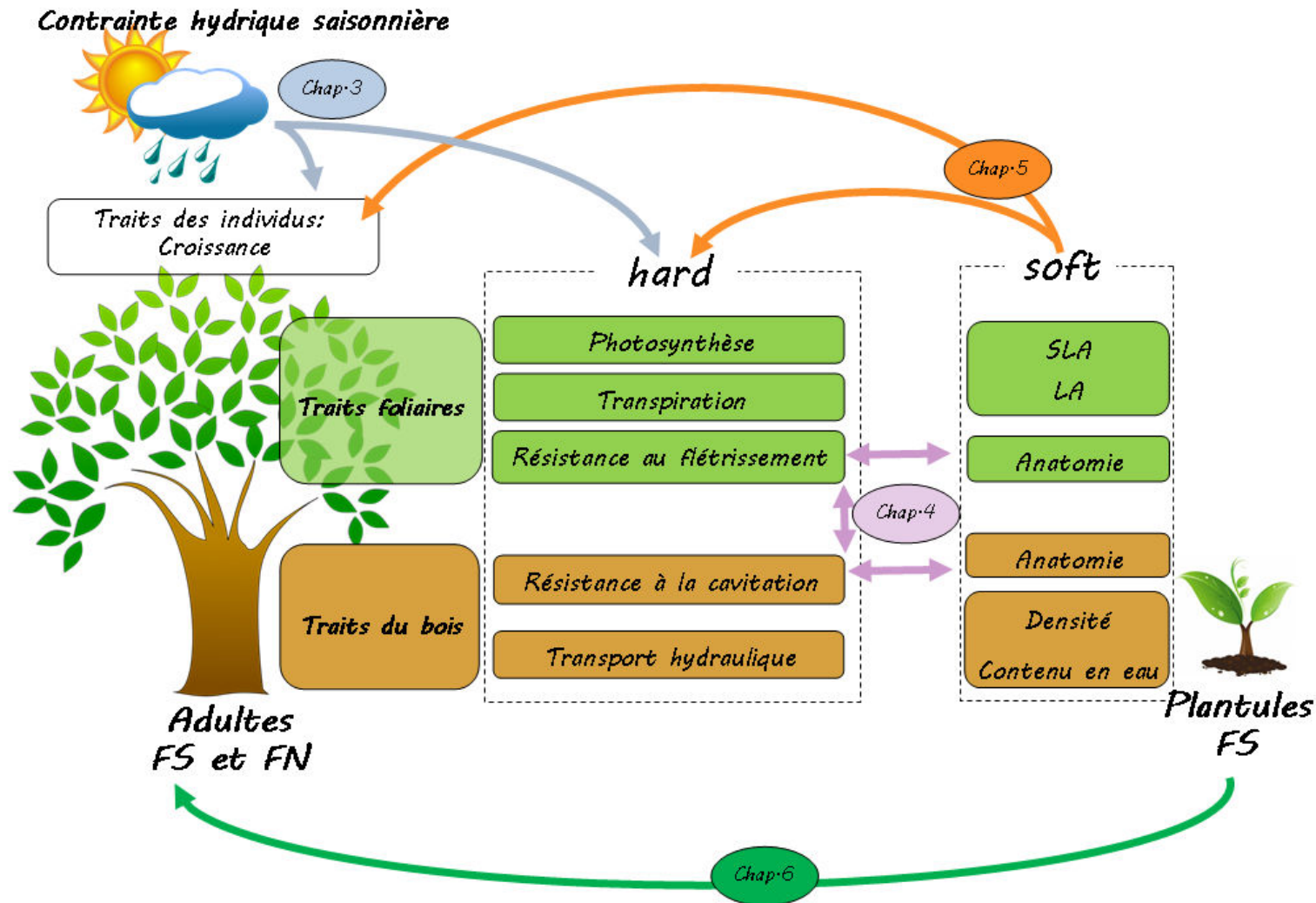


Figure 2-10 Schéma de l'ensemble de l'étude. Les flèches matérialisent les liens que nous étudieront au cours des différents chapitres.

Chapitre 3 : Quel est l'effet de la disponibilité en eau sur la croissance et le fonctionnement hydrique des espèces de FS et de FN ?

Chapitre 4 : Quelle est la relation entre la résistance foliaire et la résistance du xylème au dessèchement ?

Chapitre 5 : Peut-on établir des groupes fonctionnels sur la base de *soft traits* reflétant les stratégies hydriques des espèces ?

Chapitre 6 : Les stratégies fonctionnelles des arbres sont-elles conservées au cours de l'ontogénie ?

## Références des chapitres 1 et 2

---

- Abrams M.D., Kubiske M.E., Steiner K.C. (1990). Drought adaptations and responses in five genotypes of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.: photosynthesis, water relations and leaf morphology. *Tree physiology*, 6(3), 305-315.
- Ackerly D., Knight C., Weiss S., Barton K., Starmer K. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3), 449-457.
- Aerts R.; Honnay O. (2011) Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning . *Ecol.*, 11, p. 29
- Aldhous P. (1993). Tropical deforestation: not just a problem in Amazonia. *Science* 259:5100.
- Aldrich M., Billington C., Edwards M., Laidlaw R. (1997). A global directory of tropical montane cloud forests. Cambridge, UK: UNEP-WCMC.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Venetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg E, et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol Manag* 259: 660–684.
- Anderegg WR, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LD and Field CB (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109:233-237.
- Anderegg, W. R., Flint, A., Huang, C. Y., Flint, L., Berry, J. A., Davis, F. W., ... & Field, C. B. (2015). Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience*, 8(5), 367-371.
- Anderegg, W. R., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., ... & Pan, Y. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674-683.
- Angeles M.E., Gonzalez J.E., Erickson D.J., Hernandez J.L., (2007). Predictions of future climate change in the caribbean region using global general circulation models. *International Journal of Climatology* 27, 555-569.
- Angeles G., Bond B., Boyer J.S., Bodribo T., Burns M.J., Cavender-Bares J., Clearwater M., Cochard H., Comstock J., Domec J.C., Donovan L., Ewers F., Gartner B., Hacke U., Hinckley T., Holdbrook N.M., Jones H.G., Lopez-Portillo J., Lovisolo C., Martin T., Martinez-Vilalta J., Mayr S., Meinzer F.C., Melcher P., Mencuccini M., Mulkey S., Nardini A., Neufeld H.S., Passioura J., Pockman W.T., Pratt R.B., Rambal S., Richter H., Sack L., Salleo S., Schubert A., Schulte P., Sparks J.P., Sperry J., Teskey R., Tyree M., (2004) The Cohesion-Tension Theory, *New Phytol.* 163 451–452.
- Aragão L.E., Poulter B., Barlow, J.B., Anderson, L.O., Malhi Y., et al. (2014). Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biological Reviews*, 89(4), 913-931.
- Atlas des paysages de l'archipel Guadeloupe (2013) Conseil régional de la Guadeloupe
- Ayub G., Smith R.A., Tissue D. T., Atkin O.K. (2011). Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO<sub>2</sub> and growth temperature. *New Phytologist*, 190(4), 1003-1018.
- Barigah T. S., Charrier O., Douris M., Bonhomme M., Herbette S., Améglio T., et al. (2013). Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of botany*, mct204.

- Barradas V., Fanjul L. (1985). Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 10:199–218.
- Bartlett M.K., Scoffoni C., Sack L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393-405.
- Bartlett M.K., Scoffoni C., Ardy R., Zhang Y., Sun S., Cao K., Sack L. (2012). Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 880-888.
- Bawa, K. S., & Dayanandan, S. (1998). Global climate change and tropical forest genetic resources. In *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems* (pp. 333-345). Springer Netherlands.
- Beadle C.L., Ludlow M.M., Honeysett J.L. (1993). Water relations. In *Photosynthesis and production in a changing environment* (pp. 113-128). Springer Netherlands.
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain MA, Baldocchi D, Bonan GB, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luysaert S, Margolis H, Oleson KW, Rouspard O, Veenendaal E, Viovy N, Williams C, Woodward FI, Papale D (2010) Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science* 329:834–838
- Beerling D.J., Chaloner, W.G. (1993). Evolutionary responses of stomatal density to global CO<sub>2</sub> change. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48(4), 343-353.
- Beerling D.J., Birks H.H., Woodward, F.I. (1995). Rapid late-glacial atmospheric CO<sub>2</sub> changes reconstructed from the stomatal density record of fossil leaves. *Journal of Quaternary Science*, 10(4), 379-384.
- Bertoncello R., Yamamoto K., Meireles L.D., Shepherd G.J. (2011). A phytogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. *Biodiversity and Conservation* 20: 3413–3433.
- Bhaskar R., Ackerly D. (2006) Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum*. 127:353-359.
- Billington C., Edwards M., Laidlaw, R. (1997). Tropical montane cloud forests: an urgent priority for conservation (No. 2). World Conservation Monitoring Centre.
- Blackie R., Baldauf C., Gautier D., Gumbo D., Kassa H., Parthasarathy N., et al. (2014). Tropical dry forests: The state of global knowledge and recommendations for future research (Vol. 2). CIFOR.
- Blackman C.J., Brodribb T.J., Jordan, G.J. (2010). Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 188(4), 1113-1123.
- Bonal D., Burban B., Stahl C., Wagner F., Hérault B. (2015). The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. *Annals of Forest Science*, 1-18.
- Bossel H (1986) Dynamics of forest dieback: systems analysis and simulation. *Ecological Modeling*, 34, 259-288
- Bonan G.B. (2008) Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*.320:1444-1449.
- Borchert R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 1437-1449.



- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. Forest Sci.* 63, 625–644
- Bréda N., Badaeu V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance?. *Comptes Rendus Geoscience*, 340(9), 651-662.
- Breshears D.D., Cobb N.S., Rich P.M., Price K.P., Allen C.D., Balice R.G., Romme W.H., Kastens J.H., Floyd M.L., Belnap J., Anderson J.J., Myers O.B., Meyer C.W. (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.102:15144-15148.
- Brodersen C.R., McElrone A.J., Choat B., Matthews M.A., Shackel K.A. (2010). The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high resolution computed tomography. *Plant Physiology* 154: 1088–1095.
- Brodribb TJ (2009) Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177: 245-251
- Brodribb, T. J., & Holbrook, N. M. (2004). Stomatal protection against hydraulic failure: a comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytologist*,162(3), 663-670.
- Brodribb T., Cochard H. (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*.149:575-584.
- Brodribb T.J., Feild T.S. (2000) Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant Cell Environ* 23:1381–1388
- Brodribb T.J., Bowman D., Nichols S, Delzon S, Burrell R. (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*188: 533–542.
- Brodribb T.J., Holbrook, N.M., Edwards, E.J., Gutierrez, M.V. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26(3), 443-450.
- Brodribb T.J., Holbrook N.M., Gutiérrez M.V. (2002) Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell Environ* 25:1435–1444
- Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S. (Eds.). (2011). *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.
- Bruijnzeel L.A., Proctor J. (1995). Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know?. In *Tropical montane cloud forests* (pp. 38-78). Springer US.
- Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S., eds. (2010) a. *Tropical montane cloud forests*. Science for conservation and management. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bruijnzeel LA, Kappelle M, Mulligan M, Scatena FN. 2010 b. *Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world*. In: Bruijnzeel LA, Scatena FN, Hamilton LS, eds. *Tropical montane cloud forests. Science for conservation and management*. Cambridge: Cambridge University Press, 691–740.
- Bullock S.H., Solis-Magallanes J.A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22-35.
- Burgos A.L. 1999. *Dinámica hidrológica del bosque tropical seco en Chamela, Jalisco, México*. Licenciatura [Bachelor's] Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico,

- Burke E.J., Brown S.J., Christidis N. (2006) Modeling the recent evolution of global drought and projections for the twenty-first century with the hadley centre climate model. *Journal of Hydrometeorology*, 7:1113-1125.
- Campbell N., Reece J. (2004), *Biologie*, 2ème édition, Editions De Boeck Bruxelles 1482 p.
- Campbell J.D., Taylor M.A., Stephenson T.S., Watson R.A., Whyte F.S. (2011). Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology*, 31(12), 1866-1878.
- Campo J., Maass J.M., Jaramillo V., Martínez-Yrizar A., Sarukhán J. (2001). Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53:161–179.
- Cao K.F. (2000). Water relations and gas exchange of tropical saplings during a prolonged drought in a Bornean heath forest, with reference to root architecture. *Journal of Tropical Ecology*, 16(01), 101-116.
- Chabot B.F., Hicks, D.J. (1982). The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 229-259.
- Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York, 436 pp.
- Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239–264
- Chen J-W, Zhang Q, Cao K-F. (2009). Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in southwestern China. *Ecological Research* 24: 65–73.
- Cheung Y.N.S., Tyree M.T., Dainty J. (1975). Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian Journal of Botany*, 53(13), 1342-1346.
- Choat B., Ball M.C., Luy J.G., Donnelly C.F., Holtum J A. (2006). Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree physiology*, 26(5), 657-664.
- Choat B., Sack L., & Holbrook, N. M. (2007). Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist*, 175(4), 686-698.
- Choat B, Ball MC, Luy JG, Holtum JAM. (2005). Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees – Structure and Function* 19: 305–311.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.
- Churkina G, Running SW (1998) Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems*, 1, 206-215.
- Clark, J. S., Carpenter, S. R., Barber, M., Collins, S., Dobson, A., Foley, J. A., et al. (2001). Ecological forecasts: an emerging imperative. *science*, 293(5530), 657-660.
- Clifford, S. C., Arndt, S. K., Corlett, J. E., Joshi, S., Sankhla, N., Popp, M., & Jones, H. G. (1998). The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). *Journal of Experimental Botany*, 49(323), 967-977.
- Clifford, S. C., Black, C. R., Roberts, J. A., Stronach, I. M., Singleton-Jones, P. R., Mohamed, A. D., Azam-Ali, S. N. (1995). The effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and drought on stomatal frequency in groundnut (*Arachis hypogaea* (L.)). *Journal of Experimental Botany*, 46(7), 847-852.

- Cochard H, Delzon S. (2013). Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science* 70: 659–661
- Cochard H, Lemoine D, Ameglio T., Granier A (2001) Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree physiology*.21 :27-33.
- Cochard H. (2006) Cavitation in trees. *Comptes Rendus Physique*.7:1018-1026.
- Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (1996). Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Journal of tropical ecology*, 12(02), 231-256.
- Corlett, R. T. (2016). The Impacts of Droughts in Tropical Forests. *Trends in Plant Science*.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Cornwell WK, Bhaskar R, Sack L, Cordell S. (2005). Hydraulic strategies of *Metrosideros polymorpha* at high and low precipitation. In: *Ecological Society of America Meeting Abstracts*. Montreal, Canada: Ecological Society of America.
- Cotler, H., E. Durán and C. Siebe.(2002). Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. Pages 17–79 in F. A. Noguera, J. H. Vera Rivera, A. N. GarcíaAldrete, and M. Quesada Avendaño, editors. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F
- Cruiziat P., Cochard H., Ameglio T., (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results, *Ann. For. Sci.* 59 723– 752.
- Cunningham, S. A., Summerhayes, B., & Westoby, M. (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69(4), 569-588.
- Daubenmire, R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 147-170.
- Delzon, S. (2004). Causes fonctionnelles et structurales du déclin de productivité des forêts avec l'âge: analyse expérimentale d'une chronoséquence de peuplements de Pin maritime Thèse de doctorat, Bordeaux 1.
- Delzon, S., Cochard, H. (2014). Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*, 203(2), 355-358.
- Delzon, S. (2015). New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29(10), 1247-1249.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1), 11-16.
- Eamus, D., Prior, L. (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research*, 32, 113-197.
- Ehleringer JR, Cooper TA (1992) On the role of orientation in reducing photoinhibitory damage in photosynthetic-twig desert shrubs. *Plant, Cell and Environment* 15, 301–306.
- Eller, C. B., Lima, A. L., & Oliveira, R. S. (2016). Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist*. Engelbrecht BMJ, Kursar TA (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136: 383-393

- Engelbrecht, B. M., 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), 80-82.
- Engelbrecht BMJ (2012) Forests on the brink. *Nature*. 491 :675-677.
- Fan D-Y, Jie S-L, Liu C-C, et al. (2011). The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology* 31: 865–877.
- Fajardo, L., González, V., Nassar, J. M., Lacabana, P., Portillo, Q., Carlos, A., ...& Rodríguez, J. P. (2005). Tropical Dry Forests of Venezuela: Characterization and Current Conservation Status. *Biotropica*, 37(4), 531-546.
- Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchêne, J., Fine, P. V., & Baraloto, C. (2014). Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New phytologist*, 202(1), 79-94.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1), 73-106.
- Frankie, G. W., Baker, H. G., & Opler, P. A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 881-919.
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH (2007) Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell and Environment*, 30, 19-30.
- Fu, P. L., Jiang, Y. J., Wang, A. Y., Brodribb, T. J., Zhang, J. L., Zhu, S. D., & Cao, K. F. (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of botany*, 110(1), 189-199.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., et al. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152(1), 69-83.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford, Jr., E. Kelly. (1999). Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. *Geoderma* 88:1–12.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1-34.
- Gibbs, J.W., 1931. *The collected Works of J. Willard Gibbs*. Longmans, Green and Co., New York. 338 p.
- Gibbs, H. K., Brown, S., Niles, J. O., & Foley, J. A. (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2(4), 045023.
- Gindel, I. (1969). Stomatal number and size as related to soil moisture in tree xerophytes in Israel. *Ecology*, 263-267.
- Giorgi, F. (2006). Climate change hot-spots. *Geophysical research letters*, 33(8).
- Goldstein G, Rada F, Rundel P, Azocar A, Orozco A. (1989). Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. *Annales Des Sciences Forestieres* 46: S448–S453.
- Grubb PJ, Whitmore TC. (1966). A comparison of montane and lowland rainforest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology* 54: 303–333.

- Guyot, G., Scoffoni, C., Sack, L. (2012). Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: insights into vulnerability and stomatal control. *Plant, cell & environment*, 35(5), 857-871.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.
- Hamilton, L.S. (1995). Mountain cloud forest conservation and research: a synopsis. *Mountain Research and Development*, 259-266.
- Hartmann, H. (2015). Carbon starvation during drought-induced tree mortality—are we chasing a myth?. *Journal of Plant Hydraulics*, 2, 005.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., & Thompson, K. (1999). Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 282-294.
- Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H. and Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8:23–29
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. Life zone ecology., (rev. ed.).
- Hsiao TC, Acevedo E. 1974. Plant responses to water deficits, water use efficiency, and drought resistance. *Agricultural Meteorology* 14, 59–84.
- Ishida A, Harayama H, Yazaki K, et al. 2010. Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. *Tree physiology* 30: 935–945.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 pp.
- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE (2000) Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5, 482–488.
- Jane, G. T., & Green, T. G. A. (1985). Patterns of stomatal conductance in six evergreen tree species from a New Zealand cloud forest. *Botanical Gazette*, 413-420.
- Janzen, D. H. (1988). Tropical dry forests. *The Most Endangered Major Tropical Ecosystem*, Pp en: EO Wilson, Biodiversity.
- Jaramillo, V., R. L. Sanford, Jr. (1995). Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Pages 346–361 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jaramillo, V. J., Kauffman, J. B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D. L., Ellingson, L. J. (2003). Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*, 6(7), 609-629.
- Jarvis, A., Mulligan, M. (2011). The climate of cloud forests. *Hydrological Processes*, 25(3), 327-343.
- Joseph, P. (2012). « Quelques traits généraux de la diversité sylvatique des Petites Antilles », *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement [En ligne]*, Hors-série 14 |
- Keenan, R., Reams, G., Freitas, J., Lindquist, E., Achard, F., Grainger, A., (2015). Dynamics of global forest area: results from the 2015 Global Forest Resources Assessment. *Forest Ecol. Manage.* 352, 9–20.
- Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6), 1313-1320.

- Kramer PJ (1980) Drought, Stress and the Origin of Adaptations. In *Adaptation of plants to water and high temperature stress* (eds Turner NC, Kramer PJ). John Wiley & Sons, New-York.
- Kramer, P.J. Boyer, J.S. (1995) *Water Relations of Plants and Soils*. San Diego: Academic Press.
- Kröber, W., Heklau, H., & Bruelheide, H. (2015). Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biology*, 17(2), 373-383.
- Kubiske, M. E., Abrams, M. D. (1990). Pressure-volume relationships in non-rehydrated tissue at various water deficits. *Plant, Cell & Environment*, 13(9), 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(4), 537-542.
- Kumagai, T. O., Porporato, A. (2012). Strategies of a Bornean tropical rainforest water use as a function of rainfall regime: isohydric or anisohydric?. *Plant, cell & environment*, 35(1), 61-71.
- Kursar TA, Engelbrecht BM, Burke A, Tyree MT, El Omari B Giraldo JP (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*.23:93-102.
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL (2000) *Plant physiological ecology*. Springer, New-York, USA. 640 pp.
- Lamont, B. B., Groom, P. K., Cowling, R. M. (2002). High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Functional Ecology*, 16(3), 403-412.
- Larcher W (1980) *Physiological Plant Ecology*. 2nd Edition Springer-Verlag, Berlin. 513 pp.
- Lavorel, S., Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Leuzinger, S., Luo, Y., Beier, C., Dieleman, W., Vicca, S., Körner, C. (2011). Do global change experiments overestimate impacts on terrestrial ecosystems?. *Trends in ecology & evolution*, 26(5), 236-241.
- Levitt, J. (1980) *Responses of Plants to Environmental Stresses*. New York: Academic Press.
- Li W.-D., Biswas D.K., Xu H., Xu C.-Q., Wang X.-Z., Liu J.-K., Jiang G.-M. (2009) Photosynthetic responses to chromosome doubling in relation to leaf anatomy in *Lonicera japonica* subjected to water stress. *Functional Plant Biology*, 36, 783–792.
- Lloyd, J., & Farquhar, G. D. (2008). Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1498), 1811-1817.
- Lowry JB, Lee DW, Stone BC. 1973. Effects of drought on Mount Kinabalu. *Malayan Nature Journal* 26: 178–179.
- Lu Y, Equiza MA, Deng X and Tyree MT (2010) Recovery of *Populus tremuloides* seedlings following severe drought causing total leaf mortality and extreme stem embolism. *Physiologia Plantarum*. 140:246-257.
- Luo, Y., Melillo, J., Niu, S., Beier, C., Clark, J. S., Classen, A. T., et al. (2011). Coordinated approaches to quantify long-term ecosystem dynamics in response to global change. *Global Change Biology*, 17(2), 843-854.



- Maass, J. M. (1992). The use of litter-mulch to reduce erosion on hilly land in Mexico. Pages 383–391 in H. Hurni and K. Tato, editors. *Erosion, conservation and small-scale farming*. Geographica Bernesia, International Soil Conservation Organization (ISCO) and World Association of Soil and Water Conservation (WASWC)
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, et al. (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from longterm ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and society: a journal of integrative science for resilience and sustainability*, 10(1), 1-23.
- Maass, M. j. (1995). Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399–422 in Bullock, S. h., Mooney, h. A. and Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.
- Maherali H, Pockman WT Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*.85:2184-2199.
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., Nobre, C. A. (2008). Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *science*,319(5860), 169-172.
- Maréchaux, I., Bartlett, M. K., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., Chave, J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*.
- Markesteyn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L. (2011) a. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191: 480–495.
- Markesteyn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F. (2011) b. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34: 137–148.
- Martínez-Vilalta J, Pinol J (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 161, 247-256.
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*,204(1), 105-115.
- Martínez-Yrizar, A., and J. Sarukhán.(1990). Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433–444.
- Maseda PH, Fernández RJ. (2006). Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany* 57: 3963–3977.
- McDowell NG, Adams HD, Bailey JD, Hess M, Kolb TE.(2006). Homeostatic maintenance of ponderosa pine gas exchange in response to stand density changes. *Ecological Applications* 16: 1164–1182.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New phytologist*, 178(4), 719-739.
- McDowell NG, Phillips N, Lurch C, Bond BJ, Ryan MG. (2002). An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 22: 673–774.
- McDowell NG (2011) Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology*.155:1051 -1059.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, et al. (2006). "Rebuilding community ecology from functional traits." *Trends in Ecology & Evolution* 21(4): 178-185.
- Mediavilla S., Escudero A., Heilmeyer H. (2001) Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology*, 21, 251–259.

- Meehl, G. A., Tebaldi, C. (2004). More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305(5686), 994-997.
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR. (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* 23: 922–930.
- Meireles LD. (2003). Florística das fisionomias vegetacionais e estrutura da floresta alto-montana de Monte Verde, Serra da Mantiqueira, MG. Masters thesis, University of Campinas (UNICAMP), Brazil.
- Mencuccini M. (2003). The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and hydraulic costs of stature across plant life form. *Plant, Cell & Environment* 26: 163–182.
- Mendez-Alonzo R, Paz H, Cruz Zuluaga R, Rosell JA, Olson ME. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397–2406.
- Merlin, M. D., & Juvik, J. O. (1995). Montane cloud forest in the tropical Pacific: some aspects of their floristics, biogeography, ecology, and conservation. In *Tropical montane cloud forests* (pp. 234-253). Springer US.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., et al. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491-505.
- Mitchell, P. J., O'Grady, A. P., Tissue, D. T., Worledge, D., Pinkard, E. A. (2014). Co-ordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. *Tree physiology*, tpu014.
- Mitchell, P. J., O'Grady, A. P., Pinkard, E. A., Brodribb, T. J., Arndt, S. K., Blackman, C. J., ... & Norris, J. (2016). An ecoclimatic framework for evaluating the resilience of vegetation to water deficit. *Global change biology*.
- Monson, R. K., Smith, S. D. (1982). Seasonal water potential components of Sonoran Desert plants. *Ecology*, 113-123.
- Morales-Hidalgo, D., Oswalt, S. N., Somanathan, E. (2015). Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352, 68-77.
- Motzer T. 2005. Micrometeorological aspects of a tropical mountain forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 135: 230–240.
- Mulligan M, Fisher M, Sharma B, et al. (2011). The nature and impact of climate change in the Challenge Program on Water and Food (CPWF) basins. *Water International* 36: 96–124.
- Murphy, R. Ortega, J.K.E. (1995) A new pressure probe method to determine the average volumetric elastic-modulus of cells in plant tissue. *Plant Physiol.* 107, 995–1005.
- Murphy, P. G., Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 67-88.
- Murphy, P. G., A. E. Lugo. (1995). Dry forests of Central American and the Caribbean islands. Pages 9–34 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK



- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Nadkarni, N. M., & Solano, R. (2002). Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia*, 131(4), 580-586.
- Nepstad, D. C., Moutinho, P., Dias-Filho, M. B., Davidson, E., Cardinot, G., Markewitz, D. et al. (2002). The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984–2012), 107(D20), LBA-53.
- Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., & Cardinot, G. (2007). Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88(9), 2259-2269.
- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2), 453-469.
- Niinemets, Ü., Valladares, F., (2008). Environmental tolerance. In: Jørgensen, S.E., Fath, B.D. (Eds.), *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, Oxford, pp. 1370–1376.
- Oliveira, R. S., Eller, C. B., Bittencourt, P. R., Mulligan, M. (2014). The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. *Annals of botany*, 113(6), 909-920.
- Overpeck, J., Udall, B. (2010). Dry times ahead. *Science*, 328(5986), 1642-1643.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.
- Poorter, L. et al. (2015) Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 24, 1314–1328
- Pounds JA, Fogden MP, Campbell JH.(1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611–615.
- Powell, T.L., Galbraith, D.R., Christoffersen, B.O., et al. (2013) Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought. *New Phytologist*, 200, 350–365
- Prado, C. D. A., De Moraes, J. A. P. V. (1997). Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 33(1), 103-112.
- Press, M. C. (1999). The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. *New Phytologist*, 143(1), 213-219.
- Quarrie, S. A., Jones, H. G. (1977). Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *Journal of Experimental Botany*, 28(1), 192-203.
- Quentin, Audrey G., et al. "Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories." *Tree physiology* 35.11 (2015): 1146-1165.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C., Bowman, W. D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6), 1955-1969.
- Reich, P. B., I. J. Wright, et al. (2003). "The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies." *International Journal of Plant Sciences* 164(S3): S143-S164.
- Reich, P. B., Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 61-74.

- Rentería, L. Y., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., Pérez-Jiménez, A. (2005). Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees*, 19(4), 431-441.
- Rollet (2010) Arbres des Petites Antilles, ONF
- Roman, D. T., Novick, K. A., Brzostek, E. R., Dragoni, D., Rahman, F., Phillips, R. P. (2015). The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179(3), 641-654.
- Rousteau (1996) carte écologique de la Guadeloupe. ONF, PNG, UAG
- Roy, J., Mooney, H. A., and Saugier, B. (2001). *Terrestrial global productivity*. Academic Press
- Royer, D. L. (2001). Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 114(1), 1-28.
- Rustad, L. E. (2008). The response of terrestrial ecosystems to global climate change: towards an integrated approach. *Science of the Total Environment*, 404(2), 222-235.
- Salleo S, Nardini A, Pitt F, Lo Gullo MA (2000) Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell and Environment* 23, 71–79.
- Sanchez-Azofeifa, G.A., Portillo-Quintero, C. (2011). Extent and drivers of change of Neotropical seasonally dry tropical forests. Pp. 45–57 in Dirzo, R., Young, h. S. and Mooney, h. A. (eds.). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. island Press.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fownes J, Mueller-Dombois D. 2000. Transpiration and forest structure in relation to soil waterlogging in a Hawaiian montane cloud forest. *Tree Physiology* 20: 673–681.
- Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., Jones, T. (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140(4), 543-550.
- Schuur, E. A. (2003). Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84(5), 1165-1170.
- Secchi F, Zwieniecki MA. (2011). Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, Cell & Environment* 34: 514–524.
- Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique (2010) *La biodiversité forestière-Le trésor vivant de la planète*. Montréal. 48 pp.
- Shepherd, T., & Wynne Griffiths, D. (2006). The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytologist*, 171(3), 469-499.
- Shvidenko, A.; Barber., C.V; Persson, R.; Gonzalez, P. ; Hassan R.(2005). Forest and woodland systems Millennium Ecosystem Assessment (Ed.), *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends*, Island Press, Washington, DC, pp. 585–622
- Sidle RC, Ziegler AD, Negishi JN, Nik AR, Siew R, Turkelboom F. (2006). Erosion processes in steep terrain: truths, myths, and uncertainties related to forest management in Southeast Asia. *Forest Ecology and Management* 224: 199–225.
- Sitch, S., Huntingford, C., Gedney, N., Levy, P.E., Lomas, M., Piao, S.L., Betts, R., Ciais, P., Cox, P., Friedlingstein, P., Jones, C.D., Prentice, I.C. Woodward, F.I. (2008) Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Global Change Biology*, 14, 2015–2039.

- Sobrado, M. A. (1991). Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, 608-616.
- Sobrado, M. A. (1993). Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia*, 96(1), 19-23.
- Sobrado, M. A., Cuenca, G. (1979). Aspectos del uso de agua de especies deciduas y siempreverdes en un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta científica venezolana*.
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C., McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632-645.
- Sperry JS, Alder NN, Eastlack SE (1993) The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *J Exp Bot* 44:1075–1082
- Sperry JS and Hacke UG (2002) Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*. 16:367-378.
- Stadtmüller, T. (1987). Cloud forests in the humid tropics: a bibliographic review. Bib. Orton IICA/CATIE.
- Still, C. J., Foster, P. N., Schneider, S. H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, 398(6728), 608-610.
- Tardieu F, Simonneau T (1998) 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
- Tosi, j. A. Voertman, R. F. 1964. Some environmental factors in the economic development of the tropics. *Economic Geography* 40:189–205.
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-36
- Tyree MT (1997) The Cohesion-Tension theory of sap ascent: current controversies. *J. Exp. Bot.* 48: 1753-1765
- Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* 132: 1439-1447
- Tyree, M. T., Hammel, H. T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 23(1), 267-282.
- Urli, M., Porté, A. J., Cochard, H., Guengant, Y., Burrell, R., Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree physiology*, 33(7), 672-683.
- Urli M. (2013) Réponse des arbres forestiers aux changements globaux : approches biogéographique et écophysiological. Thèse de doctorat, Bordeaux 1.
- van der Slepen, P. et al. (2015) No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO<sub>2</sub> fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Webster GL. (1995). The panorama of Neotropical cloud forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. *Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium 1*. New York Botanical Garden, 53–77.

- Weihner, E., Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science*, 10(5), 609-620.
- Werner WL. 1988. Canopy dieback in the upper montane rain forests of Sri Lanka. *GeoJournal* 17: 245–248.
- Wheeler JK, Huggett BA, Tofte AN, Rockwell FE, Holbrook NM. 2013. Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell & Environment* 36: 1938–1949.
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005) Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell and Environment*. 28:800-812.
- Westoby, M., D. S. Falster, et al. (2002). "Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species." *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Woodward, F. I. (1987). Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels. *Nature*, 327(6123), 617-618.
- Xu, C., McDowell, N.G., Sevanto, S. Fisher, R.A. (2013) Our limited ability to predict vegetation dynamics under water stress. *New Phytologist*, 200, 298–300
- Zanne, A. E., Sweeney, K., Sharma, M., & Orians, C. M. (2006). Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate tree and shrub species. *Functional Ecology*, 20(2), 200-206.
- Zanne, A. E., & Falster, D. S. (2010). Plant functional traits—linkages among stem anatomy, plant performance and life history. *New Phytologist*, 185(2), 348-351.
- Zhang, J., Nguyen, H.T. and Blum, A. (1999) Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.* 50, 292–302.
- Zimmermann, U. (1978). Physics of turgor and osmoregulation. *Annual Review of Plant Physiology*, 29(1), 121-148.
- Zufferey V, Cochard H, Ameglio T, Spring J-L, Viret O. (2011). Diurnal cycles of embolism formation and repair in petioles of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Chasselas). *Journal of Experimental Botany* 62: 3885–3894.

# CHAPITRE 3

## La saisonnalité, révélatrice de la diversité de stratégies écophysiologicaliques en forêt tropicale

---





Par soucis de clarté, nous avons rapidement repris les éléments bibliographiques essentiels au positionnement de la problématique et des objectifs de ce chapitre. La finalité de ce chapitre est de caractériser l'impact des variations saisonnières sur la croissance, la photosynthèse et les traits physiologiques relatifs au fonctionnement hydrique des espèces de forêt sèche et de forêt de nuage. Les fonctions végétales considérées dans ce chapitre sont illustrés figure 3-1. Les résultats et leur discussion se déclinent en deux parties. La première concerne les différences entre les deux écosystèmes et la seconde compare les comportements des espèces au sein de chaque écosystème.

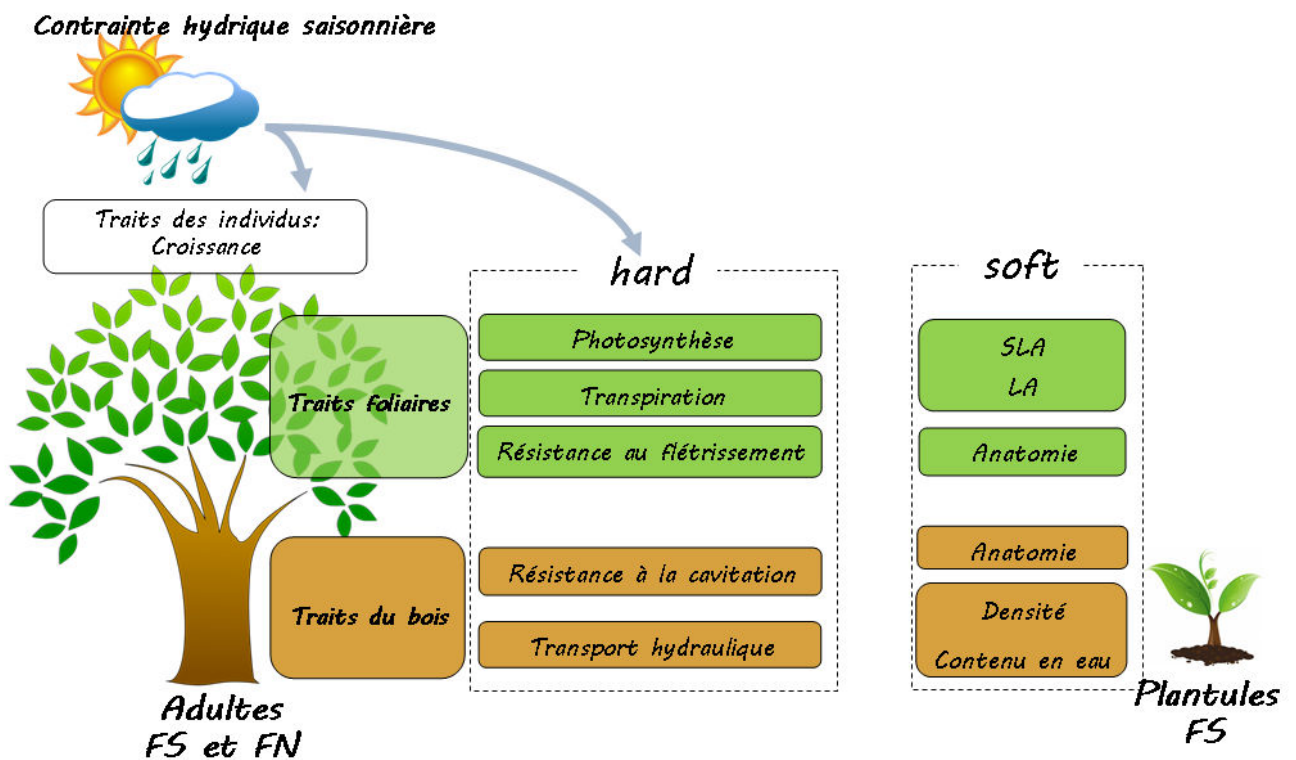


Figure 3-1 Schéma de l'ensemble de l'étude et positionnement du chapitre 3 dans l'approche générale. Les flèches bleues matérialisent la question principale adressée dans ce chapitre : Quel est l'effet de la disponibilité en eau sur la croissance et le fonctionnement hydrique des espèces de FS et de FN ?

## 3.1 Introduction

---

La disponibilité en eau représente un facteur environnemental clé façonnant la végétation sous les latitudes tropicales. Les régimes de précipitations influencent la réponse fonctionnelle, morphologique et physiologique des arbres (Borchert, 1994 ; Gentry 1988 ; Wright 1992 ; Santiago et al. 2004, 2005) et conditionne leur productivité, leur abondance et leur distribution (Englebercht et al. 2007 ; Comita et Engelbrecht 2009).

### *Des stratégies hydriques peu décrites dans les écosystèmes tropicaux*

Les stratégies sélectionnées par les arbres pour survivre à la contrainte hydrique incluent de multiples mécanismes intervenant à toutes les échelles de la plante (Larcher 1980 ; Levitt 1980 ; Franks et al 2007 ; Delzon 2015). Les espèces tolérantes à la sécheresse (anisohydriques) sont capables de maintenir leur fonctionnement physiologique à un niveau de faible disponibilité de l'eau. Un ajustement osmotique permet le maintien des échanges gazeux et du transport de l'eau à de faibles potentiels hydriques. Certains auteurs (Tyree et al. 2002, 2003 ; Engelbrecht et Kursar 2003) ont montré que cette stratégie était aussi associée à une résistance à l'embolie du xylème élevée. La stratégie d'évitement de la déshydratation (isohydrie) se caractérise par un potentiel hydrique foliaire qui se maintient à des valeurs élevées pendant une période de dessèchement et par une fermeture stomatique rapide. Des changements de surface, d'orientation des feuilles ou des adaptations phénologiques telles que l'abscission foliaire peuvent représenter des variantes adaptatives propres à cette stratégie (Reich et Borchert 1984 ; Borchert 1994).

Cette caractérisation des stratégies hydriques a été effectuée chez les plantes cultivées (Tardieu et Simmoneau 1998), chez des arbres méditerranéens (Lo Gullo et Salleo 1988 ; David et al. 2007 ; Vilagrosa et al. 2003 ; Valladares et Sánchez-Gómez 2006) ou chez des espèces d'écosystèmes arides (Reynolds et al. 1997 ; Dong 2001). Cependant, peu d'études ont cherché à caractériser la diversité de stratégies hydriques en forêts tropicales, bien que les écosystèmes tropicaux, secs ou humides, soient enclins à expérimenter des périodes de sécheresse (Nagakawa et al. 2000 ; Mahli et Wright 2004 ; Zhao et Running 2010). Ces études ont essentiellement considéré le stade plantule (Slot et Poorter 2007 ; Markesteijn et



Poorter 2009). Certains résultats révèlent la sélection de stratégies anisohydriques dans les environnements secs (Oren et al. 1999 ; Brodribb et Holbrook 2004 ; McDowell et al. 2008) et de stratégies isohydriques dans les environnements humides, tels que la forêt humide néotropicale (Fisher et al. 2006). La relation entre la disponibilité en eau du milieu et les stratégies hydriques des espèces reste toutefois à éclaircir, car la sélection de comportements anisohydriques en forêt tropicale humide a aussi été observée (Bonal et Guehl 2001 ; Carswell et al. 2002 ; Kumagai et Porporato 2012). De plus, la métaanalyse de Klein (2014) comparant plusieurs biomes tropicaux n'a pas relevé de différences significatives entre les forêts tropicales humides et saisonnières. Dans cette étude, les stratégies réponses reposent uniquement sur l'analyse de la conductance stomatique en fonction du potentiel hydrique foliaire et, les écosystèmes tropicaux y sont clairement sous représentés (une étude en forêt humide et deux en forêt saisonnière néotropicale), ce qui souligne le manque de données disponibles pour ces écosystèmes.

Il est donc nécessaire de définir les liens existant entre divers traits physiologiques tels que la sensibilité stomatique, le potentiel hydrique foliaire minimum, la vulnérabilité à la cavitation, la résistance cellulaire au dessèchement chez les arbres tropicaux, de même que leurs liens avec la croissance.

### ***Des écosystèmes caribéens originaux***

L'écosystème forestier le plus sec, la forêt sèche (FS), est caractérisée par une faible pluviométrie annuelle et une saison sèche marquée par un fort déficit hydrique. Cet écosystème est composé de plusieurs groupes phénologiques. Les espèces décidues perdent leurs feuilles au cours de la période de faible disponibilité en eau et coexistent avec les espèces sempervirentes, capable de maintenir leur canopée au cours de la saison sèche. Les espèces brévidécidues peuvent être défeuillées pendant de courtes périodes au cours de la saison sèche. Les adaptations de chaque groupe ont été décrites dans plusieurs études considérant certains traits fonctionnels, tels que les motifs de croissance (Daubenmire 1972, Chapman et Chapman 1990 ; Brochert et Riviera 2001), les stratégies d'acquisition du carbone (Chabot et Hicks 1982 ; Eamus 1999 ; Eamus et Prior 2001 ; Choat et al. 2006), la réponse à la sécheresse (Brodribb et al. 2003 ; Fu et al. 2012) et les caractéristiques hydrauliques du xylème (Sobrado 1997 ; Brodribb et al. 2003 ; Lopez et al. 2005). Les espèces décidues maximisent leur croissance et leur assimilation de carbone au cours de la

saison humide. Elles présentent de fortes SLA, teneur en azote foliaire, assimilation de carbone, et un système hydraulique plus efficient. A l'opposé de cette stratégie acquisitive, les sempervirents doivent faire face à la contrainte hydrique en saison sèche et présentent en conséquence des attributs de traits plus conservatifs. En effet, ces espèces tendent à investir dans des feuilles plus résistantes à la contrainte hydrique au prix d'une assimilation de carbone réduite en saison humide. Elles sont généralement plus résistantes à la cavitation au prix d'un système hydraulique moins efficient.

L'écosystème forestier le plus humide, la forêt de nuage d'altitude (FN), reçoit de fortes précipitations annuelles et est sujet à une couverture nuageuse fréquente. Le brouillard persistant induit un faible rayonnement annuel et une humidité extrême. Un phénomène de précipitation horizontale distingue ce type de forêt des formations de basse altitude (Bruijnzeel et Proctor 1995 ; Goldsmith et al. 2013). De plus, des températures basses et de forts vents sont classiquement associés à cet écosystème. Dans les forêts de nuage présentant une certaine homogénéité dans la distribution de leur précipitation, des épisodes ponctuels et imprévisibles de sécheresse atmosphérique peuvent intervenir au cours d'une journée ou au cours de périodes plus étendues (Bruijnzeel et al. 2011). A cause d'une large distribution des FN sur le globe, les conditions environnementales s'appliquant à ce type forestier sont très variables, induisant des observations contradictoires et une compréhension limitée de l'écophysologie des espèces de FN. En effet, la petite stature caractérisant les arbres de FN a suscité de nombreux questionnements ayant produit des hypothèses variées. La première concerne la forte humidité atmosphérique. Cette humidité pourrait limiter la transpiration et donc la croissance à travers une alimentation en nutriments réduite par le faible flux d'eau entrant dans le système racinaire (Beard 1944 ; Leigh 1975). Certains résultats ont soutenu (Weaver et al. 1973) ou contredit (Grubb 1977 ; Medina et al. 1981 ; Cavelier 1990) cette hypothèse. La seconde hypothèse se base sur l'architecture hydraulique. Cavelier (1996) a proposé une limitation de la croissance due à l'architecture hydraulique des arbres de FN, avec une conductance hydraulique des branches trop faible pour compenser les pertes hydriques se produisant lors des éclaircies. Cependant, là encore, certains résultats contradictoires ont été reportés (Zotz et al. 1998). Les données concernant la résistance à la sécheresse des espèces de FN sont rares. Le peu de résultats disponibles concernant ces formations décrivent des espèces sensibles au dessèchement (Oliveira et al. 2014).

## ***Hypothèses de travail et objectifs***

En Guadeloupe, FN et FS sont structurés par des cortèges floristiques propres avec peu d'espèces transgressives (Rollet 2010). Nous faisons l'hypothèse que les espèces caractéristiques de ces différents écosystèmes, adaptées à leur milieu, présenteront des valeurs optimales de traits hors contrainte hydrique et avec un effet des saisons bien différents entre ces écosystèmes. Comme, les variations climatiques intra-annuelles en FN sont faibles, nous supposons que la diversité interspécifique dans cet écosystème sera réduite, avec une tendance probable des espèces à l'isohydrie. En revanche, les contrastes saisonniers marqués et la coexistence de différents groupes phénologiques en FS laissent présager une forte diversité de stratégies de réponse à la contrainte hydrique (isohydriques chez l'espèce décidue et anisohydriques chez les espèces sempervirentes).

L'objectif de ce chapitre est de caractériser 1) les différences fonctionnelles existant en FS et FN, 2) les stratégies de gestion hydrique existant dans les écosystèmes tropicaux, via l'étude de deux modèles forestiers contrastés (FS et FN) soumis à l'effet d'un déficit hydrique saisonnier, et 3) la résistance à la sécheresse des espèces natives et dominantes dans ces forêts. Pour cela, nous avons déterminé les motifs saisonniers de croissance pour chacune des 8 espèces étudiées et analysé les variations saisonnières de 20 traits fonctionnels intervenant à l'échelle de la cellule, de la feuille, des branches et des individus afin de comprendre les patterns à l'origine de la diversité fonctionnelle dans les forêts tropicales.

## 3.2 Matériel et méthode

---

### 3.2.1 Sites d'études et espèces sélectionnées

---

#### *Localisation des sites et données météo*

La présente étude a été conduite dans deux sites de l'archipel Guadeloupéen présentant des régimes de précipitation fortement contrastés. La station de forêt de nuage (FN) se localise sur l'île de la Basse-Terre, au sommet de la « Mamelle Pigeon » (61°44'O ; 16°10'N ; 786m d'altitude). La station de forêt sèche (FS) se situe en Grande-Terre, dans le « Parc Paysager de Petit-Canal » (61°29'O ; 16°22'N ; 20 m d'altitude). La caractérisation climatique de chaque site a été effectuée à partir des données de stations Météo France-INRA de Godet, localisée à 3km de la station de FS, et Météo France-INRA de Duclos localisée à 8km de la station de FN. Un pluviomètre, installé par Météo France sur le Morne Léger depuis 2011, à 1,2 km de la Mamelle Pigeon, a permis d'accéder à des données de pluviométrie plus représentatives de cette station.

Les moyennes et erreurs standard de cumuls mensuels de précipitation et d'évapotranspiration ont été calculées sur la période 2000-2014. La température, l'humidité atmosphérique, la teneur en eau du sol, et un bilan hydrique (correspondant à la différence entre les précipitations et l'évapotranspiration au cours du mois précédant les mesures) ont été mesurés au cours de chaque session de mesures.

#### *Caractérisation physico-chimique des sols*

Des échantillons de sols ont été prélevés à la tarière à hélice jusqu'à 60cm de profondeur à raison de 4 répétitions par station et par couche. En FS, la roche mère calcaire étant atteinte dès 20 cm de profondeur, seules les couches 0-20 cm et 20-30 cm ont été prélevées. En FN, le sol étant plus profond, les couches 0-20, 20-40 et 40-60cm ont fait l'objet de prélèvements. La composition physico-chimique de chaque échantillon a été analysée au laboratoire Celesta-lab de Montpellier. Normes utilisées : Humidité résiduelle : NF ISO 11465 / pH : NF ISO 10390 / Calcaire total : NF ISO 10693 / Calcaire actif : NF X 31-106 / Granulométrie : X 31-107 / Bases échangeables : NF X 31-108 / Carbone organique : NF ISO 14235 / Azote total : NF

ISO 13878 / Conductivité électrique : NF ISO 11265 / Phosphore Dyer : NF X 31-160 / Phosphore Joret-Hébert : NF X 31-161 / Phosphore Olsen : NF ISO 11263 / Cuivre, manganèse et zinc : NF X 31-120 / Bore : NF X 31-122 / CEC : NF X 31-130 / Mise en solution métaux lourds : IT/TER/10 / Dosage métaux lourds : NF EN ISO 11885 / IPC : FD X 31-146 / Eléments extraits au DTPA : NF X 31-121.

La relation entre le potentiel hydrique et la teneur en eau du sol a été établie pour chaque couche et pour chaque station, de manière à connaître l'évolution du potentiel hydrique du sol entre les saisons. Les prélèvements ont été réhydratés avec de l'eau distillée, en veillant à maintenir la structure des agrégats. La roche mère de FS a été grossièrement fragmentée. Après un temps de ressuyage sur papier wattman, les échantillons ont été hermétiquement encapsulés et un temps d'équilibrage du potentiel hydrique au sein de la capsule a été appliqué pendant 12h. Une première pesée, couplée à des mesures de potentiel hydriques effectuées à l'aide d'un potentiomètre WP4 (Decagon devices, USA) ont été effectuées. Les échantillons ont ensuite été graduellement desséchés à l'air libre, mis à rééquilibrer pendant 12h et des pesées, couplées à des mesures de potentiels hydrique ont été successivement effectuées. A l'issue de ces mesures, les échantillons ont été placés à l'étuve à 105°C pendant 48h minimum afin d'obtenir leurs masses sèches. La teneur en eau (TE) du sol a été calculée comme le rapport de la quantité d'eau dans le sol ramené à sa masse fraîche en pourcentage ;

$$TE = \frac{Mh - Ms}{Ms} \times 100$$
avec Mh la masse fraîche Ms la masse sèche après 48h de séchage à l'étuve à 105°C. La capacité au champ a été définie comme étant la teneur en eau après réessuyage.

### ***Choix des espèces et périodes de mesures***

Huit espèces d'angiospermes natives et dominantes dans la canopée ont été sélectionnées (Tableau 3-1, voir section 2.2 pour plus de détail concernant le choix des stations et espèces et l'annexe 2 concernant la description taxonomique et morpho anatomique des espèces). Les mesures en saison sèche ont été effectuées de février à avril 2014 et les mesures de saison humide ont eu lieu entre novembre et décembre 2014, sur des feuilles et branches de lumière d'au moins quatre individus adultes par espèces.

Tableau 3-1 : Nom, famille, habitat et phénologie des espèces sélectionnées. La nomenclature employée est celle de l' « international plant name index » (inpi.org). Les informations relatives à l'écologie et à la phénologie sont issues de l'ouvrage de Rollet (2011) et les aires de répartition de Fournet (2002).

Espèce	Famille	Ecologie	Phénologie foliaire	Aire de répartition
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg	Burseraceae	FS	Décidue	Amérique centrale
<i>Citharexylum spinosum</i> L.	Verbenaceae	FS	Brévidécidue	Amérique centrale
<i>Guapira fragrans</i> (Dum.Cours.) Little	Nyctaginaceae	FS	Sempervirente	Amérique centrale
<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam.	Sapotaceae	FS	Sempervirente	Amérique centrale
<i>Chorizanthe alpinus</i> (Sw.) R.A. Howard	Melastomataceae	FN	Sempervirente	Petites Antilles
<i>Ilex sideroxyloides</i> (Sw.) Griseb.	Aquifoliaceae	FN	Sempervirente	Antilles
<i>Rapanea trinitatis</i> (A. DC.) Mez	Primulaceae	FN	Sempervirente	Petites Antilles
<i>Richeria grandis</i> Vahl	Phyllanthaceae	FN	Sempervirente	Amérique centrale

### 3.2.2 Echanges gazeux et potentiels hydriques

Les mesures ont été effectuées sur chacun des 4 individus prélevés par espèce, sur les dernières feuilles adultes émises excisées. Le taux d'assimilation maximale de dioxyde de carbone ( $A_{max}$ ) et la conductance stomatique ( $g_s$ ) ont été mesurés entre 9:00 et 12:00 avec un analyseur portable IRGA (Ciras-2, PP systems, UK) doté d'un capteur d'humidité et de température. Les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées dans des conditions de température et d'humidité ambiante, sous rayonnement saturant ( $PAR=1600 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ) et pour une concentration de  $CO_2$  fixée à 380 ppm. L'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (WUE) a été calculée comme le rapport  $A_{max}/g_s$ . Au cours de ce même jour, des mesures de potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_{pd}$ ) ont été effectuées avant le lever du soleil sur 3 feuilles par individu avec une chambre à pression Scholander (Plant Moisture Stress, Corvallis, USA). Des mesures de potentiel hydrique foliaire minimum ( $\Psi_{min}$ ) ont été réalisées sur ces mêmes individus entre 12:00 and 14:00. Des mesures additionnelles d'échanges gazeux, de  $\Psi_{pd}$  et de  $\Psi_{min}$  ont été effectuées au cours de la période 2012-2014 afin de couvrir

une large gamme de potentiels hydriques foliaires et d'établir les courbes  $g_s-\Psi_{min}$ . Ces courbes ont été ajustées selon la fonction sigmoïde suivante (Guyot et al. 2012, Klein et al. 2014):

$$g_s = \frac{a}{1 + \exp\left(-\frac{\Psi_{min}-g_{s0}}{b}\right)}$$

Les potentiels induisant 50% ( $\Psi_{gs50}$ ) et 25% ( $\Psi_{gs25}$ ) de perte de conductance stomatique ont été calculés à partir de cette équation et des paramètres a et b ajustés pour chaque espèce.

---

### 3.2.3 Courbes pression-volume et paramètres associés

---

Les courbes pression-volume ont été construites à partir d'une dernière feuille adulte émise de trois individus par espèces. Les limbes et pétioles ont été prélevés, enveloppés dans un sac en plastique noir et réhydratés dans de l'eau distillée pendant une nuit. Les courbes ont été établies au cours d'un dessèchement graduel contrôlé par la chambre à pression, en mesurant régulièrement le potentiel hydrique de la feuille et sa masse. Les mesures ont été réalisées jusqu'à atteindre cinq points après le point de perte de turgescence. Les feuilles ont été séchées à l'étuve à 80° C pendant 48 h. Les paramètres dérivés de ces courbes sont le potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\pi_0$ ), le potentiel hydrique à la perte de turgescence ( $\Psi_{tip}$ ), la teneur en eau relative au point de perte de turgescence ( $RWC_{tip}$ ) et le module d'élasticité ( $\epsilon$ ). Ce dernier paramètre a été déterminé selon Schulte (1985) :  $\epsilon = \frac{\Delta P}{\Delta RWC}$

$\Delta P$  est la variation de pression de turgescence (MPa) et  $\Delta RWC$  est la variation de la teneur en eau relative entre la turgescence maximale et nulle.

---

### 3.2.4 Traits hydrauliques : taux d'embolie native, conductivité spécifique et foliaire

---

Nous avons utilisé la méthode de mesure hydraulique introduite par Sperry et al. en 1988, basée sur la différence de conductance de petits échantillons de tiges. La conductance native ( $K$ ) à basse pression (0,0006 MPa) est d'abord mesurée, puis suite à un flush à haute pression (0,1 MPa), la conductance maximale ( $K_{\max}$ ) est obtenue. Le taux de perte de conductance hydraulique natif (PLC) est calculé suivant l'équation de Tyree et Sperry (1989) :

$$PLC = 100 \times \frac{(1 - K)}{K_{\max}}$$

Cinq à dix segments ( $\approx 15$  cm de longueur) des dernières unités de croissances distales, par rapport au point d'excision, ont été recoupés sous l'eau et leur écorce a été retiré. Les segments de tige ont ensuite été enveloppés dans du ruban téflon et installés dans un manifold de XYL'EM flow meter (Bronkhorst, France) relié à un réservoir pressurisé contenant une solution de KCl à 10mM (Le KCl a été dissous dans une eau distillée dégazée et cette solution a été filtrée à 0,2 $\mu$ m). L'injection de la solution suivait la direction naturelle du flux hydrique dans la plante. Ces segments étaient issus de branches provenant de 3 individus par espèce. Les branches prélevées avant 8:00, ont été immédiatement enveloppées dans des sacs en plastique noirs et transportées au laboratoire.

La conductivité foliaire ( $K_l$ ) a été calculée en standardisant  $K_{\max}$  par la longueur ( $L$ ) du segment puis par la surface foliaire ( $LA$ ) totale portée par le segment ( $K_l = K_{\max} \times L / LA$ ). La conductivité spécifique maximum  $K_s$  a été calculée en divisant  $K_{\max}$  par la surface de la section du segment (incluant la moelle,  $S$ , d'où  $K_s = K_{\max} \times L / S$ ). Nos valeurs de  $K_s$  sous-estiment donc probablement la conductivité spécifique du bois.

Les paramètres hydrauliques mesurés pour *B. simaruba* au cours de la saison sèche correspondent à l'établissement d'une nouvelle cohorte de feuilles émises par cette espèce décidue. Les feuilles étaient trop jeunes pour être prises en compte dans les mesures d'échanges gazeux et de potentiel hydrique au cours de cette période.

Les données de  $P_{50}$  proviennent des courbes de vulnérabilité établies selon la méthode explicitée dans le chapitre 4 (section 4-2). En résumé, les courbes de vulnérabilité décrivent la relation entre la PLC et le potentiel hydrique du xylème. Nous avons appliqué la méthode de



dessèchement artificiel (Sperry et al. 1988; Tyree and Sperry 1989). Des mesures de PLC couplées à des mesures de potentiel hydrique de xylème, effectuées avec un WP4 (Decagon devices), ont été effectuées sur de petits segments (2 cm de longueur) de la dernière unité de croissance lignifiée lors d'une séquence de déshydratation des branches en paillasse. Nous avons ainsi pu obtenir une courbe de vulnérabilité pour chaque espèce considérée.

---

### 3.2.5 Croissance cambiale

---

Le diamètre basal a été mesuré trimestriellement sur 4 individus matures par espèces à l'aide de dendromètres (UMS, Munich, Germany) pendant la période 2012-2014. La croissance cambiale a été calculée selon la formule suivante

$$\Delta D = \frac{W2 - W1}{t2 - t1}$$

Où W2 et W1 représentent le diamètre basal à t2 et t1, respectivement. La période entre chaque mesure a été calculée en jours.

---

### 3.2.6 Traits foliaires chimiques et anatomiques

---

Au cours de la saison humide, 10 feuilles par individus ont été collectées. La surface foliaire a été mesurée avec un planimètre (Licor 3000C, Li-Cor, NE, USA). La SLA a été déterminée pour chaque feuille comme étant le ratio entre la surface d'une feuille et sa masse sèche, obtenue après un passage à l'étuve à 80°C pendant 48h. 3 feuilles par individus ont été broyées à 200 µm, des sous échantillons de 0,3 mg ont fait l'objet d'une combustion afin d'analyser leur composition en isotopes stables du carbone à l'aide d'un spectromètre de masse Isoprime Elementar (Isoprime, Manchester, UK). La composition isotopique du carbone a été calculée :

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{R_e - R_{st}}{R_{st}} \times 1000$$

Où  $R_e$  et  $R_{st}$  sont les ratios  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de l'échantillon et du standard Pee Dee Belemnite, respectivement.

La teneur en carbone et azote total de ces feuilles a été dosée à l'aide d'un analyseur CHN (NC 2100 soil, CE instruments, Italie).

---

### **3.2.7 Analyse des données**

---

Les analyses statistiques ont été effectuées sous XLstat (Addinsoft). Des analyses de variance (Anova) ont été effectuées pour évaluer les différences de moyennes de traits entre les écosystèmes en saison sèche et en saison humide. Des analyses en composante principale (ACP) ont été effectuées sur les moyennes spécifiques en saison sèche et humide. L'effet de la saison sur les réponses spécifiques a été testé en utilisant des Anova. Des tests de Tukey ont permis de déterminer les différences entre espèces paires à paires dans chaque écosystème, aux deux saisons.

## 3.3 Comparaison fonctionnelle de la forêt sèche et de la forêt de nuage

### 3.3.1 Résultats

#### 3.3.1.1 Caractéristiques pédoclimatiques

Les données météorologiques obtenues sur une période de 14 ans (2000-2014) ont montrés de forts contrastes entre les deux écosystèmes considérés. La FS a reçu en moyenne 1 330 mm de pluie par an (min : 987 mm an<sup>-1</sup>; max : 2 209 mm an<sup>-1</sup>), distribuée inégalement (Figure 3-2). L'évapotranspiration potentielle a excédé la pluviométrie pendant 10 mois de l'année, aboutissant à un bilan hydrique négatif pendant la majeure partie de l'année. La FN a reçu une quantité de pluie significativement plus élevée au cours de l'année avec une moyenne de 4 644 mm par an (min : 3 370 mman<sup>-1</sup>; max : 4 644 mm an<sup>-1</sup>). Les précipitations mensuelles ont toujours été supérieures à l'évapotranspiration, d'où un bilan hydrique positif tout au long de l'année.

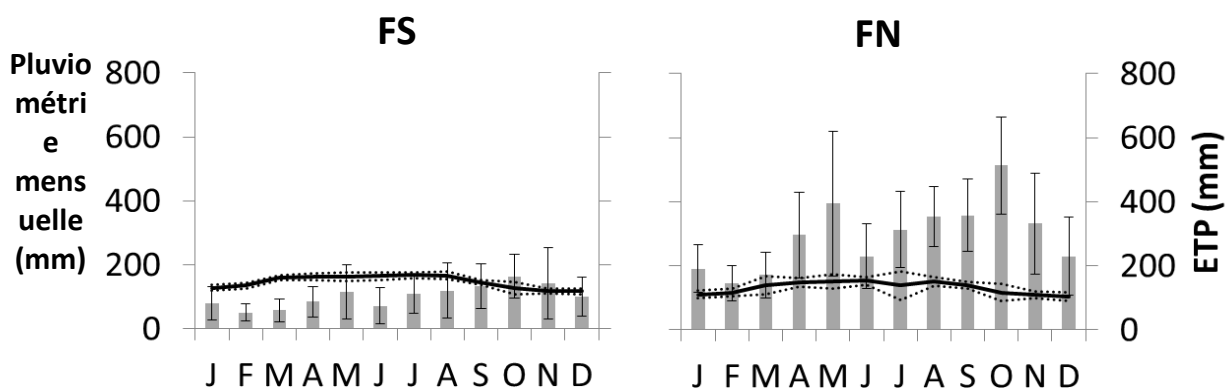


Figure 3-2 Pluviométrie et évapotranspiration potentielle (ETP) entre 2000-2014. Les barres de l'histogramme représentent les cumuls mensuels de pluviométrie avec leurs erreurs standards. La ligne noire représente les cumuls d'ETP mensuelle avec les erreurs standards figurées par les lignes en pointillés. Les données sont issues des stations Météo France-INRA de Godet, localisée à 3km de la station de FS, et Météo France-INRA de Duclos localisée à 8 km de la station de FN.

Le tableau 3-2 illustre les différentes propriétés physico-chimique des sols des deux écosystèmes. Le sol de FS était plus alcalin, présentait plus de nutriments (P, K, Mg, Na) et avait une capacité d'échange cationique (CEC) supérieure à celle du sol de FN.

Tableau 3-2 : Propriétés physico-chimiques des sols de FS et de FN entre 0 et 20 cm de profondeur.

	pH	Calcaire (g kg <sup>-1</sup> )	CEC Metson (cmol+ kg <sup>-1</sup> )	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (g kg <sup>-1</sup> )	K <sub>2</sub> O (g kg <sup>-1</sup> )	MgO (g kg <sup>-1</sup> )	Na <sub>2</sub> O (g kg <sup>-1</sup> )
FN	5,5	0	19,5	0,063	0,128	0,410	0,100
FS	7,7	232	36,5	0,084	0,261	0,977	0,243

La teneur en eau du sol entre 0 et 20 cm de profondeur était à capacité au champ à 38% en FS et à 32% en FN (Figure 3-3). En FS, la roche mère a été atteinte au-delà d'une profondeur de 20 cm. La roche mère calcaire de grande-Terre est un substrat poreux qui présente une faible rétention d'eau (teneur en eau faible à capacité au champ 13% et faible stock d'eau facilement disponible pour les plantes). En revanche en FN, les couches plus profondes montrent des caractéristiques similaires à celle de la couche supérieure. La capacité de rétention de l'eau dans le sol de FS est donc bien moindre qu'en FN.

La comparaison des teneurs en eau du sol en saison sèche et humide au cours des campagnes de terrain de 2014 est présentée dans le Tableau 3-3. La teneur en eau du sol a diminué de moitié en saison sèche en FS, alors que la diminution était de 30% en FN (diminution significative dans chaque station voir légende du tableau). Ces variations de teneurs en eau correspondent à une diminution significative de la disponibilité en eau du sol en FS (de 0 à -2,2 MPa). En revanche, le sol de montagne a gardé un potentiel hydrique élevé, supérieur à -0,2 MPa, toute l'année ; d'où une forte disponibilité en eau pour les arbres de FN, quelle que soit la saison. Ces résultats sont confirmés par les valeurs de potentiel hydrique de base ( $\Psi_{pd}$ ) obtenues chez les espèces de FN et FS, au cours des différentes campagnes de mesures. En effet, l'évolution des  $\Psi_{pd}$  traduit l'évolution de la disponibilité en eau du sol pour les arbres. Or, les  $\Psi_{pd}$  en FN sont restés supérieurs à -0,5 MPa tout au long de l'année, alors qu'en FS les valeurs ont diminué jusqu'à atteindre -3 MPa (Figure 3-5).

Concernant les différences climatiques entre saison, les températures ont été plus élevées en FS qu'en FN, tandis que l'humidité relative de l'air était supérieure en FN (Tableau 3-3). Les

photographies satellites indiquent la présence d'une couverture nuageuse plus importante sur la station de FN en saison humide qu'en saison sèche (Figure3-4).

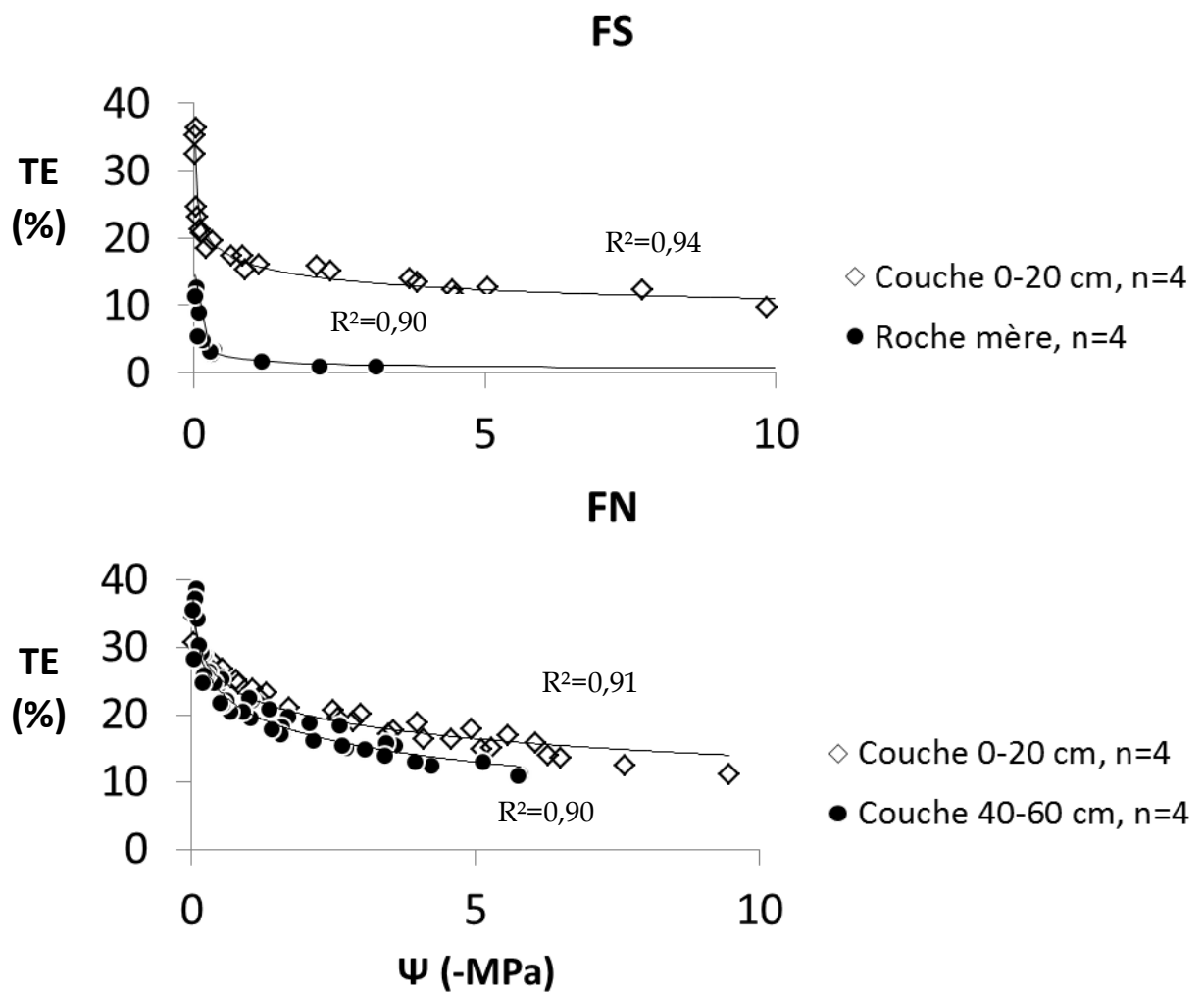
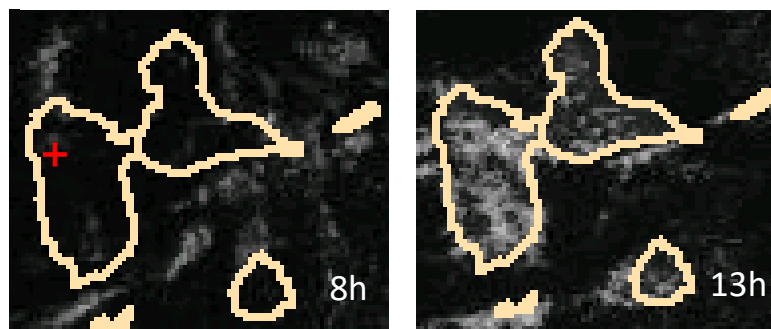


Figure 3-3 Relation entre le potentiel hydrique ( $\Psi$ ) et la teneur en eau (TE) des sols. En FS, la relation a été établie pour la couche 0-20 cm ainsi que pour la roche mère calcaire affleurant fréquemment. En FN, la relation a été établie pour la couche superficielle 0-20 cm et pour celle entre 40 et 60 cm de profondeur.

Tableau 3-3 Caractéristiques climatiques au cours des campagnes de mesures en saison sèche et humide de 2014 sur les deux sites d'études. Les données de température et d'humidité sont issues des stations météo-France de Godet (FS) et Duclos (FN). La teneur en eau du sol était significativement différente entre les saisons au sein de chaque station ( $p=0,01$ ). Elle est aussi apparue significativement différente entre les deux stations en saison humide ( $p=0,02$ ) et sèche ( $p<0,0001$ ).

	FS		FN	
	humide	sèche	humide	sèche
Température journalière minimale (°C)	19,7	22,5	18,7	20,9
Température journalière moyenne (°C)	23,7	26,1	22,4	24,3
Température journalière maximale (°C)	28,8	30,4	27,6	29
Humidité relative journalière minimale (%)	56	49	75	76
Humidité relative journalière moyenne (%)	79	73	95	99
Humidité relative journalière maximale (%)	93	90	100	100
Teneur en eau du sol à 20 cm de profondeur (%)	30 ( $\pm 7$ )	14 ( $\pm 2$ )	48 ( $\pm 7$ )	35 ( $\pm 1$ )
Potentiel hydrique du sol (MPa)	0	-2,2	0	0
Bilan hydrique (mm)	38,7	-48,6	151,4	-109,8

### Saison humide



### Saison sèche

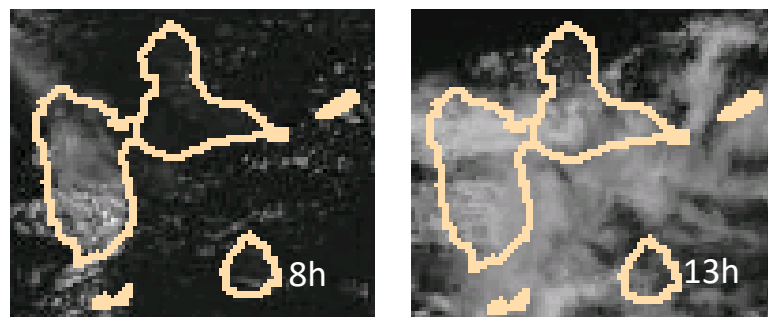


Figure 3-4 Photographies satellites à 8h et 13h lors des jours de mesures en saison humide et en saison sèche. La croix rouge indique la station de FN.

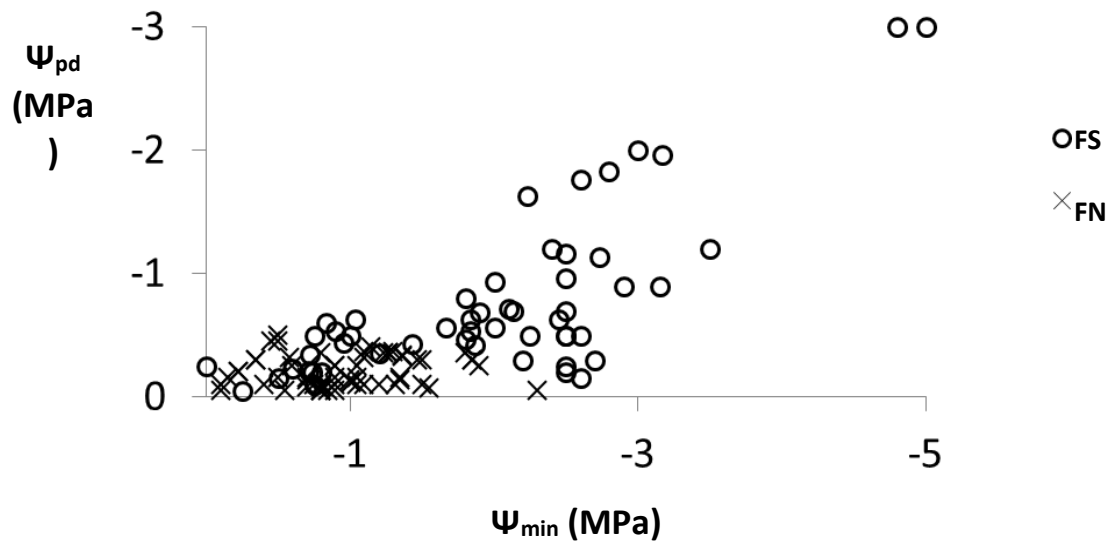


Figure 3-5 Relation entre le potentiel hydrique foliaire minimum et le potentiel de base pour 8 espèces de FS et FN.

### 3.3.1.2 Croissance des arbres, morphologie et chimie foliaires

Les arbres de FN sont plus petits et leur croissance cambiale annuelle a été plus faible que celle des arbres de FS. De même, les feuilles de FN ont présenté des SLA et des teneurs en nutriments foliaires (N, P, K, Ca) plus faible qu'en FS (Tableau 3-4). En revanche, la discrimination isotopique du  $^{13}\text{C}$  a été moindre dans les feuilles des arbres de FN.

Tableau 3-4 Traits relatifs à l'arbre (hauteur et croissance cambiale  $-\Delta D-$ ) et traits relatifs aux feuilles, (surface spécifique foliaire  $-\text{SLA}-$ , et compositions chimiques et isotopique) en forêt sèche et de nuage. La moyenne de chaque trait est suivie de l'erreur standard ( $\pm$ ) et du coefficient de variation (C.V.) associé. Les astérisques montrent les différences entre écosystèmes. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ )

	n	FS	C.V. (%)	FN	C.V. (%)	FS vs FN
Hauteur (m)	32	6,2 $\pm$ 0,4	23	4,7 $\pm$ 0,5	41	*
$\Delta D$ (cm an <sup>-1</sup> )	32	0,40 $\pm$ 0,07	57	0,18 $\pm$ 0,05	104	*
SLA (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	32	117,6 $\pm$ 8	25	82,6 $\pm$ 3,3	17	***
Teneur en N foliaire (%)	32	2,08 $\pm$ 0,03	18	1,57 $\pm$ 0,02	18	***
Teneur en C foliaire (%)	32	47 $\pm$ 0,2	6	47,5 $\pm$ 0,2	6	ns
Teneur en P foliaire (%)	32	0,12 $\pm$ 0,01	56	0,07 $\pm$ 0,00	18	**
Teneur en K foliaire (%)	32	1,25 $\pm$ 0,08	78	0,71 $\pm$ 0,03	49	*
Teneur en Ca foliaire (%)	32	2,15 $\pm$ 0,11	65	0,89 $\pm$ 0,03	43	**
Teneur en Na foliaire (%)	32	0,32 $\pm$ 0,07	84	0,38 $\pm$ 0,05	49	ns
Teneur en Mg foliaire (%)	32	0,40 $\pm$ 0,02	59	0,29 $\pm$ 0,01	30	ns
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	32	-29,5 $\pm$ 0,2	3	-28,6 $\pm$ 0,3	5	***



### 3.3.1.3 Effet des variations saisonnières sur l'écophysiologie des arbres

Nous avons choisi de présenter, en premier lieu les résultats obtenus en saison humide. Les arbres devraient, dans ces conditions environnementales, montrer des performances maximales et des réponses fonctionnelles proches de leur optimum dans les deux écosystèmes étudiés. Puis, nous montrerons les résultats obtenus après une réduction significative des précipitations en saison sèche.

#### *3.3.1.3.1 Traits écophysiologiques en saison humide*

Douze traits écophysiologiques ont été mesurés. Cinq correspondaient à des mesures *in situ*, de potentiels hydriques et d'échanges gazeux foliaires. Quatre correspondaient aux paramètres des courbes pression-volume et trois aux paramètres hydrauliques. Un trait démographique, la croissance, a aussi été mesuré.

Au cours de la saison humide, peu de différences sont apparues entre les traits des deux écosystèmes (Tableau 3-5). Seul cinq traits sur treize étaient significativement différents ( $\Psi_{pd}$ ,  $\pi_0$ ,  $\varepsilon$ ,  $K_s$  et  $\Delta D$ ). En FS, les arbres débutaient leur journée avec des potentiels de base inférieurs à ceux mesurés en FN, résultats cohérents avec les concentrations en solutés intracellulaires élevées en FS. Les cellules foliaires étaient plus rigides et la conductivité hydraulique spécifique plus élevée en FS. La croissance cambiale des espèces de FS a été plus rapide que celle des espèces de FN.

Les coefficients de variation reportés pour chaque trait indiquent une variabilité interspécifique globalement comparable entre les écosystèmes, à l'exception de la croissance. Les espèces de FN ont montré des différences interspécifiques de croissance,  $\Delta D$ , supérieures aux espèces de FS.

Tableau 3-5 Traits écophysologiques et croissance cambiale par écosystème au cours de la saison humide. La moyenne de chaque trait est suivie de l'erreur standard ( $\pm$ ) et du coefficient de variation (C.V.) associé. Les astérisques montrent les différences entre écosystèmes. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ ).

	Traits	FS	C.V. (%)	FN	C.V. (%)	FS vs FN
Mesures <i>in situ</i>	$\Psi_{pd}$ (Mpa)	-0,40 $\pm$ 0,05	46	-0,27 $\pm$ 0,02	36	*
	$\Psi_{min}$ (Mpa)	-1,21 $\pm$ 0,18	55	-1,37 $\pm$ 0,08	24	ns
	$A_{max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	12,99 $\pm$ 1,38	40	12,85 $\pm$ 0,93	29	ns
	$g_s$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	186,67 $\pm$ 27,07	54	168,89 $\pm$ 23,31	55	ns
	WUE ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	81,9 $\pm$ 9,3	42	110,3 $\pm$ 20,6	74	ns
Courbes pression-volume	$\pi_0$ (Mpa)	-1,42 $\pm$ 0,09	24	-1,11 $\pm$ 0,10	31	*
	$\Psi_{tip}$ (Mpa)	-1,67 $\pm$ 0,11	25	-1,39 $\pm$ 0,12	29	ns
	RWC <sub>tip</sub> (%)	91,43 $\pm$ 0,58	2	87,98 $\pm$ 2,19	9	ns
	$\varepsilon$ (Mpa)	16,18 $\pm$ 1,21	28	11,06 $\pm$ 1,56	49	*
Hydraulique	PLC (%)	15,73 $\pm$ 3,71	67	7,97 $\pm$ 2,00	57	ns
	$K_s$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa}$ )	4,04 $\pm$ 0,74	69	1,85 $\pm$ 0,3	55	*
	$K_l$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa } 10^{-5}$ )	98,12 $\pm$ 18,84	72	65,21 $\pm$ 13,81	73	ns
Démographique	$\Delta D$ (mm mois <sup>-1</sup> )	0,042 $\pm$ 0,010	78	0,008 $\pm$ 0,003	144	**

En saison humide, les différences fonctionnelles entre les deux écosystèmes sont donc minimales à l'échelle foliaire et hydraulique, comme le confirme l'analyse en composante principale (ACP). En effet, cette analyse illustre graphiquement une absence de discrimination entre la réponse des espèces de FN et de FS en saison humide. L'ACP explique 73% de la variabilité.  $\pi_0$  et  $\Psi_{tip}$  sont les variables contribuant de plus à l'axe 1 du côté positif et  $\varepsilon$  et  $K_s$  du côté négatif (Tableau 3-6 Figure 3-6). Concernant l'axe 2, PLC et  $A_{max}$  sont les variables contribuant le plus du côté positif et  $\Psi_{pd}$  et  $\Psi_{gs50}$  au côté négatif.

Tableau 3-6 Vecteurs propres des moyennes spécifiques de traits pour les trois premiers axes de l'ACP mesurés en saison humide. ACP obtenue à partir d'une matrice de 13 traits x 8 espèces. Les variables sont classées en fonction de leur valeur absolue le long de l'axe 1. Les vecteurs propres ayant les valeurs absolues les plus élevées sont indiqués en gras. Les valeurs entre parenthèse indiquent le pourcentage de variance expliqué par chaque axe.

	Axe 1 (58,46%)	Axe 2 (14,99%)	Axe 3 (12,11%)
$\pi_0$	<b>0,356</b>	0,145	0,218
$\varepsilon$	<b>-0,348</b>	-0,001	-0,097
$\Psi_{tlp}$	<b>0,344</b>	0,192	0,215
$K_s$	<b>-0,330</b>	-0,243	-0,013
$K_l$	-0,312	-0,283	0,146
$\Psi_{gs50}$	0,303	<b>-0,325</b>	-0,062
$\Psi_{min}$	0,295	-0,007	-0,281
$\Psi_{pd}$	0,292	<b>-0,383</b>	-0,263
$\Delta D$	-0,284	-0,119	<b>-0,436</b>
$g_s$	-0,271	0,259	<b>0,491</b>
$A_{max}$	-0,092	<b>0,370</b>	<b>-0,457</b>
PLC	-0,006	<b>0,577</b>	<b>-0,290</b>

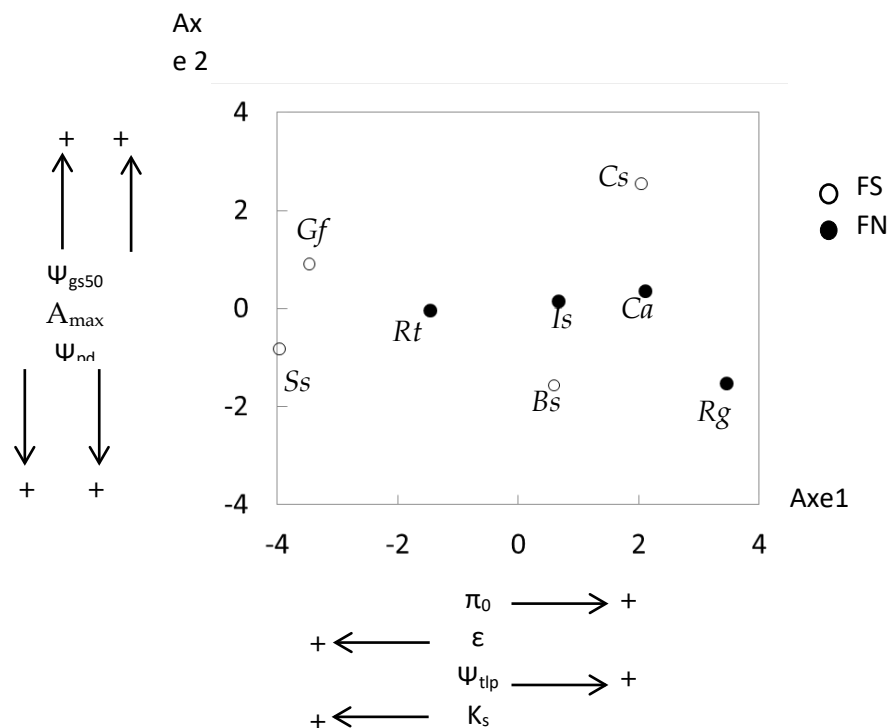


Figure 3-6 Position de 8 espèces de FN et FS sur les deux premiers axes de l'analyse en composante principale en saison humide. Les variables contribuant le plus à chaque axe et leur sens de variation sont figurés sous les axes. Les variables présentant les valeurs absolues de vecteurs propres les plus élevées sont représentées au plus proche des axes. Les vecteurs propres de chaque trait sont présentés tableau 3-6.

### 3.3.1.3.2 Traits écophysiologicals en saison sèche

Contrairement à la saison humide, le fonctionnement des espèces de FS diffère de celui des espèces de FN au cours de la saison sèche. En effet, dix traits sur treize ont montré des différences significatives entre les deux écosystèmes (Tableau 3-7). Les potentiels hydriques ( $\Psi_{pd}$ ,  $\Psi_{min}$ ), les échanges gazeux ( $A_{max}$ ,  $g_s$ ) et certains paramètres des courbes pression-volume tels que  $\Psi_{t_{lp}}$  et  $\pi_0$  étaient moins élevés en FS qu'en FN. En revanche, la rigidité des cellules, l'embolie native et la conductivité hydraulique spécifique étaient plus élevées en FS qu'en FN.

On note une augmentation de la variabilité interspécifique en FS en saison sèche. Ainsi, les potentiels hydriques de base et minimum, les échanges gazeux foliaires, les paramètres hydrauliques et la croissance cambiale ont été plus variables entre les espèces de FS en saison sèche qu'en saison humide, et plus variable en FS qu'en FN en saison sèche.

Tableau 3-7 : Traits écophysiologicals et croissance cambiale par écosystème au cours de la saison sèche. La moyenne de chaque trait est suivie de l'erreur standard ( $\pm$ ) et du coefficient de variation (C.V.) associé. Les astérisques montrent les différences entre écosystèmes. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ )

		FS	C.V. (%)	FN	C.V. (%)	FS vs FN
Mesures <i>in situ</i>	$\Psi_{pd}$ (Mpa)	-1,43 $\pm$ 0,38	84	-0,11 $\pm$ 0,02	63	***
	$\Psi_{min}$ (Mpa)	-3,18 $\pm$ 0,37	37	-0,97 $\pm$ 0,08	27	***
	$A_{max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	4 $\pm$ 1,	74	12 $\pm$ 2	20	**
	$g_s$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	22 $\pm$ 7	112	349 $\pm$ 42	42	***
	WUE ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	278 $\pm$ 40	60	40 $\pm$ 0	38	***
Courbe pression volume	$\pi_0$ (Mpa)	-1,58 $\pm$ 0,07	15	-1,02 $\pm$ 0,08	27	***
	$\Psi_{t_{lp}}$ (Mpa)	-1,81 $\pm$ 0,08	14	-1,29 $\pm$ 0,11	30	***
	RWC <sub>t<sub>lp</sub></sub> (%)	90,6 $\pm$ 0,8	3	87,6 $\pm$ 1,7	7	ns
	$\epsilon$ (Mpa)	16,3 $\pm$ 1,2	24	9,8 $\pm$ 0,8	28	***
Hydraulique	PLC (%)	18 $\pm$ 4	73	8 $\pm$ 2	59	*
	$K_s$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa}$ )	3 $\pm$ 0,6	77	1 $\pm$ 0,15	58	**
	$K_l$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa } 10^{-5}$ )	131,9 $\pm$ 44,5	131	79,9 $\pm$ 17,8	89	ns
Démographique	$\Delta D$ ( $\text{mm mois}^{-1}$ )	0,010 $\pm$ 0,006	212	0,024 $\pm$ 0,008	129	ns

Les suivis réguliers *in situ* ont permis de déterminer la relation entre  $g_s$  et le potentiel hydrique des espèces sur 5 campagnes de mesures réalisé sur deux ans. Les variations relatives de  $g_s$  entre 0 et 100% permettent de comparer les potentiels hydriques correspondant à 50 ou 25% de perte de conductance stomatique, notés respectivement  $\Psi_{gs50}$  et  $\Psi_{gs25}$  (Figure 3-7b). La forte variabilité interspécifique en FS n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives entre les  $\Psi_{gs50}$  et  $\Psi_{gs25}$  des deux écosystèmes (Tableau 3-8). Cependant, lorsque *B. simaruba*, l'espèce décidue de FS est omise de la comparaison, ces deux traits sont significativement plus négatifs en FS. Les espèces sempervirentes de FN ont donc une fermeture stomatique plus sensible à une diminution de potentiel que celles de FS. Les résultats de  $\Psi_{gs50}$  et  $\Psi_{gs25}$  étaient cohérent avec les valeurs de  $P_{50}$  obtenues, car aucune différence entre les deux écosystèmes n'a été observée, si ce n'est en comparant les espèces sempervirentes.

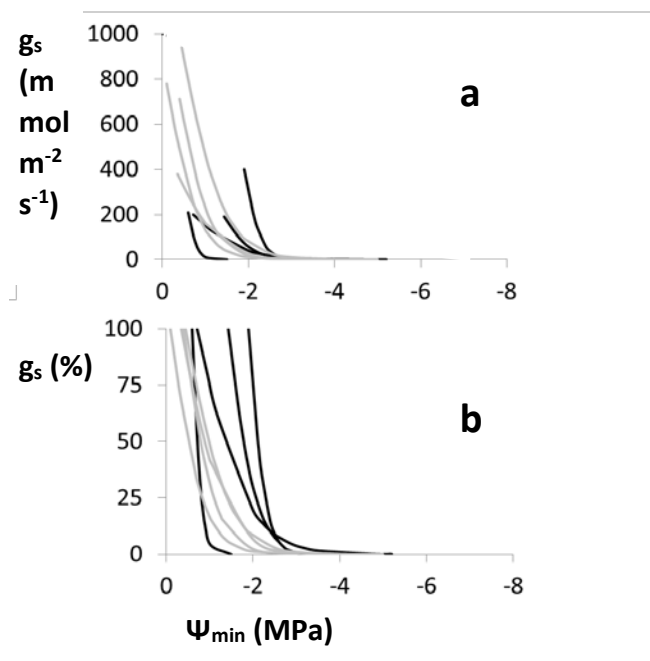


Figure 3-7 Courbes ajustées de conductance stomatique relative (a) et absolue (b) en fonction du potentiel hydrique minimum pour 8 espèces de FS (lignes noires) et FN (lignes grises). L'équation d'ajustement correspond à une fonction sigmoïde  $g_s = \frac{a}{1 + \exp\left(-\frac{\Psi_{min} - g_{s0}}{b}\right)}$  issue de Klein et al. 2014

Tableau 3-8: Valeurs moyennes par écosystème ( $\pm$  erreur standard) des potentiels hydriques foliaires minimums induisant 50% ( $\Psi_{gs50}$ ) et 25% ( $\Psi_{gs25}$ ) de diminution de conductance stomatique. Sont aussi reportées les valeurs moyennes des potentiels hydriques xylémiens induisant 50% de perte de conductivité hydraulique ( $P_{50}$ ). Les p.value sont issues des analyses de variance testant les différences entre écosystèmes.

	FS	FN	P. value
$\Psi_{gs50}$ (MPa)	-1,47 (0,29)	-0,70 (0,12)	0,052
$\Psi_{gs25}$ (MPa)	-1,74 (0,32)	-1,20 (0,17)	0,194
$P_{50}$ (MPa)	-4,89 (1,31)	-1,99 (0,50)	0,085

Certains traits ont été sensibles aux variations saisonnières en FS et en FN (Tableau 3-9). En effet, quel que soit l'écosystème considéré, les potentiels hydriques, la conductance stomatique, la WUE et la conductivité  $K_s$  ont montré des différences entre la saison sèche et la saison humide. D'autres traits sont restés stables au court de l'année : les paramètres des courbes pression-volume, la PLC, le  $K_l$  et  $\Delta D$ .

Tableau 3-9 Résultats issus des analyses de variance testant les différences entre les saisons pour chaque trait en FS et en FN. Les astérisques représentent les niveaux de significativité (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ )

	Trait	FS	FN
Mesures <i>in situ</i>	$\Psi_{pd}$	**	***
	$\Psi_{min}$	***	**
	$A_{max}$	***	ns
	$g_s$	***	**
	WUE	***	**
Courbe pression volume	$\pi_0$	ns	ns
	$\Psi_{tlp}$	ns	ns
	$RWC_{tlp}$	ns	ns
	$\epsilon$	ns	ns
Hydraulique	PLC	ns	ns
	$K_s$	*	*
	$K_l$	ns	ns
Démographique	$\Delta D$	ns	ns

L'analyse en composante principale effectuée pour la saison sèche explique 78% de la variabilité.  $g_s$ ,  $A_{max}$  et  $\pi_0$  sont les variables contribuant le plus à l'axe 1 du côté positif et  $\varepsilon$  du côté négatif (Tableau 3-10 Figure. 3-8).  $K_l$ ,  $\Delta D$ ,  $K_s$  and  $\Psi_{pd}$  sont les variables contribuant le plus du côté positif de l'axe 2. L'ACP permet de distinguer graphiquement deux groupes d'espèces le long du premier axe et de confirmer la différence de fonctionnement de ces deux écosystèmes en saison sèche.

Tableau 3-10 Vecteurs propres des traits pour les trois premiers axes de l'ACP mesurés en saison sèche, obtenus à partir d'une matrice de 12 traits x 7 espèces (excluant l'espèce décidue). Les variables sont classées en fonction de leur valeur absolue le long de l'axe 1. Les vecteurs propres ayant les valeurs absolues les plus élevées sont indiqués en gras. Les valeurs entre parenthèse indiquent le pourcentage de variance expliqué par chaque axe.

	Axe 1 (53,44%)	Axe 2 (24,17%)	Axe 3 (10,35%)
$g_s$	<b>0,378</b>	0,025	-0,025
$A_{max}$	<b>0,364</b>	0,003	-0,156
$\pi_0$	<b>0,353</b>	-0,114	-0,238
$\varepsilon$	<b>-0,353</b>	0,199	-0,163
$\Psi_{gs50}$	0,350	-0,001	-0,031
$\Psi_{tlp}$	0,319	-0,121	<b>-0,331</b>
$\Psi_{min}$	0,296	0,192	<b>0,509</b>
$K_s$	-0,239	<b>0,424</b>	-0,262
$\Psi_{pd}$	0,235	<b>0,355</b>	<b>0,459</b>
PLC	-0,224	-0,338	<b>0,491</b>
$\Delta D$	0,038	<b>0,484</b>	-0,044
$K_l$	0,011	<b>0,491</b>	0,008

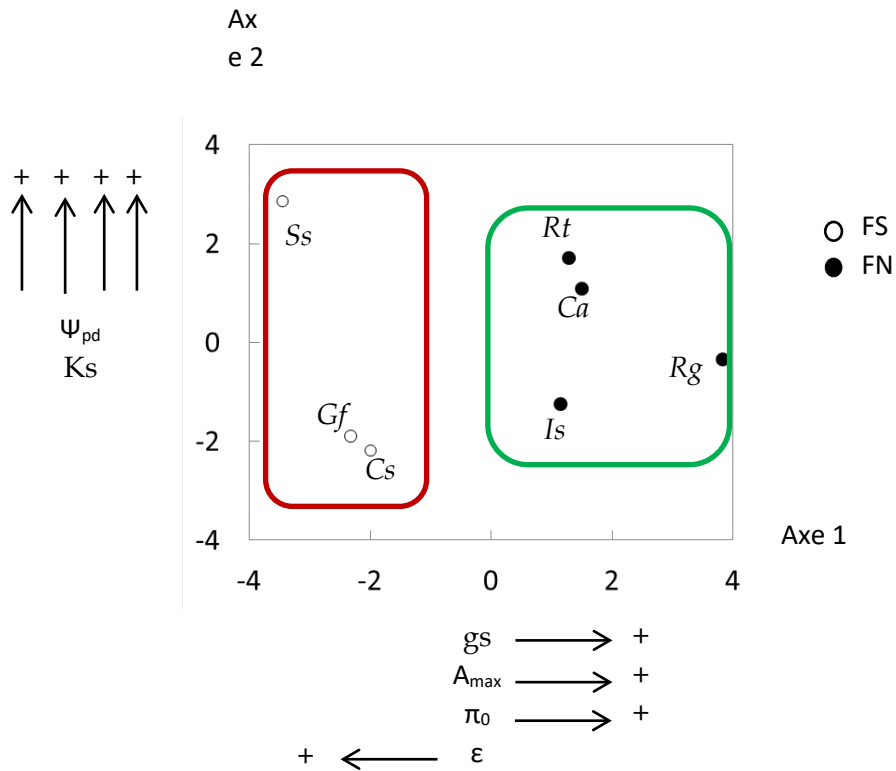


Figure 3-8 Position de 7 espèces de FN et FS sur les deux premiers axes de l'analyse en composante principale en saison sèche. Les variables contribuant le plus à chaque axe et leur sens de variation sont figurés sous les axes. Les variables présentant les valeurs absolues de vecteurs propres les plus élevés sont représentées au plus proche des axes. Les vecteurs propres de chaque trait sont présentés tableau 3-9.



---

## 3.3.2 Discussion

---

### *3.3.2.1 Des conditions pédoclimatiques contrastés*

---

Les deux sites d'étude présentent de forts contrastes pédoclimatiques. La pluviométrie annuelle relevée en FN, distribuée de façon homogène au cours de l'année, est 3 fois supérieure à celle de FS. D'autre part, en FS, la distribution des précipitations est hétérogène au cours de l'année avec une saison sèche de cinq mois marquée se traduisant par un important déficit hydrique.

L'année 2014 a montré des événements climatiques inhabituels en FN comparativement aux 14 précédentes années. Au cours de la saison humide, un temps dégagé avec une diminution de la couverture nuageuse et du brouillard a été observé, induisant une baisse de l'humidité relative de l'air. Au cours de la saison sèche, un bilan hydrique négatif exceptionnel a été mesuré malgré la présence d'une importante couverture nuageuse. Ces événements climatiques particuliers tendront certainement à devenir plus fréquents dans les montagnes insulaires de la Caraïbe. En effet, les modèles climatiques prédisent une diminution des précipitations et une augmentation de leur saisonnalité dans les Petites Antilles (Campbell et al. 2011). De plus, l'augmentation de la température de l'air entrainera probablement une montée en altitude de la ceinture de formation des nuages dans les montagnes tropicales ce qui pourrait réduire le taux d'humidité de l'air et les précipitations horizontales (Still et al. 1999 ; Foster 2001).

### 3.3.2.2 Des différences fonctionnelles entre écosystèmes induites par la contrainte hydrique saisonnière

*Les différences de croissances entre écosystèmes impliquent-elles des différences de stratégies d'acquisition et de gestion du carbone ?*

Au regard des différences pédoclimatiques caractérisant la FS et FN, nous nous attendions à observer des différences fonctionnelles marquées entre les deux écosystèmes. Des différences structurelles existent entre FS et FN. Les arbres de FN, de plus petite taille, ont montré une croissance annuelle deux fois plus lente que celle des arbres de FS. Ces résultats sont cohérents avec les résultats de la littérature, voir le Tableau 3-12, et la Figure 3-9. En effet, notre analyse des données disponibles sur la croissance des arbres dans trois écosystèmes (la forêt sèche, la forêt dense humide et la forêt de nuage) montre l'impact des précipitations sur la croissance des espèces de chaque milieu et la croissance limitée des espèces de FN par rapport à celles de FS.

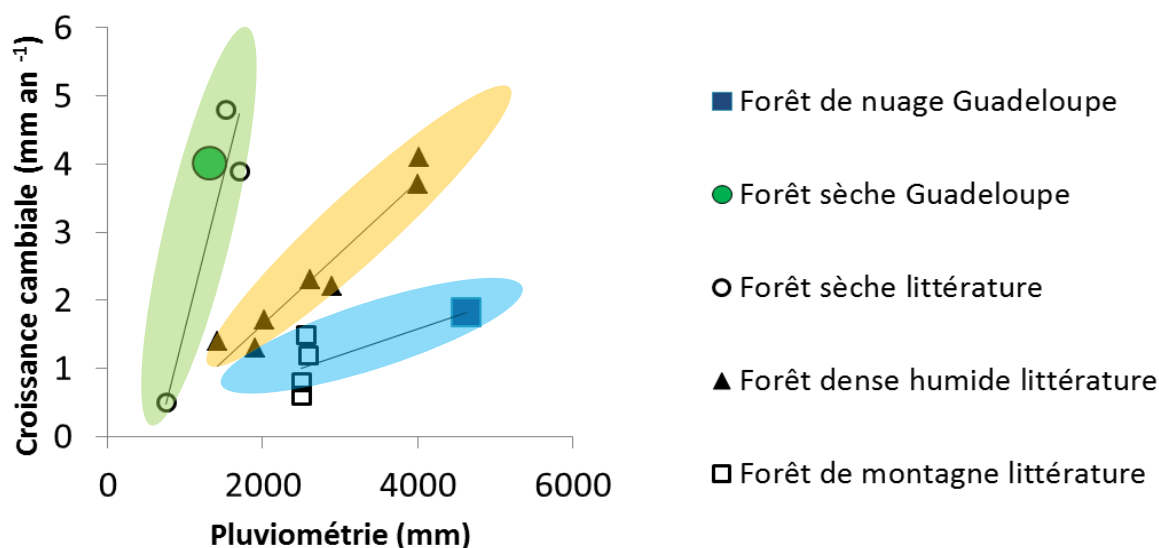


Figure 3-9 Représentation graphique des croissances cambiales de différentes formations forestières tropicales (forêt sèche, forêt dense humide, forêt de montagne) reportées dans la littérature (Tableau 3-10) et comparaison avec les valeurs obtenues en FS et FN lors de ce travail de thèse.

### ***Comment expliquer la faible croissance des arbres de FN ?***

La croissance lente des espèces de FN n'est pas corrélée à une faible capacité photosynthétique. En effet, l'assimilation du carbone des espèces de FN équivaut à celle des espèces de FS pendant la saison humide, et devient 3 fois supérieure au cours de la saison sèche. Toutefois, les basses températures en altitude (sous-estimées par les données météorologiques de la station de Duclos) contribuent certainement à un ralentissement du métabolisme des arbres en altitude (Caviere et al. 2000 ; Letts et Mulligan 2005). D'autres contraintes environnementales peuvent affecter les stratégies d'acquisition et de gestion du carbone. En effet, la forte pluviométrie intervenant en FN induit probablement un lessivage des nutriments pouvant expliquer la relative pauvreté des sols et des feuilles de FN en éléments nutritifs, comparativement à la FS. Une limitation nutritionnelle de la croissance liée à la faible teneur en N et P du sol pourrait intervenir en FN. Cette hypothèse trouve des appuis dans la littérature car des expérimentations de fertilisation ont mis en évidence une contrainte nutritionnelle dans des FN (Tanner et al. 1992 ; Tanner et al. 1998 ; Cavelier et al. 2000). De plus, la présence de fumagine ainsi que de galles sur les feuilles des espèces étudiées en altitude est frappante. Cela indique une importante pression biotique en FN. Il est donc probable que ces espèces investissent du carbone dans la synthèse de divers composants chimiques de défense contre les attaques biotiques (Agrawal et Fishbein 2006) et dans la construction de feuilles plus durables et moins digestes. Ainsi, ces dépenses carbonées, coûteuses pour les espèces de FN, pourraient être effectuées au détriment de leur croissance.

### ***La FN est-elle affectée par une contrainte hydrique ?***

Le bilan hydrique bien qu'exceptionnellement négatif au cours de la saison sèche en FN, n'a pas affecté la croissance et la photosynthèse des espèces.  $\Psi_{pd}$  est resté supérieur à -0,5 MPa tout au long de l'année, indiquant une forte disponibilité en eau du sol quel que soit la saison. Cependant, les variations climatiques (temps dégagé en saison humide/ nuageux en saison sèche, Figure 3-4) semblent expliquer la contrainte physiologique observée sur des espèces de FN. Plusieurs études ont montré une réduction des échanges gazeux foliaires voir leurs suppression en situation de brouillard et lors la formation d'un film d'eau à la surface des feuilles (Burgess et Dawson 2004 ; Reinhardt et Smith 2008 ; Smith et McClean 1989 ; Brewer et Smith 1997 ; Letts et Mulligan 2005). Nos résultats soutiennent l'hypothèse d'un effet des variables atmosphériques sur le fonctionnement des espèces de FN, mais pas avec le même déterminisme que dans la littérature précédemment citée. En effet, en Guadeloupe les

arbres de FN présentent des conductances stomatiques équivalentes à celles relevées chez arbres de FS en saison humide. Par temps clair avec moins de nuages, l'état hydrique et la conductance stomatique des arbres diminuent (Tableau 3-5 et 3-7). Dans notre expérimentation, la couverture nuageuse a donc contribué à une conductance stomatique optimale chez les espèces de FN et semble contribuer à un bon statut hydrique.

Certaines données de la littérature pourraient expliquer l'effet positif du brouillard sur le fonctionnement des arbres de FN que nous avons observé. Tout d'abord, les molécules d'eau condensées dans les nuages ou le brouillard pourraient être absorbées par les feuilles et représenterait une source d'eau non négligeable pour les arbres de FN (Gotsch et al. 2014 ; Goldsmith et al. 2013). Cette absorption foliaire pourrait contribuer à améliorer le statut hydrique des arbres. Ensuite, les espèces de FN présentent une forte sensibilité stomatique à la diminution du potentiel hydrique minimum (Figure 3-7). Or, le potentiel hydrique foliaire mesuré au cours de la journée résulte des conditions atmosphériques pour une disponibilité en eau du sol donnée, combinaison du potentiel hydrique de l'air et de celui de la rhizosphère (Bonal et Guehl 2011). La relation mise en évidence entre  $g_s$  et  $\Psi_{min}$  suggère donc un effet important des conditions atmosphériques, et notamment de l'humidité de l'air, sur la réponse stomatique en FN, en accord avec les observations de Goldsmith et al. (2013) et Gotsch et al. (2014). Malgré la présence fréquente d'une couverture nuageuse sur la FN considérée, des éclaircies peuvent avoir lieu au cours de la journée ou pendant de plus longues périodes. Cette diminution ponctuelle de couverture nuageuse, telle que celle observée au cours de la saison humide, pourrait induire une augmentation du PAR et de la VPD à l'origine de la fermeture des stomates (diminution de  $g_s$  d'un facteur 2). L'effet inhibiteur de fortes VPD sur la transpiration des arbres de FN, même en condition de forte disponibilité en eau a aussi été décrit dans d'autres FN (Jane et Green 1985 ; Motzer 2005).

### ***La croissance et le fonctionnement de la forêt sèche sont-ils impactés par le déficit hydrique saisonnier?***

Le déficit hydrique saisonnier affecte fortement le fonctionnement de la FS. Les potentiels foliaires,  $\Psi_{pd}$  et  $\Psi_{min}$ , chutent d'un facteur 3 au cours de la saison sèche, tout comme la croissance cambiale et l'assimilation de carbone. Ces observations confirment l'effet négatif de la faible disponibilité en eau du sol en saison sèche sur le fonctionnement carboné et le statut hydrique des arbres de FS. Ce résultat a largement été transcrit chez des écosystèmes

forestiers tropicaux saisonniers (Daubenmire 1972 ; Eamus 1999 ; Prior et Eamus 2004 ; Choat et al. 2006 ; Fu et al. 2012).

Malgré la diminution de la croissance des espèces de FS en saison sèche, la croissance moyenne annuelle,  $\Delta D$ , était comparable, voire supérieure, à celle mesurée en forêt humide néotropicale (Tableau 3-11, Figure 3-9). Les arbres de canopée de FS apparaissent donc adaptés à cette contrainte hydrique saisonnière et ont semblé compenser ses effets négatifs en maximisant leur acquisition de carbone au cours de la saison humide. De plus, les espèces sempervirentes de FS montrent un ensemble de traits leur permettant de maintenir leur activité physiologique et leur croissance, même réduites, au cours de la saison sèche. Ainsi, leurs cellules foliaires présentent un  $\Psi_{\text{tlp}}$  plus négatif que ceux de FN, ce qui implique une résistance des cellules foliaires au flétrissement plus importante (Bartlett et al. 2012). La  $P_{50}$  des espèces sempervirentes était remarquablement négative en FS, comparativement aux résultats de Choat et al. (2012) concernant les forêts saisonnières tropicales. Les arbres de FS semblent sujets à une plus forte régulation stomatique en cas de contrainte hydrique édaphique (réduction de la conductance stomatique de plus de 8 fois), que les espèces de FN en cas de contrainte atmosphérique (réduction de la conductance d'un facteur 2). Cependant, les espèces de FN ont des stomates plus sensibles aux variations de potentiels hydriques, et sont aptes à fermer 50% de leurs stomates à des potentiels plus élevés qu'en FS. Ces résultats sont en accord avec la plus forte discrimination isotopique pour le carbone 13 observée en FS, avec des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  significativement plus négatives en FS qu'en FN. Les espèces de FN seraient donc plus isohydriques que les espèces de FS (lorsque l'on exclue l'espèce décidue).

Tableau 3-11 Croissance cambiale reportée dans la littérature concernant différentes formations forestières tropicales

Type forestier	Pays	Altitude (m)	Pluviométrie (mm an <sup>-1</sup> )	Durée de la saison sèche (jours)	Croissance (mm an <sup>-1</sup> )	dbh (cm)	Guilde	Source
Mangrove	Porto Rico	0	1501	60	4.5	Toutes tiges	Tous	Weaver 1979
Forêt sèche	Venezuela	100	1700	90	3.9	>10cm	Tous	Worbes 1999
Forêt sèche	Porto Rico	150	753	150	0.5	4-11	Tous	Weaver 1979
Forêt sèche	Costa Rica	-	1527	180	4.8	>5cm	Tous	Chapman and Chapman 1990
<b>Forêt sèche</b>	<b>Guadeloupe</b>	<b>20</b>	<b>1330</b>	<b>150</b>	<b>4</b>		<b>Canopée</b>	<b>Mira 2016</b>
Forêt dense humide	Porto Rico	60	1411	0	1.4	4-24	Tous	Weaver 1979
Forêt dense humide	Brésil	100	1900-3500	150	1.3	> 10cm	Canopée	Nascimento et al. 2004
Forêt dense humide	Panama	<200	2030	129	1.7	> 10cm	Tous	Condit et al. 2004
Forêt dense humide	Panama	<200	2616	118	2.3	> 10cm	Tous	Condit et al. 2004
Forêt dense humide	Panama	<200	2892	106	2.2	> 10cm	Tous	Condit et al. 2004
Forêt dense humide	Costa Rica	137	4000	0	3.7	>90cm	Gros arbres	Clark et Clark 1995
Forêt dense humide	Costa Rica	137	4015	0	4.1	Toutes tiges	Canopée	Lieberman et al. 1985
Forêt de montagne	Porto Rico	670	2589	0	1.2	5-25	Tous	Weaver 1979
Forêt de montagne	Porto Rico	930	2557	0	1.5	5-51	Tous	Weaver 1979
Forêt de montagne	Jamaïque	1600	2500	150	0.8	> 25cm	Tous	Tanner et al. 1990
Forêt de montagne	Venezuela	2500	2500	0	0.6	> 10cm	Tous	Tanner et al. 1992
<b>Forêt de montagne</b>	<b>Guadeloupe</b>	<b>786</b>	<b>4644</b>	<b>0</b>	<b>1,8</b>		<b>Canopée</b>	<b>Mira 2016</b>

## 3.4 Différences interspécifiques au sein des écosystèmes et effet de la saisonnalité

---

Cette partie complète et précise la partie précédente, 3.3, par une présentation détaillée des réponses de chacune des espèces étudiées.

---

### 3.4.1 Résultats

---

#### 3.4.1.1 Réponses saisonnières des espèces

---

##### *Potentiels hydriques foliaires*

De fortes différences interspécifiques de potentiels hydriques sont apparues au cours des saisons sèches et humides. Les différences de  $\Psi_{pd}$  entre espèces d'une même station démontrent que toutes les espèces n'ont pas la même capacité à équilibrer de nuit leurs potentiels avec celui du sol (Figure 3-10). En FS, les arbres tendent à avoir un  $\Psi_{pd}$  plus inférieur en saison sèche qu'en saison humide, notamment *C. spinosum* dont le  $\Psi_{pd}$  est près de 5 fois plus faible en saison sèche. À l'opposé, *S. salicifolium* n'a pas eu un  $\Psi_{pd}$  significativement différent entre les deux saisons. Au cours de la saison humide, *G. fragrans* a présenté le  $\Psi_{pd}$  le plus négatif (-0,7 MPa).

Concernant  $\Psi_{min}$ , ce potentiel a diminué en saison sèche avec des différences significatives chez *S. salicifolium* et *C. spinosum*. Pendant la saison humide, *B. simaruba* et *C. spinosum* avaient le  $\Psi_{min}$  le plus élevé (-0,7 MPa) tandis que *G. fragrans* et *S. salicifolium* avaient le  $\Psi_{min}$  le plus négatif (-2 and -1,7 MPa respectivement). Pendant la saison sèche, *C. spinosum* a montré le  $\Psi_{min}$  le plus faible (-4,6 MPa) tandis que *G. fragrans* et *S. salicifolium* ont montré des  $\Psi_{min}$  plus élevés (-2,4 MPa).

En FN, nous avons observé des différences entre saison à l'opposé de celles de FS. En effet,  $\Psi_{pd}$  et  $\Psi_{min}$  étaient significativement plus faibles en saison humide qu'en saison sèche, excepté pour une espèce, *R. grandis*. Ainsi, au cours de la saison humide, malgré une teneur en eau du sol plus élevée reportée pour cette période, les  $\Psi_{pd}$  de trois espèces *C. alpinus*, *I. sideroxyloides* et *R. trinitatis* sont apparus plus négatifs de 30 à 50% que ceux mesurés en

saison sèche. Pour  $\Psi_{\min}$ , la diminution de potentiel chez ces trois espèces était d'environ 30% en saison sèche.  $\Psi_{\min}$  a varié entre -1 MPa pour *R. grandis* et -1,8 MPa pour *R. trinitatis* en saison humide. Au cours de la saison sèche,  $\Psi_{\min}$  a varié entre -0,7 MPa pour *R. grandis* et -1,2 MPa pour *R. trinitatis*.

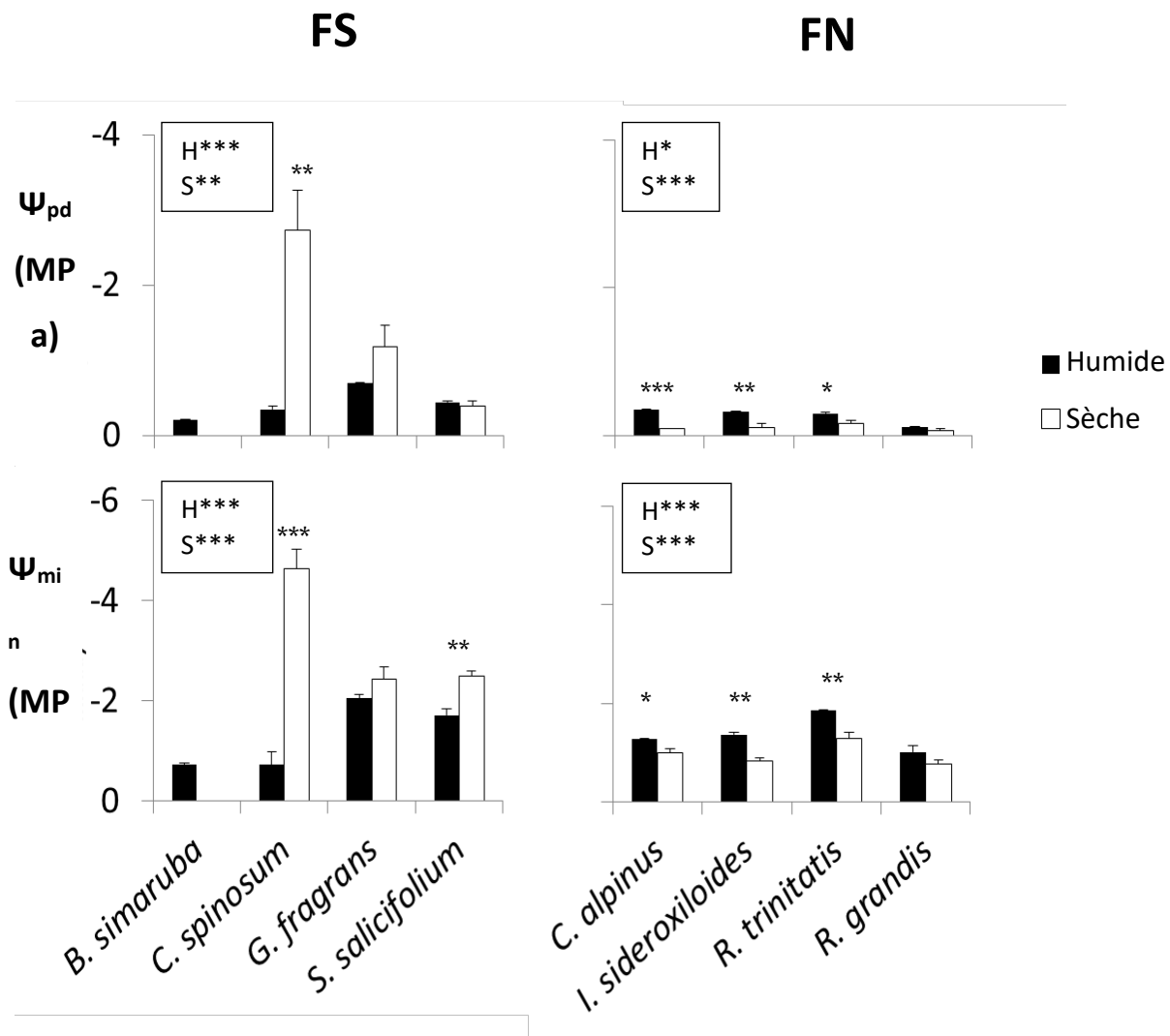


Figure 3-14 Valeurs moyennes de potentiel hydriques foliaires de base et minimum mesurés en saison sèche et humide pour 8 espèces de FS et de FN. Les barres d'erreur sur les histogrammes correspondent à l'erreur standard. Pour chaque espèce, les astérisques figurés au-dessus des barres d'histogramme représentent les différences saisonnières. Dans les encadrés, les astérisques indiquent les différences entre les espèces pour les saisons sèches (S) et humides (H) (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ )



### *Echanges gazeux*

En FS, des contrastes saisonniers sont ont eu un effet significatif sur les échanges gazeux de toutes les espèces (Figure 3-11). Le déficit hydrique en saison sèche a affecté négativement la photosynthèse et la conductance stomatique des espèces sempervirentes et la WUE a augmenté. Aucune différence interspécifique significative n'a été observée sur les valeurs d' $A_{max}$  en saison humide ou en saison sèche. En revanche, des différences interspécifiques significatives ont été obtenues pour la conductance stomatique en saison humide. *B. simaruba* et *C. spinosum* ont montré les plus faibles valeurs de  $g_s$  (118 et 148  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivement) tandis que *G. fragrans* et *S. salicifolium* avaient des valeurs plus élevées (308 et 207  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivement). En conséquence, les espèces décidues et brévidécidues ont présenté des valeurs de WUE plus élevées que celles des espèces sempervirentes (*G. fragrans* et *S. salicifolium*) en situation de confort hydrique.

En FN, les variations saisonnières n'ont pas significativement affecté les échanges gazeux des espèces considérées (Figure 3-11). Pour  $A_{max}$ , seule une espèce, *C. alpinus*, a présenté une assimilation supérieure en saison humide. Concernant  $g_s$ , la conductance stomatique tendait à être plus forte en période sèche chez toutes les espèces mais seule *R. grandis* a montré des différences significatives entre les deux saisons. Au cours de la saison humide, la gamme de variation des  $A_{max}$  est apparue comparable à celle de FS (8 - 14  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Ainsi, comme en FS, les différences entre espèces n'étaient pas significatives en saison humide.

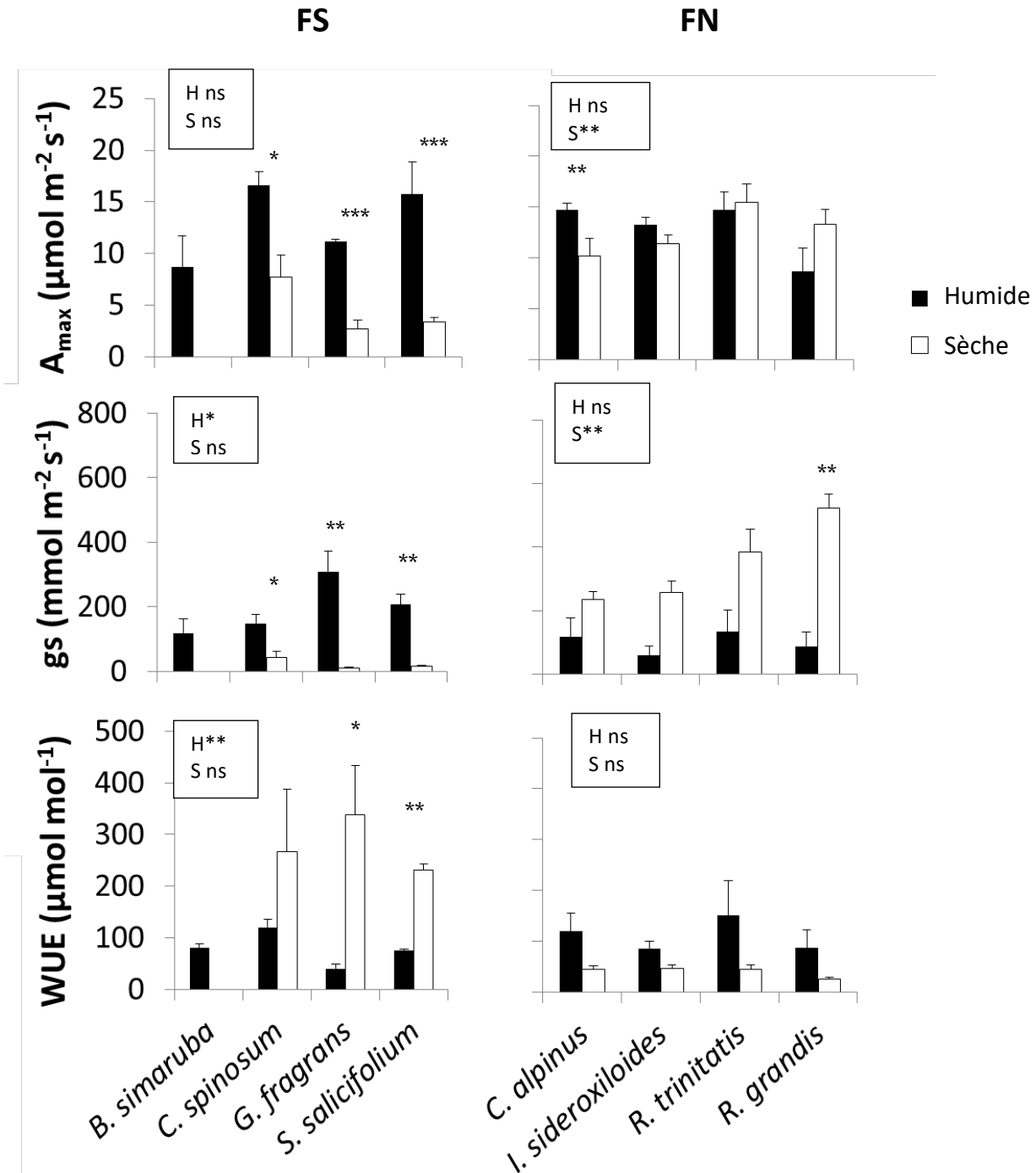


Figure 3-11 Valeurs moyennes d'assimilation maximale ( $A_{max}$ ), de conductance stomatique ( $g_s$ ) et d'efficacité d'utilisation en eau (WUE) mesurés en saison sèche et humide pour 8 espèces de FS et de FN. Les barres d'erreur sur les histogrammes correspondent à l'erreur standard. Pour chaque espèce, les astérisques figurés au-dessus des barres d'histogramme représentent les différences saisonnières. Dans les encadrés, les astérisques indiquent les différences entre les espèces pour les saisons sèches (S) et humides (H) (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ ).

### ***Paramètres dérivés des courbes pression-volume***

Les paramètres des courbes pression-volume n'ont pas été affectés par les variations saisonnières, chez les espèces étudiées, excepté pour *C. spinosum* en FS et *R. trinitatis* en FN. En revanche des variations interspécifiques de  $\Psi_{\text{tlp}}$  et  $\pi_0$  ont été observées en FS indépendamment de la saison considérée.  $\Psi_{\text{tlp}}$  a varié entre -1,2 MPa et -2,3 MPa et  $\pi_0$  a varié entre -1 et -1,9 MPa (Figure 3-12). Les espèces sempervirentes *S. salicifolium* et *G. fragrans* ont présenté les valeurs de  $\Psi_{\text{tlp}}$  et  $\pi_0$  les plus négatives que celles de *B. simaruba* et *C. spinosum*. Des différences interspécifiques sont apparues au cours de la saison humide pour  $\varepsilon$ . La gamme de variation pour ce paramètre était comprise entre 11 et 20 MPa en FS.

En FN, des variations interspécifiques de  $\Psi_{\text{tlp}}$  et  $\pi_0$  ont été observées, bien que moins importante que dans FS. Chez *I. sideroxyloides*,  $\Psi_{\text{tlp}}$  et  $\varepsilon$  sont apparus plus négatifs au cours de la saison sèche, tandis que chez *M. trinitatis*,  $\Psi_{\text{tlp}}$  et  $\pi_0$  étaient plus négatifs en saison humide. *R. grandis* était l'espèce présentant le  $\Psi_{\text{tlp}}$  le plus élevé tandis que *R. trinitatis* a montré le  $\Psi_{\text{tlp}}$  le plus négatif.  $\varepsilon$  a varié entre 5 et 16 MPa.

$\text{RWC}_{\text{tlp}}$  est le seul paramètre pression-volume ne présentant aucune différence interspécifique ou inter-saisonnière.

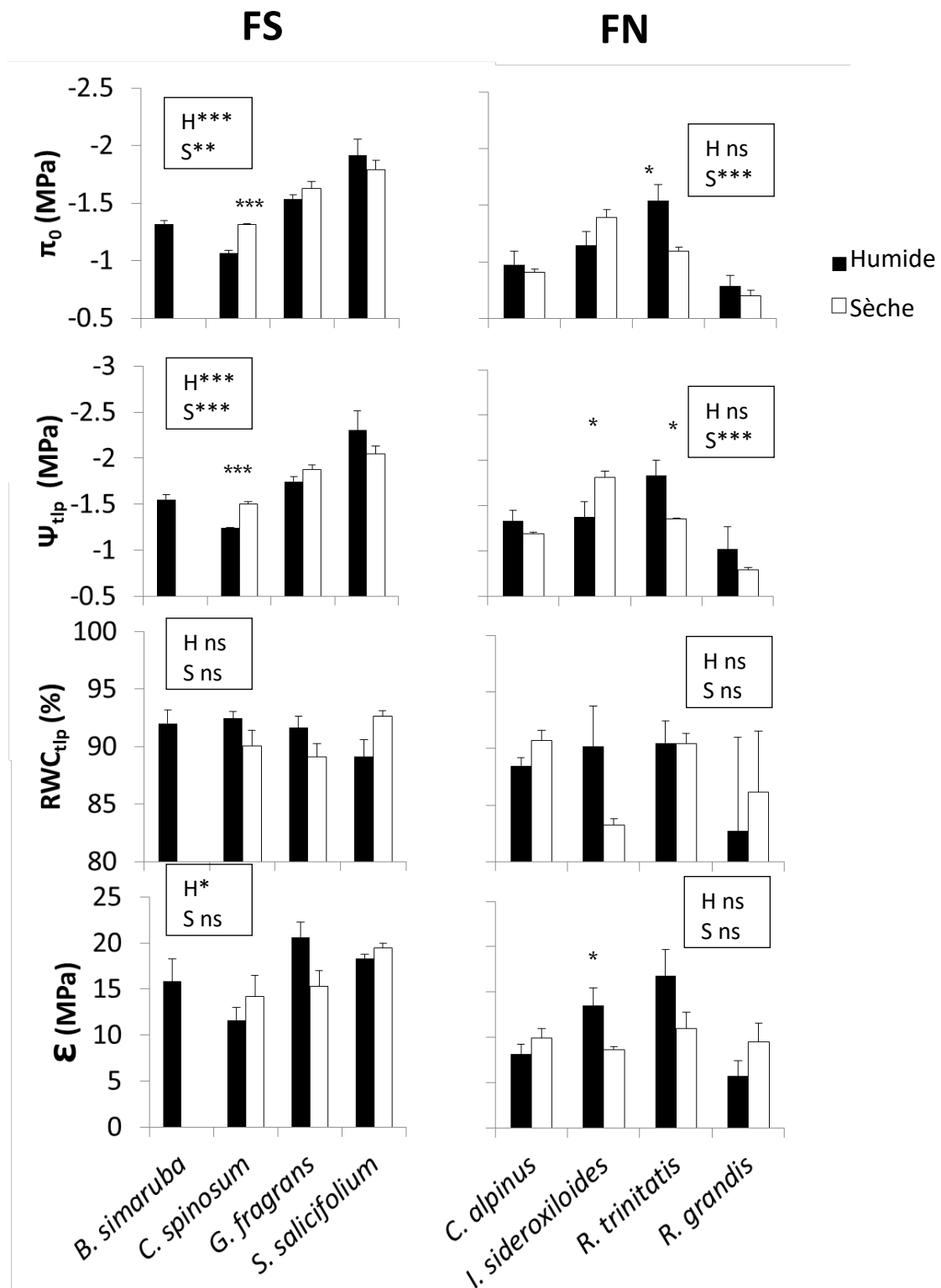


Figure 3-16 Valeurs moyennes des paramètres issus des courbes pression-volume mesurés en saison sèche et humide pour 8 espèces de FS et de FN. Les barres d'erreurs sur les histogrammes correspondent aux erreurs standards. Pour chaque espèce, les astérisques figurés au-dessus des barres d'histogramme représentent les différences saisonnières. Dans les encadrés, les astérisques indiquent les différences entre les espèces pour les saisons sèches (S) et humides (H) (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ ).

### ***Traits hydrauliques***

Les taux de PLC natives étaient équivalents en FS entre les espèces en saison humide (variation entre 7 et 27% ; Figure 3-13). Au cours de la saison sèche, des différences interspécifiques d'embolie natives ont été observées. La PLC native de *G. fragrans* a significativement augmenté et a atteint 39% tandis que celles mesurées pour les autres espèces de FS sont restées comparable avec celles relevées en saison humide. Comme en FS, les taux de PLC natives en FN étaient équivalents entre les espèces en saison humide (variation entre 5 et 13%), et les différences interspécifiques significatives en saison sèche.

La conductivité hydraulique spécifique  $K_s$  a varié entre  $0,8 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  en FS, chez *C. spinosum* et  $8 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$  chez *S. salicifolium* au cours de la saison humide.  $K_s$  a décliné au cours de la saison sèche chez *G. fragrans* et *S. salicifolium* tandis qu'elle a augmenté chez *B. simaruba* et est restée comparable chez *C. spinosum*. Des différences interspécifiques ont été relevées au cours des deux saisons dans cet écosystème. En FN, les  $K_s$  étaient équivalent entre les espèces. La seule espèce ayant montré des variations saisonnières de  $K_s$  était *I. sideroxyloides* avec des valeurs plus élevées en saison humide.

La conductivité spécifique foliaire  $K_f$  a montré une variabilité interspécifique en FS, au cours des deux saisons. *C. spinosum* a présenté les plus faibles valeurs de  $K_f$  ( $17\text{-}22 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \times 10^{-5}$ ) et *B. simaruba* les plus fortes avec des différences saisonnières significatives. Toutefois, la comparaison de cette espèce avec les autres espèces de FS est impossible en saison sèche, car les valeurs de  $K_s$  et  $K_f$  relevées à cette période correspondaient au début de l'émission de la nouvelle cohorte de feuilles. Les espèces de FN ont montré des valeurs de  $K_f$  variant entre 50 and  $150 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \times 10^{-5}$  avec peu de différences interspécifiques et pas de différences saisonnières.

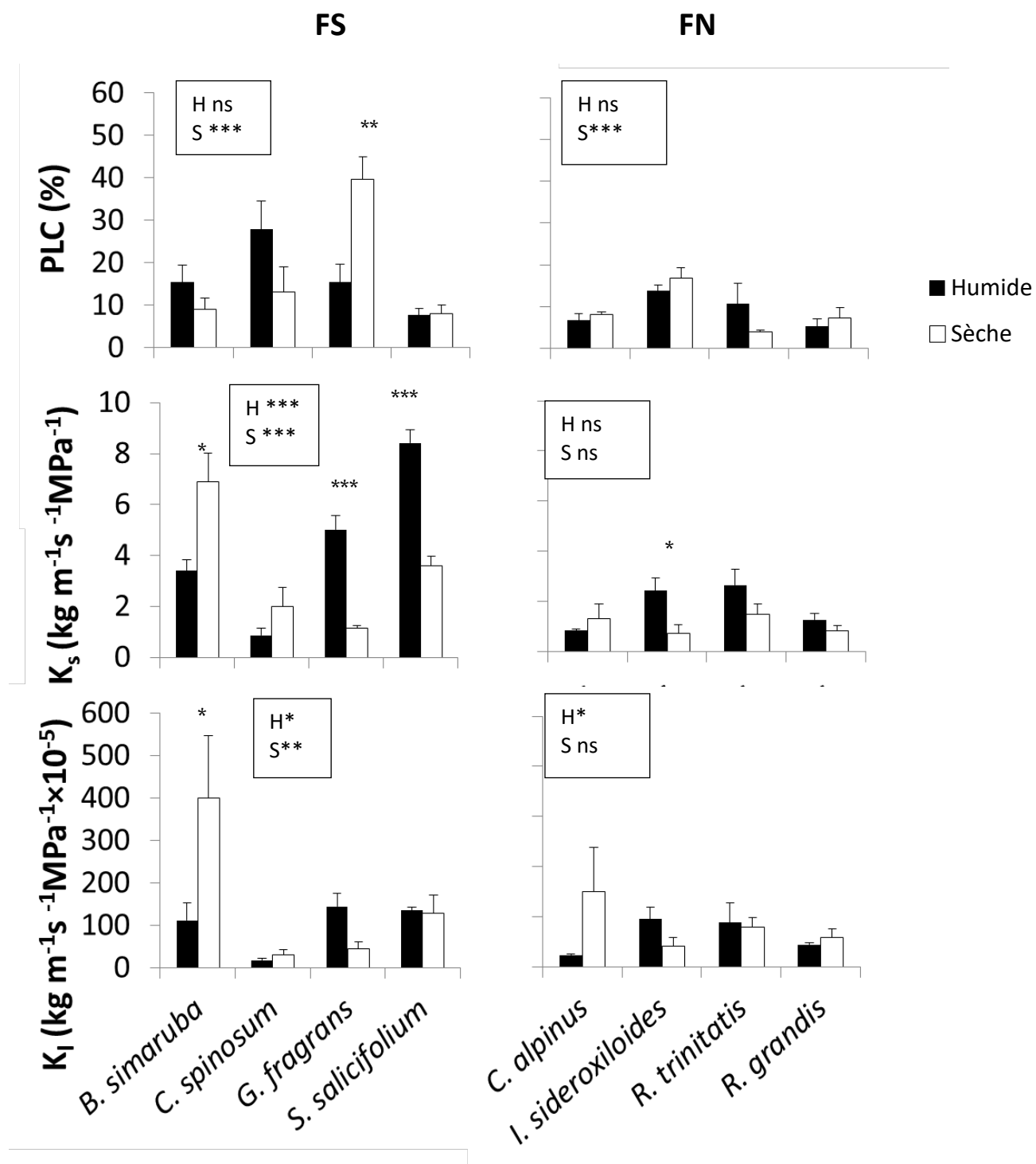


Figure 3-13 Valeurs moyennes des traits hydrauliques mesurés en saison sèche et humide pour 8 espèces de FS et de FN. Les barres d'erreur sur les histogrammes correspondent aux erreurs standards. Pour chaque espèce, les astérisques figurés au-dessus des barres d'histogramme représentent les différences saisonnières. Dans les encadrés, les astérisques indiquent les différences entre les espèces pour les saisons sèches (S) et humides (H) (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ ).

### Croissance cambiale

Toutes les espèces de FS ont montré des croissances annuelles comparables, comprises entre 0,3 et 0,5 cm par an tandis que les espèces de FN ont montré des différences significatives allant de 0,1 cm par an pour *C. alpinus* à 0,5 cm par an pour *R. trinitatis* (Figure 3-14). La croissance annuelle la plus élevée de FN (*R. trinitatis*) est comparable à celle des espèces de FS.

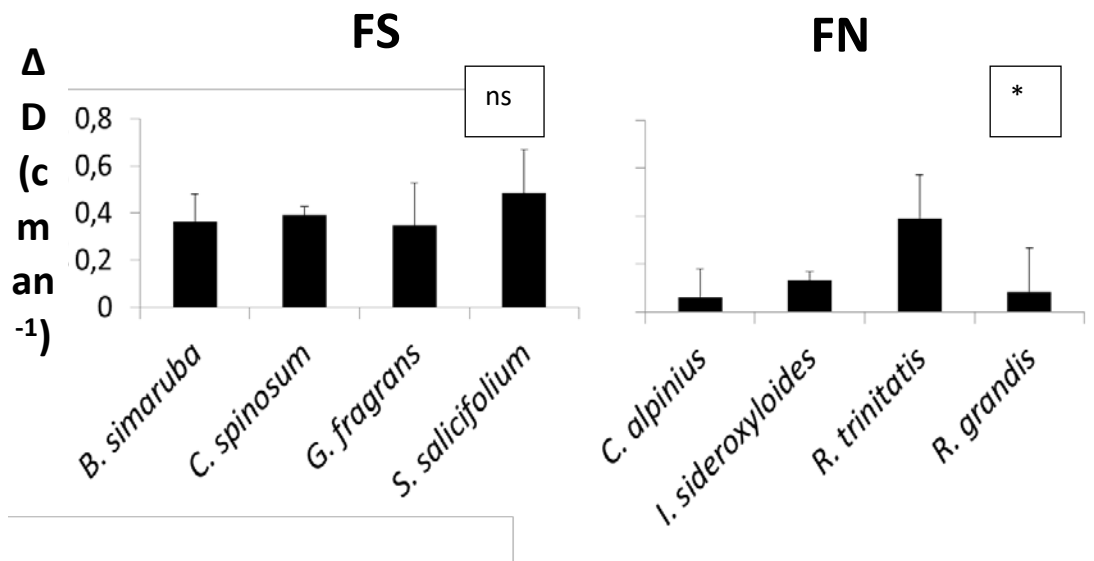


Figure 3-14 Croissance cambiale mesurées sur la période 2012-2014 chez 8 espèces de forêt sèche et de forêt de nuage. Les barres d'erreur sur les histogrammes correspondent à l'erreur standard. Dans les étiquettes, les astérisques représentent les différences entre les espèces (ns : non significatif ;  $0,05 > p > 0,01$  ; \*\* :  $0,01 > p > 0,001$  ; \*\*\* :  $0,001 > p$ ).

En FS, la saison sèche a entraîné une diminution significative de croissance cambiale chez *C. spinosum* et *B. simaruba* (Figure 3-15). La forte variabilité intraspécifique de ce trait a induit de fortes erreurs standards et, bien que nous ayons pu observer des différences moyennes marquées entre les espèces, aucune différence interspécifique significative n'est apparue, en saison sèche comme en saison humide. En FN, la croissance cambiale a eu tendance à augmenter en saison sèche pour toutes les espèces bien que cette augmentation ne soit pas significative.

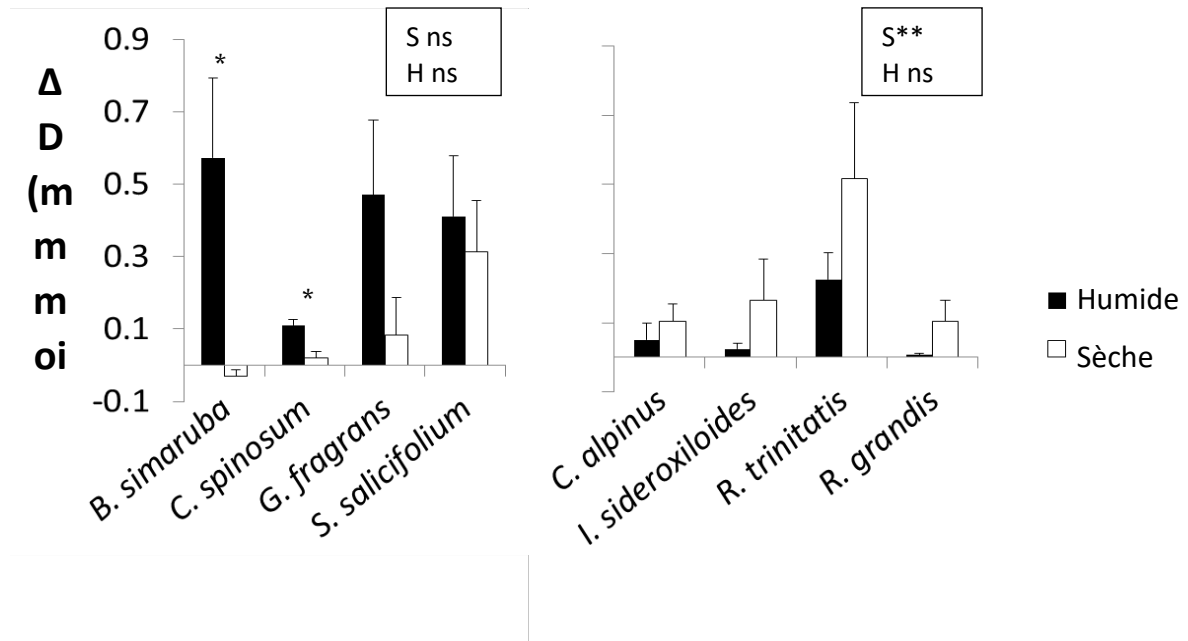


Figure 3-15 Croissance cambiale mesurées en saison sèche et humide pour 8 espèces de FS et de FN. Les barres d'erreur sur les histogrammes correspondent aux erreurs standards. Pour chaque espèce, les astérisques figurés au-dessus des barres d'histogramme représentent les différences saisonnières. Dans les encadrés, les astérisques indiquent les différences entre les espèces pour les saisons sèches (S) et humides (H) (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ ).



### 3.4.1.2 Etude d'un gradient de dessèchement in situ et relations entre traits fonctionnels

#### 3.4.1.2.1 Variations des échanges gazeux foliaires en fonction de la disponibilité en eau du sol

Le potentiel de base,  $\Psi_{pd}$ , indique la disponibilité en eau spécifique à l'espèce. Les quatre espèces de FN ont montré des  $\Psi_{pd}$  supérieurs à -0,5 MPa. En FS, deux espèces, *B. simaruba* et *S. salicifolium*, ont montré un  $\Psi_{pd}$  supérieur à -0,7 MPa tandis que les deux autres ont montré des  $\Psi_{pd}$  extrêmement bas, allant jusqu'à -2 pour *G. fragrans* et -3 MPa pour *C. spinosum* (Figure 3-16).

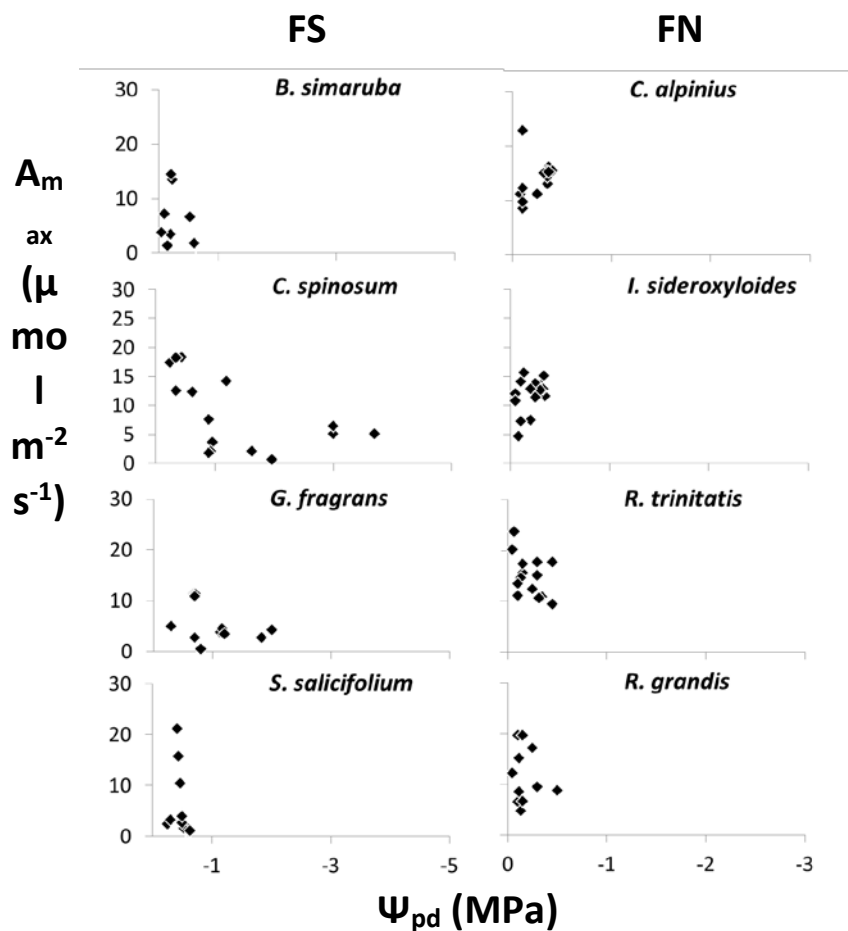


Figure 3-16 Assimilation maximale de CO<sub>2</sub> ( $A_{max}$ ) en fonction du potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_{pd}$ ) pour 8 espèces de FN et de FS. Chaque point représente une valeur moyenne individuelle.

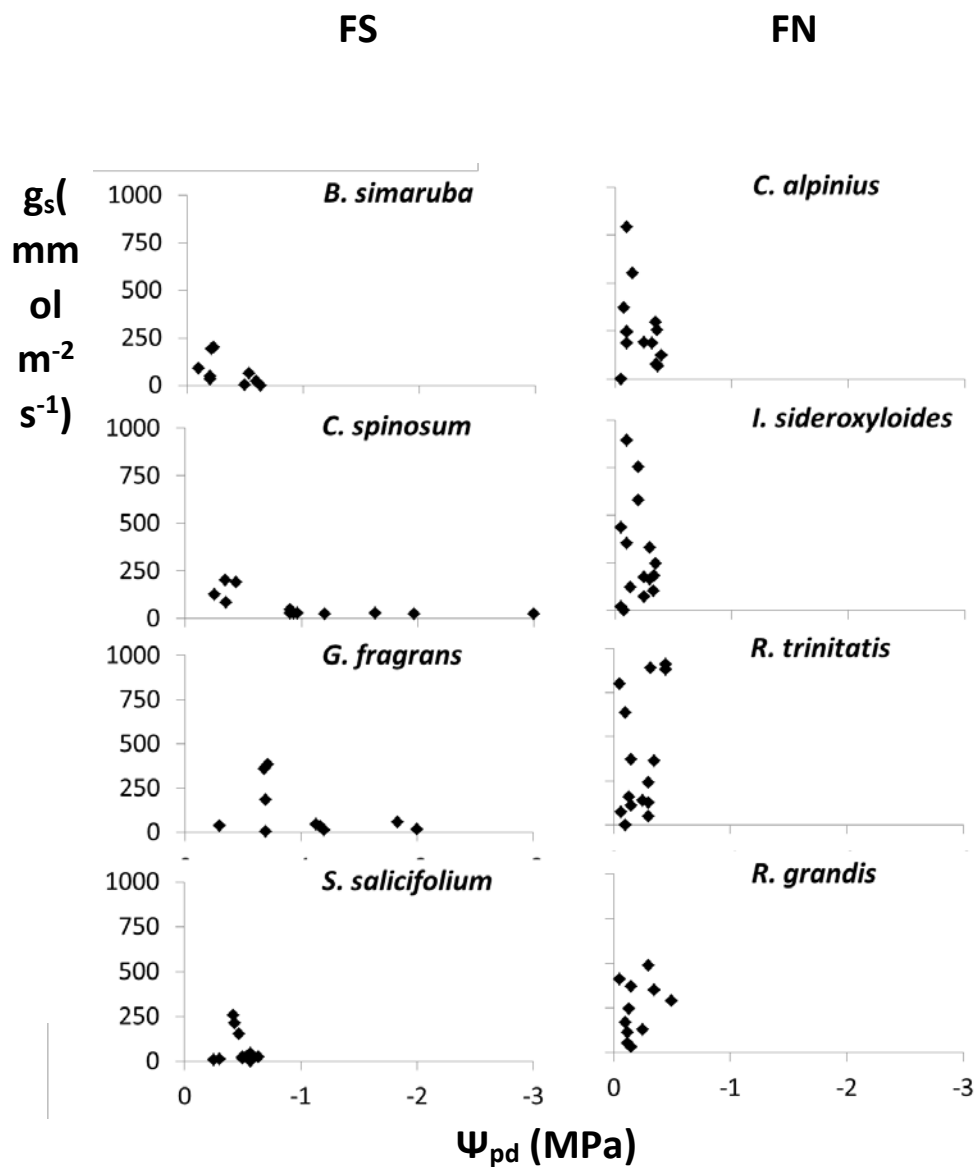


Figure 3-17 Conductance stomatique ( $g_s$ ) en fonction du potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_{pd}$ ) pour 8 espèces de FS et FN. Chaque point représente une valeur moyenne individuelle.

Nos résultats indiquent que les échanges gazeux s'interrompent dès lors que  $\Psi_{pd}$  atteint -1 MPa chez toutes les espèces. Certaines subtilités sont apparues entre les espèces (Figure 3-16 et 3-17). En FS,  $A_{max}$  et  $g_s$  tendent à diminuer avec la diminution de  $\Psi_{pd}$  chez *C. spinosum* et *G. fragrans*. Ces deux espèces assurent une photosynthèse à des niveaux de disponibilité en eau plus faibles que *S. salicifolium* et *B. simaruba*. Ces deux dernières espèces sont

montrés des échanges gazeux nuls dès un faible assèchement du sol. En FN, aucune relation significative n'est apparue entre les échanges gazeux et  $\Psi_{pd}$ .

Concernant la relation entre  $g_s$  et  $A_{max}$ , seules les espèces de FS ont montré une corrélation entre ces traits, car les espèces de FN ont montré une assimilation de carbone dé耦lée de  $g_s$  (Figure 3-18).

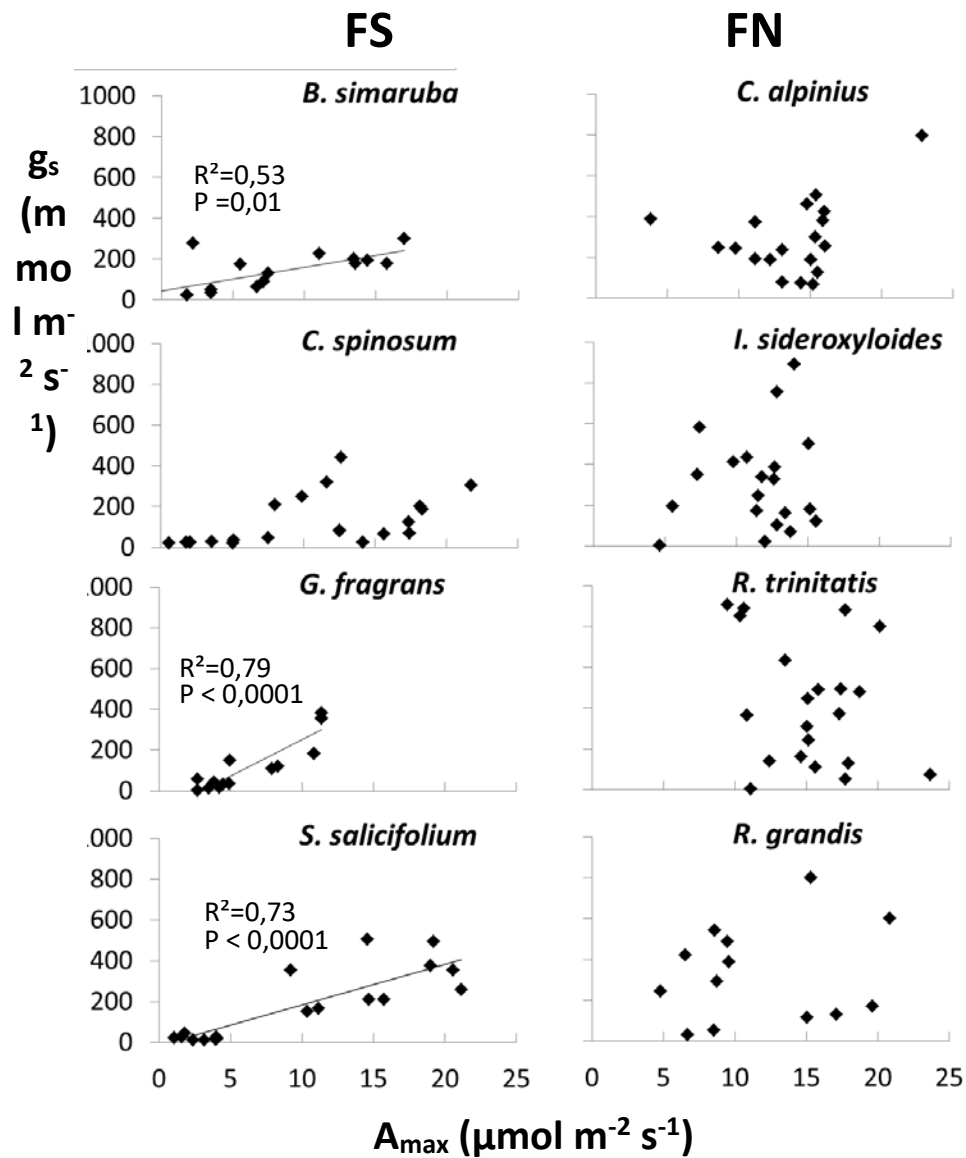


Figure 3-18 Conductance stomatique ( $g_s$ ) en fonction de l'assimilation de  $\text{CO}_2$  ( $A_{max}$ ) pour 8 espèces de FN et FS. Chaque point représente une valeur moyenne individuelle.

### 3.4.1.2.2 Comportement stomatique et statut hydrique foliaire

La conductance stomatique de chaque espèce était liée au potentiel hydrique minimum du milieu de journée, comme l'illustre les ajustements de la fonction de Klein et al (2014) présentés dans la Figure 3-19, sur les données de toutes nos campagnes de mesures *in situ*. Les espèces de FN ont présenté les valeurs maximales de  $g_s$  les plus élevées (entre 486 et 906  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) dans un contexte climatique favorable présentant de forts potentiels hydriques ( $\Psi_{\min}$  entre -0,1 et -0,45 MPa). En revanche, les espèces de FS ont atteint des maxima de conductance bien moindre qu'en FN, avec  $g_s$  compris entre 200 et 383  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour des  $\Psi_{\min}$  entre -0,6 et -1,9 MPa (Figure 3-19).

Chez toutes les espèces étudiées, une fermeture stomatique est intervenue à des niveaux de contraintes relativement faibles comme indiqué par des  $\Psi_{gs90}$  supérieurs à -2MPa. Certaines variations sont apparues entre les espèces. Les  $\Psi_{gs50}$  observés en FS ont varié entre (-0,73 MPa) chez *B. simaruba*, l'espèce qui a présenté la plus forte diminution de conductance stomatique dès une faible diminution de  $\Psi_{\min}$ . et *G. fragrans* montrant la  $\Psi_{gs50}$  la plus négative (-2,12 MPa). En FN, la gamme de variation de  $\Psi_{gs50}$  était plus réduite que celle observée en FS avec la valeur la plus élevée observée chez *I. sideroxiloides* (-0,44MPa) et la plus négative chez *R. trinitatis* (-1,01 MPa).

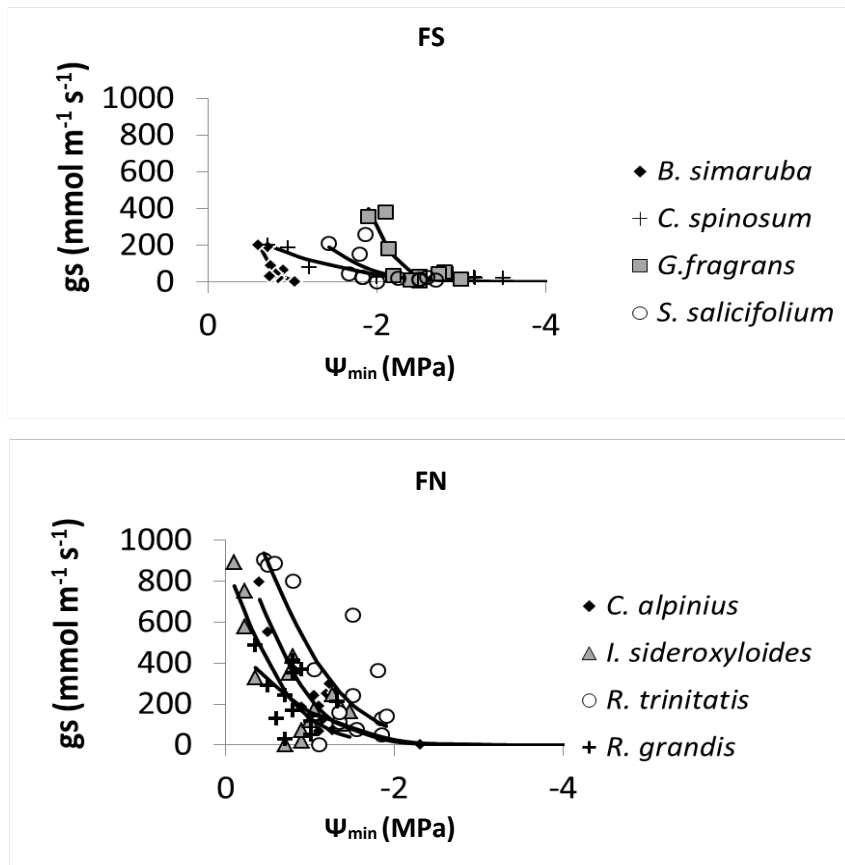


Figure 3-19 Conductance stomatique ( $g_s$ ) en fonction du potentiel hydrique foliaire minimum ( $\Psi_{\min}$ ) pour 8 espèces de FN et FS. Chaque point représente une valeur moyenne individuelle.

Tableau 3-12 Paramètres et coefficients de détermination de l'équation d'ajustement des courbes  $g_s - \Psi$  pour chaque espèce. Deux paramètres dérivés des courbes  $g_s - \Psi$ , les potentiels hydriques foliaires minimums induisant 50% ( $\Psi_{g_s50}$ ) et 25% ( $\Psi_{g_s25}$ ) de diminution de conductance stomatique sont présentés. Ce tableau reporte aussi les valeurs de potentiel hydrique xylémien induisant 50% de perte de conductivité hydraulique ( $P_{50}$ ) issues du chapitre 4. En gras sont indiquées les moyennes ( $\pm$  erreurs standards) pour chaque écosystème. Aucune différences de traits entre écosystèmes n'a été significative (ns : non significatif).

	a	b	R <sup>2</sup>	$\Psi_{g_s50}$ (MPa)	$\Psi_{g_s25}$ (MPa)	$P_{50}$ (MPa)
<i>B. simaruba</i>	419	0,11	0,69	-0,73	-0,82	-1,14
<i>C. spinosum</i>	402	0,58	0,90	-1,35	-1,85	-6,62
<i>G. fragrans</i>	799	0,20	0,74	-2,13	-2,36	-5,01
<i>S. salicifolium</i>	402	0,33	0,38	-1,65	-1,95	-6,80
<b>FS</b>				<b>-1,47±0,29</b>	<b>-1,74±0,65</b>	<b>-4,89±1,31</b>
<i>C. alpinus</i>	1425	0,36	0,81	-0,74	-1,06	-1,39
<i>I. sideroxyloides</i>	1557	0,38	0,71	-0,44	-0,78	-2,30
<i>R. trinitatis</i>	1878	0,49	0,70	-1,01	-1,42	-3,26
<i>R. grandis</i>	758	0,49	0,19	-0,60	-1,55	-1,01
<b>FN</b>				<b>-0,70±0,12</b>	<b>-1,20±0,17</b>	<b>-1,99±0,5</b>
p station				ns	ns	ns

### *3.4.1.2.3 Lien entre régulation stomatique, croissance, comportement cellulaire et hydraulique*

Parallèlement à la simple comparaison de traits aux deux saisons dans chaque écosystème, nous avons cherché à mettre en relation le comportement stomatique avec des traits hydrauliques, de croissance ou encore cellulaire (Figure 3-20).  $\Psi_{gs50}$  et  $P_{50}$  apparaissent significativement corrélées ( $p=0,02$ ). Les espèces les plus sensibles à l'embolie semblent donc être les plus promptes à fermer leurs stomates. En revanche,  $\Psi_{gs50}$  était indépendant de  $\Delta D$  et de  $\Psi_{tlp}$ . Les espèces avec les feuilles les plus résistantes au flétrissement cellulaire ont eu les conductances spécifiques les plus fortes (relation  $\Psi_{tlp} - K_s$  avec  $p=0,009$ ). D'autre part, nos observations ont montré que la croissance était négativement corrélée à  $P_{50}$  ( $p=0,03$ ) et à  $\Psi_{tlp}$  ( $p=0,03$ ).

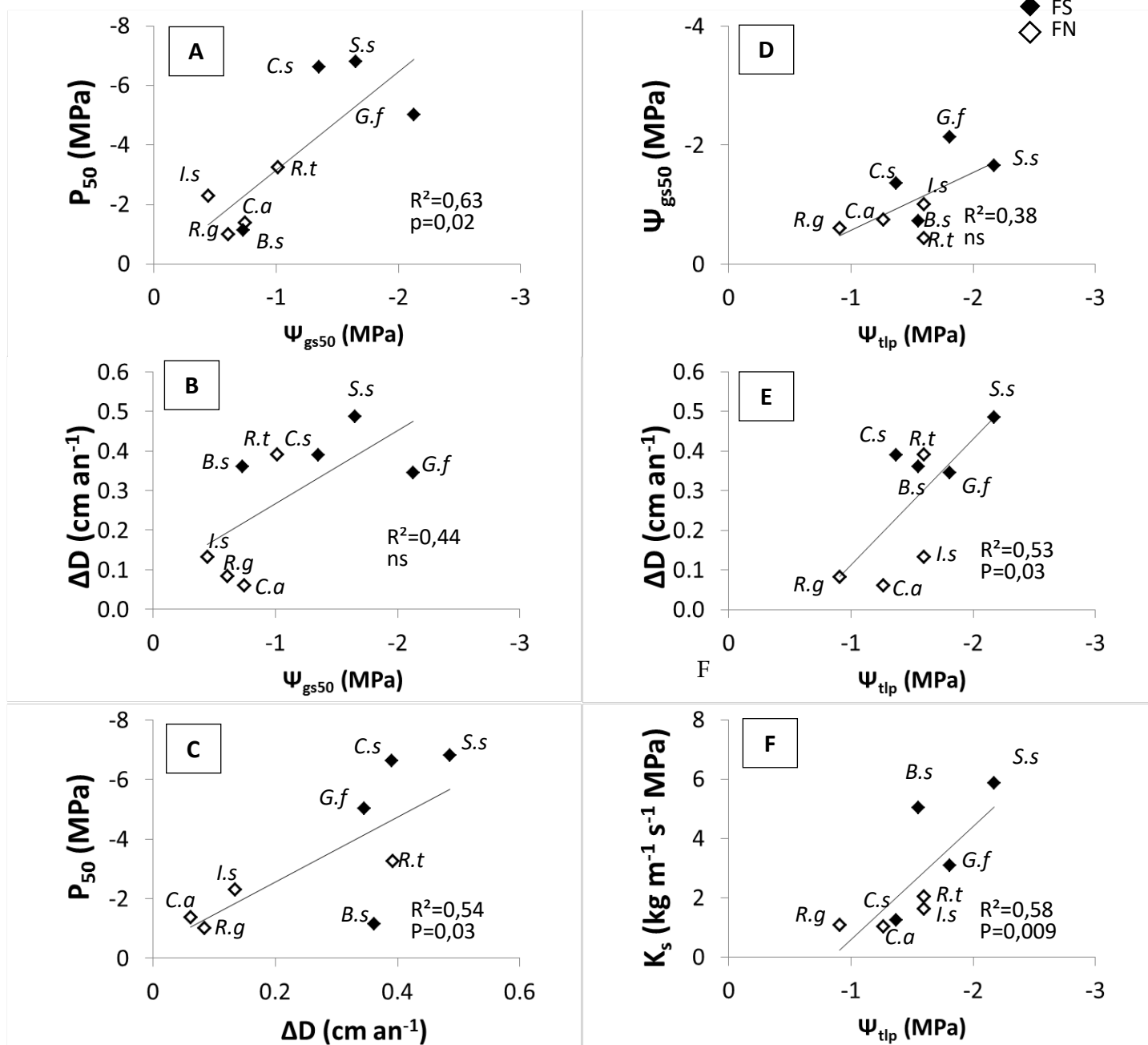


Figure 3-6 : A: Potentiel hydrique xylémien à 50% de perte de conductivité hydraulique ( $P_{50}$ ) en fonction du potentiel hydrique foliaire minimum à 50% de perte de conductance stomatique ( $\Psi_{gs50}$ ). B: Croissance cambiale en fonction de  $\Psi_{gs50}$ . C: Croissance cambiale en fonction de  $P_{50}$ . D:  $\Psi_{gs50}$  en fonction du potentiel hydrique foliaire à la perte de turgescence ( $\Psi_{tlp}$ ). E: Croissance cambiale en fonction de  $\Psi_{tlp}$ . F: Conductivité spécifique du xylème ( $K_s$ ) versus  $\Psi_{tlp}$ . Les symboles noirs représentent les espèces de FS, les blancs celles de FN. *B.s* : *Bursera simaruba* ; *C.s* : *Citharexylon siposum* ; *G.f* : *Guapira fragrans* ; *S.s* : *Sideroxylon salicifolium* ; *C.a* : *Charianthus alpinus* ; *I.s* : *Ilex sideroxyloides* ; *R.t* : *Rapanea trinitatis* ; *R.g* : *Richeria grandis*.

---

## 3.4.2 Discussion

---

La forêt sèche de Guadeloupe a présenté une gamme de variation de ses traits foliaires et hydrauliques plus importante qu'en forêt de nuage. Ainsi, les potentiels hydriques, les échanges gazeux foliaires, les paramètres des courbes pression-volume et la conductance hydraulique spécifique ont montré plus de différences entre espèces de FS qu'entre celles de FN. La diversité fonctionnelle en FS à l'échelle spécifique était donc supérieure à celle observée en FN. Cette diversité en FS est à mon avis en lien avec la diversité phénologique qui existe en FS.

---

### *3.4.2.1 Diversité fonctionnelle en forêt sèche*

---

Trois groupes phénologiques (décidu, brévidécidu et sempervirente) cohabitent en FS. La plupart des études ayant cherché à comparer les stratégies fonctionnelles intervenant entre groupes phénologiques se sont principalement focalisées sur les espèces décidues et sempervirentes, omettant les espèces brévidécidues. La littérature relate l'existence de stratégies d'acquisition du carbone et de gestion de l'eau distinctes entre les espèces décidues et sempervirentes. Les espèces décidues ont généralement une capacité photosynthétique et une transpiration plus élevée que les sempervirents (Chabot et Hicks 1982 ; Kikuzawa 1991 ; Eamus 1999). Les distinctions entre ces deux groupes concernant leurs résistances hydrauliques sont beaucoup moins claires, et des résultats contradictoires ont été reportés. Certaines études ont montré conductivité hydraulique et une vulnérabilité à la cavitation plus importante chez les espèces décidues (Sobrado 1993; Choat et al. 2006; Chen et al. 2009; Fan et al. 2011; Markesteijn et al. 2011a ; Fu et al. 2012), tandis que d'autres ont trouvé des comportements hydrauliques comparables (Brodribb et al. 2002; Ishida et al. 2010). Goldstein et al. (1989) ont même montré que les sempervirents avaient une conductivité hydraulique supérieure. Les caractéristiques hydrauliques des espèces de FS dépendraient donc fortement de l'espèce, sans association claire avec un type phénologique. A l'échelle foliaire, la méta-analyse de Bartlett et al. (2012) a mis en évidence des différences significatives de résistance au flétrissement entre décidus et sempervirents de forêt saisonnières tropicales.

Il semble donc possible d'observer dans la FS guadeloupéenne une variabilité de certains traits fonctionnels entre les espèces en lien avec la phénologie.



### ***Comportement hydrique lié à la phénologie***

Les croissances et les photosynthèses entre les espèces de FS étaient similaires à une saison donnée. En revanche, la saison sèche a fortement diminuée la croissance des espèces, et cela de façon plus marquée chez les espèces décidue et brévidécidue. L'effet négatif de la saison sèche sur les performances des espèces s'explique par un ensemble de perturbations au niveau des mécanismes hydriques à l'échelle foliaire (diminution de potentiel hydrique foliaire et de la conductance stomatique) et dans une moindre mesure à l'échelle des tiges (embolie des vaisseaux du xylème chez certaines espèces, *G. fragrans*). Ces résultats s'accordent avec ceux de Prior et al. (1997), Eamus et al. (1999), Brodrigg et al. (2002), Choat et al. (2006). Ces perturbations affectent la fixation du CO<sub>2</sub> et ainsi la croissance des arbres.

Nous avons aussi observé des comportements hydriques différents selon le type phénologique considéré. Les sempervirents ont montré des adaptations leur permettant de poursuivre une activité physiologique, même réduite, en saison sèche. A l'échelle cellulaire, les espèces sempervirentes ont eu un  $\Psi_{\text{tip}}$  plus négatif. Leurs feuilles résistent donc mieux au flétrissement que les décidue et brévidécidue. Les valeurs de  $\Psi_{\text{min}}$  étaient proches des valeurs de  $\Psi_{\text{tip}}$  en saison sèche, les cellules foliaires des deux espèces sempervirentes pouvait ainsi rester turgescentes pendant une grande partie de la journée, permettant le maintien de leur fonctionnement. Cette résistance à la plasmolyse cellulaire s'accompagne d'une conductance stomatique qui se prolonge pour de faibles valeurs de  $\Psi_{\text{min}}$  ( $\Psi_{\text{gs50}}$  bas entre -1,6 et -2,2 MPa qui exprime une faible sensibilité stomatique) et d'un xylème résistant à l'embolie ( $P_{50}$  entre -5 et -7 MPa). Concernant les paramètres pression-volume des espèces sempervirentes de FS, leur  $\pi_0$  plus négatif et leur  $\varepsilon$  plus élevé leur permet d'extraire efficacement l'eau d'un sol se desséchant et de récupérer d'un stress hydrique facilement dans des conditions de faible disponibilité en eau (Clifford et al. 1998). Ces différences de paramètres pression-volume entre les types phénologiques concordent avec de précédant résultats (Sobrado 1986 ; Bartlett et al. 2012 ; Fu et al. 2012).

### ***Un déterminisme de la régulation stomatique indépendant de la phénologie***

Le déterminisme de la fermeture stomatique semble être indépendant de la phénologie foliaire en FS. Chez *B. simaruba* et *S. salicifolium*,  $\Psi_{gs50}$  est supérieur au  $\Psi_{t_{lp}}$  de 0,8 et 0,6 MPa (Figure 3-6 D), suggérant que le déclenchement de la fermeture stomatique impliquerait de signaux chimiques faisant probablement intervenir l'acide abscissique (Brodribb et McAdam 2013 ; Speirs et al. 2013). Chez *C. spinosum*, le  $\Psi_{t_{lp}}$  correspond au potentiel induisant 50% de la fermeture stomatique, le lien entre réponse stomatique et statut hydrique foliaire serait donc important chez cette espèce. *G. fragrans*, en revanche, maintient ses stomates ouverts à un potentiel hydrique foliaire plus négatif que son point de perte de turgescence cellulaire. Pour cette espèce, le découplage entre fermeture stomatique et statut hydrique foliaire suggère que les relations pression-volume des cellules de garde diffèrent de celles du reste de la feuille (Mott et Franks 2001). Des observations similaires concernant la variabilité interspécifique de la relation entre statut hydrique foliaire et fermeture stomatique ont été décrites en FS par Brodribb et al. (2003).

### ***Portraits fonctionnels des espèces de forêt sèche***

#### ***Espèces décidue et brévidécidue***

*B. simaruba* présente les caractéristiques typiques de la stratégie d'évitement du dessèchement de type isohydrique (Larcher 1980 ; Levitt 1980). Cette espèce perd ses feuilles tôt dans la saison sèche, ce qui limite les risques de déshydratation des tissus. Cette stratégie phénologique évite les pertes en eau au cours de la saison sèche au détriment du gain de carbone (Eamus 1999). *B. simaruba* présente des teneurs en eau élevées dans les tiges (voir résultats du chapitre 4) et dans le tronc. Cette capacité de stockage de l'eau dans le tronc et les parties ligneuses est une adaptation à la sécheresse qui a valu à *B. simaruba* la qualification d'espèce à tronc succulent (Borchert et Rivera 2001). Après la chute des feuilles, Borchert (1998) a mesuré de forts potentiels hydriques dans les bois succulents indiquant une saturation du tronc avec de l'eau. En conséquence, *B. simaruba* évite la perte en eau et la stocke. Cette capacité de stockage réduit les risques d'embolie dans son système hydraulique sensible au cours de la saison sèche. L'émission des nouvelles feuilles semble être contrôlée par des signaux endogènes car elle intervient avant la fin de la saison sèche. La mise en place

d'un nouveau cortège foliaire requiert un apport en eau important, mobilisé dans les réserves du tronc. Les mesures hydrauliques de saison sèche ont été effectuées au cours de l'émission de nouvelles feuilles. En conséquence, les forts  $K_1$  et  $K_s$  observés reflètent la mobilisation de la réserve en eau du tronc requise pour le flush foliaire. L'arrêt de croissance couplée à la mobilisation des réserves en eau du tronc lors de l'émission foliaire explique le taux de croissance négatif mesuré en saison sèche, ce taux est confirmé par les résultats de Daubenmire (1972) pour la même espèce au Costa Rica.

*C. spinosum* présente une stratégie de réponse à la contrainte hydrique distincte de celle de *B. simaruba*. Cette espèce tolère des potentiels hydriques extrêmement faibles avant son abscission foliaire. Elle montre une capacité d'ajustement osmotique aboutissant à une diminution de son  $\Psi_{\text{tlp}}$  au cours de la saison sèche. Cependant, ses feuilles montrent des  $\Psi_{\text{min}}$  plus négatifs que leur  $\Psi_{\text{tlp}}$  au cours de cette période. Les cellules foliaires entrent en plasmolyse dès le début de la journée, et les feuilles flétries sont maintenues ainsi plusieurs semaines avant leur abscission. Ce flétrissement cellulaire est associé à une diminution de la transpiration, comme le montre la chute de la conductance stomatique en situation de contrainte hydrique (Figure 3-17). Cependant, cette espèce présente un système hydraulique étonnement résistant à l'embolie et sa  $P_{50}$  est comparable à celles des sempervirentes. Sa conductivité spécifique et foliaire est maintenue au même niveau tout au long de l'année. Il est donc peu probable qu'une défaillance hydraulique soit la cause de son abscission foliaire. Cette espèce pourrait, grâce à son système hydraulique résistant, profiter des rares épisodes pluvieux intervenant pendant la saison sèche pour retrouver un statut hydrique foliaire lui permettant une activité physiologique. Malgré l'impact marqué de la contrainte hydrique saisonnière sur le statut hydrique de cette espèce, les feuilles flétries de *C. spinosum* parviennent à maintenir une activité photosynthétique en saison sèche.

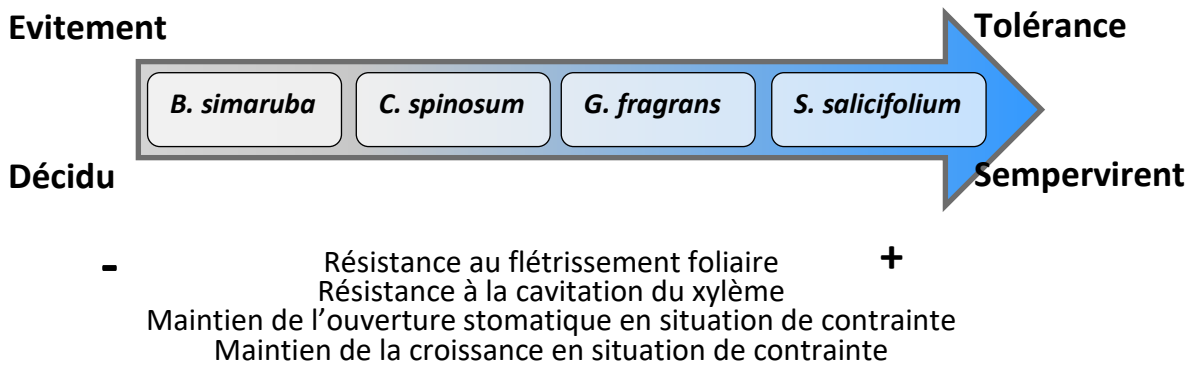
Une réponse à la contrainte hydrique saisonnière différente intervient entre les espèces décidue et brévidécidue. Ces résultats s'accordant avec ceux de Borchert (1994) et de Choat et al. (2006). *B. simaruba* est une espèce présentant toutes les adaptations typiques liées à la stratégie d'évitement de la déshydratation. *C. spinosum* présente une stratégie plus originale, avec une résistance à la sécheresse liée à un système hydraulique résistant à la cavitation.

### *Espèces sempervirentes*

Les espèces sempervirentes de forêt sèche présentent des caractéristiques physiologiques différentes des deux autres types phénologiques. Les sempervirentes ont montré des potentiels hydrique  $\Psi_{\min}$  deux fois plus faible en confort hydrique, les plus fort taux d'ouverture stomatique malgré un dessèchement prononcé ( $\Psi_{gs50}$  entre -1,6 et -2,2 MPa), une plus forte résistance des cellules foliaires au flétrissement, une efficacité d'utilisation de l'eau qui augmente significativement en saison sèche, et de fortes résistances à l'embolie ( $P_{50}$  : -5 à -7 MPa). Ces réponses physiologiques permettent à ces espèces de maintenir une croissance cambiale en saison sèche.

Certaines spécificités physiologiques permettent de distinguer ces deux espèces sempervirentes, car l'espèce *S. salicifolium* apparaît plus tolérante à la contrainte hydrique saisonnière que *G. fragrans*. Au cours de la saison sèche, *G. fragrans* accuse une forte chute de  $\Psi_{pd}$  révélant un effet de la contrainte saisonnière sur son statut hydrique (Figure 3-10). Au contraire, le  $\Psi_{pd}$  de *S. salicifolium* reste remarquablement constant et élevé au cours de l'année. Ces différences pourraient être attribuées à des systèmes racinaires distincts. *S. salicifolium* serait capable d'accéder à des couches profondes dans le substrat calcaire où l'eau serait plus disponible, permettant le maintien des flux d'eau pendant une période plus longue que *G. fragrans*. *S. salicifolium* montre aussi une meilleure résistance foliaire au flétrissement (valeurs de  $\Psi_{tlp}$  et  $\pi_0$  plus basses), couplées à une fermeture stomatique plus sensible au dessèchement et à une plus grande résistance à la cavitation que chez de *G. fragrans*. De plus, chez *S. salicifolium* le taux d'embolie native reste constant au court de l'année alors que chez *G. fragrans* il augmente significativement en saison sèche. La conductivité spécifique diminue moins chez *S. salicifolium* que chez *G. fragrans* en saison sèche. L'ensemble de ces attributs de traits indique que *S. salicifolium* est capable d'extraire et gérer l'eau plus efficacement que *G. fragrans* lors de la contrainte hydrique saisonnière. En conséquence, la croissance cambiale est 4 fois plus faible au cours de la saison sèche chez *G. fragrans* tandis qu'elle demeure constante chez *S. salicifolium*.

Nos résultats en FS montrent des réponses hydriques distinctes au sein des espèces sempervirentes, diversité de réponses qui a aussi été mise en évidence par Stratton et al. (2000) en FS Hawaïenne. Les degrés de résistance à la sécheresse chez les différentes espèces étudiées peuvent être résumés comme dans le schéma suivant :



### *3.4.2.2 Diversité fonctionnelle en forêt de nuage*

Les rares études ayant cherché à caractériser les stratégies hydriques sélectionnées dans les forêts tropicales humides de basse altitude ont mis en évidence une prédominance fonctionnelle isohydrique dans les forêts tropicales humides (Fisher et al. 2006) bien que des comportements anisohydriques aient aussi été identifiés chez certaines espèces (Bonal et Guehl 2001 ; Kumagai et Porporato 2012). Au regard de ces résultats, nous avons émis l'hypothèse que les espèces de FN caribéennes, adaptées à des conditions d'humidité extrêmes et rarement soumises à un déficit hydrique édaphique, présenteraient un fonctionnement à tendance isohydrique, peu tolérant à la contrainte hydrique, et que les espèces auraient toutes un fonctionnement hydrique similaire (faible diversité fonctionnelle interspécifique en FN).

Contrairement aux espèces de FS qui montrent toutes des taux de croissance annuels similaires, des différences significatives de croissance cambiale annuelle existent entre les espèces de FN. Une espèce, *R. trinitatis*, montre une croissance annuelle significativement plus élevée que les autres espèces de FN, comparable à celles des arbres de FS. Cette réponse originale serait-elle associée à un comportement hydrique particulier ?

## ***Les conditions atmosphériques impactent le statut hydrique des espèces de forêt de nuage***

La diminution du brouillard pendant la saison humide induit une diminution de  $\Psi_{pd}$  et  $\Psi_{min}$  et affecte le statut hydrique foliaire de toutes les espèces de FN. La conductance stomatique diminue donc malgré une humidité du sol plus élevée qu'en saison sèche. Les  $\Psi_{pd}$  les plus négatifs, mesurés au cours de la période de plus forte disponibilité en eau du sol, suggèrent que l'équilibre nocturne entre les potentiels des plantes et le potentiel du sol pourrait être incomplet. La demande climatique plus élevée de cette période pourrait contribuer à une perte en eau nocturne qui empêcherait l'équilibre des  $\Psi_{pd}$  avec les potentiels hydriques du sol. Cette hypothèse est confortée par les résultats de Feild et Holbrook (2000) et Gotsch et al (2014) qui ont mis en évidence l'influence des conditions atmosphériques sur l'intensité des transpirations nocturnes en FN. Ce mécanisme maximiserait l'absorption des nutriments du sol dans des milieux oligotrophes (Scholtz et al. 2006). Cependant, ce découplage entre statut hydrique foliaire et disponibilité en eau du milieu dépend de l'espèce, car le  $\Psi_{pd}$  de *R. Grandis* est comparable entre les saisons. L'emploi du terme de sécheresse en FN correspondra donc à une sécheresse d'origine atmosphérique.

## ***Sensibilité des espèces à la sécheresse***

Dans ce milieu rarement soumis au déficit hydrique édaphique, les espèces de FN sont extrêmement sensibles au dessèchement. Les espèces de FN étudiées dans cette thèse sont plus sujettes au flétrissement foliaire que les espèces de forêts humides tropicales de basse altitude (FDH) dont les données ont été compilées par Bartlett et al. (2012). La gamme de variation des  $\Psi_{tip}$  mesurés dans la présente étude est comparable à celle reportée en FN Costa Ricaines (Goldsmith 2013). Les  $\Psi_{gs50}$  que nous avons relevés sont plus élevés que ceux reportés pour les forêts tropicales humides (Klein 2014), ce qui indique une sensibilité stomatique plus importante en FN comparativement aux FDH, avec des espèces qui tendent à fermer précocement leurs stomates dès une faible diminution de potentiel  $\Psi_{min}$ . Les espèces ont un  $\Psi_{gs50}$  entre -0,4 et -1,0 MPa plus élevé que leur  $\Psi_{tip}$  entre -0,8 et -1,8 MPa. Ce résultat montre que la fermeture des stomates intervient avant la plasmolyse cellulaire. Toutes les espèces de FN préviennent la perte en eau de leurs cellules foliaires en réduisant leur conductance stomatique.  $\Psi_{min}$  étant fortement affecté par les conditions climatiques (temps clair/nuageux) plus que par la disponibilité en eau du sol, il semble possible que la régulation stomatique chez les espèces de FN puisse être associée à une synthèse d'ABA foliaire plus

que racinaire tel que décrit par Bauer et al. (2013). A cette régulation stomatique précoce est associée une forte vulnérabilité à la cavitation des espèces de FN. Leur  $P_{50}$ , comparables à ceux des forêts tropicales humides (Maherali et al. 2004 ; Choat et al. 2012), concordent avec la seule observation reportée en FN brésilienne sur *Drimys brasiliensis* ( $P_{50} = -1,55$  MPa) par Oliveira et al. (2014). Ces résultats indiquent une sensibilité des arbres de FN à la sécheresse tant au niveau des cellules foliaires qu'au niveau hydraulique correspondant à un fonctionnement isohydrique.

### ***Rapanea. trinitatis*, une espèce de FN plus résistante à la sécheresse que les autres**

Les variations de traits de réponse à la sécheresse sont moindres en FN qu'en FS. Cependant, les espèces de FN présentent aussi une diversité de réponses hydriques, comme en témoigne le comportement distinct de *R. trinitatis*, l'espèce de FN la moins sensible au dessèchement.

*C. alpinus*, *I. sideroxyloides* et *R. grandis* ont des attributs de traits comparables. Leur croissance est lente. Ces espèces montrent une sensibilité stomatique au dessèchement et une sensibilité au flétrissement des feuilles, couplée à une forte vulnérabilité à la cavitation. L'intégrité de leur système hydraulique est assurée par une importante régulation stomatique.

A l'opposé, *R. trinitatis*, l'espèce à croissance rapide, montre le comportement stomatique le moins sensible à une diminution de potentiel hydrique, apparaît plus résistante à l'embolie et présente les feuilles les plus résistantes au flétrissement. Ses valeurs basses de  $\Psi_{tip}$  et  $\pi_o$  apparaissent comparables à celles des sempervirents de FS. De plus, les différences saisonnières pour ces deux paramètres suggèrent un ajustement osmotique permettant la diminution de  $\Psi_{min}$  au cours de la période de sécheresse atmosphérique. Cette espèce, présentant certains attributs de traits foliaires propres aux stratégies de tolérance à la sécheresse, comparables à ceux des sempervirents de FS, est l'espèce de FN la plus résistante à la sécheresse.

### *3.4.2.3 Existe-t-il un continuum de stratégies hydriques le long duquel les deux écosystèmes se distinguent?*

---

Le dispositif expérimental mis en œuvre nous a permis d'observer des relations entre  $\Delta D$ ,  $P_{50}$ ,  $\Psi_{gs50}$  et  $\Psi_{tjp}$ . Ces relations illustrent le lien continu intervenant entre la croissance et le fonctionnement hydrique des 8 espèces de forêts tropicales étudiées. Un continuum de stratégies de gestion de l'eau en FN et FS, intégrant différentes échelles a ainsi pu être mis en évidence et relié à la croissance des espèces. A une extrémité de ce continuum fonctionnel se positionnent les espèces à croissance lente, dont les cellules foliaires entrent rapidement en plasmolyse lors d'une contrainte hydrique. Ces espèces ont recours à une fermeture stomatique précoce qui prévient probablement la cavitation des vaisseaux du xylème sensibles à l'embolie ( $P_{50}$  élevée) et prévient aussi toute déshydratation cellulaire (maintien de  $\Psi_{min}$  élevé). A l'autre extrémité se positionnent les espèces montrant des attributs de traits opposés. Ces arbres sont capables de maintenir leur croissance et leur métabolisme en situation de contrainte hydrique. Entre ces deux extrémités sont réparties des espèces avec des stratégies intermédiaires qui démontrent la diversité de réponse fonctionnelle présente au sein des deux milieux. Les différences de traits entre espèce de FS et FN ne sont donc pas tranchées, mais s'échelonnent le long de patterns fonctionnels robustes. La mise en évidence de ce continuum se basant sur l'analyse d'un ensemble de traits originaux, a rarement été effectuée dans la littérature de manière intégrée. Seule l'étude de Brodribb et al. (2003) a considéré les liens entre le comportement stomatique, la résistance au flétrissement des cellules foliaires et la vulnérabilité à la cavitation d'espèces tropicales de FS. Ces relations et leur lien avec la croissance au sein de différents écosystèmes n'a, à notre connaissance, pas encore été effectuée. Nos résultats montrent que la variabilité des traits fonctionnels entre espèces au sein de chaque écosystème correspond à une régulation des réponses à l'échelle cellulaire, hydraulique et stomatique, interconnectées physiologiquement. La mise en évidence de ces relations chez des espèces inféodées à des biotopes climatiques bien contrastés prouve leur robustesse. Ces relations physiologiques conditionnent des mécanismes déterminant la croissance des espèces



### 3.5 Conclusions

---

Les deux écosystèmes considérés sont soumis à des contraintes hydriques de différente origine avec en FS, une contrainte hydrique édaphique et en FN, une contrainte hydrique atmosphérique. Nous avons identifiés une diversité de comportements hydriques spécifiques coexistant sein de chaque écosystème, matérialisant un continuum de stratégie hydrique le long duquel les deux écosystèmes ne sont pas discriminés.

Etablir le lien entre les traits foliaires et le système hydraulique est une approche intégrative permettant de caractériser finement les stratégies hydriques à l'échelle de la plante. Cependant, elle est rarement mise en œuvre (Meinzer et al. 2010 ; Skelton et al. 2015), particulièrement dans les écosystèmes tropicaux. Nos résultats soulignent la nécessité de considérer les réponses à la sécheresse des espèces à travers l'analyse de traits intervenant à différentes échelles des arbres. En effet, bien que la majeure partie des espèces étudiées présentent une coordination entre leurs traits de réponse à la sécheresse à l'échelle des feuilles et des tiges, des combinaisons originales ont été observées, avec des stomates sensibles au dessèchement et une résistance hydraulique élevée (*C. spinosum* en FS). La coexistence de différents comportements en FN et FS implique des conséquences sur la réponse des espèces dans un contexte de changements climatiques. En effet, le degré d'isohydrie et d'anisohydrie des espèces a été associé à des prédictions distinctes de mortalité pendant des sécheresses (McDowell et al. 2008 ; Skelton et al. 2015). La croissance des espèces de FS et le potentiel de survie des arbres de FN pourrait être en conséquence inégalement affectés par les changements climatiques futurs avec des conséquences sur la productivité, la composition des communautés et la biodiversité spécifique des écosystèmes.

Cette diversité de comportements hydriques des écosystèmes tropicaux est peu prise en compte dans les modèles de végétations visant à estimer l'impact de sécheresses accrues sur leur productivité (Powell 2013). Cela découle d'un manque de connaissances et de données disponibles pour ces écosystèmes. Nos résultats peuvent donc alimenter les bases de données utilisées dans les modèles dynamiques globaux de végétation (type TRY, Kattge et al. 2011) et ainsi, d'améliorer leur précision.

## Références du chapitre 3

---

- Agrawal, A. A., & Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87(sp7), S132-S149.
- Bartlett, M. K., Scoffoni, C., & Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393-405.
- Bauer, H., Ache, P., Lautner, S., Fromm, J., Hartung, W., Al-Rasheid, K. A., ...& Mendel, R. R. (2013). The stomatal response to reduced relative humidity requires guard cell-autonomous ABA synthesis. *Current Biology*, 23(1), 53-57.
- Beard, J. S. (1944). Climax vegetation in tropical America. *Ecology*, 25(2), 127-158.
- Bonal, D., & Guehl, J. M. (2001). Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange responses to drought in seedlings of tropical rainforest species. *Functional Ecology*, 15(4), 490-496.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 1437-1449.
- Borchert, R. (1998). Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. In *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems* (pp. 241-253). Springer Netherlands.
- Borchert, R., & Rivera, G. (2001). Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology*, 21(4), 213-221.
- Brewer, C. A., & Smith, W. K. (1997). Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant, Cell & Environment*, 20(1), 1-11.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., & Gutierrez, M. V. (2002). Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 25(11), 1435-1444.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., Edwards, E. J., & Gutierrez, M. V. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26(3), 443-450.
- Brodribb, T. J., & McAdam, S. A. (2013). Abscisic acid mediates a divergence in the drought response of two conifers. *Plant Physiology*, 162(3), 1370-1377.
- Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.). (2011). *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.
- Bruijnzeel, L. A., & Proctor, J. (1995). Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know?. In *Tropical montane cloud forests* (pp. 38-78). Springer US.
- Burgess, S. S. O., & Dawson, T. E. (2004). The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell & Environment*, 27(8), 1023-1034.
- Campbell, J. D., Taylor, M. A., Stephenson, T. S., Watson, R. A., & Whyte, F. S. (2011). Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology*, 31(12), 1866-1878.
- Carswell F.E., Costa A.L., Palheta M., et al. (2002) Seasonality in CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O flux at an eastern Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research* 107.
- Cavelier, J. (1996). Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. In *Tropical forest plant ecophysiology* (pp. 399-439). Springer US.

- Cavelier, J., Tanner, E., & Santamaría, J. (2000). Effect of water, temperature and fertilizers on soil nitrogen net transformations and tree growth in an elfin cloud forest of Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 16(01), 83-99.
- Cavieres, L. A., Rada, F., Azócar, A., García-Núñez, C., & Cabrera, H. M. (2000). Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 21(3), 203-211.
- Chabot, B. F., & Hicks, D. J. (1982). The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 229-259.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (1990). Density and growth rate of some tropical dry forest trees: comparisons between successional forest types. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 226-231.
- Chen, J. W., Zhang, Q., & Cao, K. F. (2009). Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. *Ecological Research*, 24(1), 65-73.
- Choat, B., Ball, M. C., Luy, J. G., Donnelly, C. F., & Holtum, J. A. (2006). Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree physiology*, 26(5), 657-664.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., ... & Jacobsen, A. L. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.
- Clark, D. B., & Clark, D. A. (1996). Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 80(1), 235-244.
- Clifford, S. C., Arndt, S. K., Corlett, J. E., Joshi, S., Sankhla, N., Popp, M., & Jones, H. G. (1998). The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). *Journal of Experimental Botany*, 49(323), 967-977.
- Comita, L. S., & Engelbrecht, B. M. (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, 90(10), 2755-2765.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., ... & Foster, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 20(01), 51-72.
- Daubenmire, R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 147-170.
- David, T. S., Henriques, M. O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., ... & David, J. S. (2007). Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree physiology*, 27(6), 793-803.
- Delzon, S. (2015). New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29(10), 1247-1249.
- Dong, X., & Zhang, X. (2001). Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features. *Journal of Arid Environments*, 48(1), 41-48.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1), 11-16.
- Eamus, D., & Prior, L. (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research*, 32, 113-197.
- Engelbrecht, B. M., 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), 80-82.

- Engelbrecht, B. M., & Kursar, T. A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, 136(3), 383-393.
- Fan, D. Y., Jie, S. L., Liu, C. C., Zhang, X. Y., Xu, X. W., Zhang, S. R., & Xie, Z. Q. (2011). The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology*, 31(8), 865-877.
- Feild, T. S., & Holbrook, N. M. (2000). Xylem sap flow and stem hydraulics of the vesselless angiosperm *Drimys granadensis* (Winteraceae) in a Costa Rican elfin forest. *Plant, Cell & Environment*, 23(10), 1067-1077.
- Fisher, R. A., Williams, M., DO, V., LOBO, R., DA COSTA, A. L., & MEIR, P. (2006). Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant, Cell & Environment*, 29(2), 151-165.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1), 73-106.
- Fournet J (1978) Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de Martinique Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. Réédition 2002 1654p
- Franks, P. J., Drake, P. L., & Froend, R. H. (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30(1), 19-30.
- Fu, P. L., Jiang, Y. J., Wang, A. Y., Brodribb, T. J., Zhang, J. L., Zhu, S. D., & Cao, K. F. (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of botany*, 110(1), 189-199.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1-34.
- Goldsmith, G. R., Matzke, N. J., & Dawson, T. E. (2013). The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology letters*, 16(3), 307-314.
- Goldstein, G., Rada, F., Rundel, P., Azocar, A., & Orozco, A. (1989). Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 46, No. Supplement, pp. 448s-453s). EDP Sciences.
- Gotsch, S. G., Asbjornsen, H., Holwerda, F., Goldsmith, G. R., Weintraub, A. E., & Dawson, T. E. (2014). Foggy days and dry nights determine crownlevel water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant, cell & environment*, 37(1), 261-272.
- Grubb, P. J. (1977). Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 83-107.
- Guyot, G., Scoffoni, C., & Sack, L. (2012). Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: insights into vulnerability and stomatal control. *Plant, cell & environment*, 35(5), 857-871.
- Ishida, A., Harayama, H., Yazaki, K., Ladpala, P., Sasrisang, A., Kaewpakasit, K., ...& Diloksumpun, S. (2010). Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. *Tree Physiology*, 30(8), 935-945.
- Jane, G. T., & Green, T. G. A. (1985). Patterns of stomatal conductance in six evergreen tree species from a New Zealand cloud forest. *Botanical gazette*, 413-420.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., ...& Cornelissen, J. H. (2011). TRY—a global database of plant traits. *Global change biology*, 17(9), 2905-2935.

- Kikuzawa, K. (1991). A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist*, 1250-1263.
- Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6), 1313-1320.
- Kumagai, T. O., & Porporato, A. (2012). Strategies of a Bornean tropical rainforest water use as a function of rainfall regime: isohydric or anisohydric?. *Plant, cell & environment*, 35(1), 61-71.
- Larcher W (1980) *Physiological Plant Ecology*. 2nd Edition Springer-Verlag, Berlin. 513 pp.
- Lee, D. W., O'keefe, J., Holbrook, N. M., & Feild, T. S. (2003). Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research*, 18(6), 677-694.
- Leigh, E. G. (1975). Structure and climate in tropical rain forest. *Annual review of ecology and systematics*, 67-86.
- Letts, M. G., & Mulligan, M. (2005). The impact of light quality and leaf wetness on photosynthesis in north-west Andean tropical montane cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21(05), 549-557.
- Levitt, J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses (No. Ed. 2). Academic Press..
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., & Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(02), 97-109.
- Lo Gullo, M. A., & Salleo, S. (1988). Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist*, 108(3), 267-276.
- Lopez, O. R., Kursar, T. A., Cochard, H., & Tyree, M. T. (2005). Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree Physiology*, 25(12), 1553-1562.
- Maherali, H., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- Malhi, Y., & Wright, J. (2004). Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1443), 311-329.
- Markesteyn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought and shade tolerance. *Journal of Ecology*, 97(2), 311-325.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., ...& Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New phytologist*, 178(4), 719-739.
- Medina, E., Cuevas, E., & Weaver, P. L. (1981). Composición foliar y transpiración de especies leñosas del Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. *Acta Científica Venezolana*, 32, 159-165.
- Meinzer, F. C., McCulloh, K. A., Lachenbruch, B., Woodruff, D. R., & Johnson, D. M. (2010). The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. *Oecologia*, 164(2), 287-296.
- Mott, K. A., & Franks, P. J. (2001). The role of epidermal turgor in stomatal interactions following a local perturbation in humidity. *Plant, Cell & Environment*, 24(6), 657-662.
- Motzer, T., Munz, N., Küppers, M., Schmitt, D., & Anhufo, D. (2005). Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology*, 25(10), 1283-1293.

- Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., ...& Teo, S. (2000). Impact of severe drought associated with the 1997–1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology*, 16(03), 355-367.
- Nascimento, H. E., Laurance, W. F., Condit, R., Laurance, S. G., D'Angelo, S., & Andrade, A. C. (2005). Demographic and life history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, 16(6), 625-634.
- Oliveira, R. S., Eller, C. B., Bittencourt, P. R., & Mulligan, M. (2014). The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. *Annals of botany*, 113(6), 909-920.
- Oren, R., Sperry, J. S., Katul, G. G., Pataki, D. E., Ewers, B. E., Phillips, 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(12), 1515-1526.
- Powell, T. L., Galbraith, D. R., Christoffersen, B. O., Harper, A., Imbuzeiro, H., Rowland, L., ...& Levine, N. M. (2013). Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought. *New Phytologist*, 200(2), 350-365.
- Prior, L. D., Eamus, D., & Duff, G. A. (1997). Seasonal trends in carbon assimilation, stomatal conductance, pre-dawn leaf water potential and growth in *Terminalia ferdinandiana*, a deciduous tree of northern Australian savannas. *Australian Journal of Botany*, 45(1), 53-69.
- Reich, P. B., & Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 61-74.
- Reinhardt, K., & Smith, W. K. (2008). Impacts of cloud immersion on microclimate, photosynthesis and water relations of *Abies fraseri* (Pursh.) Poir. in a temperate mountain cloud forest. *Oecologia*, 158(2), 229-238.
- Reynolds, J. F., Virginia, R. A., & Schlesinger, W. H. (1997). Defining functional types for models of desertification. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, 1, 195.
- Rousteau, A., (1996). Carte écologique de la Guadeloupe. 36 p. ONF PNG UAG.
- Rollet, B. (2010). Arbres des Petites Antilles. ONF.
- Santiago, L. S., Kitajima, K., Wright, S. J., & Mulkey, S. S. (2004). Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia*, 139(4), 495-502.
- Santiago, L. S., & Mulkey, S. S. (2005). Leaf productivity along a precipitation gradient in lowland Panama: patterns from leaf to ecosystem. *Trees*, 19(3), 349-356.
- Scholz, F. G., Bucci, S. J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2007). Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology*, 27(4), 551-559.
- Schulte P, Hinckley T (1985) A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *J Exp Bot* 36:1590-1602
- Skelton, R. P., West, A. G., & Dawson, T. E. (2015). Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(18), 5744-5749.
- Slot, M., & Poorter, L. (2007). Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica*, 39(6), 683-690.
- Smith, W. K., & McClean, T. M. (1989). Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. *American Journal of Botany*, 465-469.

- Sobrado, M. A. (1986). Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia*, 68(3), 413-416.
- Sobrado, M. A. (1997). Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica*, 18(4), 383-391.
- Sobrado, M. A. (1993). Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia*, 96(1), 19-23.
- Speirs, J., Binney, A., Collins, M., Edwards, E., & Loveys, B. (2013). Expression of ABA synthesis and metabolism genes under different irrigation strategies and atmospheric VPDs is associated with stomatal conductance in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon). *Journal of experimental botany*, 64(7), 1907-1916.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T. (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88:581-587.
- Still, C. J., Foster, P. N., & Schneider, S. H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, 398(6728), 608-610.
- Stratton, L., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2000). Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment*, 23(1), 99-106.
- Tanner, E. V. J., Kapos, V., Freskos, S., Healey, J. R., & Theobald, A. M. (1990). Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 6(02), 231-238.
- Tanner, E. V. J., Kapos, V., & Franco, W. (1992). Nitrogen and Phosphorus Fertilization Effects on Venezuelan Montane Forest Trunk Growth and Litterfall. *Ecology*, 73(1), 78-86.
- Tanner, E. V. J., Vitousek, P. M., & Cuevas, E. (1998). Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79(1), 10-22.
- Tardieu F, Simonneau T (1998) 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
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-36
- Tyree, M. T., Vargas, G., Engelbrecht, B. M., & Kursar, T. A. (2002). Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *Journal of Experimental Botany*, 53(378), 2239-2247.
- Tyree, M. T., Engelbrecht, B. M., Vargas, G., & Kursar, T. A. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, 132(3), 1439-1447.
- Valladares, F., & Sánchez-Gómez, D. (2006). Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, 8(5), 688-697.
- Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo, V. R., & Gil-Pelegrín, E. (2003). Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of experimental botany*, 54(390), 2015-2024.
- Weaver, P. L., Byer, M. D., & Bruck, D. L. (1973). Transpiration rates in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Biotropica*, 123-133.
- Weaver, P. L. (1979). Tree growth in several tropical forests of Puerto Rico.

Worbes, M. (1999). Annual growth rings, rainfall dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of ecology*, 87(3), 391-403.

Worbes, M., Blanchart, S., & Fichtler, E. (2013). Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica—a multifactorial study. *Tree physiology*, 33(5), 527-536.

Wright, S. J. (1992). Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in ecology & evolution*, 7(8), 260-263.

Zhang, Y. J., Yang, Q. Y., Lee, D. W., Goldstein, G., & Cao, K. F. (2013). Extended leaf senescence promotes carbon gain and nutrient resorption: importance of maintaining winter photosynthesis in subtropical forests. *Oecologia*, 173(3), 721-730.

Zhao, M., & Running, S. W. (2010). Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *science*, 329(5994), 940-943.

Zotz, G., Tyree, M. T., Patino, S., & Carlton, M. R. (1998). Hydraulic architecture and water use of selected species from a lower montane forest in Panama. *Trees*, 12(5), 302-309.



# CHAPITRE 4

## Diversité de stratégies hydraulique chez les espèces tropicales

---





Ce chapitre a pour objectif de caractériser le fonctionnement hydraulique des espèces de FS et de FN. Le positionnement de ce chapitre dans le cadre de l'ensemble de l'étude est illustré Figure 4-1. Les résultats issus de cette analyse sont présentés dans l'article suivant, intitulé « Large range of drought resistance in species of tropical dry forests and montane cloud forests ».

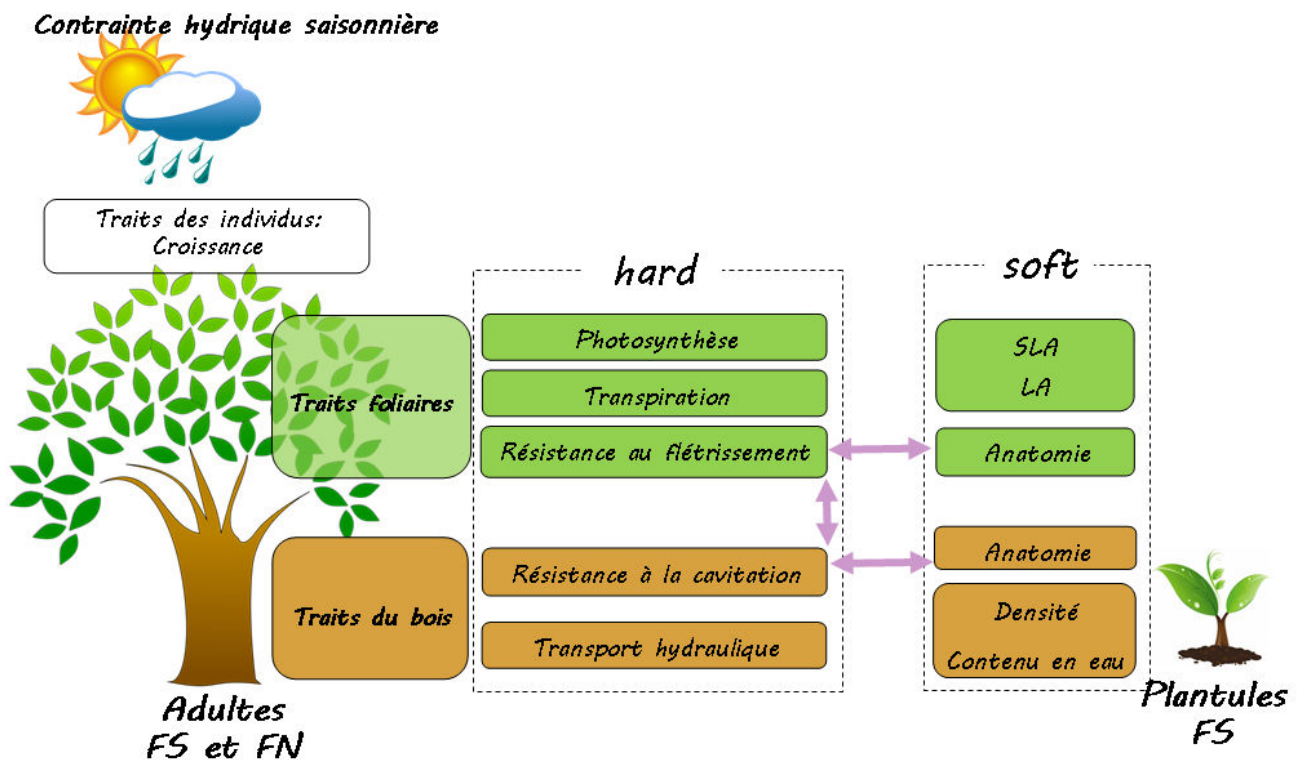


Figure 4-1 Schéma de l'ensemble de l'étude et positionnement du chapitre 4 dans l'approche générale. Les flèches violettes matérialisent la question principale adressée dans ce chapitre : Quelle est la relation entre la résistance foliaire et la résistance du xylème au dessèchement ?

# Large range of drought resistance in species of tropical dry forests and montane cloud forests

## Résumé

---

L'établissement et la survie des plantes sont étroitement liés à leur réponse au stress hydrique. Les îles de la Caraïbe sont particulièrement menacées par le changement climatique et par les prédictions de sécheresses accrues. Deux de leurs écosystèmes, la forêt tropicale sèche (FS) et la forêt de nuages tropicale (FN), sur lesquels pèsent d'importants enjeux de conservation, sont à même d'être affectés par le changement climatique. Nous avons émis l'hypothèse que les arbres de FS et de FN présentent un ensemble distinct de traits fonctionnels relatifs à la résistance à la sécheresse, avec des relations intervenant entre les caractéristiques des feuilles et des tiges, pouvant révéler une diversité de stratégies de réponse à la sécheresse.

Les objectifs de cette étude étaient i) d'évaluer la cohérence des liens existant entre les traits anatomiques et fonctionnels au niveau des feuilles et des tiges, traits ayant été reconnus comme indicateurs de réponse à la sécheresse dans les forêts tropicales et ii) de comparer les stratégies de réponse à la sécheresse de huit espèces d'arbre de canopée dominants ces deux écosystèmes aux caractéristiques climatiques contrastées. Nous avons caractérisé la structure foliaire à travers une approche microscopique. La réponse des feuilles au dessèchement a été approchée en utilisant des courbes pression-volume, et la résistance à la cavitation des tiges a été définie en établissant des courbes de vulnérabilité.

Nous avons observé des relations claires entre l'anatomie foliaire, la résistance à la sécheresse des feuilles et la résistance du xylème à l'embolie, indiquant une coordination des traits résistance à la sécheresse entre les feuilles et les tiges des espèces de FS et de FN. Des différences marquées ont été observées entre les traits fonctionnels des espèces de FS et de FN, avec des réponses à la sécheresse distinctes. Les espèces de FS semblaient plus résistantes à la sécheresse, avec une plus grande capacité à maintenir leur turgescence foliaire et un xylème plus résistant à l'embolie par rapport aux espèces de FN. Parmi les espèces de FS, la variabilité interspécifique de la réponse à la sécheresse a été plus élevée que chez les espèces FN. En outre, certaines espèces de FS étaient aussi vulnérables à l'embolie que des espèces de FN (comme l'espèce décidue *Bursera simaruba*). La marge de sécurité hydraulique était de seulement de 0,8 MPa pour les espèces de TMCF, et très élevée, de 3,4 MPa, chez les espèces de FS. Les espèces FN sont plus susceptibles d'être affectés négativement par le changement climatique, à savoir, la diminution ponctuelle des précipitations et de l'humidité de l'air.

## Abstract

---

Plant establishment and survival are closely linked with the plant response to water stress. Caribbean islands are particularly threatened by climate change and predictions of drier conditions. Two ecosystems targeted by conservation efforts, the tropical dry forest (TDF) and the tropical mountain cloud forest (TMCF) may be diversely affected by climate change. We hypothesized that TDFs and TMCFs have distinct set of functional traits related to drought resistance, with interrelationships between leaf and stem characteristics across ecosystems, which may reveal a diversity of drought-response strategies.

The aims of this study were to i) evaluate the consistency of the trade-off between anatomical and functional traits at the leaf and stem levels, traits that have been recognized as a drought-response index in these tropical forests; and ii) compare the drought-response strategies of eight dominant canopy trees across these two ecosystems with opposite climatic characteristics. We characterized leaf structure using a microscopic approach, leaf drought response using pressure-volume curves, and stem resistance to cavitation by establishing vulnerability curves.

We observed clear relationships between leaf anatomy, whole leaf drought resistance potential and xylem vulnerability to embolism, indicating the coordination of drought-resistance traits between leaves and stems in TDF and TMCF species.

Clear differences were observed in the functional traits of TDF and TMCF species, with distinct drought responses. TDF species appeared more drought resistant, with greater flaccid leaf cell and xylem embolism under plant dehydration compared to TMCF species. Among TDF species, interspecific variability to drought response was higher than among TMCF species. Moreover, some TDF species were as vulnerable to embolism as TMCF species (such as the deciduous species *Bursera simaruba*). The safety margin for hydraulic embolism is only 0.8 MPa for TMCF species but is as high as 3.4 MPa in TDF species. TMCF species are more likely to be negatively affected by climate change, i.e., punctate lower rainfall and air humidity.

# Introduction

---

Drought leads to water deficit in plant tissues, which affects many physiological processes and can have consequences for plant establishment, growth and survival (Levitt 1980; Larcher 2003). Furthermore, climate change will induce critical shifts in water availability, most notably in tropical forests (Engelbrecht et al. 2007; Wagner et al. 2014; Corlett 2016).

## *Functional traits of drought resistance*

To assess the drought resistance of species, previous studies have screened functional traits and their ecological significance (Maherali et al. 2004; Bartlett et al. 2012; Choat et al. 2012). These traits range from cellular leaf attributes to whole-plant hydraulic architecture.

Leaf structure has been associated with the drought response; species in xeric habitats often feature a specific set of structural tissues in the leaf blade to decrease transpiration, withstand wilting and avoid cell collapse. These sclerophyllous leaves feature thick cuticles, thick-walled cells, small leaf size, and compact leaf cells (Chabot and Bunce 1979; Oertli et al. 1990; DeMicco and Aronne 2012; Shields 1950; Grubb 1986). However, leaf scleromorphy is not necessarily linked to drought response in Mediterranean species (Gullo and Salleo 1988). Species from wet environments can exhibit scleromorphy despite drought sensitivity (Medina et al. 1989; Turner 1994). Further studies of leaf anatomy and structure in relation to water deficit are needed in tropical regions.

The determination of cell turgor characteristics from a pressure-volume (PV) curve is one of the best classic indicators of plant water stress (Brodribb et al. 2003; Lenz et al. 2006; Bartlett et al. 2012). The PV curve parameters are calculated from a plot of leaf water potential ( $\Psi_{\text{leaf}}$ ) against water volume in drying leaves. The  $\Psi_{\text{tlp}}$  parameters correspond to the turgor loss point, the threshold of negative water potential value at which leaf cells lose turgor and the leaf wilts. The leaf remains turgid and maintains physiological functions such as stomatal conductance, hydraulic conductance, photosynthetic gas exchange and growth in the range between 0 MPa and the  $\Psi_{\text{tlp}}$  value (Sack et al. 2003; Lenz et al. 2006; Bartlett et al. 2012). Consequently, the value of  $\Psi_{\text{tlp}}$  for a tree will be more negative for more drought-tolerant species. Other PV parameters also illustrate the plant response to drought: the water potential produced by the cell solute concentration at full hydration  $\pi_0$ , the cell wall stiffness (or the

elastic modulus of the cell wall,  $\epsilon$ ), the leaf hydration at wilting (or relative water content at the turgor loss point,  $RWC_{tlp}$ ).

Xylem resistance to cavitation is commonly investigated by the loss of 50% of hydraulic conductivity ( $P_{50}$ ) (Sperry and Tyree 1988; Tyree and Sperry 1989; Choat et al. 2012). Xylem resistance to cavitation plays a major role in plant performance during water deficit. Cavitation refers to the formation of vapor bubbles in the xylem when the tension of the sap is sufficiently high. Water flux ceases in vapor-filled (embolized) vessels. The decrease in xylem hydraulic conductance leads to stomatal closure, leaf abscission, shoot dieback and, finally, plant death (Tyree and Sperry 1989; Brodribb and Cochard 2009; Urli et al. 2013).

Many studies have reported coordination between wood structure and xylem vulnerability to embolism (Lens et al. 2011; Hacke et al. 2001; Hacke et al. 2006). The structural traits of wood and leaves have also been linked to drought resistance (Wright 2006). However, few studies have considered the interrelationship of direct indicators of drought resistance, such as  $P_{50}$  and PV parameters (Fu et al. 2012; Delzon 2015), and leaf structure analysis regarding other functional traits is mostly limited to the consideration of the specific leaf area. Analyses of the different scales of traits affected by water availability based on cell structure and cell regulation of stem hydraulics are necessary to further characterize drought responses in tropical forests.

### ***Interest in the study of climate extremes in tropical forests***

Tropical forests are assumed to be vulnerable to a drier climate (Malhi et al. 2008; Choat et al. 2012). Tropical rainforests are one of the most-studied ecosystems in tropical areas. Fewer studies have examined tropical dry forests (TDFs), and studies of the drought response of tropical montane cloud forest (TMCFs) species have been limited (Oliveira et al. 2014). Studies of these two ecosystems, which exist at extreme climate ranges, may improve knowledge of tree responses and the diversity of drought adaptation.

TDFs appear more threatened and less protected than moist and wet forests (Gerhardt 1993; Powers and Tiffin 2010). Indeed, TDFs have historically supported high human population densities due to their climatic and edaphic characteristics, which are attractive for human settlement and development (Tosi and Voertman 1964; Sánchez-Azofeifa et al. 2005). The area of TDFs has decreased considerably in recent decades, particularly in the Neotropics (Janzen 1988; Murphy and Lugo 1986; Hoekstra et al. 2005). The TDF climate is

characterized by low annual rainfall (700–2000mm) and pronounced seasonality in rainfall distribution, with several months of drought and high temperature ( $>25^{\circ}\text{C}$ ) (Holdridge 1967; Bullock et al 1995; Sánchez-Azofeifa et al 2005; Pennington et al 2006). A significant proportion of deciduous trees coexist with evergreen species. These two phenological groups reflect distinct functional strategies to cope with water stress. Deciduous drought-avoiding species maximize resource capture during a limited favorable growing season and avoid water stress by shedding leaves in the dry season. Deciduous species appear more vulnerable to xylem cavitation (Reich and Borchert 1984; Borchert 1994). Evergreen drought-tolerant species, by reducing xylem cavitation in enduring organs, retain physiological function at low water availability (Engelbrecht and Kursar 2003; Tyree et al. 2003; Markesteijn et al. 2011).

The TMCF definition remains less clear because it includes a wide range of climatic conditions worldwide (Jarvis and Mulligan 2010). Following Stadtmüller typology (Stadtmüller 1987), TMCFs are frequently covered in cloud or mist under tropical latitude. Thus, the distributions of TMCFs depend on the bounds of clouds and global, regional and local factors influencing cloud formation and appear relatively independent of annual rainfall. The rainfall threshold fluctuates up to 1500 mm among TMCFs in different regions (Bruijzneeel 2010; Jarvis and Mulligan 2011). Despite the need to conserve this type of forest, few studies have considered the drought responses of TMCF species. The few data available indicate that TMCF species are more sensitive to embolism than lowland rainforest species (Santiago et al. 2000; Oliveira et al. 2014).

In the Caribbean Islands, the Guadeloupe archipelago is a relevant model for comparing drought resistance among species of both TDF and TMCF ecosystems. Previous global studies have highlighted differences in drought-response traits between wet and dry ecosystems (Choat et al. 2012; Bartlett et al. 2014; Maherali et al. 2004) but have rarely examined ecosystems with such large differences in rainfall input (1300 mm yr<sup>-1</sup> in TDFs versus 4600 mm yr<sup>-1</sup> in TMCFs). We hypothesized that TDF and TMCF species have distinct set of functional traits and that TMCF species are more sensitive to drought than TDF species. Seasonality patterns in water availability appear more variable in TDFs than in TMCFs, with a marked period of water stress leading to the selection of diverse ecophysiological behaviors. We therefore also hypothesized that each ecosystem has distinct patterns of drought trait variability, with higher variability among TDF species. Our third hypothesis was that leaf anatomy, PV parameters and hydraulics characteristics are interrelated, indicating functional coordination between the leaf and stem drought responses.



### *Study aims*

The aim of this study was to investigate variations in the drought response of species in TDFs and TMCFs. We characterized the multivariate relationships between traits scaled from leaf structure to stem hydraulic characteristics, determined the functional differences between both ecosystems, and analyzed the plasticity of responses to drought within each ecosystem.

## **Material and methods**

---

### *Site and species selection*

Because of high biodiversity and species endemism combined with extensive habitat loss, the Caribbean islands have been classified as one of the world's 34 hot spots of biodiversity (Myers et al. 2000). The Guadeloupe archipelago in the Lesser Antilles, French West Indies (FWI), is particularly remarkable due to differences in topography, climate and soil. Guadeloupe therefore represents a relevant model to compare the drought resistance of species and ecosystems. The extremes of the rainfall gradient observed in TDFs and TMCFs occur within a distance of 40 km (Rousteau 1996). This study was conducted in these two ecosystems.

The TDF station was located in the botanical park of Petit-Canal (61°29'W; 16°22'N), which has an average altitude of 20m above sea level. The area is characterized by a warm (mean annual air temperature of 24°C) and subhumid (annual rainfall of 1 300 mm) climate with a dry season from February to June (Meteo France). The skeletal soil is a shallow leptosol (IUSS Working Group 2006) characterized by numerous calcareous outcrops composed of Pleistocene limestone bedrock. The forest is characterized by a specific biodiversity of 146 tree species, a canopy height of 10–15m and a stem density of 800 trees ha<sup>-1</sup> (Rousteau 1996).

The TMCF station was located in the National Park in Mamelle Pigeon (61°44'W; 16°10'N), which has an average altitude of 768m above the sea level. The climate in this area is characterized by high annual rainfall (approximately 4600 mm yr<sup>-1</sup>) equally distributed throughout the year and a constant cloudy blanket. The average temperature is 20°C. The soil is defined as an andesitic oxisol (Doumenge 1985). The forest is characterized by a high

specific biodiversity of 150 tree species (Rollet 2011), a low canopy height (>7m) and a high stem density of 900 trees ha<sup>-1</sup> (Rousteau 1996).

The field measurements occurred during the dry season from February to April 2014. We selected eight native dominant canopy angiosperm species based on their abundance and structural dominance within their respective community (Table 4-1). The 4 species selected in the TMCF represent 30% of the total canopy tree biomass at the top of the mountain Mamelle pigeon. The 4 species selected in the TDF represented 60% of the total canopy tree biomass of the secondary dry forest of Petit-Canal botanical park. Measurements and sampling were performed on healthy adult trees in sunlight with fully exposed branches and leaves.

Table 4-1. Characteristics of the species of the tropical dry forest (TDF) and the tropical montane cloud forest (TMCF) study: name, family, habitat, leaf phenology and repartition area. The nomenclature follows the plant list database (The plant list 2013). Ecology and phenology were determined by Rollet (2011), and the repartition area was determined by Fournet (2002).

Species	Family	Ecology	Leaf phenology	Repartition area
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg	Burseraceae	TDF	Deciduous	Central America
<i>Citharexylum spinosum</i> L.	Verbenaceae	TDF	Brevideciduous	Central America
<i>Guapira fragrans</i> (Dum.Cours.) Little	Nyctaginaceae	TDF	Evergreen	Central America
<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam.	Sapotaceae	TDF	Evergreen	Central America
<i>Chorizanthe alpinus</i> (Sw.) R.A. Howard	Melastomataceae	TMCF	Evergreen	Lesser Antilles
<i>Ilex sideroxyloides</i> (Sw.) Griseb.	Aquifoliaceae	TMCF	Evergreen	Antilles
<i>Rapanea trinitatis</i> (A. DC.) Mez	Primulaceae	TMCF	Evergreen	Lesser Antilles
<i>Richeria grandis</i> Vahl	Phyllanthaceae	TMCF	Evergreen	Central America

### ***Leaf and wood anatomical measurements***

Leaf anatomy was obtained from 1-cm<sup>2</sup> sections withdrawn to the central area of one blade per individual and four individuals per species. The aliquots were fixed in 4% glutaraldehyde solution, dehydrated with ethanol, embedded in resin (Agar low-viscosity resin kit, Agar Scientific Ltd., Essex, UK), and sectioned with a microtome (Leica-Reichert Ultracut E ultramicrotome) at 1 µm. Cross-sections were stained with toluidine blue (Sass 1958). Microphotographs were taken using an optical microscope (NIKON Eclipse 80i, Nikon Instruments Inc.) and a digital camera (Nikon digital DXM 1200F, Nikon Instruments Inc.). All measurements were performed using Mesurim Pro v3.4 (Madre J.F., Amiens, France) in 5

vertical transects from each sample to determinate cuticles, epidermis, hypodermis, spongy and palisade parenchyma width. Wood anatomy was obtained from the trunk sampled at breast height with a Presler-type core borer (Haglof Inc, Madison, Mississippi, USA). The radial cores were planed using a custom-made core-microtome (WSL, Birmensdorf, Switzerland) to obtain clean surfaces.

### ***Wood density***

Measurements were performed following the gravimetric/volumetric procedure. Segments with a length of 2.5 cm were excised from the last lignified internode of 3 branches from 3 individuals per species. A longitudinal cut was then made in the middle of the segment, and the pith as well as the bark were removed. Samples were placed in distilled water to obtain maximum hydration. To determine the fresh volume, the wood sample was immersed in a water-filled tray placed on a balance. The displacement weight was converted to sample volume by the ratio of weight displacement (g) to water density ( $1 \text{ g cm}^{-3}$ ). The samples were then oven dried at  $80 \text{ }^\circ\text{C}$  for 48 hours, and the dry weight was measured. Wood density was calculated as the ratio of dry weight to fresh volume.

### ***Pressure volume curves***

The PV curves illustrate the relationship between the leaf relative water content and leaf water potential. The PV curves were constructed using one leaf from four to six individuals per species. Fully expanded sun shoots were cut, wrapped in a plastic bag and re-hydrated in deionized water overnight in the dark. The leaf water potential and leaf weight were determined after gradual drying at a defined potential in a pressure chamber (PMS1000, PMS Instrument Co., Albany, Oregon, USA). Measurements were continued until at least five data points were recorded after the turgor loss point. The following parameters were calculated as described by (Turner 1988): the water potential at the turgor loss point ( $\Psi_{\text{tlp}}$ , MPa), the relative water content at the turgor loss point ( $\text{RWC}_{\text{tlp}}$ , %), the osmotic potential at full turgor ( $\pi_0$ , MPa) and the bulk modulus of elasticity ( $\epsilon$ , MPa).  $\epsilon$  was determined after Schulte and Hinckley (1985) using the expression:

$$\epsilon = \frac{dP}{d\text{RWC}}$$

where P is the turgor pressure and RWC is the relative water content.

### ***Vulnerability curves and associated parameters***

The vulnerability curve describes the relationship between the percentage loss of hydraulic conductivity (PLC) and xylem water potential ( $\Psi_{xyl}$ ) using the method of air dehydration (Sperry et al.1988; Tyree and Sperry 1989). The value of PLC due to air blockage is an estimate of the percentage of cavitated vessels. The xylem water potential is usually measured by the covered leaf technique, which allows the leaf and xylem water potentials to equilibrate in the bag. To allow sufficient equilibration of the water potential in the entire sample, the branches were bagged for 24h between the two dehydration step measurements. Changhai et al. (2010), Djebbar et al. (2012) and Ding et al. (2014) have discussed the accurate and reliable measurement of  $\Psi_{leaf}$  measured using a potentiometer based on psychrometric techniques. The Caribbean species examined in the present study exhibit a high correlation ( $R^2= 0.89$ ) between the leaf water potential measured with a Scholander pressure chamber ( $\Psi_{Scholander}$ ) and that measured with a potentiometer, as shown in Fig.4-2. We observed that tension in leaves was poorly coupled to xylem potential in stems to which leaves are attached, particularly at the lowest potentials. This results indicates that equilibrium between  $\Psi_{xyl}$  and  $\Psi_{leaf}$  is not necessarily reached (supplemental data 1 Fig. 4-2). The linear relationship between  $\Psi_{xyl}$  and  $\Psi_{leaf}$  was species dependent, and the leaf might be black and dry (-30 MPa) while the xylem potential in the stem (i.e., stem water status) is higher (-15 MPa). Thus, we selected  $\Psi_{xyl}$  in stems to construct the vulnerability curves.

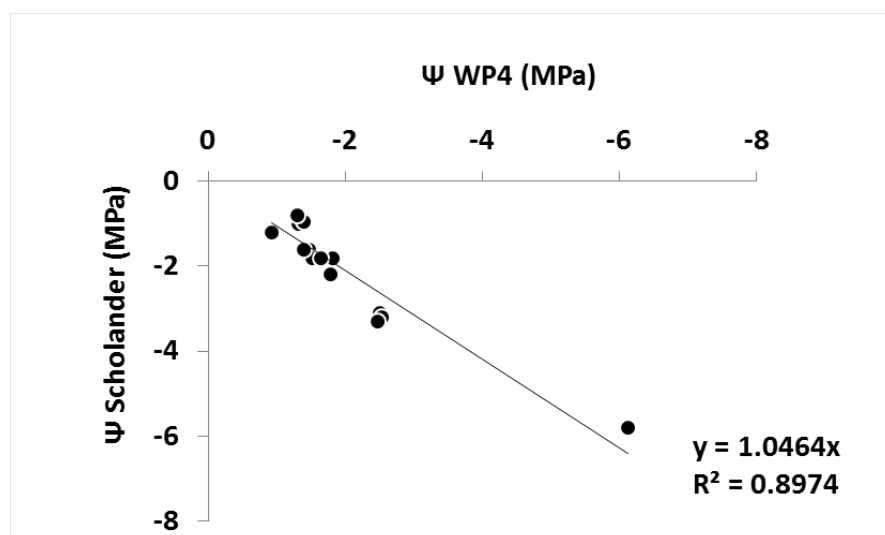


Figure 4-2 Comparison of leaf water potential measured using a Scholander pressure chamber ( $\Psi_{Scholander}$ ) and a WP4 potentiometer ( $\Psi_{WP4}$ ).

Branches were harvested from 5–8 individuals per species early in the morning to avoid excessive cavitation, placed in a bucket of water and transported to the laboratory. Based on previously obtained data for the vessel length of each species, the branches were re-cut under water to a sufficient length to prevent emboli from extending into the sample distal parts. PLC was measured for a minimum of five stem segments of the last lignified growth unit per branch. The samples were re-cut under water, and the bark was removed and installed in a XYL'EM (Bronkhorst, Perpignan, France) flow meter manifold attached to a pressurized reservoir filled with a flow solution of 10 mM KCl. The solution was degassed and filtered at 0.2µm before injection following the direction of natural water flow in the plant from base to top. The technique involves measuring the hydraulic conductance of 20-mm-long stem segments before (native conductance  $K$  at low pressure: 0.0006 MPa) and after (maximum conductance  $K_{max}$ ) water refilling at high pressure (0.1 MPa). PLC was calculated following Tyree and Sperry equation (1989):

$$PLC = 100 \times \frac{(10K)}{K_{max}}$$

Paired PLC and  $\Psi_{xyl}$  measurements were plotted to determine vulnerability curves for each of the 8 species, fitting an exponential sigmoid function (Pammenter and Vander Willigen 1998):

$$PLC = \frac{100}{1 + \exp(s \times \frac{P-P_{50}}{25})}$$

where  $P_{50}$  is the pressure causing 50% loss of conductance and  $s$  is a slope parameter.  $P_{50}$  is a parameter commonly used to characterize and interpret interspecific variation in cavitation resistance (Tyree and Ewers 1991; Maherali et al. 2004). The curve parameters  $s$ ,  $P_{50}$  and  $R^2$  were estimated with the non-linear regression procedure in XLSTAT (Addinsoft SARL, Paris, France). The curves were fitted including all individuals for each species.

Due to the tree architecture and protected status of most of the species examined in this study, we were not able to perform drastic sampling on an individual and harvest more individuals of each species (National Park of Guadeloupe sampling authorization and prefectural authorization for sampling protected species). As the samples were obtained in a homogeneous environment, we can assume that intraspecific variability is low. Moreover,

Lamy et al. (2011) reported low intraspecific variability for cavitation traits. Thus, the obtained vulnerability curves are assumed to be robust for each species.

### ***In situ leaf and xylem water potentials and safety margin***

The minimum leaf water potentials ( $\Psi_{\min}$ ) were obtained during the peak of water stress under drier conditions measured between 2012 and 2014. The  $\Psi_{\min}$  measurements for deciduous and brevideciduous species were conducted before the peak of the dry season, immediately before leaf shedding. Three of the last fully expanded and exposed adult leaves per tree and four trees per species were cut and measurements were immediately made *in situ* with a Scholander pressure chamber (PMS1000, PMS Instrument Co., USA) between 12:00 and 14:00. The  $\Psi_{\min}$  values obtained *in situ* were converted to the minimum xylem potential ( $\Psi_{\min x}$ ) based on the linear relationship for each species in supplemental data 1. The correction permitted the real water status of the plant to be considered and avoided overestimation of plant drought due to wilting leaves and sensitivity to leaf drought. The hydraulic safety margin corresponds to the difference between the minimum xylem pressure experienced *in situ*,  $\Psi_{\min x}$ , and the value of  $P_{50}$  obtained from the vulnerability curves.

### ***Statistical analysis***

Analysis of variance was performed using XLSTAT (Addinsoft, Paris, France) to compare differences between ecosystems and species for each trait measured. The relationships among all quantitative traits in this study were explored using Pearson correlation analysis. Principal component analysis (PCA) was also performed under XLSTAT. Using an Agglomerative Hierarchical Clustering (AHC) algorithm in which the principal components of the PCA were used as the input variables, we progressively grouped species according to their resemblance, as measured by an index of dissimilarity (Euclidian distance between individuals from the factors of the PCA). The algorithm groups species into pairs by selecting the species with minimum dissimilarity. The pairs thus obtained were then aggregated using Ward's minimum-variance method.

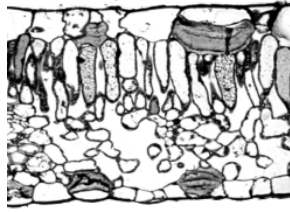
## Results

---

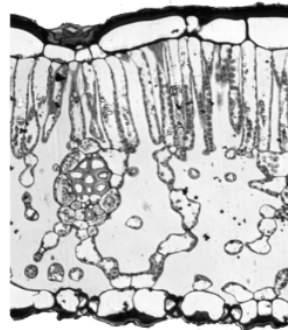
### *Leaf anatomical measurements*

The structures of the leaf blades are presented in the microphotographs in Fig.4-3, and the thicknesses of the different blade tissues are quantified in Table 4-2. The blades, cuticles and spongy parenchyma were significantly thicker in TMCF species than in TDF species. In addition, TMCF species exhibited thicker epidermal and hypodermal cells compared to TDF species. As observed by microphotography, *C. alpinus* and *R. grandis* in the TMCF had well constituted hypodermis cells immediately below the adaxial epidermis, and two other TMCF species presented a bilayer epidermis with heterogeneously sized cells. This additional layer was not observed in TDF species, which all exhibited a monolayer of epidermal cells of homogeneous size. Both ecosystems exhibited significant interspecific differences in the width of all layers.

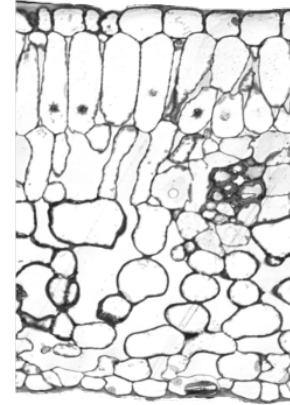
Dr  
y  
for  
est  
sp  
eci  
es



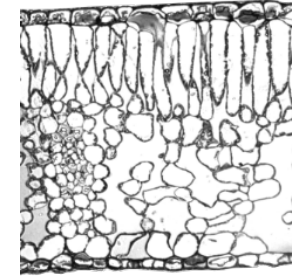
*B. simaruba*



*C. spinosum*

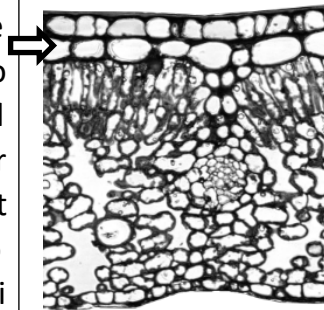


*G. fragrans*



*S. salicifolium*

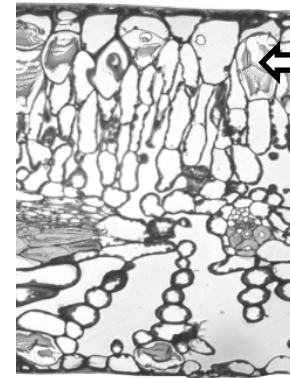
M  
on  
ta  
ne  
clo  
ud  
for  
est  
sp  
eci



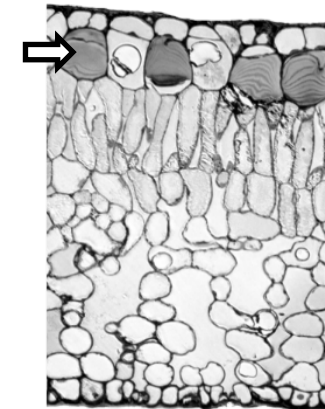
*C. alpinus*



*I. sideroxyloides*



*R. trinitatis*



*R. grandis*

50µm

Figure 4-3 Semithin sections of leaf blades from eight tree species from the TDF and TMCF. Arrows indicate the hypodermis layer for TMCF species.



Table 4-2 Thickness of leaf histological components of 8 tropical tree species ( $\pm$ SE). Measurements were made on 3 leaves per species. Specific values not sharing a common letter are significantly different ( $P=0.05$ ) within an ecosystem. The mean values for each ecosystem are in bold. Asterisks indicate significant differences between species and ecosystems by one-way ANOVA (\*: $0.05 > p > 0.01$ ; \*\*: $0.01 > p > 0.001$ ;\*\*\*: $0.001 > p$ ).

Species	Total thickness ( $\mu\text{m}$ )			Cuticle thickness ( $\mu\text{m}$ )			Epidermis and hypodermis thickness ( $\mu\text{m}$ )			Palisade parenchyma thickness ( $\mu\text{m}$ )			Spongy parenchyma thickness ( $\mu\text{m}$ )		
<i>B. simaruba</i>	191	$\pm$ 16	a	7	$\pm$ 1	a	38	$\pm$ 1	a	60	$\pm$ 6	a	74	$\pm$ 8	a
<i>C. spinosum</i>	295	$\pm$ 7	b	11	$\pm$ 4	b	44	$\pm$ 3	a	84	$\pm$ 12	b	152	$\pm$ 19	b
<i>G. fragrans</i>	360	$\pm$ 33	c	6	$\pm$ 2	a	40	$\pm$ 1	a	157	$\pm$ 8	c	154	$\pm$ 17	b
<i>S. salicifolium</i>	246	$\pm$ 11	d	6	$\pm$ 0	a	30	$\pm$ 1	b	95	$\pm$ 2	b	115	$\pm$ 10	c
<b>TDF</b>	<b>262</b>	<b><math>\pm</math> 36</b>		<b>7</b>	<b><math>\pm</math> 1</b>		<b>37</b>	<b><math>\pm</math> 3</b>		<b>95</b>	<b><math>\pm</math> 21</b>		<b>118</b>	<b><math>\pm</math> 19</b>	
<b>p species TDF</b>	<b>***</b>			<b>**</b>			<b>***</b>			<b>***</b>			<b>***</b>		
<i>C. alpinus</i>	286	$\pm$ 7	a	8	$\pm$ 1	a	59	$\pm$ 4	a	62	$\pm$ 8	a	158	$\pm$ 8	a
<i>I. sideroxyloides</i>	380	$\pm$ 26	b	11	$\pm$ 1	a	54	$\pm$ 4	a	103	$\pm$ 10	b	203	$\pm$ 40	a
<i>R. trinitatis</i>	333	$\pm$ 31	ab	15	$\pm$ 3	b	61	$\pm$ 3	a	94	$\pm$ 16	b	165	$\pm$ 18	a
<i>R. grandis</i>	366	$\pm$ 64	b	8	$\pm$ 1	a	76	$\pm$ 10	a	84	$\pm$ 5	b	196	$\pm$ 42	a
<b>TMCF</b>	<b>341</b>	<b><math>\pm</math> 21</b>		<b>10</b>	<b><math>\pm</math> 2</b>		<b>62</b>	<b><math>\pm</math> 5</b>		<b>86</b>	<b><math>\pm</math> 9</b>		<b>180</b>	<b><math>\pm</math> 11</b>	
<b>p species TMCF</b>	<b>**</b>			<b>***</b>			<b>ns</b>			<b>***</b>			<b>ns</b>		
<b>Pstation</b>	<b>*</b>			<b>*</b>			<b>***</b>			<b>*</b>			<b>**</b>		

### Leaf cell parameters from PV curves

The PV parameters differed significantly between species and between both ecosystems (Table 4-3). The values of  $\pi_0$  and  $\Psi_{t_{lp}}$  were 35 and 25% lower in TDF species than in TMCF species, in contrast to  $RWC_{t_{lp}}$  and  $\epsilon$ , which were higher in TDF species than in TMCF species.

Among TDF species, the values of  $\pi_0$  and  $\Psi_{t_{lp}}$  were highest for *B. simaruba* (resp. -1.1 MPa and -1.3 MPa) and lowest for *S. salicifolium* (resp. -1.7 MPa and -2.0 MPa). With respect to  $\epsilon$ , *B. simaruba* was unique among TDF species, with a more rigid cell (24 MPa). Among TMCF species, *R. grandis* and *I. sideroxyloides* exhibited  $\pi_0$  and  $\Psi_{t_{lp}}$  values at the opposite extremes of the variation range. *R. grandis* had the lowest cell resistance to dehydration, with  $\pi_0$  of -0.8 MPa and  $\Psi_{t_{lp}}$  of -1.8 MPa.  $\epsilon$  was less variable among TMCF species than TDF species.  $RWC_{t_{lp}}$  was less variable than the other traits; this parameter ranged from 80 to 94%, with no significant differences between the two ecosystems.

Table 4-3. Mean pressure volume parameters calculated from the pressure volume curves ( $\pm$  SE). Abbreviations:  $\pi_0$ = osmotic potential at full turgor;  $\Psi_{t_{lp}}$  = water potential at the turgor loss point;  $RWC_{t_{lp}}$ = relative water content at the turgor loss point;  $\epsilon$ = bulk modulus of elasticity. Specific values not sharing a common letter are significantly different ( $P=0.05$ ). The mean values for each ecosystem are in bold. Asterisks indicate significant differences between ecosystems and species by one-way ANOVA (\*:  $0.05 > p > 0.01$ ; \*\*:  $0.01 > p > 0.001$ ; \*\*\*:  $0.001 > p$ ).

Species	$\pi_0$ (MPa)	$\Psi_{t_{lp}}$ (MPa)	$RWC_{t_{lp}}$ (%)	$\epsilon$ (Mpa)
<i>B. simaruba</i>	-1.11 $\pm$ 0.16 a	-1.34 $\pm$ 0.18 a	93.74 $\pm$ 1.05 a	24.04 $\pm$ 1.97 a
<i>C. spinosum</i>	-1.31 $\pm$ 0.01 ab	-1.50 $\pm$ 0.02 ab	90.04 $\pm$ 1.35 a	14.21 $\pm$ 2.26 b
<i>G. fragrans</i>	-1.64 $\pm$ 0.07 bc	-1.89 $\pm$ 0.06 bc	87.18 $\pm$ 2.25 a	13.54 $\pm$ 2.45 b
<i>S. salicifolium</i>	-1.71 $\pm$ 0.09 c	-2.01 $\pm$ 0.09 c	89.96 $\pm$ 1.32 a	15.71 $\pm$ 1.91 ab
<b>TDF</b>	<b>-1.44 <math>\pm</math> 0.14</b>	<b>-1.68 <math>\pm</math> 0.16</b>	<b>90.23 <math>\pm</math> 1.35</b>	<b>16.88 <math>\pm</math> 2.43</b>
<b>p species TDF</b>	<b>**</b>	<b>**</b>	<b>ns</b>	<b>*</b>
<i>C. alpinus</i>	-0.91 $\pm$ 0.03 a	-1.19 $\pm$ 0.03 a	90.68 $\pm$ 1.32 a	9.96 $\pm$ 1.41 a
<i>I. sideroxyloides</i>	-1.39 $\pm$ 0.10 b	-1.82 $\pm$ 0.09 b	83.28 $\pm$ 0.73 a	8.64 $\pm$ 0.53 a
<i>R. trinitatis</i>	-1.10 $\pm$ 0.03 ab	-1.36 $\pm$ 0.01 ab	90.41 $\pm$ 0.91 a	10.97 $\pm$ 1.79 a
<i>R. grandis</i>	-0.83 $\pm$ 0.09 a	-1.03 $\pm$ 0.15 a	80.77 $\pm$ 5.23 a	7.80 $\pm$ 1.72 a
<b>TMCF</b>	<b>-1.06 <math>\pm</math> 0.12</b>	<b>-1.35 <math>\pm</math> 0.17</b>	<b>86.29 <math>\pm</math> 2.51</b>	<b>9.34 <math>\pm</math> 0.70</b>
<b>p species TMCF</b>	<b>**</b>	<b>**</b>	<b>ns</b>	<b>ns</b>
<b>P station</b>	<b>***</b>	<b>**</b>	<b>*</b>	<b>***</b>

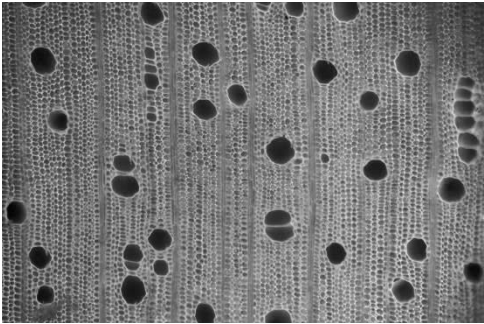
### ***Wood xylem vessels and stem characteristics***

The density and diameter of vessels in the wood differed significantly between TDF and TMCF species (Fig.4-4 and Table 4-4). The vessel density was lower ( $16 \text{ n mm}^{-1}$ ) and the vessel diameter 30% higher ( $84 \text{ }\mu\text{m}$ ) in TDF species compared to TMCF species ( $28 \text{ n mm}^{-1}$  and  $61 \text{ }\mu\text{m}$ ). High interspecific variability in vessel density was observed in each ecosystem. For example, in the TMCF, *C. alpinus* exhibited the highest density ( $48 \text{ n mm}^{-1}$ ), and *I. sideroxyloides* exhibited the lowest density ( $12 \text{ n mm}^{-1}$ ) among the species studied. By contrast, no interspecific variations in vessel diameter were observed in the TDF or TMCF.

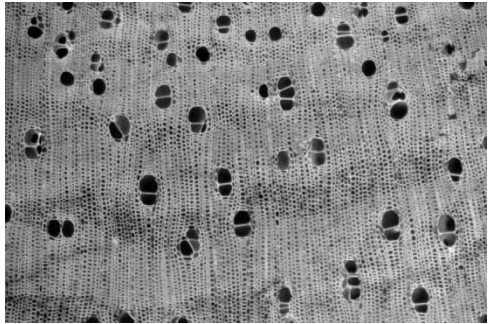
In the stem, the density and water content (SWD and SWC, respectively) of the tree species were similar in both ecosystems (Table 4-4). Stem traits were variable among the TDF species but stable among the TMCF species. Among tree species of the TDF, *B. simaruba* had the lowest SWD ( $0.28 \text{ g cm}^{-3}$ ) and the higher SWC (239%) of all species studied. By contrast, *G. fragrans* and *S. salicifolium* had the higher SWD and lowest SWC of the eight species studied.

Dry forest species

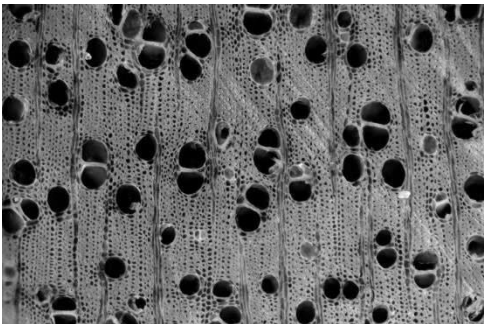
Montane cloud forest species



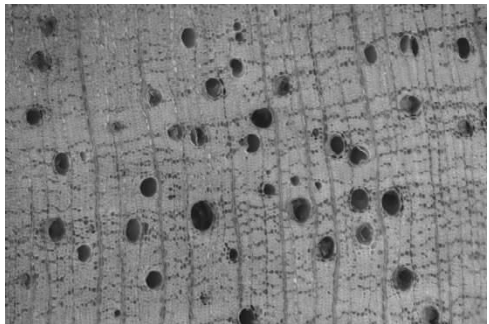
*B. simaruba*



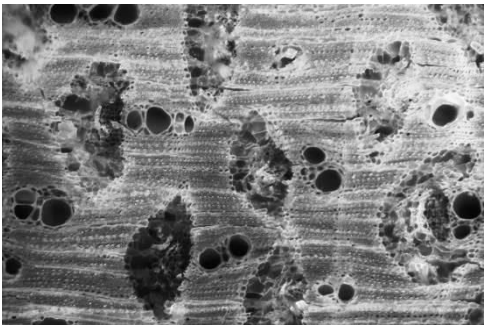
*C. alpinus*



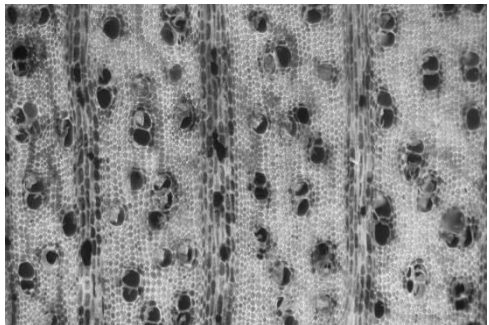
*C. spinosum*



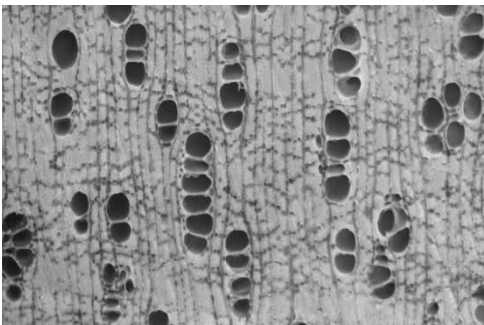
*I. sideroxyloides*



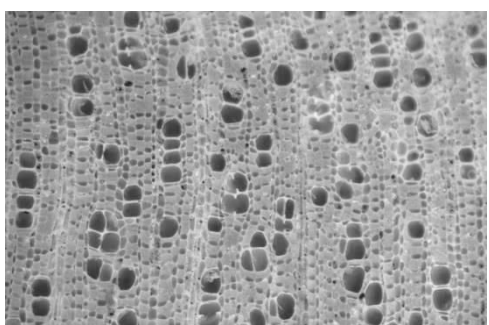
*G. fragrans*



*R. trinitatis*



*S. salicifolium*



*R. grandis*

—  
300µm

Figure 4-4. Wood sections from eight tree species of two tropical forests of the Guadeloupe archipelago.

Table 4-4: Wood xylem vessel mean density and diameter and stem density and water content ( $\pm$ SE) for eight tree species of the TDF and TMCF. The mean value and standard error for each ecosystem are reported in bold in the table. Specific values not sharing a common letter are significantly different ( $P=0.05$ ) in an ecosystem. Asterisks indicate significant differences between ecosystems and species by one-way ANOVA (\*:  $0.05 > p > 0.01$ ; \*\*:  $0.01 > p > 0.001$ ; \*\*\*:  $0.001 > p$ ).

Species	Vessel density (n mm <sup>2</sup> )			Vessel diameter ( $\mu$ m)			Stem density (g cm <sup>-3</sup> )			Stem water content (%)		
<i>B. simaruba</i>	14.6	$\pm$ 2.3	ab	86.7	$\pm$ 15.5	a	0.28	$\pm$ 0.01	a	239	$\pm$ 8	a
<i>C. spinosum</i>	21.4	$\pm$ 0.7	a	85.6	$\pm$ 13.6	a	0.43	$\pm$ 0.03	b	169	$\pm$ 7	b
<i>G. fragrans</i>	8.2	$\pm$ 0.5	b	81.8	$\pm$ 14.7	a	0.66	$\pm$ 0.03	c	130	$\pm$ 5	c
<i>S. salicifolium</i>	19.3	$\pm$ 1	a	83.4	$\pm$ 14.7	a	0.61	$\pm$ 0.02	c	130	$\pm$ 4	c
<b>TDF</b>	<b>15.9</b>	<b><math>\pm</math> 2.9</b>		<b>84.4</b>	<b><math>\pm</math> 1.1</b>		<b>0.49</b>	<b><math>\pm</math> 0.09</b>		<b>167</b>	<b><math>\pm</math> 26</b>	
<b>P species TDF</b>		<b>**</b>			<b>ns</b>			<b>***</b>			<b>***</b>	
<i>C. alpinus</i>	48.2	$\pm$ 7	a	43.7	$\pm$ 39.6	a	0.45	$\pm$ 0.02	a	159	$\pm$ 8	a
<i>I. sideroxyloides</i>	12.1	$\pm$ 0.9	b	66.7	$\pm$ 12.7	a	0.46	$\pm$ 0.02	a	159	$\pm$ 4	a
<i>R. trinitatis</i>	28.2	$\pm$ 1.7	ab	55.7	$\pm$ 9.8	a	0.52	$\pm$ 0.02	a	155	$\pm$ 26	a
<i>R. grandis</i>	24.8	$\pm$ 2	ab	78.4	$\pm$ 8.1	a	0.46	$\pm$ 0.02	a	146	$\pm$ 7	a
<b>TMCF</b>	<b>28.3</b>	<b><math>\pm</math> 7.5</b>		<b>61.1</b>	<b><math>\pm</math> 7.4</b>		<b>0.47</b>	<b><math>\pm</math> 0.02</b>		<b>155</b>	<b><math>\pm</math> 3</b>	
<b>P species TMCF</b>		<b>*</b>			<b>ns</b>			<b>ns</b>			<b>ns</b>	
<b>P station</b>		<b>*</b>			<b>***</b>			<b>ns</b>			<b>ns</b>	

### *Xylem vulnerability to cavitation*

The parameters fitted ( $s$  and  $P_{50}$ ) from the vulnerability curve are presented in Fig.4-5. Only one species, *G. fragrans*, exhibited a poorly fitted vulnerability curve with an  $R^2$  of 0.29. For the other species, the value of  $R^2$  was in the range of 0.71 to 0.99. The differences in the values of  $s$  and  $P_{50}$  between TDF and TMCF species were not significant due to high interspecific variability among TDF species. *B. simaruba* was the most vulnerable and rapidly desiccating desiccant species ( $P_{50} = -1.1$  MPa and  $s = 107\% \text{ MPa}^{-1}$ ) among the trees studied. When *B. simaruba* was omitted from the analysis, the  $P_{50}$  value of the remaining TDF species (*C. spinosum*, *G. fragrans* and *S. salicifolium*) was 3-fold lower than the mean value of the TMCF species. Thus, evergreen TDF species are more resistant to cavitation than TMCF species. Among TDF species, *S. salicifolium* was the most resistant and slowly desiccating species ( $P_{50} = -6.8$  MPa,  $s = 4\% \text{ MPa}^{-1}$ ). Among TMCF species, the most vulnerable species was *R. grandis*, with  $P_{50} = -1.0$  MPa and  $s = 69\% \text{ MPa}^{-1}$ , and the most resistant species was *R. trinitatis*, with  $P_{50} = -3.3$  MPa and  $s = 17\% \text{ MPa}^{-1}$ .

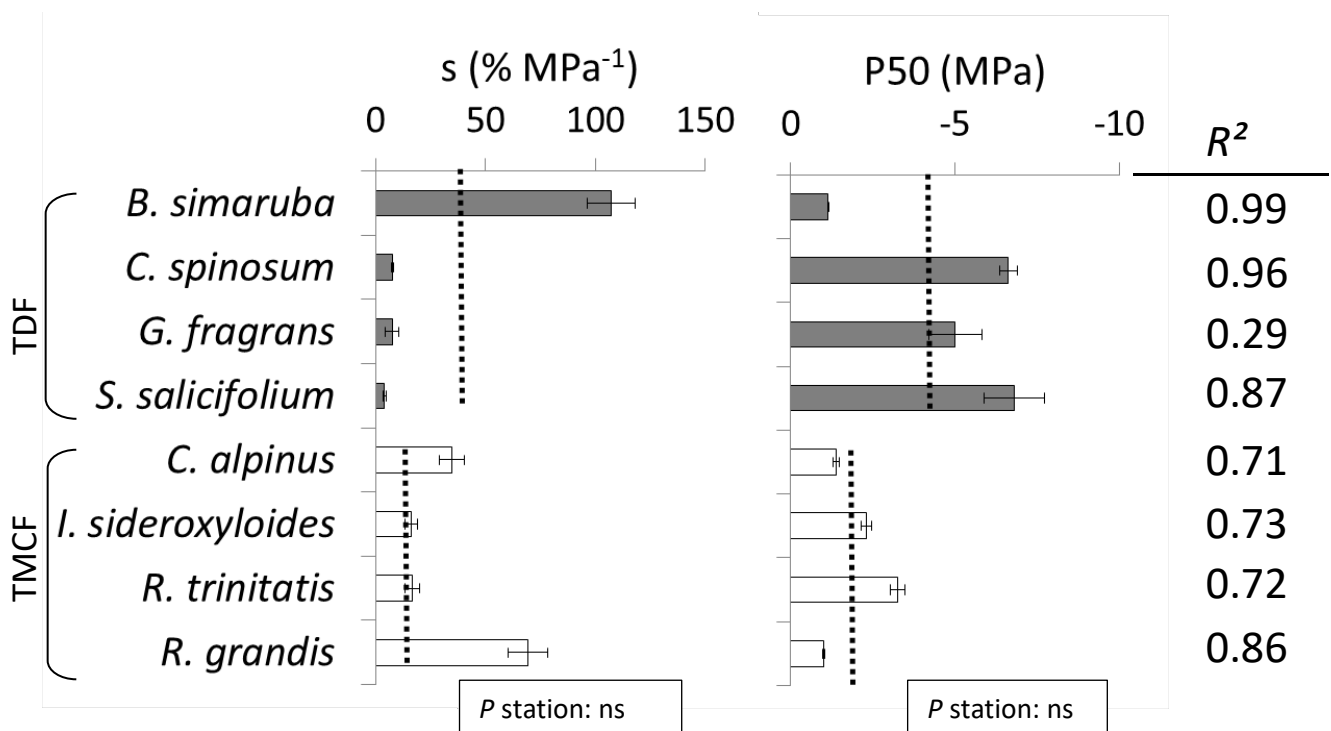


Figure 4-5 Parameters of the vulnerability curves for xylem cavitation for four TDF species and four TMDF species.  $s$  is the slope of the vulnerability curve;  $P_{50}$  is the xylem potential for 50% loss of conductivity, and  $R^2$  is the coefficient of determination for each sigmoid function fitted. Filled bars indicate TDF species, and empty bars indicate TMCF species. Dotted lines represent mean values for each ecosystem. The  $p$  range of statistical analysis reflects the differences between ecosystems ( $P$  station).

### Safety margin

The minimum leaf water potential ( $\Psi_{\min}$ ), the xylem water potential ( $\Psi_{\min x}$ ) measured in the drier season and the safety margin were not significantly different between the TDF and TMCF (Fig.4-6). The TDF and TMCF species both exhibited low values of  $\Psi_{\min}$  and  $\Psi_{\min x}$ .  $\Psi_{\min}$  was significantly lower than  $\Psi_{\min x}$  for half of the species, as evidenced by the linear relationship between  $\Psi_{\text{leaf}}$  and  $\Psi_{\text{stem}}$  during drought (supplementary data 1). The leaf water potential decreased more quickly than the xylem potential when drought increased. In the TDF, two species, *B. simaruba* and *S. salicifolium*, had a value of  $\Psi_{\min x}$  approximately 4-fold higher than the values for the two other species in this dry ecosystem. In the TMCF, one species, *R. trinitatis*, had a  $\Psi_{\min x}$  3-fold lower than those of the other species of this ecosystem.

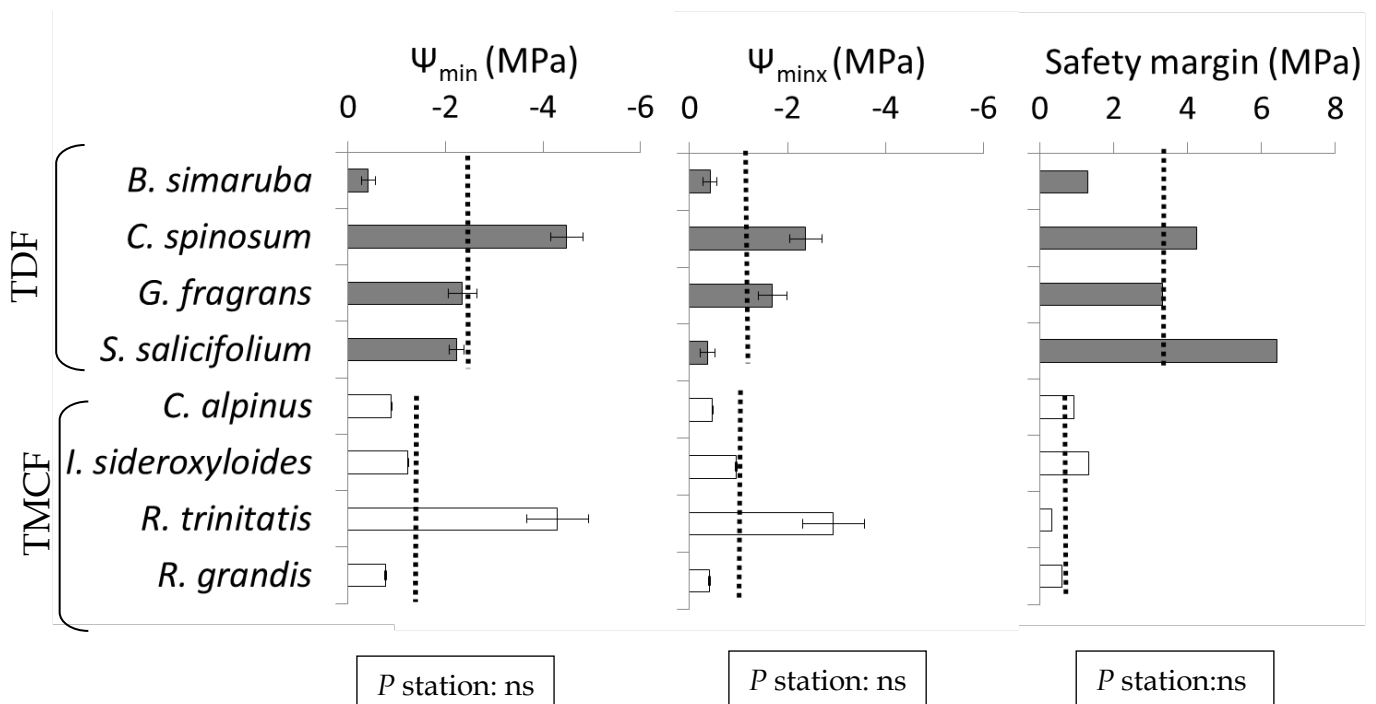


Figure 4-6 Minimum seasonal leaf water potential  $\Psi_{\min}$  and minimum xylem potential  $\Psi_{\min x}$  calculated according to the relationships provided in the supplemental data. The safety margin corresponds to  $\Psi_{\min x} - P_{50}$ . Filled bars are TDF species, and empty bars are TMCF species. Dotted lines represent mean values for each ecosystem. The p range of statistical analysis reflects the differences between ecosystems ( $P$  station) or between a forest's species ( $P$  interspecific).

The hydraulic safety margin appeared 4-fold higher in evergreen TDF species than in TMCF species. The species with the narrowest and widest safety margins were *B. simaruba* (1.31 MPa) and *S. salicifolium* (6.4 MPa). In the TMCF, the tree safety margins ranged between 0.3 MPa for *R. trinitatis* and 1.34 MPa for *I. sideroxyloides*. Thus, the safety margin range was greater in the TDF than in the TMCF because *B. simaruba* is a highly sensitive species. The TMCF trees were significantly more prone to hydraulic failure due to the proximity to the threshold of cavitation compared to trees of the TDF, except *B. simaruba* (mean safety margin of 0.8 MPa in the TMCF and 3.8 MPa in the TDF). Thus, the trait similarities in both ecosystems were related to the high interspecific variability within the TDF and TMCF.

### ***Multivariate patterns***

There were clear relationships between parameters of the vulnerability curves ( $P_{50}$  and safety margin), between parameters of the PV curves ( $\Psi_{\text{tlp}} - \pi_0$  and  $\varepsilon - \text{RWC}_{\text{tlp}}$ ), and between stem traits (SWC-SWD) and leaf blade thickness (total thickness and spongy parenchyma-blade thickness) (Table 4-5). Leaf anatomy was significantly correlated with leaf cell elasticity. Blade thickness, particularly spongy parenchyma thickness, was negatively correlated with two parameters of the PV curve,  $\text{RWC}_{\text{tlp}}$  and  $\varepsilon$ . We also observed a relationship between the leaf cell and hydraulic scale, with a positive correlation between  $\pi_0$  and  $P_{50}$ . SWD and wood anatomy were not associated with hydraulic resistance (low  $P_{50}$ ) in the TDF and TMCF species.

Because the variations of leaf and stem attributes together as a whole are difficult to visualize from pairwise comparisons, we conducted PCA based on absolute trait values (Fig.4-7a, Table 4-6). The first two axes accounted for 72% of the total variance. The first axis was loaded by  $\pi_0$ , safety margin and  $P_{50}$  on the positive side and by vessel density on the negative side (Table 4-6). The second axis was loaded by SWC,  $\varepsilon$  and  $\text{RWC}_{\text{tlp}}$  on the negative side and by microscopic traits such as spongy parenchyma and leaf blade thickness on the positive side. The dendrogram based on the AHC (Fig.4-7b) divides the species of the two ecosystems.



Table 4-5 Correlations between each pair of traits based on ranked data. R-values were calculated by XLSTAT using Pearson regression. Statistically significant correlations ( $P \leq 0.05$ ) are indicated by asterisks (\*:  $0.05 > p > 0.01$ ; \*\*:  $0.01 > p > 0.001$ ; \*\*\*:  $0.001 > p$ ).

Traits	P <sub>50</sub>	Safety margin	$\pi_o$	$\Psi_{tlp}$	RWC <sub>tlp</sub>	$\epsilon$	SWD	SWC	leaf thickness	SP thickness	Vessels density	Vessels diameter
$\Psi_{minx}$	0.699	0.32	0.30	0.22	0.23	-0.09	0.35	-0.30	0.16	0.10	-0.04	0.03
P <sub>50</sub>		<b>0.89**</b>	<b>0.79*</b>	0.70	0.22	0.14	0.58	-0.46	-0.07	-0.17	-0.31	0.43
Safety margin			<b>0.81*</b>	<b>0.73*</b>	0.22	0.31	0.47	-0.35	-0.30	-0.37	-0.33	0.56
$\pi_o$				<b>0.98***</b>	0.10	0.24	0.62	-0.38	-0.02	-0.22	-0.64	0.46
$\Psi_{tlp}$					0.04	0.16	0.60	-0.39	0.04	-0.13	-0.62	0.34
RWC <sub>tlp</sub>						<b>0.74*</b>	-0.25	0.51	<b>-0.82*</b>	<b>-0.82*</b>	0.20	-0.02
$\epsilon$							-0.39	0.69	<b>-0.85**</b>	<b>-0.96***</b>	-0.35	0.56
SWD								<b>-0.91**</b>	0.46	0.29	-0.16	-0.03
SWC									-0.64	-0.58	-0.06	0.17
leaf thickness										<b>0.94**</b>	-0.12	-0.26
SP thickness											0.14	-0.42
Vessels density												<b>-0.76*</b>

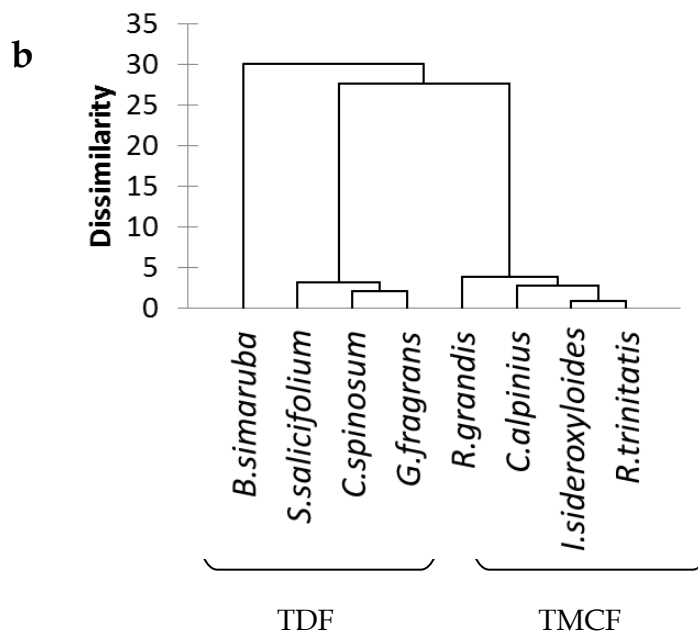
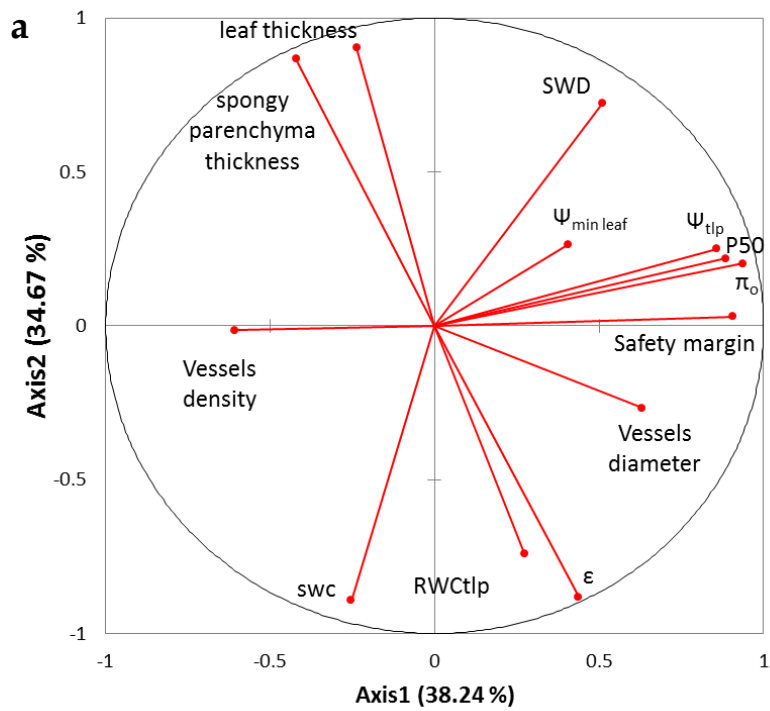


Figure 4-7 a. Arrangement of 13 stem and leaf traits along the first two principal component axes constructed on the species' mean traits. b. Segregation of eight species studied according to the 11 functional variables by principal component analysis.

Table 4-6 Eigenvector scores of plant traits on the three main PCA axes, obtained from a matrix of 13 traits x 8 species. Values are ranked in order of absolute magnitude along PCA 1. The variance accounted for by each axis is in between brackets.

Traits	Axis1 (38%)	Axis2 (34%)	Axis3 (13%)
$\pi_o$	<b>0.937</b>	0.202	-0.088
Safety margin	<b>0.907</b>	0.030	0.133
$P_{50}$	<b>0.884</b>	0.219	<b>0.306</b>
$\Psi_{tip}$	<b>0.857</b>	0.250	-0.114
Vessels diameter	<b>0.631</b>	-0.266	<b>-0.565</b>
Vessels density	-0.606	-0.014	<b>0.727</b>
SWD	0.509	0.723	0.208
$\epsilon$	0.438	<b>-0.881</b>	-0.101
SP thickness	-0.421	<b>0.868</b>	-0.114
$\Psi_{minx}$	0.407	0.265	<b>0.520</b>
$RWC_{tip}$	0.274	<b>-0.740</b>	<b>0.564</b>
SWC	-0.254	<b>-0.893</b>	-0.213
Leaf thickness	-0.237	<b>0.904</b>	-0.239

## Discussion

---

### *Are traits of anatomy, morphology and water regulation in the leaf and stem coordinated?*

One challenge to elucidating plant drought responses is determining the relationships between different variables to simplify the number of measures in field experiments due to time limitations. Some authors have not observed relationships between leaf and stem functional traits (Baraloto et al. 2010); leaf anatomy and chemistry were independent of stem anatomy and density across a wide range of rain forest tree species. What is the relationship between leaf and stem physiological traits? Consistent with Baraloto et al. (2010), we did not observe any correlations between leaf traits and stem density. Moreover, xylem anatomy was not correlated with any leaf or hydraulic stem characteristics in the TDF and TMCF species. We observed significant relationships between leaf anatomy, leaf PV parameters and xylem vulnerability to embolism, indicating coordination of drought resistance traits between leaf and stems in TDF and TMCF species.

Drought induces an increase in solute concentrations in leaf cells, thus decreasing  $\Psi_{\text{leaf}}$  and potentially contributing to decreased  $\Psi_{\text{tlp}}$ . Our results indicate a major influence of  $\pi_0$  on  $\Psi_{\text{tlp}}$  ( $R^2= 0.96^{***}$ ), but cell elasticity does not play a direct role in  $\Psi_{\text{tlp}}$  ( $R^2= 0.03$  ns), notably due to disparity among deciduous species. Consequently,  $\Psi_{\text{tlp}}$  appears to be driven more by osmotic than by elastic adjustment, as highlighted by a meta-analysis by Bartlett et al. (2012) of 317 species worldwide.

Cells appear more elastic when the spongy parenchyma is thicker ( $R^2=-0.91^{***}$ ), corresponding to higher intercellular space (less dense) and greater cell size (Fig.4-3). Cavelier and Goldstein (1989) observed that thick leaves tend to be less dense than thin ones; Turner (1994) further reported that thick leaves tended to have a lower thickness ratio of palisade to non-palisade mesophyll. An elastic cell permits high cell dehydration while maintaining cell turgor ( $\epsilon - \text{RWC}_{\text{tlp}}$ :  $R^2=0.55^*$ ). Because  $\epsilon$  and  $\text{RWC}_{\text{tlp}}$  indicate the mean characteristics of the entire leaf without considering its constitutive tissues, these parameters reflect the structural composition and, in particular, the cell density of leaves.

We found no evidence to suggest that species with more vulnerable xylem and narrower safety margins had lower SWD, in contrast to previous studies (Hacke et al. 2001; Sperry et al. 2006). This finding may be explained by the multiple functions of SWD, which does not

exclusively reflect plant hydraulic properties but also plays roles in pest defense, plant biomechanics and water storage (Chave et al. 2009).

We observed a significant relationship between  $P_{50}$  and the hydraulic safety margin ( $R^2=0.79^{**}$ ). Species with more negative  $P_{50}$  have broader safety margins than more vulnerable species.  $P_{50}$  was also positively associated with  $\pi_0$  ( $R^2=0.62^*$ ), indicating a close correlation between xylem cavitation resistance and leaf flaccid resistance, particularly for evergreen species (the relationship between  $P_{50}$  and  $\epsilon$  was significant only for non-deciduous species).

Our findings highlight the importance of considering physiological traits directly linked to the plant drought response rather than morphological proxies in the search for trait coordination across plant scales.

### ***Are tropical dry forests more drought resistant than montane cloud forests?***

We hypothesized that TDFs are more resistant to drought than TMCFs. Indeed, global meta-analyses (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012; Bartlett et al. 2012) have indicated that decreasing water availability induces higher leaf dehydration resistance or xylem embolism resistance across the biome. We characterized the water function of species by analyzing traits at different anatomical, morphological and physiological scales at the leaf and stem levels in forests with extremes of rainfall input.

Our results indicate differences in functional traits between TDF and TMCF species at the leaf and stem scales; these differences underlie the higher sensitivity of TMCFs to drought compared to TDFs.

With respect to leaf anatomy, TMCF species exhibit the typical pachyphylls described by Grubb (1977), in contrast to the classic sclerophylly of dry lowland climates. In fact, TMCF leaves on Caribbean islands exhibit a hypodermis, a greater leaf thickness, a greater cuticle thickness and a spongy mesophyll containing relatively large cavities and less compact palisade cells compared to TDF leaves. Following Grubb (1977) and Mulkey et al. (2012), the most typical characteristic of pachyphylls is the occurrence of hypodermis in the leaves of TMCFs. These tissues could be a short-term water reservoir that is exploitable under moderate stress and thus have a water-supply function for the mesophyll (Cavelier and Goldstein 1989). In addition, a hypodermis and thick cuticles could protect chlorophyll from UV radiation, which increases with increasing altitude in tropical mountains (Flenley 1995;

Cavelier 1996; Jones 2013). The increase in leaf thickness in pachyphylls increases air and water volumes (Mulkey et al. 2012). A small cell size is common in sclerophyll species in TDFs. Ding et al. (2014) suggested that smaller cells are an ecological adaptation that permits plants to endure negative values of water potential with relatively little water loss. Conversely, large cells collapse under less negative pressure than small cells (Oertli 1986; Ding et al. 2014). TMCF species store water in leaf tissues to avoid water constraints. Because soil water availability remains high throughout the year, these species may develop a hypodermis to resist periodic air dryness (without cloud and wind). The leaf drought sensitivity indicated by the PV curve parameters (i.e., leaf physiology) is consistent with the leaf anatomy.

Indeed, the leaves of TMCF species exhibit less negative  $\Psi_{\text{tip}}$  and  $\pi_0$  and a lower  $\epsilon$  than TDF species. Because a less negative  $\Psi_{\text{tip}}$  narrows the range of  $\Psi_{\text{leaf}}$  at which the leaf remains turgid and functional (Sack et al. 2003; Lenz et al. 2006), these species are more susceptible to wilting, and the leaves of these species are more sensitive to drought (Kubiske and Abrams 1994; Bucci et al. 2004). By contrast, TDF species have drought-resistant leaves due to high solute accumulation in leaf cells (low  $\pi_0$ ) and cell wall rigidity (high  $\epsilon$ ), which prevents cell collapse under negative pressure (Hacke et al. 2001; Ding et al. 2014).

Under drier conditions, a lower  $P_{50}$  and a greater hydraulic safety margin occur in the TDFs compared to TMCF. As demonstrated by several authors (Wheeler et al. 2005), drought resistance in TDFs is not associated with vessels of higher diameter and density compared to a wet climate, in accordance with the air-seed hypothesis of Tyree and Zimmermann (2002) and pit area hypothesis (Hacke et al. 2006; Sperry et al. 2006), which relate vulnerability to cavitation resistance to intervessel pit characteristics (structure, number or surface area; Wheeler et al. 2005; Lens et al. 2010). Thus, on average, the hydraulic system of TDF species is more drought resistant than that of TMCF species.

TDF species are more resistant to leaf wilting and to xylem cavitation with a greater hydraulic safety margin than TMCF species, whose ecological amplitude is restricted to areas with high water availability (Lenz et al. 2006). The values of  $\Psi_{\text{tip}}$  and  $\pi_0$  for TDF species are less negative than the values reported in Bartlett et al. (2012), whereas  $\epsilon$  and  $\text{RWC}_{\text{tip}}$  were comparable. Leaves of Antillean TDF species thus appear more subject to flaccid cells than other TDF species. By contrast, Figure 4-8 compares the  $P_{50}$  and safety margins for the Guadeloupean forest to the values for other dry and rain forests, attesting to the high drought resistance of the TDF species of Antilles.

### *Do different drought strategies co-exist in dry and cloud tropical forests?*

Although TDF and TMCF species have distinct drought responses, detailed observations within each ecosystem revealed distinct drought sensitivities among species. Thus, different drought strategies may co-exist in the same ecosystem, as assumed by Poorter et al. (2014).

In the TDF, *B. simaruba* exhibits a turgor cell vulnerability to dehydration and hydraulic vulnerability to embolism similar to those of most TMCF species. This drought sensibility may be explained by the phenology of *B. simaruba*. This species was the only drought deciduous species in this study. *B. simaruba* is a drought avoider that sheds its leaves to avoid water loss during the dry season, consistent with the high  $\pi_0$  and  $\Psi_{\text{tip}}$  values obtained for this species. The narrow safety margin of *B. simaruba* reveals that it operates close to the steepest point of its xylem vulnerability curve (0.72 MPa) and is therefore at high risk of embolism. Three other TDF species, *C. spinosum*, *G. fragrans*, and *S. salicifolium*, had lower  $P_{50}$  values (resp. -6.6, -5.0, -6.8 MPa) and higher hydraulic safety margins (resp. 4.2, 3.3, 6.4 MPa) than the species reported in Choat et al. (2012; Fig. 4-8), indicating remarkable drought resistance of these three species. In Choat et al. (2012), the minimum  $P_{50}$  in the seasonal dry forest (-5.12 MPa) was exhibited by *Austromyrtus bidwilli*, and the maximum safety margin (2.26 MPa) was exhibited by *Miconia cuspidata*. We corrected the leaf water potential measurements to reflect the xylem water potential and to obtain accurate and comparable  $P_{50}$  and safety margin values for species not affected by relatively rapid leaf desiccation disconnected from the real  $\Psi_{\text{xyl}}$ . Consequently, our values may overestimate  $P_{50}$  and underestimate the safety margin compared to the literature (i.e., higher  $P_{50}$  and lower safety margin than reported by Choat et al. in 2012).

The range of variation of drought resistance traits was higher in the TDF than in the TMCF (Fig. 4-8). Observations of the drought-resistance traits of TMCF species are very scarce in the literature (Oliveira et al. 2014). The few previous studies have considered monospecific approaches, and the present study is the first to characterize the interspecific variability of the response of TMCF trees to drought by quantifying PV parameters and constructing xylem vulnerability curves. Indeed, Santiago et al. (2011) demonstrated that *Metrosideros polymorpha* trees from Hawaiian TMCF were more susceptible to xylem cavitation than lowland forest trees. Oliveira et al. (2014) demonstrated that *Drimys brasiliensis* in Brazil also had a very vulnerable hydraulic system, with a  $P_{50}$  value of -1.56 MPa, a relatively high value

compared with the average of -2.6 MPa for tropical forests (Choat et al. 2012). Our results reveal a diversity of drought responses in Caribbean TMCFs. *R. trinitatis* had a  $P_{50}$  of -3.26 MPa, a value 3-fold lower than the  $P_{50}$  of *R. grandis*. *R. trinitatis* also had a lower leaf water potential in the dry season and a lower safety margin among the species studied. These traits demonstrate that *R. trinitatis* is the most drought-sensitive species in this study. The interspecific variability of  $P_{50}$  in TMCF species corresponds with the range of values reported in rainforest species by Choat et al. (2012) (Fig. 4-8). However, we did not observe negative or null values of the safety margin, in contrast to previous reports for rainforest species (Fig. 4-8). The hydraulic safety margins for TMCF species in this study exhibited similar interspecific variability.

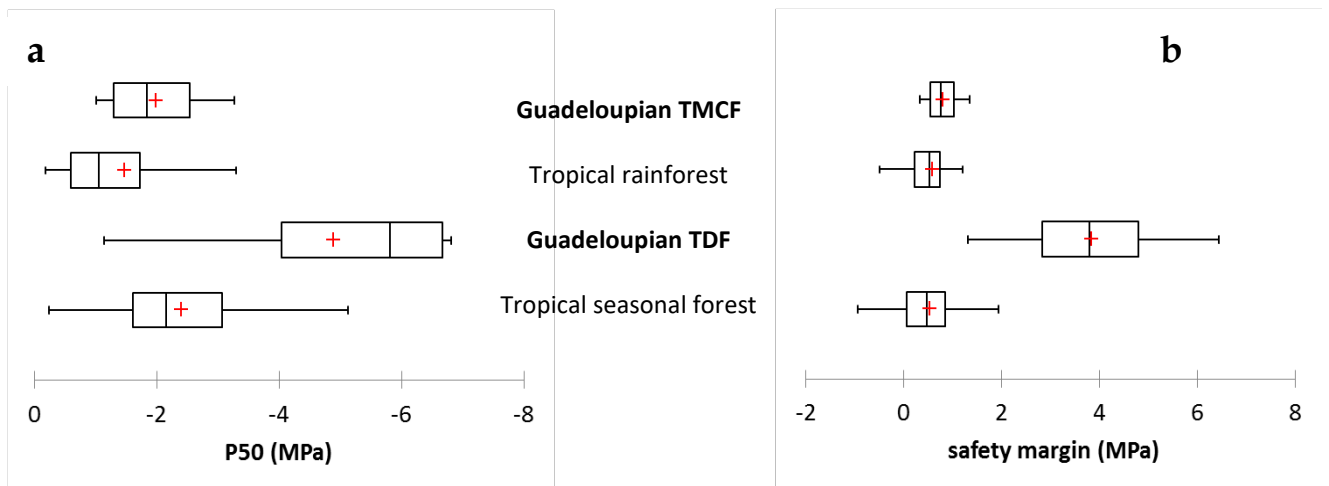


Figure 4-8 Boxplot representing a comparison of the  $P_{50}$  (a) and safety margin (b) data for the Guadeloupien TDF and TMCF with previous data from the meta-analysis by Choat et al. (2012).



## Concluding remarks

In this study, we characterized the specific drought response of a TMCF compared with a TDF and highlighted high interspecific variability within and across both ecosystems at the leaf and stem scales. TMCF species appear sensitive to air dryness, as attested by the appearance of hypodermis cells and leaf drought vulnerability. Moreover, TMCF species operate close to their point of hydraulic failure, suggesting that a number of these TMCF species are at the limit of their ecological tolerance. Further climatic change toward increasing soil and climatic drought severity may create conditions for leaf shedding and hydraulic failure, resulting in decline in populations of the dominant species in the mountain forest.

The drought responses of species are more homogeneous in the TMCF than in the TDF. The four species in the Antilles TDF exhibited high interspecific variability, with two species exhibiting the highest hydraulic resistance among all tropical dry trees (*S. salicifolium*, *C. spinosum*). The deciduous species *B. simaruba* exhibited leaf and xylem sensibility to drought and avoids drought by leaf shedding and storing water in the stem and trunk.

However, to obtain further insights on the future distribution and ecological status of the species examined in this study, an evaluation of the xylem recovery index (XRI) may be relevant; Ogasa et al. (2013) tested the hypothesis that low cavitation resistance (high vulnerability to cavitation) can be compensated by high recovery performance via vessel refilling.

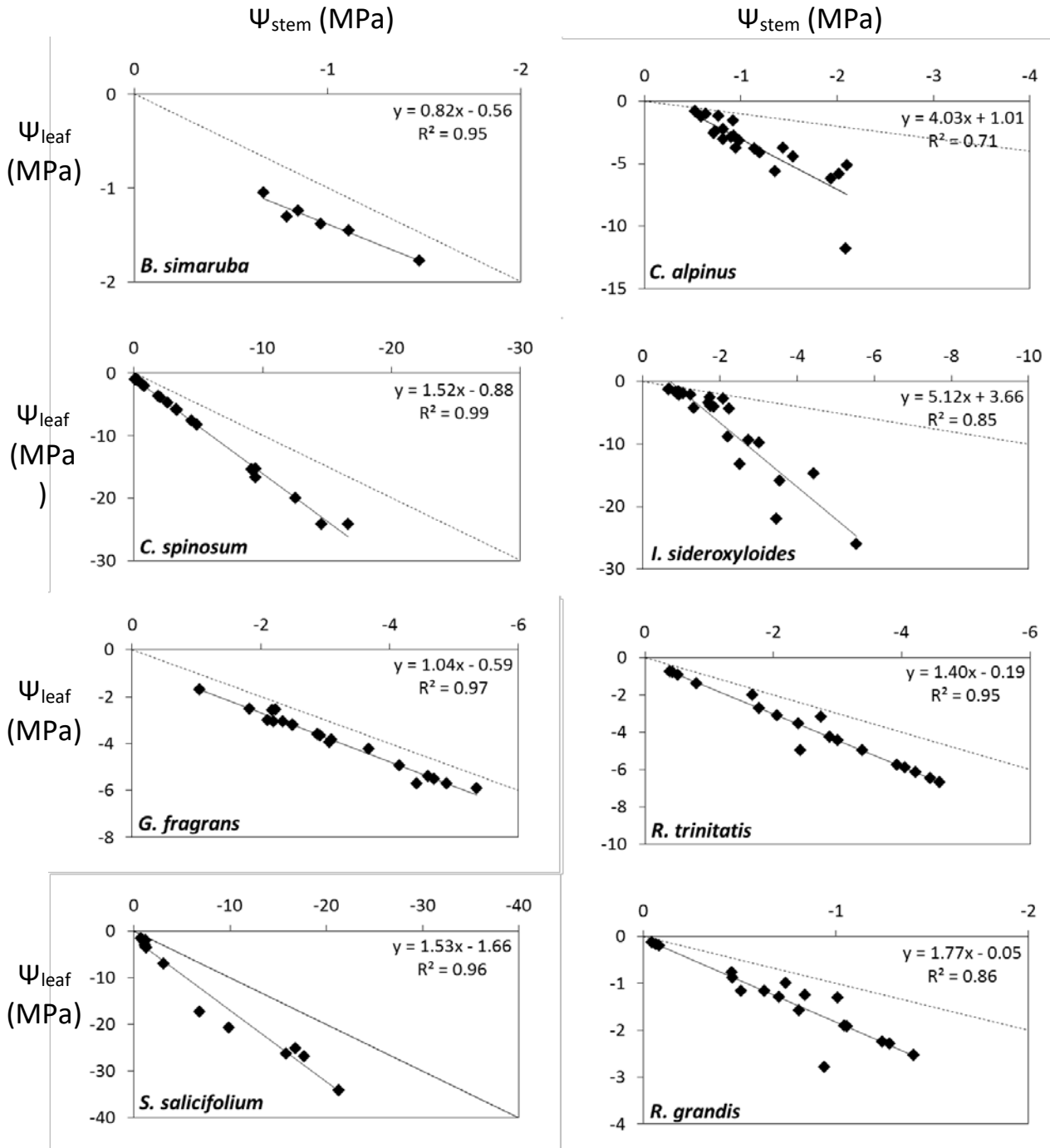
Our results provide predictive elements and should be considered in dynamic global vegetation models.

## Acknowledgment

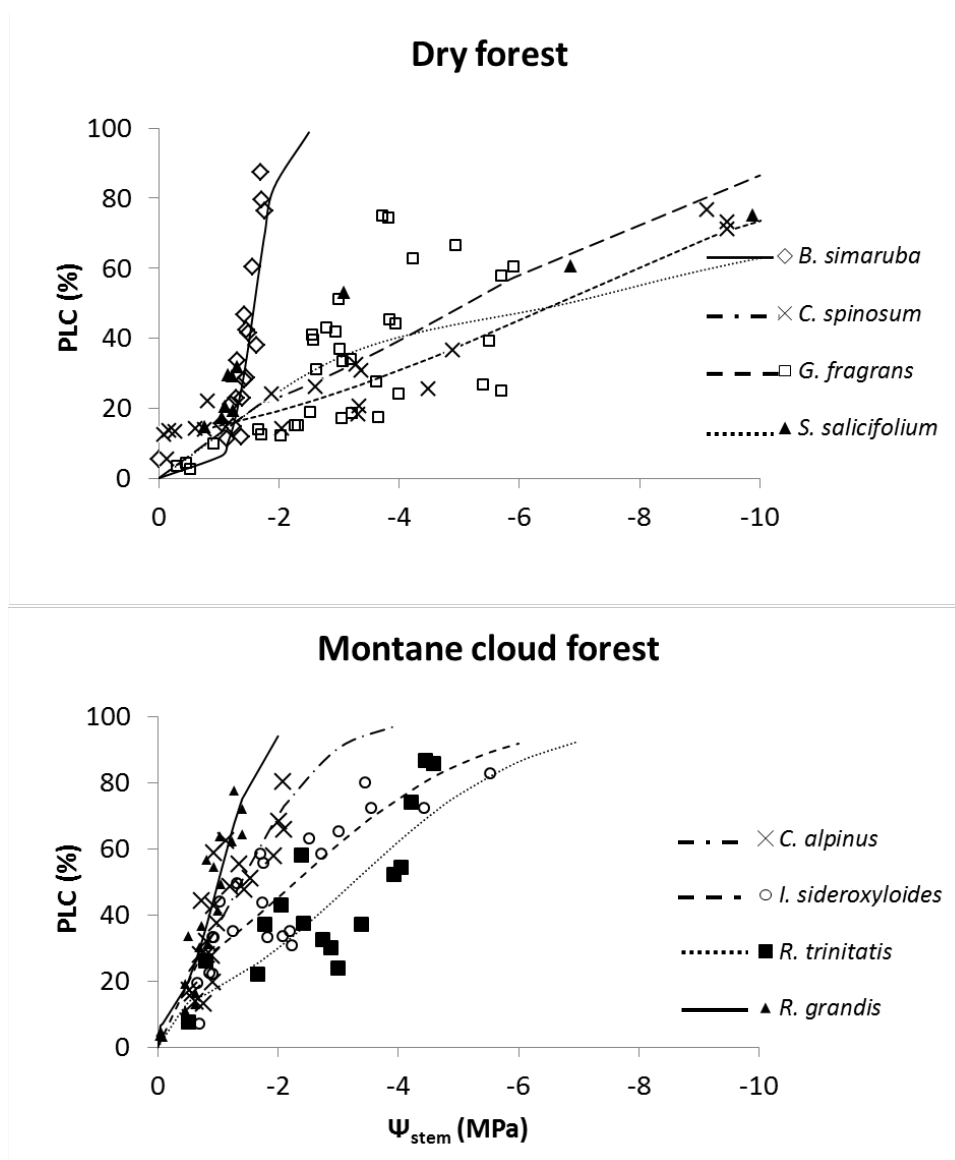
---

We gratefully acknowledge the financial support of “Paysages, parcs et jardins Caraïbe” and particularly Pierre Lombion.

## Supplemental data



Supplemental data 1 Linear relation between stem and leaf water potential for 8 tropical forest species during an *ex situ* dehydration sequence. Bold line represents 1:1 relation.



Supplemental data 2 Relation between the percentage loss of conductivity and xylem pressure for 4 tropical dry forest species and 4 tropical montane forest species. Vulnerability was estimated from 5 to 8 individuals per species.

## References

---

- Baraloto, C., Timothy Paine, C.E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A.M., Hérault, B., Patiño, S., Roggy, J.C., Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, 13(11), 1338-1347.
- Bartlett, M.K., Scoffoni, C., Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology letters*, 15:393-405
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 1437-1449.
- Brodribb, T., Holbrook, N., Edwards, E., Gutierrez, M. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26:443-450
- Brodribb, T.J., Cochard, H. (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149:575-584.
- Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.). (2011). *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C., Bustamante, M. (2004). Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24:891-899
- Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (1995). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.
- Cavelier, J. (1996). Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. In *Tropical forest plant ecophysiology* (pp. 399-439). Springer US.
- Cavelier, J., Goldstein, G. (1989). Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 5:309-322.
- Chabot, B.F., Bunce, J.A. (1979). Drought-stress effects on leaf carbon balance. In *Topics in Plant Population Biology* (pp. 338-355). Macmillan Education UK.
- Changhui, S., Baodi, D., Yunzhou, Q., Yuxin, L., Lei, S., MengYu, L., Haipei, L. (2010). Physiological regulation of high transpiration efficiency in winter wheat under drought conditions. *Plant Soil Environment*, 56(7), 340-347.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491:752-755.
- Corlett, R.T. (2016). The impacts of droughts in tropical forest. *Trends in plant sciences* (in press).
- De Micco, V., Aronne, G. (2012). Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought. In *Plant Responses to Drought Stress* (pp. 37-61). Springer Berlin Heidelberg.
- Delzon, S. (2015). New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29(10), 1247-1249.
- Ding, Y., Zhang, Y., Zheng, Q. S., Tyree, M.T. (2014). Pressure–volume curves: revisiting the impact of negative turgor during cell collapse by literature review and simulations of cell micromechanics. *New Phytologist*, 203(2), 378-387.

- Djebbar, R., Rzigui, T., Pétriacq, P., Mauve, C., Priault, P., Fresneau, C., De Paepe, M., Florez-Sarasa, I., Benhassaine-Kesri, G., Gakière, B., Gakière, B. (2012). Respiratory complex I deficiency induces drought tolerance by impacting leaf stomatal and hydraulic conductances. *Planta*, 235(3), 603-614.
- Doumenge, F. (1985). Atlas des départements français d'Outre-Mer-3-la Guadeloupe, CNRS-ORSTOM. 94:492-493
- Engelbrecht, B.M., Kursar, T.A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, 136(3), 383-393.
- Engelbrecht, B.M., 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), 80-82.
- Flenley, J. (1995). Cloud forest, the Massenerhebung effect, and ultraviolet insolation. In: Anonymous Tropical montane cloud forests. Springer, pp 150-155
- Fournet J (1978) Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de Martinique Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. Réédition 2002 1654p
- Fu, P.L., Jiang, Y.J., Wang, A.Y., Brodribb, T.J., Zhang, J.L., Zhu, S.D., Cao, K.F. (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110:189-199.
- Gerhardt, K. (1993). Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science*, 4:95-102.
- Goldstein, G., Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Holbrook, N.M., Cavellier, J., Jackson, P., Celis, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), 397-406.
- Grubb, P. J. (1986). Sclerophylls, pachyphylls and pycnophylls: the nature and significance of hard leaf surfaces. *Insects and the plant surface*. Edward Arnold: London, 137-50.
- Grubb, P.J. (1977) Control of Forest Growth and Distribution on Wet Tropical Mountains: With Special Reference to Mineral Nutrition. *Annual review of ecology and systematics*, 8:83-107.
- Gullo, M.A., Salleo, S. (1988). Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist*, 108(3), 267-276.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., McCulloh, K.A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457-461.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree physiology*, 26(6), 689-701.
- Holdridge, L.R. (1967). Life zone ecology. *Life zone ecology*, (rev. ed.).
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology letters*, 8(1), 23-29.
- IUSS Working Group W (2006). World reference base for soil resources. *World Soil Resources Report* 103
- Janzen, D.H. (1988). Tropical dry forests. *The Most Endangered Major Tropical Ecosystem*, Pp en: EO Wilson, Biodiversity.
- Jarvis, A., Mulligan, M. (2011). The climate of cloud forests. *Hydrological Processes*, 25(3), 327-343.
- Jones, H.G. (2013) *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press.

- Kubiske, M.E., Abrams, M.D. (1994). Ecophysiological analysis of woody species in contrasting temperate communities during wet and dry years. *Oecologia*, 98(3-4), 303-312.
- Lamy, J.B., Bouffier, L., Burlett, R., Plomion, C., Cochard, H., Delzon, S. (2011). Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. *PLoS One*, 6(8), e23476.
- Larcher, W. (2003) *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer.
- Lens, F., Sperry, J.S., Christman, M.A., Choat, B., Rabaey, D., Jansen, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190(3), 709-723.
- Lenz, T.I., Wright, I.J., Westoby, M. (2006) Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiology Plantarum* 127:423-433.
- Levitt, J. (1980) *Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses*. Academic Press.
- Maherali, H., Pockman, W.T., Jackson, R.B. (2004) Adaptive Variation in the Vulnerability of Woody Plants to Xylem Cavitation. *Ecology*, 85:pp. 2184-2199.
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li W., Nobre, C.A. (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319:169-172.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*.
- Medina, E., Garcia, V., Cuevas, E. (1990). Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro region. *Biotropica*, 51-64.
- Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (2012). *Tropical forest plant ecophysiology*. Springer Science & Business Media.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 67-88.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.
- Oertli, J.J., Lips, S.H., Agami, M. (1990). The strength of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. *Acta Oecologica*, 11(2), 281-289.
- Oertli, J.J. (1986). The effect of cell size on cell collapse under negative turgor pressure. *Journal of plant physiology*, 124(3-4), 365-370.
- Ogasa, M., Miki, N.H., Murakami, Y., Yoshikawa, K. (2013) Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiology* 33:335-344.
- Oliveira, R.S., Eller, C.B., Bittencourt, P.R., Mulligan, M. (2014). The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. *Annals of Botany* 113:909-920.
- Pammenter, N.W., Vander Willigen, C. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 18:589-593.
- Pennington, R.T., Lewis, G., Ratter, J.A., Pennington, R., Lewis, G., Ratter, J. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*: 1-29.

- Poorter, L., McNeil, A., Hurtado, V.H., Prins, H.H., Putz, F.E. (2014). Bark traits and life-history strategies of tropical dry-and moist forest trees. *Functional Ecology*, 28(1), 232-242.
- Powers, J.S., Tiffin, P. (2010) Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Funct Ecol* 24:927-936
- Rousteau, A., (1996). Carte écologique de la Guadeloupe. 36 p. ONF PNG UAG.
- Rollet, B. (2010). Arbres des Petites Antilles. ONF.
- Reich, P.B., Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 61-74.
- Sack, L., Cowan, P., Jaikumar, N., Holbrook, N. (2003). The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell Environ* 26:1343-1356
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37:477-485
- Santiago, L., Jones, T., Goldstein, G. (2011). Physiological variation in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* across a range of habitats: from dry forests to cloud forests. *Mountains in the Mist: Science for Conserving and Managing Tropical Montane Cloud Forests*
- Sass, J.E. (1958). Botanical microtechnique.
- Schulte, P., Hinckley, T. (1985). A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *Journal of experimental botany*, 36:1590-1602.
- Shields, L.M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16(8), 399-447.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93, 1490–1500.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T. (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88:581-587.
- Stadtmüller, T. (1987). Cloud forests in the humid tropics: a bibliographic review. *Bib. Orton IICA/CATIE*
- The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Tosi J.A., Voertman R.F. (1964). Some environmental factors in the economic development of the tropics. *Economic Geography*, 189-205.
- Turner, I. (1994). Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 669-675.
- Turner, I.M. (1994). A Quantitative Analysis of Leaf Form in Woody Plants from the World's Major Broadleaved Forest Types. *Journal of Biogeography*, 21:pp. 413-419.
- Turner, N.C. (1988). Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science*, 9:289-308.
- Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M., Vargas, G., Kursar, T.A. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, 132(3), 1439-1447.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H. (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap* 2nd edn, Springer, Berlin, Germany.
- Tyree, M.T., Ewers, F.W. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(3), 345-360.

Tyree, M.T., Sperry, J.S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual review of plant biology*, 40:19-36.

Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* 33:672-683.

Wagner, F., Rossi, V., Aubry-Kientz, M., Bonal, D., Dalitz, H., Gliniars, R., Stahl, C., Trabucco, A., Herault, B. (2014). Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. *PloS one*, 9(3), e92337.

Wheeler, J.K., Sperry, J.S., Hacke, U.G., Hoang, N. (2005). Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment* 28, 800–812.

Wright, I.J., Falster, D.S., Pickup, M., Westoby, M. (2006). Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum* 127:445-456



# CHAPITRE 5

## Lien entre les traits morphologiques et les stratégies fonctionnelles des arbres

---





Ce chapitre a pour objectif d'identifier les liens existant entre *hard traits* et *soft traits* chez 14 espèces de FS et FN. Nous avons cherché à identifier des groupes fonctionnels d'espèces basés sur des *soft traits* mesurés à l'échelle de la feuille, du bois et de l'individu et à discuter de la pertinence de ces groupes au regard des *hard traits* des espèces. Le positionnement de ce chapitre dans le cadre de l'ensemble de l'étude est illustré Figure 5-1. Les résultats issus de cette analyse sont présentés dans l'article suivant, intitulé « Linking morphological traits and functional strategies of trees: a typological approach from two contrasting tropical forest ecosystems ».

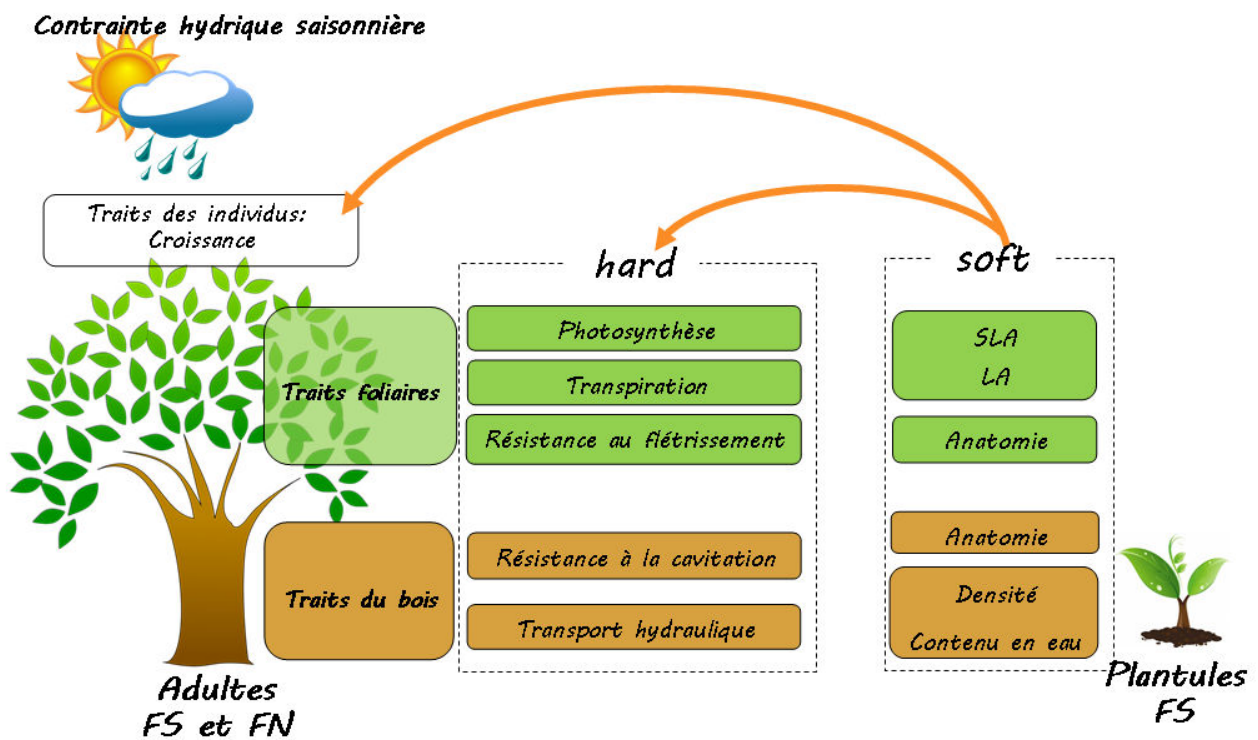


Figure 5-1 Schéma de l'ensemble de l'étude et positionnement du chapitre 5 dans l'approche générale. Les flèches orange matérialisent la question principale adressée dans ce chapitre : Peut-on établir des groupes fonctionnels sur la base de soft traits reflétant les stratégies hydriques des espèces?

# Linking morphological traits and functional strategies of trees: a typological approach from two contrasting tropical forest ecosystems

## Résumé

---

Plusieurs typologies basées sur des traits morphologiques ont été proposées pour identifier les stratégies de croissances et les stratégies écologiques des espèces. Parce que le comportement hydrique, et plus particulièrement la réponse à la sécheresse des plantes, a reçu une moindre attention, une approche typologique intégrant la réponse hydrique et carbonée nécessite un approfondissement, particulièrement en zone tropicale. L'objectif de cette étude était de déterminer les stratégies fonctionnelles en utilisant une méthode typologique originale susceptible d'englober des écosystèmes tropicaux aussi contrastés que les forêts de nuages et les forêts sèches.

Dans un premier temps, six traits morphologiques (*soft traits*) (surface foliaire spécifique, surface foliaire, hauteur de la plante, la densité du bois, densité stomatique, la densité de trichome) de 14 espèces d'arbres dominants de canopée ont été utilisés pour produire une typologie par le biais d'une analyse en composantes principale, suivie d'une classification ascendante hiérarchique appliquée au niveau individuel.

Dans un second temps, la pertinence de cette typologie a été évaluée par l'analyse de sept traits écophysiologique (*hard traits*) liés à l'utilisation du carbone et de l'eau, tels que l'assimilation du carbone ou la conductance stomatique. La typologie obtenue a discriminé 3 groupes d'espèces ayant une réalité fonctionnelle. Le premier groupe contenait exclusivement des espèces décidues et brévidécidues de forêt sèche. Le second était composé des espèces sempervirentes de forêt sèche et forêt de nuages. Le troisième contenait une seule espèce de forêt sèche *Guaiacum officinale*. Ces trois types ont matérialisé un gradient entre les différentes stratégies en matière de gestion du carbone, et des relations significatives avec la croissance et la photosynthèse ont été observées (acquisition de carbone pour type1 > type2 > type3). Cependant, les types définis en fonction des traits morphologiques seuls ne reflétaient pas les stratégies d'utilisation de l'eau des espèces. Nos résultats encouragent l'utilisation d'une approche typologique basée sur les *soft traits* dans les forêts tropicales pour améliorer notre compréhension des stratégies spécifiques de plantes en ce qui concerne l'utilisation du carbone. Ils mettent également en évidence la spécificité fonctionnelle de *G. officinale* contrastant avec toutes les autres espèces forestières sèches étudiées à l'échelle du globe.

## Abstract

---

Several typologies based on morphological traits have been proposed to identify ecological and growth strategies. Because plant water balance and particularly drought response have received less attention, the typological approach regarding both carbon and water responses needs further, deeper investigation, especially in tropical areas. The aim of this study was to determine functional strategies using an original typological method capable of encompassing tropical ecosystems as contrasting as cloud forests and dry forests. In a first step, six morphological ('soft') traits (specific leaf area, leaf area, plant height, wood density, stomatal density, leaf trichom density) from 14 dominant canopy tree species were used to produce a typology by means of a principal component analysis followed by agglomerative hierarchical clustering applied at the individual level. In a second step, the relevance of this typology was assessed by analysing seven ecophysiological ('hard') traits related to the plant carbon and water use, as carbon assimilation, stomatal conductance. The resulting typology discriminated 3 groups of species with a functional existence. The first group contained exclusively deciduous and brevideciduous species from the dry forest. The second was represented by evergreen species from the dry forest and the cloud forest. The third contained a single dry forest evergreen species, *Guaiacum officinale*. These three types materialized a gradient among the different strategies regarding carbon, as significant relations with growth and photosynthesis were revealed (carbon acquisition for type1>type2>type3). However, the types defined according to morphological traits alone failed to reflect the water use strategies of the species. Our findings encourage the use of a typological approach based on 'soft' traits in tropical forests to improve our understanding of plant specific strategies regarding carbon use. They also highlight the functional specificity of *G. officinale* regarding its carbon and water responses, which contrast with all other dry forest species studied worldwide.

Keywords: carbon acquisition, drought tolerance, hard traits, softtraits, growth, leaf water potential at 50% of loss of xylem hydraulic conductivity, the leaf water potential at turgor loss point.

# Introduction

---

Climate change will strongly affect forests in most regions of the world, mainly because of more frequent and severe drought events (Allen et al., 2010; Choat et al., 2012). As forests provide humanity with numerous ecosystem services, understanding the impact of climate change on the way trees function is a major challenge in ecology (Bonan et al., 2002; Gourlet-Fleury et al., 2005). One relevant approach is to sort the huge number of existing taxa, and thus the great diversity of trees' responses, into a small number of functional strategies using typological methods (Bonan et al., 2002; Gourlet-Fleury et al., 2005; Lapola et al., 2008; Poulter, 2011; Woodward and Cramer, 1996).

Most typological approaches are based on 'soft' traits, i.e. morphological or qualitative characteristics such as plant height (H), leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and wood density (WD). These traits are easy to measure for a large number of species and sites, allowing quick data collection. Functional types derived from soft traits have a long history and give a good description of plant growth and behavior in a specific habitat. This approach has been widely used ever since Theophrastus' *historia plantarum* (ca. 300 BC) introduced the first classification of plants based on growth form (Barkman, 1979; Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974; Raunkjær, 1934; Schimper, 1903; Tomlinson, 1987). More recently, functional typology has been extended to various ecosystems and plant forms (Diaz et al., 2004; Hodgson, 1999; Pierce et al., 2013; Westoby, 1998) but neglected tropical forests. Other studies focusing exclusively on tropical forests – mostly moist tropical forests - attempted to compare *a priori* subjectively defined types such as position in the ecological succession (Kammesheidt, 2000; Köhler et al., 2000; Whitmore, 1989), shade tolerance *vs.* intolerance (Acevedo et al., 1996; Tomlinson, 1987), or deciduous *vs.* evergreen species (Silva et al., 2014). The relevance of typological approaches is well accepted today and can be considered as one of the foundations of moist tropical forest ecology and management (Köhler et al., 2000; Gourlet-Fleury et al., 2005; Picard et al., 2012).

Functional types obtained from soft traits give information on plant carbon budget and maybe some indication of plant water relations. At the scale of the entire plant, plant height directly impacts gas exchange through the relationships of hydraulic supply and demand (e.g. Meinzer and Grantz, 1990; Mencuccini and Comstock, 1999). Plant height has also been found to be correlated with internal water storage (Phillips et al., 2003) and to play consequently a role in

both carbon and water budgets. At the scale of the stem, wood density reflects growth and hydraulic strategies. Low wood density (i.e. large vessels) goes with fast growth, because of low volumetric construction costs and large hydraulic capacity, whereas high wood density (i.e. small vessels) goes with slow growth and long life because of the biomechanical and hydraulic security it gives (Chave et al., 2009). At the scale of the leaf, SLA (leaf area/leaf mass) is a key morphological trait in plant carbon economics (Wright et al., 2004), positively correlated with plant biomass. SLA has been proposed as a predictor of drought tolerance (Markesteijn et al., 2011; Poorter et al., 2009; Niinemets, 2001; Wright et al., 2005). One of its components, the leaf area (LA), has important consequences regarding leaf energy and water balance, because smaller leaves are usually more resistant to drought (Cornelissen et al., 2003; Markesteijn et al., 2011). Variations in these soft traits have been widely described in the literature. However, other less considered traits may also be relevant in functional typology. For example, in spite of their expected role in photosynthesis and transpiration, stomatal traits such as stomatal density ( $D_s$ ) have been poorly investigated at the interspecific level in comparison with other key morphological traits (Loranger and Shipley, 2011). Early works reported a positive relationship between stomatal density and water deficiency (Gindel, 1969; Salisbury, 1928). Leaf trichomes trap moisture at the surface of the leaf and may slow down gas diffusion from the leaf into the atmosphere (Press et al., 1999). High trichome density ( $D_t$ ) could therefore help to reduce water loss (Kenzo et al., 2008; Nobel, 2005).

Other traits referred to as 'hard traits' more directly reflect how the plant functions but are also more costly and difficult to measure than soft traits on a large number of individuals or species. Hard traits provide direct information on growth and carbon assimilation, transpiration and drought tolerance. Soft traits are often good correlates of hard traits in the case of the carbon budget (Hodgson et al., 1999; Lavorel and Garnier, 2002; Weiher et al., 1999), e.g. SLA and carbon assimilation (Reich et al., 1997; Reich et al., 1999; Wright et al., 2004) or growth (Shipley, 2002; Sterck et al., 2006). However, although various studies attempted to define 'soft' proxies of drought response, (Hacke et al., 2001; Markesteijn et al., 2011; Niinemets, 2001; Poorter et al., 2009; Wright et al. 2005) the relationships between soft traits and hard traits in the case of drought tolerance are less clear and remain controversial (Bartlett et al., 2012; Blackman et al., 2011; Fortunel et al., 2014; Maréchaux et al., 2015; Zanne et al., 2010). In the past decade, hard traits related to drought response, such as the water potential inducing 50% of xylem hydraulic conductivity loss ( $P_{50}$ ) and the water potential at turgor loss point ( $\Psi_{TLP}$ ), have been used to fill a gap in evaluating plant drought

tolerance. At the level of the stem, the value of  $P_{50}$  reflects the ability of a species to tolerate highly negative water potentials (high tensions) without embolism, thus maintaining the hydraulic pathway necessary for transpiration and photosynthesis (Choat et al., 2012; Maherali et al., 2004). At the level of the leaf, drought tolerance can be characterized by  $\Psi_{TLP}$  (Bartlett et al., 2012; Blackman et al., 2010; Brodribb and Holbrook, 2003; Lenz et al., 2006; Niinemets, 2001). A highly negative  $\Psi_{TLP}$  extends the range of leaf water potentials at which the leaf remains turgid and fully functional (Lenz et al., 2006; Sack et al., 2003). Both  $P_{50}$  and  $\Psi_{TLP}$  provided evidence of contrasting ecological strategies in response to water availability but little attention has been given to finding possible correlated 'soft' traits.

Developing a functional typology based on soft traits that would characterize both carbon and water plant responses is a major challenge, in particular in tropical forests. Moreover, few studies have attempted to link soft traits with hard traits across contrasting environments (Diaz et al., 2004; Reich et al., 1999; Wright et al., 2004). The aim of this paper is to address the two following questions: i) would it be possible to establish a functional typology based on soft traits of trees from tropical ecosystems as contrasting as cloud forests and dry forests? ii) would such a typology reflect water as well as carbon strategies?

The study was conducted on 14 canopy tree species from a cloud forest and a dry forest of the Guadeloupe archipelago (East Caribbean). The typology was defined using 6 soft traits related to carbon and water responses ( $H$ ,  $WD$ ,  $LA$ ,  $SLA$ ,  $D_s$ ,  $D_i$ ). The relevance of the functional types found was then assessed by means of 7 hard traits more directly related to carbon and water strategies: leaf nitrogen content and carbon assimilation (on a mass and area basis), stomatal conductance, water use efficiency, diameter increment,  $P_{50}$  and  $\Psi_{TLP}$ .



## Material and Methods

---

### *Study sites and selected species*

We constructed a data set comprising species from two contrasting forest ecosystems of the Caribbean Guadeloupe archipelago with sharp climatic differences.

In the archipelago, the tropical montane cloud forest (CF) spreads over 5,312 ha above 650 m of altitude (Rousteau 1996). Cloud forests are regularly immersed in fog. This mountain ecosystem remains fairly well preserved and can be considered as primary because of a protected status conferred by the National Park and of their position on mountain slopes too inaccessible for human activities such as agriculture or logging. They receive more than 3,500 mm of rainfall annually and species are not submitted to water shortage. We selected a representative plot of CF at an altitude of 786 m, located at the top of a mountain locally referred to as the 'Mamelle Pigeon' (-61.38°W/ 16.11°N). The average annual rainfall is 4,644 mm (2010-2014, min value 3,370 mm; max value 4,644 mm, from Morne Léger's Météo France station at the altitude of 510 m, 1 km from the plot). The soil is ferralitic (oxisol). In this CF, we selected seven species accounting for 50% of the basal area of the 200 m<sup>2</sup> plot: *Chorizanthe alpinus*, *Clusia major*, *Ilex sideroxyloides*, *Rapanea trinitatis*, *Richeria grandis*, *Schefflera attenuata* and *Siphoneugena densiflora*.

Tropical semi-deciduous dry forest (DF) makes up 42% of the forested tropical landscape (Gentry, 1992). Of the initial 57,000 ha of DF present in Guadeloupe before the first European settlements (1635), only a mere 200 ha of secondary forest is left today. This ecosystem develops below the altitude of 300 m (Rousteau 1996). The annual rainfall levels are typically below 2,000 mm and vary substantially from year to year (Murphy et al., 1995). We selected a representative plot at an altitude of 20 m in the 4.7 ha Petit-Canal Landscape Park (-61.48°W/16.38°N) with an annual rainfall of 1,330 mm (2000-2014, min value 987 mm; max value 2,209 mm, from Godet's Météo France station at the altitude of 12 m, 3 km from the plot). The vegetation experiences water shortages during 10 consecutive months. The skeletal soil is a shallow leptosol (FAO-UNESCO classification) characterized by numerous calcareous outcrops of Pleistocene limestone bedrock. We selected the dominant species accounting for 80% of the basal area of this plot: *Bursera simaruba*, *Citharexylum fruticosum*, *Ficus citrifolia*, *Guapira fragrans*, *Sideroxylon salicifolium* and *Tabebuia*

*heterophylla*. We added another species, *Guaiacum officinale*, which was abundant before the colonization, but has become rare in secondary forest today due to overexploitation for its prized wood and medicinal properties. Since *G. officinale* is scarce in the Petit-Canal plot, we selected another DF plot located in the Petite-Terre Nature Reserve with similar climatic characteristics. The DF of this nature reserve includes one of the largest populations of *Guaiacum officinale* in the Lesser Antilles (100 individuals). We chose to include this threatened and protected species - under-represented in the secondary DF because it is associated with the climax stage of the dry forest development – with the idea to contribute thereby to the issue of DF restoration in Guadeloupe.

The selected species are dominant canopy angiosperms with fairly diverse phylogenetic origin. 55 mature, healthy-looking individuals were selected among 14 native woody species to conduct an interspecific functional characterization based on soft traits (Table 5-1).

**Table 5-1** Botanical name and family, author, habitat and number of individuals sampled of each species included in the study (taxonomic and author information from INPI.org)

Species	Family	Author	Ecosystem	Leaf Habit	n
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	Sargent (1890)	DF	Deciduous	4
<i>Citharexylum fruticosum</i>	Verbenaceae	Linneaus (1759)	DF	Brevideciduous	4
<i>Ficus citrifolia</i>	Moraceae	Miller (1768)	DF	Brevideciduous	4
<i>Guaiacum officinale</i>	Zygophyllaceae	Linneaus (1753)	DF	Evergreen	4
<i>Guapira fragrans</i>	Nyctaginaceae	Dumont de Courset (1968)	DF	Evergreen	4
<i>Sideroxylon salicifolium</i>	Sapotaceae	Linneaus (1794)	DF	Evergreen	4
<i>Tabebuia heterophylla</i>	Bignoniaceae	Britton (1915)	DF	Brevideciduous	3
<i>Charianthus alpinus</i>	Melastomataceae	Howard (1972)	CF	Evergreen	4
<i>Clusia major</i>	Clusiaceae	Linneaus (1753)	CF	Evergreen	4
<i>Ilex sideroxyloides</i>	Aquifoliaceae	Grisebach (1857)	CF	Evergreen	4
<i>Rapanea trinitatis</i>	Myrsinaceae	Mez (1901)	CF	Evergreen	4
<i>Richeria grandis</i>	Euphorbiaceae	Vahl (1797)	CF	Evergreen	4
<i>Schefflera attenuata</i>	Araliaceae	Swartz (1989)	CF	Evergreen	4
<i>Siphoneugena densiflora</i>	Myrtaceae	Berg (1893)	CF	Evergreen	4

### ***Measurement of soft traits***

We selected four key soft traits thought to be important for both plant carbon and water use and widely investigated in literature: height (H), leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and wood density (WD) (e.g. Hodgson et al., 1999; Lavorel and Garnier, 2002; Weiher et al., 1999; Table 5-2). We also chose 2 less-studied soft traits, stomatal density ( $D_s$ ) and trichome density ( $D_t$ ), which we felt could improve our understanding of plant water response (Cornelissen et al., 2003, Loranger and Shipley, 2010). On every individual, all measurements were made on recently fully expanded sun leaves and associated branches. Field sampling was conducted simultaneously in both ecosystems at the end of the wet season, in January 2011, i.e. in conditions of full water availability.

Plant height was evaluated using a laser distance meter (Leica disto 3D). Leaf area (LA) was measured with a leaf area meter (Licor3000C, Li-Cor, NE, USA). Specific leaf area (SLA) was calculated for 15 leaves from every individual as the ratio of leaf area to leaf dry weight. Because of the destructive nature of the measurement of wood density and the protected status of many species in the study, values of specific wood density were obtained from Rollet et al. (2010). Wood density is known to be a relatively robust trait, which shows negligible intraspecific variation (Swenson and Enquist, 2007). Stomatal and trichome density (both abaxial and adaxial) was measured on epidermal imprints of fresh leaf surfaces made with clear nail polish on 3 leaves per individual, photographed with an optical microscope (Nikon Eclipse 80i and camera Nikon digital DXM 1200F, Nikon instrument Europe BV). Counts were carried out with the Mesurim pro 3.4 software (3.4 ©J-F. Madre, Academy of Amiens, Amiens, France).

**Table 5-2** Traits measured in the study with their corresponding abbreviation, unit and type

Abbreviation	Name	Unit	Trait type
Ds	Stomatal density	N mm <sup>-2</sup>	soft
Dt	Leaf trichome density	N mm <sup>-2</sup>	soft
H	Plant height	m	soft
LA	Leaf area	cm <sup>2</sup>	soft
SLA	Specific leaf area	cm g <sup>-1</sup>	soft
WD	Wood density	g cm <sup>-3</sup>	soft
A <sub>a</sub>	Net maximal carbon assimilation rate	μmolCO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	hard
A <sub>m</sub>	Net maximal carbon assimilation rate	μmolCO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	hard
g <sub>s</sub>	Stomatal conductance	mol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	hard
N	Leaf nitrogen content	%	hard
P <sub>50</sub>	Leaf water potential at 50% loss of hydraulic conductivity	MPa	hard
WUE	Intrinsic water use efficiency	μmol mol <sup>-1</sup>	hard
ΔD	Diameter at breast height increment	mm yr <sup>-1</sup>	hard
Ψ <sub>tip</sub>	Water potential at turgor loss point	MPa	hard

### ***Measurement of hard traits***

We selected hard traits related to growth performance, leaf gas exchange, leaf nitrogen content and drought tolerance.

#### ***Growth in diameter***

Diameter at breast height (DBH) was measured annually using dendrometers (UMS, Munich, Germany) from 2012 to 2014. DBH growth increment (ΔD) was calculated as follows:

where W<sub>2</sub> and W<sub>1</sub> represent DBH at t<sub>2</sub> and t<sub>1</sub>, respectively. The time elapsed between measurements was measured in years. For technical reasons, we were unable to measure ΔD in *S. attenuata* and *G. officinale*. The trunk of *S. attenuata* was densely covered with lianas.

*G. officinale* has the habit of shedding its bark in large chunks, making reliable measurements impossible.

### *Leaf gas exchange*

Leaf gas exchange measurements were carried out on clear and sunny days. Maximal carbon dioxide assimilation rate per unit area ( $A_a$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) were measured between 9:00 and 12:00 am using a portable IRGA system (Ciras-2, PP systems, UK). All gas exchange measurements were made at ambient temperature and humidity levels, with a saturation PPF at  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and  $\text{CO}_2$  at 380 ppm. WUE, the instantaneous water use efficiency, was calculated as  $A_a/g_s$ . The maximum carbon dioxide assimilation rate per unit mass was calculated as:  $A_m = A_a \times \text{SLA}$ .

### *Leaf nitrogen content*

One dry leaf blade per individual was crushed to 200  $\mu\text{m}$  for total N analysis using a CHN analyzer (NC 2100 soil, CE instruments, Italy).

### *Water potential at 50% loss of hydraulic conductivity*

Specific leaf water potential at 50% loss of hydraulic conductivity ( $P_{50}$ ) was obtained by constructing the vulnerability curves. A vulnerability curve describes the relationship between the percentage loss of hydraulic conductivity (PLC) and the xylem water potential ( $\Psi_{\text{xylem}}$ ). For 4-8 individuals per species, resistance to cavitation was assessed by measuring the xylem pressure in sequence throughout dehydration at  $25^\circ\text{C}$  using the bench drying method (Sperry et al., 1988; Tyree and Sperry, 1989). Branches were harvested early in the morning to avoid excessive cavitation. Species were collected, placed in a bucket of water and transported to the laboratory. On the basis of previously acquired data on vessel length for each species, we cut the branches to a length sufficient to avoid emboli extending to the distal stems sampled. To allow the water potential to reach equilibrium throughout the sample, the branches were bagged during 24h between two successive dehydration measurements. At each dehydration step, xylem pressure was estimated on three stems per branch using a dew point potentiometer (WP4 Decagon devices, USA). Simultaneously, a minimum of five stem segments ( $\approx 20\text{mm}$  in length) of the last growth unit were re-cut under water and stripped of their bark. The samples

were then introduced in a XYL'EM (Bronkhorst, France) flow meter manifold attached to a pressurized reservoir filled with a flow solution of 10mM of KCl in degassed and filtered distilled water (0.2µm). Solution injection always followed the direction of natural water flow in the plant from base to top. We measured the native conductance  $K$  at low pressure (6 KPa) first and then the maximum conductance  $K_{\max}$  after flushing at high pressure (1MPa). The percentage loss of hydraulic conductivity (PLC) was calculated following Tyree and Sperry's equation (Tyree and Sperry, 1989):

Paired PLC measurements and mean xylem pressure were plotted to determine vulnerability curves for 12 species, and an exponential sigmoid function was fitted to the data:

$$PLC = \frac{100}{1 + \exp\left(s \times \frac{P - P_{50}}{25}\right)}$$

where  $P_{50}$  is the pressure causing a 50% loss of conductance (PLC) and  $s$  is a slope parameter.  $P_{50}$  was estimated for each curve with the non-linear regression procedure used in XLSTAT (Addinsoft SARL, France).

We were unable to establish vulnerability curves for two latex-exuding species (*Ficus citrifolia* and *Clusia major*). Latex production may block xylem vessels and interferes with the reliable measurement of hydraulic conductivity.

#### *Water potential at turgor loss point*

Water potential at turgor loss point ( $\Psi_{\text{TLP}}$ ) was obtained by constructing pressure-volume curves. One leaf from three individuals per species, with their petiole, were cut in deionized water at dawn, then wrapped in plastic and re-hydrated in water for one night, in the dark. Pressure–volume curves were constructed by measuring the leaf water potential and weight as the leaves were drying by progressively decreasing the pressure in a pressure chamber. Measurements were continued until at least five data points were recorded beyond the turgor loss point. The leaves were then oven-dried at 70 °C for 48 h. Since distinguishing the sap from the latex is impossible when measuring water potential with a pressure chamber, we

were unable to draw the pressure volume curves for two latex-exuding species (*F. citrifolia* and *C. major*).

### ***Statistical treatments and classification***

The typology was established using soft traits at the level of the individual. The statistical treatments used and their outputs are presented in Fig.5-2. To construct homogeneous groups of trees from morphological data, we used a two-step statistical process (Blazy et al., 2009; Fry et al., 2013). The first step transforms the initial variables into uncorrelated composite new variables with a Principal Component Analysis (PCA). The main components identified, which reflect the structure of correlation of the initial variables, are then used to group individual trees using an Agglomerative Hierarchical Clustering (AHC) algorithm. The principal components of the PCA are used as input variables and weighted by their eigenvalue, which represents the amount of variability contained in each component. The AHC algorithm progressively groups individuals according to their resemblance using an index of dissimilarity and Ward's minimum-variance method (Shaw 2003). This method progressively amalgamates individuals by minimising the increase of the total intra-class inertia. The advantage of this method is that it produces homogeneous groups. Once the groups of trees were obtained from the AHC, group homogeneity was assessed by calculating the coefficient of variation of each soft trait. The discriminatory power of each soft trait was evaluated by analyses of variance. An analysis of variance was then also applied to each hard trait. To explicitly evaluate the relationship between soft and hard traits, we tested the correlation of the scores of the individuals along PCA axis1 with all the hard traits taken into account.

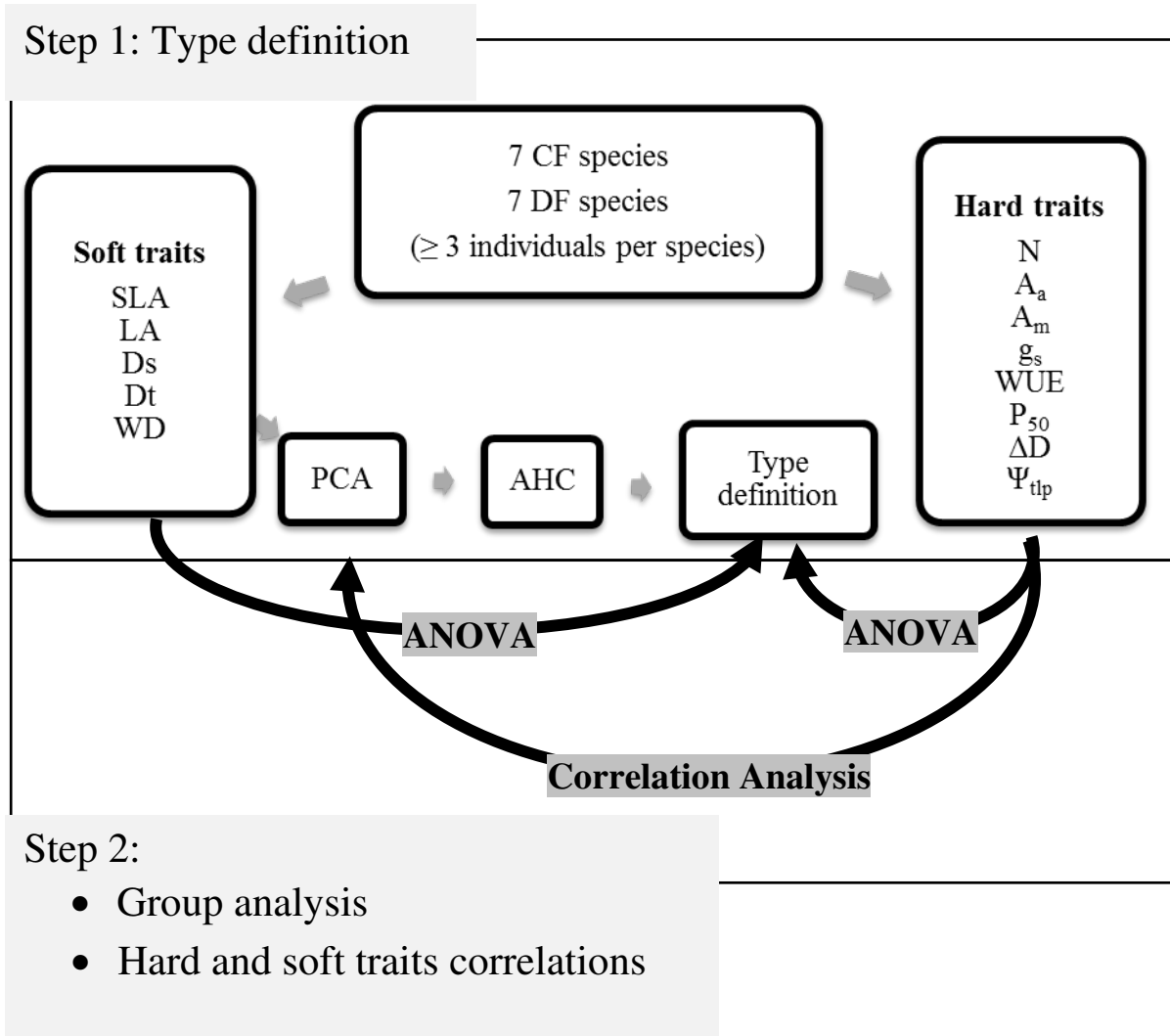


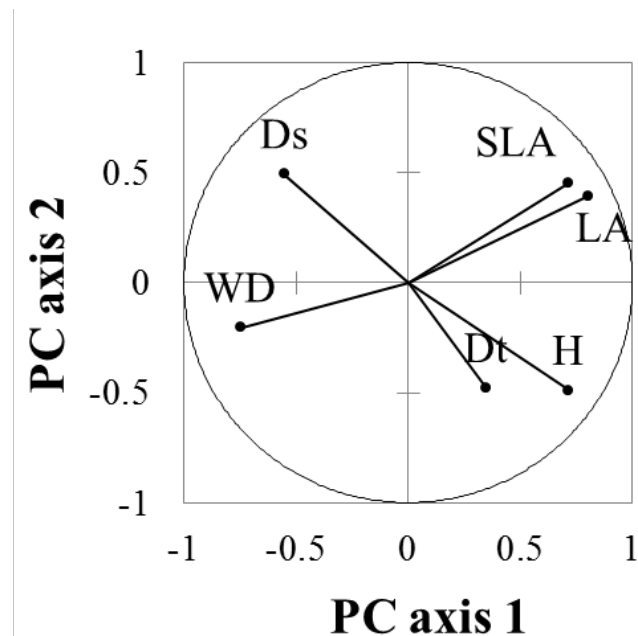
Fig.5-2 Method overview



## Results and discussion

### *Species functional typology as derived from soft traits*

The first two axes produced by the PCA capture 62% of the total variance, i.e. 44% for the first axis and 18% for the second (Fig. 5-3, Table 5-3). The main variables contributing to the first axis are LA, H and SLA on the positive side and WD on the negative side. This axis could represent the plant growth strategy axis, i.e. slow vs. fast carbon resource acquisition. Significant relationships between soft traits appear. SLA and LA are positively correlated ( $p < 0.0001$ ) and both are negatively related to WD ( $p = 0.001$ ). H is negatively correlated with  $D_s$  ( $p < 0.0001$ ), and positively correlated with LA ( $p < 0.001$ ),  $D_t$  ( $p = 0.01$ ) and WD ( $p = 0.006$ ).



**Fig. 5-3** Correlation circle of the principal component analysis (PCA) on the correlation matrix of six soft traits measured on 55 tropical trees belonging to 14 canopy species of the cloud forest and dry forest

**Table 5-3** Eigenvector scores of plant traits on the three main PCA axes, obtained from a matrix of 6 traits x 55 individuals of 14 species. Values are ranked in order of absolute magnitude along PCA 1. The variance accounted for by each axis is in between brackets. See Table 2 for definition of traits

	PCA1 (44%)	PCA2 (18%)	PCA3 (15%)
LA	0.494	0.374	-0.027
WD	-0.459	-0.193	-0.018
H	0.439	-0.464	-0.127
SLA	0.437	0.427	0.156
D <sub>s</sub>	-0.340	0.468	0.538
D <sub>t</sub>	0.215	-0.454	0.818

The soft traits' typology has a strong clustering effect on species (Fig. 5-4): as shown in the dendrogram, all the individuals of a species are classified in the same type. Thus, intraspecific variability is low compared with interspecific variability. The analyses create three groups of species, i.e. functional types, with significantly contrasting H, WD and SLA values. These traits appear to be highly discriminant, as shown by the low variability of the coefficients of variation, below 35% within types (Fig. 5-5). Conversely, LA, D<sub>s</sub> and D<sub>t</sub> exhibit higher intra-type variability with values of the coefficient of variation between 44 and 168% for the two main types. The traits D<sub>s</sub> and D<sub>t</sub> are often not considered in ecological studies (Loranger and Shipley, 2010; Cornelissen et al., 2003). Our results suggest that their high within-type variability impairs their effectiveness in establishing a functional typology. Three soft traits, H, WD and SLA, stand therefore as key indicators for understanding the functional ecology of tree species, in accordance with other studies (Chave et al., 2009; Diaz et al., 2004; Reich et al., 1999; Westoby, 1998; Wright et al., 2004). This underlines a global axis of variation in plant strategies across species and biomes. Our results extend the relevance of such functional classification approaches to contrasting tropical ecosystems, often under-represented in multi-biomes analyses. The typology obtained describes a gradient in species strategy regarding growth and carbon use. Acquisitive species show a set of traits allowing a greater ability to fix carbon (high SLA, H and LA) and the potential to maximize growth to the detriment of wood density. At the other end of the spectrum, more conservative species exhibit the opposite set of traits.

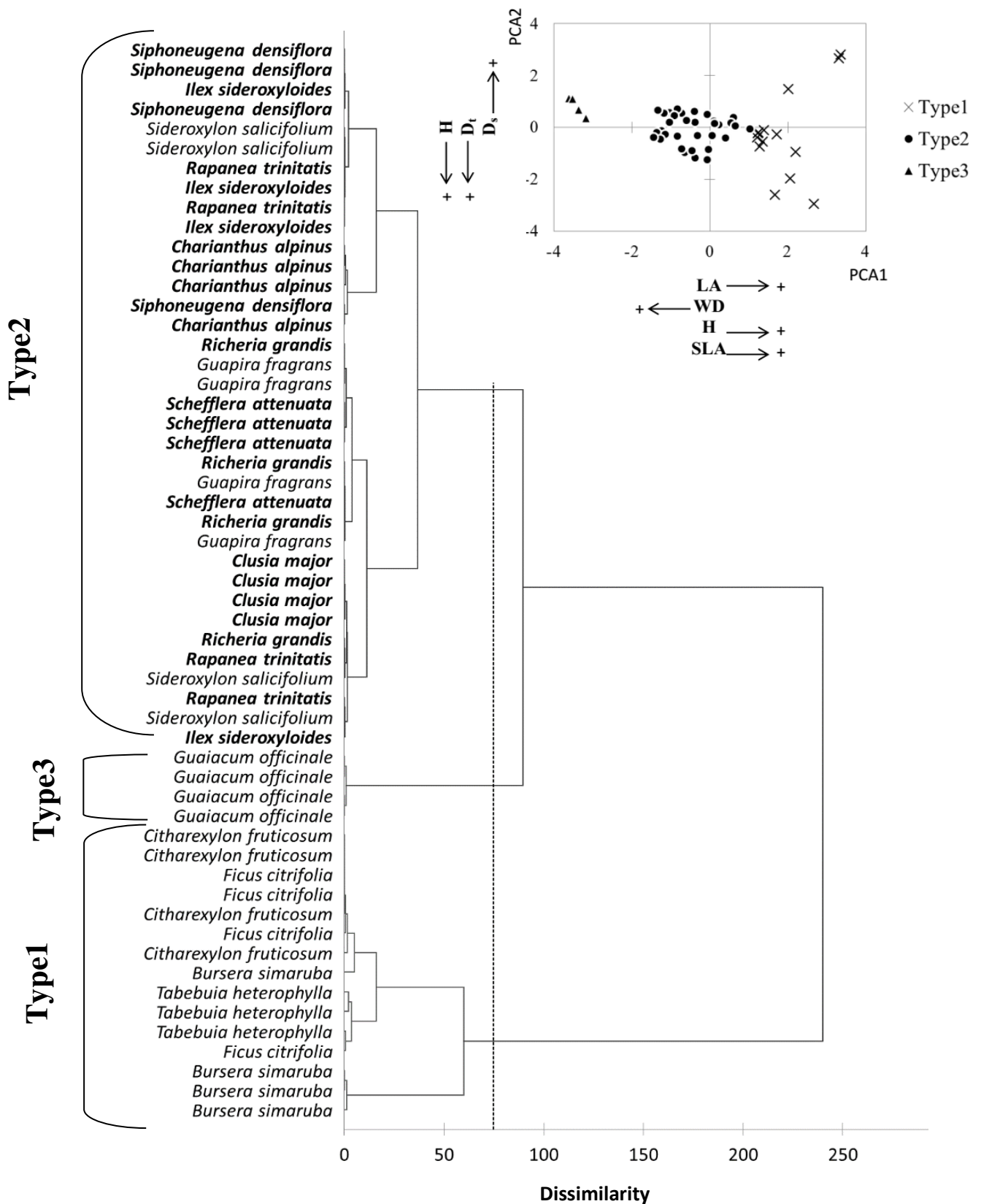


Fig. 5-4 Agglomerative hierarchical classification (AHC) of 55 trees belonging to 7 species of the cloud forest and 7 species of the dry forest, discriminating 3 groups (types) of species. Typology based on 6 soft traits. The cloud forest species are in bold. In the inset, PCA ordination of types along PCA axes 1 and 2, the variables with the highest score are presented nearest to the axis.

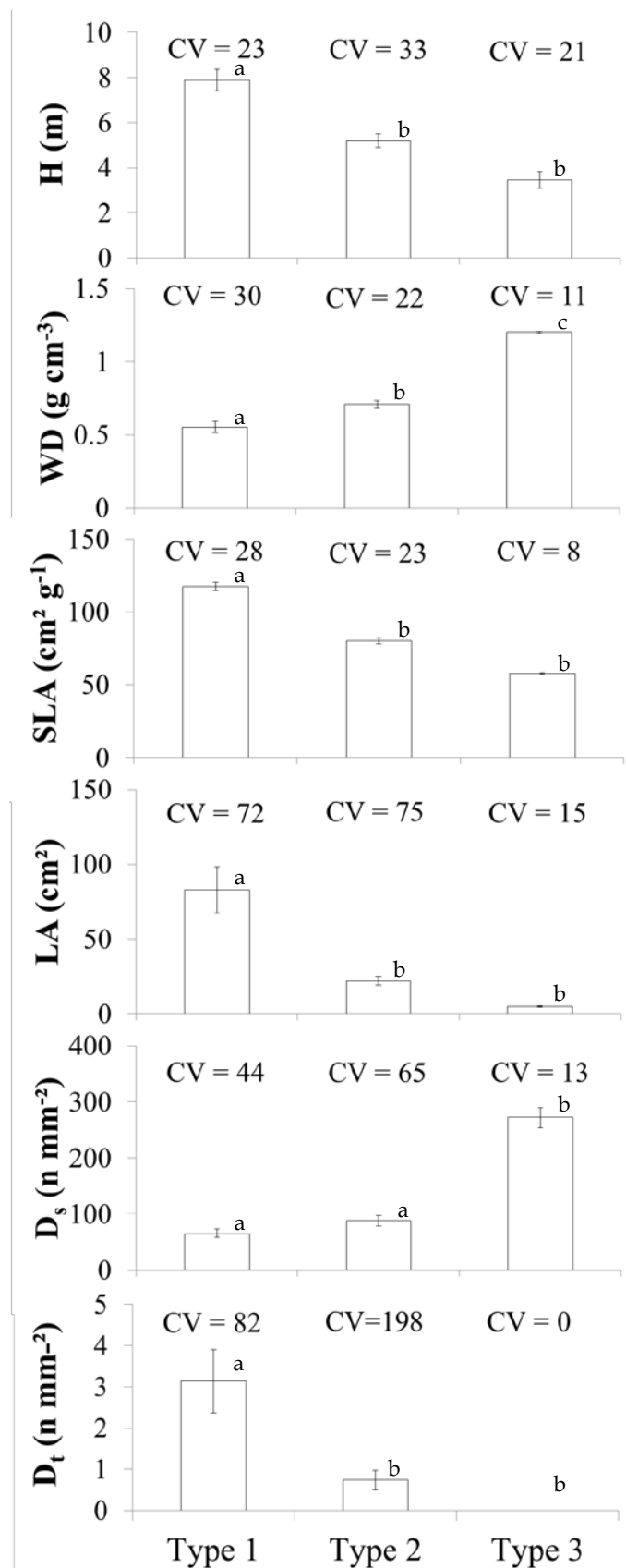
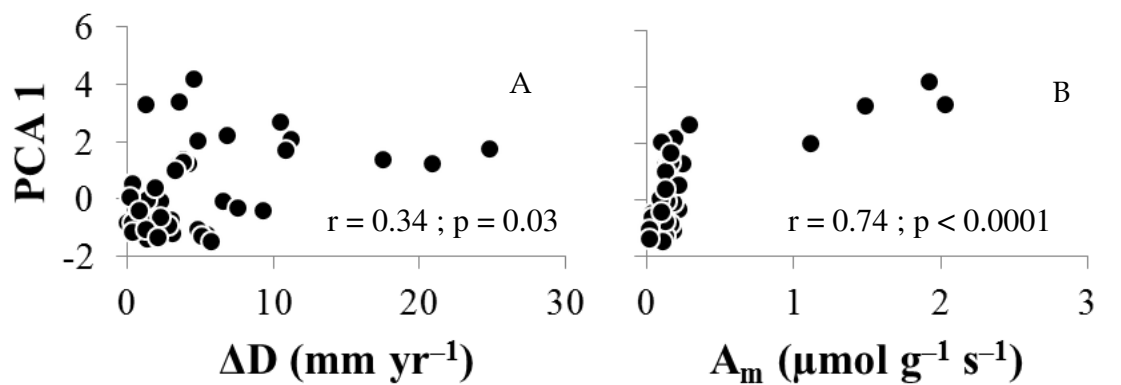


Fig. 5-5 Mean soft trait values per type. Bars represent the standard error; coefficients of variation (%) are in bold. For each trait, different alphabetic designations indicate significant differences between types obtained with Tukey's test ( $P < 0.05$ )

Our typology shows that species phenology has a greater influence on soft traits than the environmental context. The first type contains all the deciduous and brevideciduous species, all from the DF plot. The second type contains evergreen species from both the DF and the CF. Deciduous species are represented by individuals with soft wood and the highest values of SLA and LA. Evergreen species are represented by individuals with a higher wood density and lower SLA and LA. These results suggest that leaf habit could represent a good predictor of specific functional strategies. Although in line with some previous findings (Prior et al., 2003; Sobrado, 1991), they contradict other results (Powers and Tiffin, 2010; Silva et al., 2014), which found comparable sets of soft traits across deciduous and evergreen species in tropical environments subject to seasonal drought. *G. officinale* is the only species making up type 3 and differs from the other evergreen species belonging to type 2 as to its significantly higher stomatal and wood density. This suggests that interspecific differences between evergreen DF species traits can exceed the differences found between evergreen CF species and evergreen DF species. Our typology reveals a high functional diversity in the Caribbean DF. The fact that all 3 functional types found contain DF species shows that different functional strategies can coexist in the same environment. This is consistent with previous observations (Brochert, 2000; Giraldo and Holbrook, 2011; Sandquist and Cordell, 2007). Evergreen species of DF and CF experience very contrasting environmental conditions, but we observed a convergence in their conservative leaf trait syndromes, materialized by the mixed composition of type 2. The small, thick leaves of evergreen species have been classically interpreted as representing morphological adaptations to low water availability in dry environments, whereas the sclerophyllous leaves of CF species reported to be drought-intolerant could be a response to a number of other constraints, such as poor nutrient availability (Turner, 1994). These findings are in keeping with previous empirical works that highlighted convergent trait syndromes in plants facing water and nutrient stress (Cunningham et al., 1999; Diaz et al., 2004; Lamont et al., 2002).

### *Soft traits, good predictors of carbon economics*

The first axis obtained from the PCA appeared to be correlated with the hard traits associated with carbon economics, namely,  $\Delta D$  and  $A_m$  (Fig. 5-6).



**Fig. 5-6** Relationships between PCA axis 1 scores and (A) increment of diameter at breast increment ( $\Delta D$ ) and (B) net maximal assimilation per unit mass ( $A_m$ ).  $r$  = Pearson correlation coefficient

The carbon acquisitive strategies corresponding to an increase of the PCA1 values are characterized by faster cambial growth and carbon assimilation rate in the leaves. In addition, our typology was also supported by the mean values of the hard traits related to carbon acquisition across types. The deciduous species making up type 1 exhibited significantly high  $\Delta D$ ,  $A_m$  and leaf N content (associated to high values of the soft traits SLA and LA), whereas evergreen species exhibited the reverse leaf trait syndrome, with low  $\Delta D$ ,  $A_m$  and N content (low SLA and LA). As deciduous species have shorter leaf lifespans than evergreen species in the ecosystems we sampled, our results are consistent with the 'worldwide leaf economics spectrum' of Wright et al. (2004). Deciduous trees have a limited time for growth and carbon assimilation over the year, restricted to the more favourable wet season. These species may compensate the short leaf efficiency time window by maintaining a greater potential of carbon fixation (higher values of  $A_m$  and N). The efficiency of photosynthesis during the wet period can be improved by a higher nitrogen content of leaves, as also described in Field and Mooney (1986). It follows that deciduous species display a set of traits that allows them to capture carbon at a fast rate, whereas that of evergreen species is geared towards the conservation of carbon resources. Our findings also suggest that deciduous species invest their carbon in fast growth at the expense of a costly investment in hard wood, as shown by their significantly faster growth rate and lower wood density.

### *Soft traits, poor predictors of drought tolerance*

The distribution of traits related to plant water management and drought tolerance potential was homogeneous among the multi-specific types. The three traits  $g_s$ ,  $\Psi_{TLP}$  and  $P_{50}$  were not significantly different in type 1 and in type 2 (Fig. 5-7), and no correlation was found between these hard traits and the soft traits used for the typology (results not shown).

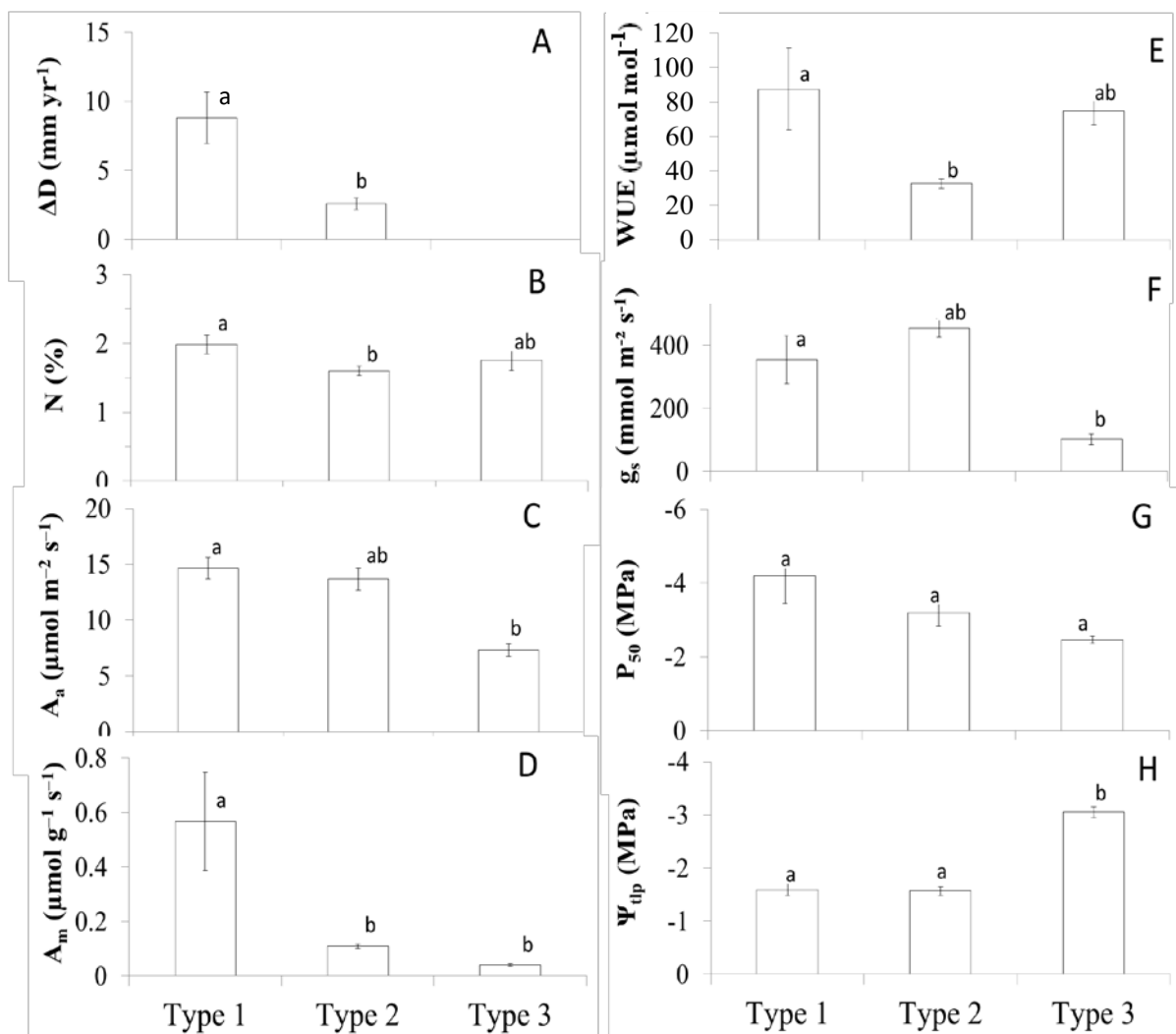


Fig. 5-7 Mean hard trait values per type (A- increment of diameter at breast increment, B- leaf nitrogen content, C- net maximal carbon assimilation rate per unit area of leaf, D- net maximal carbon assimilation rate per unit mass of leaf, E- intrinsic water use efficiency, F- stomatal conductance, G- leaf water potential at 50% loss of hydraulic conductivity, H- water potential at turgor loss point). Bars represent standard errors; coefficients of variation (%) are in bold. For each trait, different alphabetic designations indicate significant differences between types obtained with Tukey's test ( $P < 0.05$ )

Plant water management seems therefore similar across the two functional types. Despite their use as indicators of plant water stress response, WD and SLA did not turn out to be satisfactory predictors of drought tolerance for the species studied. When considering the stem, species with high wood density tend to display anatomical characteristics that allow them to prevent embolism (Cavender-Bares and Holbrook, 2001; Maherali et al., 2004; Markesteijn et al., 2011). But even if this tendency was visible in Fig. 5-5 and 5-7, the high variability of the  $P_{50}$  measured (CV of 60%) would mask a significant relationship across types. The poor correlation between WD and  $P_{50}$  ( $R^2=0.002$ ) may be explained by the multiple functions of WD, which does not exclusively reflect plant hydraulic properties, but also plays a role in pest defence, plant biomechanics and water storage (Chave et al., 2009; Santiago et al., 2004). At the level of the leaf, SLA has been proposed as a predictor of drought tolerance (Markesteijn et al., 2011; Niinemets, 2001; Poorter et al., 2009; Wright et al., 2005), but the correlation between SLA and physiological drought tolerance traits such as  $\Psi_{TLP}$  has been insufficiently investigated (Bartlett et al., 2012). Despite significant differences in SLA between types, our results indicate comparable  $\Psi_{TLP}$  values in the two multi-specific types (1 and 2). The evergreen species of type 3 displays a distinctive set of traits when compared with the two other types. The hard traits related to water use ( $\Psi_{TLP}$  and  $g_s$ ) are significantly lower than in the other types, which suggests good leaf cell resistance to drought associated to regulation of water loss by the stomata. It thus appears that this species has a very distinctive way of functioning, characterized by a slow growth rate (Rollet, 1992), a wood density that is among the highest in tropical tree species (Reyes et al., 1992) and a strong leaf resistance to drought.

The lack of correlation of SLA and WD with hard traits related to drought tolerance in tropical forest trees underlines the need for caution when using soft traits in analyses that aim to predict the effect of increasing drought levels on different plant communities. It also reveals the importance of including extreme tropical ecosystems in the analyses.



## Conclusion

---

The method presented used soft traits to establish functional types. This approach appeared to be useful in an ecosystem modelling perspective linked to carbon economics and growth performance, but the functional types obtained failed to reflect the drought tolerance potential of the species. This confirms the necessity of measuring hard traits to characterize plant responses to drought and assess the potential of tree species regarding acclimation to climate change.

## Acknowledgements

---

We thank the Petit Canal botanical park and its director Pierre Lombion for the financial support provided. We are also grateful to Virgile Schemla, Vanessa Virapin and the staff of the Petite-Terre Nature Reserve (Alain Saint-Auret, Joel Berchel, Julien Athanase, Lyddie Largitte) for their technical assistance, as well as to Gilles Leblond (BIOS) and René Dumont, conservator of the Petite-Terre Nature Reserve (managed by the Titè association) for their help in developing research on the gaïac tree. We also thank Anya Cockle-Bétian for improving the English.

## References

---

- Acevedo, M.F., Urban, D.L., Aflan, M., 1995. Transition and gap models of forest dynamics. *Ecol. Appl.* 5, 1040-1055.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Gonzales, P., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshear, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660-684.
- Barkman, J.J., 1979. The investigation of vegetation texture and structure. In: Werger, M.J.A. et al., (Eds.), *The study of vegetation*. Junk, The Hague, pp. 123–160.
- Bartlett, M.K., Scoffoni, C., Sack, L., 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global metaanalysis. *Ecol. Lett.* 15, 393-405.
- Blackman, C.J., Brodribb, T.J., Jordan, G.J., 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytol.* 188, 1113-1123.
- Blazy, J. M., Ozier-Lafontaine, H., Doré, T., Thomas, A., Wery, J., 2009. A methodological framework that accounts for farm diversity in the prototyping of crop management systems. Application to banana-based systems in Guadeloupe. *Agric. Syst.* 101, 30-41.
- Bonan, G.B., Levis, S., Kergoat, L., Oleson, K.W., 2002. Landscapes as patches of plant functional types: An integrating concept for climate and ecosystem models. *Glob. Biogeochem. Cycles* 16, 5-1.
- Borchert, R., 2000. Organismic and environmental controls of bud growth in tropical trees. Dormancy in plants: from whole plant behavior to cellular control. CAB International, Wallingford, pp. 87-107.
- Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiol.* 132, 2166-2173.
- Cavender-Bares, J., Holbrook, N.M., 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell Environ.* 24, 1243-1256.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A. E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351-366.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martinez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752-755.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335–380.
- Cunningham, S.A., Summerhayes, B., Westoby, M., 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecol. Monogr.* 69, 569-588.
- Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Monserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V.,

- Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J. Veg. Sci.* 15, 295–304.
- Field, C., Mooney, H.A., 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In T. J. Givnish (Eds.). *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25–55.
- Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchêne, J., Fine, P.V., Baraloto, C., 2014. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytol.* 202, 79-94.
- Fry, E.L., Power, S.A., Manning, P., 2014. Trait-based classification and manipulation of plant functional groups for biodiversity–ecosystem function experiments. *J. Veg. Sci.* 25, 248-261.
- Gentry, A.H., 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63, 19-28.
- Gindel, I., 1969. Stomatal number and size as related to soil moisture in tree xerophytes in Israel. *Ecology* 50, 263-267.
- Giraldo, J.P., Holbrook, N.M., 2011. Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in seasonally dry tropical forest trees. In *seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129-140.
- Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M.D., Forni, E., 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Ann. For. Sci.* 62, 785-796.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., McCulloh, K.A., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457-461.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K., 1999. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 282-294.
- Kammesheidt, L., 2000. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecol.* 21, 37-48.
- Kenzo, T., Yoneda, R., Azani, M.A., Majid, N.M., 2008. Changes in leaf water use after removal of leaf lower surface hairs on *Mallotus macrostachyus* (Euphorbiaceae) in a tropical secondary forest in Malaysia. *J. For. Res.* 13, 137-142.
- Köhler, P., Ditzer, T., Huth, A., 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *J. Trop. Ecol.* 16, 591-602.
- Lamont, B.B., Groom, P.K., Cowling, R.M., 2002. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Funct. Ecol.* 16, 403-412.
- Lapola, D.M., Oyama, M.D., Nobre, C.A., Sampaio, G., 2008. A new world natural vegetation map for global change studies. *An. Acad. Bras. Cienc.* 80, 397-408.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545-556.
- Lenz, T.I., Wright, I.J., & Westoby, M., 2006. Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiol. Plant.* 127, 423-433.
- Loranger, J., Shipley, B., 2010. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. *Botany* 88, 30-38.

- Maherali, H., Pockman, W.T., Jackson, R. B., 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85, 2184-2199.
- Maréchaux, I., Bartlett, M. K., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., Chave, J., 2015. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Funct. Ecol.* 29, 1268–1277.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., Bongers, F., 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell Environ.* 34, 137-148.
- Meinzer, F.C., Grantz, D.A., 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.* 13, 383–388.
- Mencuccini M., Comstock J., 1999. Variability in hydraulic architecture and gas exchange of common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under well-watered conditions: interactions with leaf size. *Aust. J. Plant Physiol.* 26, 115–124.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York, NY, USA.
- Murphy, P., Lugo, A.E., Mooney, H.A., Medina, E., 1995. *Dry forests of Central America and the Caribbean. Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Niinemets, U., 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82, 453–469.
- Nobel, P.S., 2005. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Elsevier Academic Press, Burlington, Massachusetts.
- Picard N., Köhler P., Mortier F., Gourlet-Fleury S., 2012. A comparison of five classifications of species into functional groups in tropical forests of French Guiana. *Ecol. Complex.* 11, 75–83.
- Phillips, N., Bond, B.J., McDowell, N.G., Ryan, M.G., Schauer A., 2003. Leaf area compounds height related hydraulic costs of water transport in Oregon White Oak trees. *Funct. Ecol.* 17, 832–840.
- Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B. E., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funct. Ecol.* 27, 1002-1010.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 182, 565–588.
- Poulter, B., Ciais, P., Hodson, E., Lischke, H., Maignan, F., Plummer, S., Zimmermann, N.E., 2011. Plant functional type mapping for earth system models. *Geosci. Model Dev.* 4, 993–1010.
- Powers, J.S., Tiffin, P., 2010. Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Funct. Ecol.* 24, 927-936.
- Press, M.C., 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. *New Phytol.* 143, 213-219.
- Prior, L.D., Eamus, D., Bowman, D.M.J.S., 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Funct. Ecol.* 17, 504–515.
- Raunkjær, C., 1934. *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 13730-13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D., 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80, 1955-1969.

- Reyes, G., Brown, S., Chapman, J., Lugo, A.E., 1992. Wood densities of tropical tree species. USDA Forest Service, New Orleans.
- Rousteau, A., Portécop, J., Rollet, B., 1996. Carte écologique de la Guadeloupe. ONF, UAG, PNG, CGG, Jarry, Guadeloupe.
- Rollet, B., 2010. Arbres des Petites Antilles, ONF.
- Rollet, B., 1992. Destins de l'arbre dans les sociétés tropicales. Idées pour une politique de conservation des forêts. *Bois For. Trop.* 232, 5-14.
- Salisbury, E.J., 1928. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 1-65.
- Sandquist, D.R., Cordell, S., 2007. Functional diversity of carbon-gain, water-use, and leaf-allocation traits in trees of a threatened lowland dry forest in Hawaii. *Am. J. Bot.* 94, 1459-1469.
- Santiago, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Fisher, J. B., Machado, K., Wodruff, D., Jones, T. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* 140, 543-550.
- Schimper, A.F.W., 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Shaw, P.J.A., 2003. *Multivariate statistics for the environmental science*. Hodder-Arnold, London, UK.
- Silva, A.M.L., de Faria Lopes, S., Vitorio, L.A.P., Santiago, R.R., de Mattos, E.A., Trovao, D.M., 2014. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator. *Braz. J. Bot.* 37, 229-237.
- Shipley, B., 2002. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Funct. Ecol.* 16, 682-689.
- Sobrado, M.A., 1991 Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Funct. Ecol.* 5, 608-616.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T., 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* 88, 581-587.
- Sterck, F.J., Poorter, L., Schieving, F., 2006. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *Am. Nat.* 167, 758-765.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *Am. J. Bot.* 94, 451-459.
- Tomlinson, P.B., 1987. Architecture of tropical plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 1-21.
- Turner, I.M., 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Funct. Ecol.* 8, 669-675.
- Tyree, M.T., Sperry, J.S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant Biol.* 40, 19-36.
- Weiher, E., Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10, 609-620.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil* 199, 213-227.
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70, 536-538.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K. et al. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 411–421.

Woodward, F.I., Cramer, W., 1996. Plant functional types and climatic change: introduction. *J. Veg. Sci.* 7, 306-308.

Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E., Coomes, D.A., 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *Am. J. Bot.* 97, 207-215.

# CHAPITRE 6

## Stratégies écophysiological des plantules de forêt sèche et évolution des traits au cours de l'ontogénie

---







Ce chapitre a pour double objectif d'identifier les stratégies de croissance et le comportement hydrique des plantules de 3 espèces de FS et de caractériser les modifications fonctionnelles intervenant entre le stade plantule et le stade adulte. Une introduction reprend rapidement les éléments bibliographiques essentiels au positionnement de la problématique et des objectifs de ce chapitre. Elle est suivie de deux parties. La première se constitue d'un article intitulé «Growth, xylem vulnerability to cavitation and leaf cell response to dehydration in tree seedlings of the Caribbean dry forest ». La seconde compare les stratégies fonctionnelles identifiées à ces deux stades. Le positionnement de ce chapitre dans le cadre général de l'étude est illustré Figure 6-1.

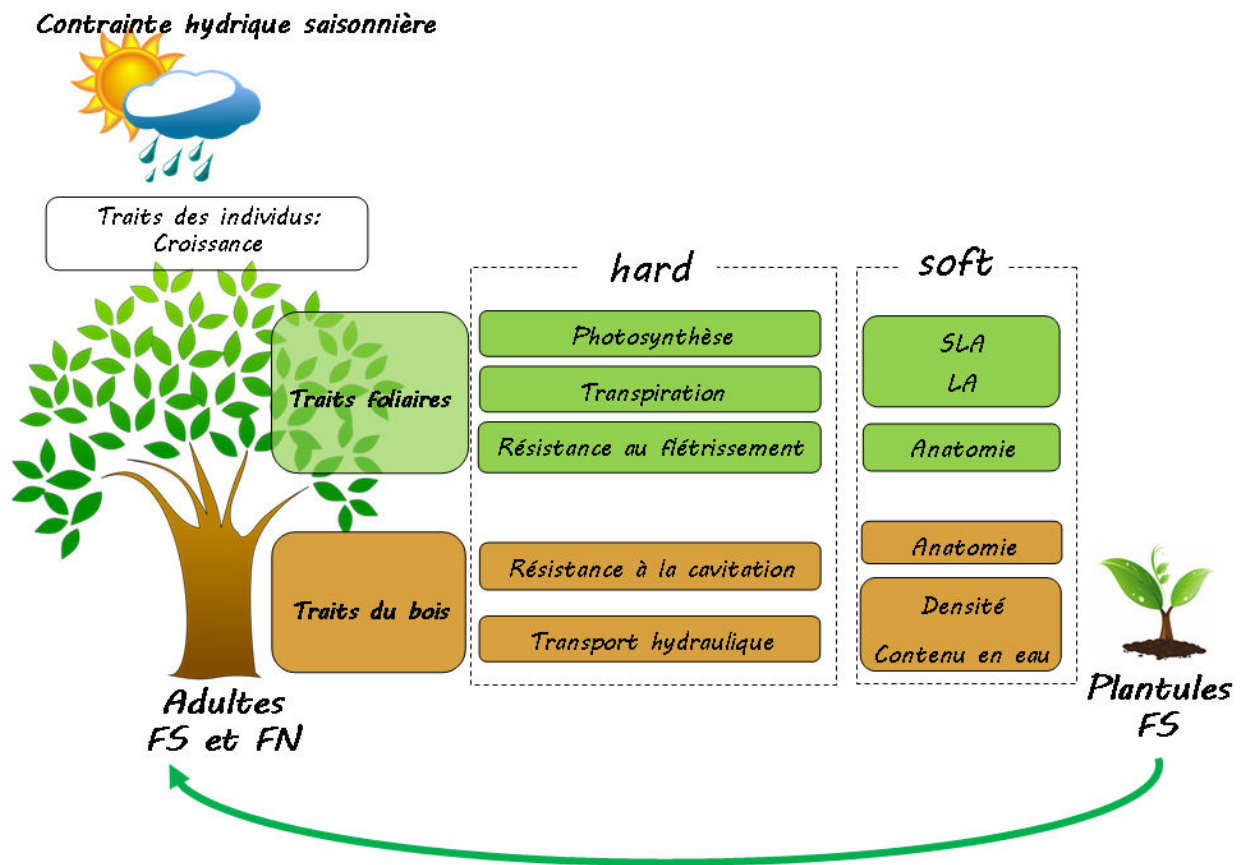


Figure 6-1 Schéma de l'ensemble de l'étude et positionnement du chapitre 6 dans l'approche générale. La flèche verte matérialise la question principale adressée dans ce chapitre : Les stratégies fonctionnelles des arbres sont-elles conservées au cours de l'ontogénie ?

## 6.1 Introduction

---

Les forêts sèches (FS) constituaient 42% de la surface des forêts tropicales en 1940 (Murphy et Lugo 1986). Ces forêts sont aujourd'hui l'écosystème terrestre tropical le plus menacé par les activités anthropiques. Compte tenu de l'importance des services fournis par cet écosystème, de forts enjeux de conservation pèsent sur les forêts sèches (Janzen 1988 ; Sabogal 1992; Bullock et al. 1995; Trejo et Dirzo 2000; Maass et al. 2005; Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Les forêts sèches de la région Caraïbes, se situent dans un hot spot climatique (Giorgi 2006) et sont à même d'être fortement affectées par des épisodes de sécheresses accrues (Campbell et al. 2010 ; Biasutti et al. 2012). Ces sécheresses pourraient affecter la survie, la croissance et la distribution des espèces (Vilagrosa et al. 2010 ; Choat et al. 2012 ; Ouédraogo et al. 2013). Ainsi, identifier la réponse à la sécheresse des espèces au stade plantules est nécessaire pour comprendre et anticiper les changements dans la dynamique, la composition, la structure, la succession et la résilience à long terme de ces forêts tropicales insulaires (Mueller et al. 2005 ; Suarez et Kitzberger 2008 ; Clifford et al. 2011). De récents indicateurs ont été proposés pour évaluer la résistance à la sécheresse des plantes. Ainsi, la vulnérabilité à la cavitation, approchée par la  $P_{50}$  (potentiel hydrique induisant 50% d'embolie du xylème) est un trait ayant été directement relié à la mortalité (Urli et al. 2013). Le potentiel hydrique induisant la perte de turgescence foliaire ( $\Psi_{tp}$ ) est aussi un trait foliaire impliqué dans la réponse à la sécheresse des plantes (Bartlett et al. 2012). Ces indicateurs restent à quantifier pour les espèces de forêt tropicales, particulièrement au stade plantule (Kitajima et Myers 2008 ; Pineda-Garcia et al. 2013).

### *Stratégies de réponse des plantules*

Une diversité de stratégies de croissance et de réponse à la sécheresse coexiste chez les plantules de forêt tropicale. Aux extrêmes, se trouvent les espèces à croissance rapide, « acquiescentes » montrant de forts taux d'assimilation de carbone ainsi que des surfaces foliaires et des SLA élevées (Poorter et al. 1990 a ; Kitajima and Myers 2008 ; Baraloto et al. 2010 ; Pineda-García et al. 2011 ; Ouédraogo et al. 2013). Les espèces plus « conservatrices » montrent des caractéristiques opposées. En termes de réponse à la sécheresse, toujours aux extrêmes, les espèces les plus tolérantes montrent des  $P_{50}$  et des  $\Psi_{tp}$  bas alors que les espèces

sensibles ont fréquemment des  $P_{50}$  et  $\Psi_{tlp}$  élevés. Les liens intervenant entre les stratégies de croissance et les stratégies hydriques restent à préciser chez les espèces de forêt tropicale. Dans la première partie de ce chapitre seront étudiées les stratégies de réponses hydrique et carbonée des plantules de trois espèces de FS: *C. spinosum*, *G. officinale* et *G. fragrans*.

### ***Evolution des réponses fonctionnelles entre stades ontogéniques***

Au cours du développement de l'arbre, la disponibilité des ressources change. Ainsi, les arbres montrent d'importantes modifications fonctionnelles en réponse à ces changements. Les feuilles produites par une espèce au cours de différents stades ontogéniques (adulte, plantule) montrent souvent des différences anatomiques (James et al. 1999 ; Apple et al. 2002 ; Cornelissen et al. 2003), morphologiques (Thomas et Ickes 1995 ; Yamada et Suzuki 1996 ; Osada et al. 2002 ; Cornelissen et al. 2003 ; Reich et al. 2004 ; Ishida et al. 2005 ; England et Attiwill 2006) et physiologiques (Donovan et Ehleringer 1991 ; Cavender-Bares et Bazzaz 2000 ; Thomas et Winner 2002 ; Matzner et al. 2003 ; Mediavilla et Escudero 2004 ; Nabeshima et Hiura 2004 ; Drake et al. 2011) mais les différences entre stades dépendent de l'espèce considérée. Ainsi, la photosynthèse augmente ou diminue au stade adulte selon les espèces (Thomas et Winner 2002). Une diminution de SLA au stade adulte a été reportée chez 35 espèces d'arbres. Ce résultat serait lié à la contrainte hydrique, plus élevée chez les arbres adultes soumis au rayonnement direct. Leur hauteur induirait aussi une résistance hydraulique plus importante que celle des plantules et influenceraient négativement leur degré de turgescence cellulaire et donc la croissance des feuilles. Ces contraintes hydriques seraient donc à l'origine d'une réduction de la LA, de la taille des cellules foliaires et d'une augmentation de l'épaisseur des parois cellulaires (Thomas et Winner 2002).

Si plusieurs références traitent des différences morphologiques et photosynthétiques entre stades, rares sont celles ayant considéré les fonctions hydriques ( $g_s$ ,  $\Psi_{tlp}$ ,  $P_{50}$ , sensibilité stomatique au statut hydrique foliaire) (Thomas et Winner 2002). Or, la disponibilité en eau est un facteur accusant des modifications marquées au cours du développement de l'arbre. Les plantules sont particulièrement exposées à la contrainte hydrique car leur système racinaire, confiné aux couches supérieures du sol, limite leur accès à l'eau (Poorter et Hayashida-Oliver 2000 ; Tyree et al. 2003) tandis que les arbres adultes sont dotés d'un système racinaire pouvant accéder aux couches plus profondes où l'eau est potentiellement plus abondante. Les quelques études ayant cherché à évaluer l'évolution des stratégies hydriques au cours du

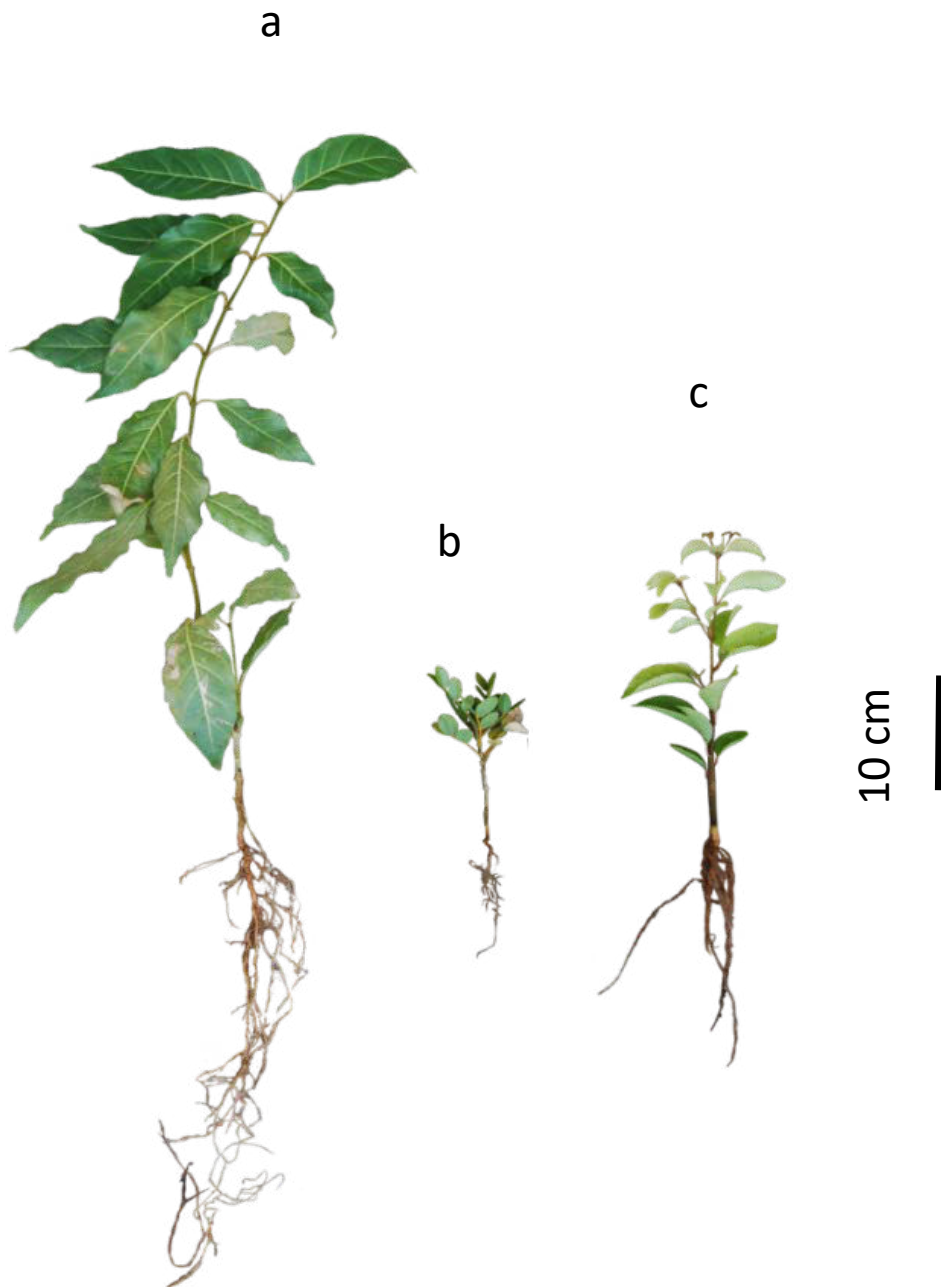
développement ont mis en évidence des modifications fonctionnelles marquées (Cavender Barres et Bazzaz 2000 ; Mediavilla et Escudero 2004 ; Drake et al. 2011). Par exemple chez plusieurs espèces de *Quercus*, les plantules ont présentées de fortes conductances stomatiques et une faible sensibilité stomatique à la sécheresse, induisant de fortes diminutions de potentiel hydrique comparativement aux adultes lors de cinétiques journalières (Mediavilla et Escudero 2004). Ces plantules présenteraient donc une réponse anisohydrique (Franks et al. 2007) évoluant en stratégie isohydrique au stade adulte. Hormis quelques travaux restreints aux écosystèmes méditerranéens ou tempérés, les études ayant cherchées à identifier l'évolution des stratégies de tolérance à la sécheresse chez plusieurs espèces sont rares et presque inexistantes en forêt sèche tropicale (He et al. 2005 ; Maseda et Fernandez 2006). Dans la seconde partie de ce chapitre, l'évolution entre les stades de la résistance cellulaire à la déshydratation (paramètres pression-volume) et la résistance à la cavitation ( $P_{50}$ ) et les traits relatifs au comportement hydrique (conductance stomatique, sensibilité stomatique au dessèchement) seront étudiées. Nous formulons l'hypothèse que ces traits sont à même de subir des modifications marquées au cours du développement et de montrer des différences entre les stades.

Les résultats que nous présenterons permettront de répondre à certaines questions :

Les plantules, disposant d'un système racinaire moins performant que celui des adultes, montrent-elles une stratégie de gestion de l'eau plus économe et montrent-elles une sensibilité stomatique au dessèchement plus élevée ? Les plantules sont-elles plus résistantes à la sécheresse que les adultes ? Les adultes présentent-ils une capacité photosynthétique inférieure ? La diversité fonctionnelle relevée au stade adulte s'observe-t-elle au stade plantule ? Ces questions concernent la seconde partie de ce chapitre qui compile les résultats des chapitres 3, 4 et 5 pour les trois espèces considérées avec ceux relatifs aux plantules.

## 6.2 Croissance et stratégies fonctionnelles des plantules de forêt sèche

---



Plantules âgées de 5 mois *C. spinosum* (a), *G. officinale* (b) et *G. fragrans* (c).

# Growth, xylem vulnerability to cavitation and leaf cell response to dehydration in tree seedlings of the Caribbean dry forest

---

## Résumé

---

Les forêts sèches sont les écosystèmes terrestres les plus menacés de la zone tropicale. Dans un contexte d'augmentation du risque de sécheresse lié au changement climatique, les plantules pourraient être plus affectées que les arbres adultes. Des études récentes ont rapporté des corrélations entre la vulnérabilité du système hydraulique et les paramètres des courbes pression-volume, sans tenir compte des stratégies de croissance des espèces. Le but de cette étude était de déterminer les stratégies de croissance de trois espèces natives de la forêt sèche Caraïbienne et d'analyser leur résistance à la sécheresse par l'étude des propriétés hydrauliques du xylème et des propriétés des cellules foliaires. Dix-sept traits morphologiques et physiologiques ont été évalués chez *Citharexylum spinosum*, *Guaiacum officinale* et *Guapira fragrans*, lors d'une expérimentation sous serre. Les taux de croissance sont apparus contrastés et positivement corrélés à la capacité des plantes à développer rapidement leur compartiment foliaire. Les trois espèces étaient également très résistantes à l'embolie xylème, avec un potentiel hydrique foliaire induisant 50% de perte de conductivité hydraulique ( $P_{50}$ ) d'environ -4 MPa. Toutefois, la réponse de leurs cellules foliaires à la déshydratation a différé selon les espèces. *G. officinale*, l'espèce ayant la croissance la plus lente, a une tolérance à la déshydratation des cellules foliaires élevée, due à sa forte capacité d'accumuler des osmomol pour maintenir la turgescence cellulaire (faible potentiel hydrique des feuilles au point de perte de turgescence et faible potentiel osmotique à pleine turgescence, respectivement  $\Psi_{TLP}$  et  $\pi_0$ ), en accord avec son feuillage persistant. *C. spinosum*, l'espèce ayant la plus forte croissance, a des feuilles qui sont sensibles à la déshydratation ( $\Psi_{TLP}$  et  $\pi_0$  élevés) et présente un comportement décidu dans des conditions naturelles. *G. fragrans* présente un taux de croissance et une résistance des feuilles à la sécheresse intermédiaire. Nous avons donc observé une forte corrélation entre les RGR et la résistance des cellules foliaires à la sécheresse (avec  $\Psi_{TLP}$  ou  $\pi_0$ ;  $R^2 > 0,87$  \*\*\*).

---

## Abstract

---

Tropical dry forests are the most threatened terrestrial ecosystems of the tropical zone. In context of increasing drought risk related to climate change, seedlings could be more affected than mature trees. Recent studies reported correlations between xylem hydraulic vulnerability and parameters of the pressure-volume curves, but did not take into account growth rate. The aim of this study was to determine the growth characteristics of three native species of the Caribbean dry forest and to analyze their drought resistance via xylem hydraulic properties and leaf cell properties. Seventeen morphological and physiological traits were assessed in *Citharexylum spinosum*, *Guaiacum officinale* and *Guapira fragrans*, in greenhouse conditions. The seedlings display contrasting growth rates (RGR), positively correlated with the plants' capacity to quickly develop leaf fraction. The three species are equally highly resistant to xylem embolism, with a leaf water potential at 50% loss of conductivity ( $P_{50}$ ) of roughly -4 MPa. However, they differ as to leaf cell response to dehydration. *G. officinale*, the slowest-growing species, has a high leaf tolerance to cell dehydration due to its strong capacity to accumulate osmoticum to maintain leaf cell turgor (low leaf water potential at the turgor loss point and low osmotic potential at full turgor, respectively  $\Psi_{TLP}$  and  $\pi_0$ ), in keeping with its evergreen foliage. *C. spinosum*, the fastest-growing species, has leaves that are sensitive to dehydration (high  $\Psi_{TLP}$  and  $\pi_0$ ) and is accordingly deciduous in natural conditions. *P. fragrans* exhibits intermediate growth rate and leaf drought resistance. We therefore observed a high correlation between RGR and leaf cell resistance to drought (with  $\Psi_{TLP}$  or  $\pi_0$ ;  $R^2 > 0.87^{***}$ ).

---

## Introduction

---

Tropical dry forests represented 42% of tropical forests 30 years ago (Murphy and Lugo 1986) but are today the most threatened tropical terrestrial ecosystems worldwide (Janzen 1988; Sabogal 1992; Bullock et al. 1995; Trejo and Dirzo 2000; Maass et al. 2005; Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Anthropogenic disturbance (timber and charcoal extraction) explains why the remaining tropical dry forests are now secondary forests (Maass et al. 2005). In the Caribbean, climate change will also disturb the ecological functioning of dry forests through increased drought risk (Campbell et al. 2010; Biasutti et al. 2012). The cumulative effect of recurring short-term droughts could affect species survival, distribution and growth (Vilagrosa et al. 2010; Choat et al. 2012; Ouédraogo et al. 2013).

Species living under similar environmental conditions (i.e. light, water availability) may differ as to their growth strategy. Species with higher growth rates (RGR) have a strategy of quick 'carbon acquisition' often involving greater carbon assimilation rate, leaf area or specific leaf area (Poorter et al. 1990; Kitajima and Myers 2008; Baraloto et al. 2010; García et al. 2011; Ouédraogo et al. 2013). Species with lower growth rates correspond to those following a 'conservative' strategy; they usually exhibit opposite characteristics, e. g. lower carbon assimilation rate, leaf area or specific leaf area. Fast-growing trees are often pioneer species, displaying low wood density, deciduous foliage and large stature. Slow-growing species are often climax species and tend to have high wood density, evergreen foliage and small stature (Turner 2001; Muller Landau 2004; King et al. 2005; Baraloto et al. 2010; Ouédraogo et al. 2013). Complementary studies are called for tropical seedling species, which are less studied along a wide range of RGR (Poorter and Remkes 1990; Cornelissen et al. 1996; Slot and Poorter 2007; Tomlinson et al. 2014).

Another aspect scarcely approached in scientific research is how growth strategies might interact with plant drought response (Poorter et al. 1990, Kitajima and Myers 2008, Ouédraogo et al. 2013). Drought affects various physiological processes related to the disruption of the water status in trees, e.g. cavitation in the xylem vessels which limits the flow of water into the plant (Tyree and Sperry 1989), and the loss of turgor of leaf cells which may result in the permanent wilting point being reached (Bartlett et al. 2012). According to several studies, xylem resistance to cavitation plays a significant role in drought resistance (Tyree and Sperry 1989; Pineda-García et al. 2011; Choat et al. 2012) and leaf water potential at turgor loss point also contributes to plant-level drought resistance (Vilagrosa et al. 2010;



Bartlett et al. 2012; Maréchaux et al., 2015). Plant resistance to desiccation therefore could be appreciated through studies on xylem cavitation and cell turgor using *ex situ* methods involving stem or leaf dehydration in the laboratory without setting up a factorial design experiment (well-irrigated plants versus non-irrigated plants under water stress). One method is based on the characterization of xylem hydraulic resistance to cavitation, establishing experimentally the curve of xylem vulnerability to drought-induced embolism on stem samples drying out in the laboratory. The water potential that results in a 50% loss of conductivity ( $P_{50}$ ) is a parameter commonly used to gauge plant resistance to embolism. Another *ex situ* method used to investigate plant response to drought focuses on leaf cell resistance to drought, assessed through the parameters of the pressure-volume (P-V) curve. This curve corresponds to the fitting of the leaf water potential to leaf water content during progressive leaf dehydration. A number of parameters are extracted from this curve, such as the leaf water potential at the turgor loss point ( $\Psi_{TLP}$ ), the osmotic potential at full turgor ( $\pi_0$ ) and the bulk modulus of cell elasticity ( $\epsilon$ ). For example,  $\Psi_{TLP}$  quantifies the degree of resistance of the leaf to drought: the more negative  $\Psi_{TLP}$  is, the greater is the range of water potentials at which the leaf stays turgid and functional (Sack et al. 2003; Bartlett et al. 2012; Maréchaux et al. 2015). CITHAREXYLUM One aspect of leaf drought resistance is the maintenance of leaf cell turgor when cell volume, water potential and osmotic potential decrease. Better understanding of this aspect of drought resistance in tropical tree species is a major challenge. Few studies have attempted to correlate xylem hydraulic traits and leaf cell traits to provide a more comprehensive analysis of plant response to drought (Brodribb et al. 2003; Tombesi et al. 2014; Vilagrosa et al. 2014). In the study by Tombesi et al. (2014) on two cultivars of *Vitis vinifera*, the cultivars most resistant to xylem cavitation are those with the lowest  $\Psi_{TLP}$ . The same was reported from adult trees of the tropical dry forest by Brodribb et al. 2003. It seems necessary to confirm these functional relationships and extend them to other species, particularly in the early phases of the tree life cycle. The seedling stage is one at which drought traits are poorly described (Kitajima and Myers 2008; Pineda-Garcia et al. 2013) despite the fact that seedlings are particularly exposed to drought because their root systems are confined to the drier upper soil layers and have limited access to water (Poorter and Hayashida-Oliver 2000; Tyree et al. 2003). In this study, we test the hypothesis that seedlings with contrasting growth rates should exhibit distinct drought resistance traits. The aim of this study was therefore to characterize and confront growth rates and resistance to dehydration in seedlings of three tree species of the tropical dry forest (*Citharexylum spinosum*, *Guaiacum officinale* and *Guapira fragrans*). We analyzed in particular the factors

likely to govern biomass accumulation, such as morphology, biomass allocation and photosynthesis. We studied plant drought resistance by monitoring the effects of experimentally-induced dehydration on plant fragments (stem, leaf) *ex situ*, in the laboratory. This approach enabled us to evaluate xylem vulnerability to cavitation and the parameters of the P-V curves. This was completed by estimating other plant water traits such as transpiration rate, stem water storage and leaf anatomy (i.e. stomatal density). Ensuing findings on the morphological and physiological mechanisms contributing to growth and drought response may help to explain the ecological strategies and regeneration success of these forest species in a context of climate change.

---

## Materials and methods

---

### ***Plant material and experimentation***

The three native canopy species selected for this experiment are dominant species in three different stages (pioneer, intermediate and climax species) of the natural forest succession (Rousteau et al. 1996; Rollet 2010). They display different potentials with respect to growth rate: *Citharexylum spinosum* (L.) is a heliophilous, fast-growing deciduous species; *Guapira fragans* (Dum. Cours.) is an ubiquitous evergreen species, widely distributed from moist to dry forest, with a medium growth rate; *Guaiacum officinale* (L.) is an evergreen species that belongs to the climax forest stage and has a slower growth rate. *G. officinale* is a threatened hardwood species with a high ecological value. It is included in the red list of IUCN since 1993 and local programs of population reinforcement are scheduled for conservation purposes. It grows exclusively in extremely dry areas of the tropical dry forest.

The experiments were carried out at the University of French West Indies (Pointe-à-Pitre, Guadeloupe FWI, 16°13'27" N, 61°31'44" W) from June to September 2013. The seeds were collected in the Botanical Park of Petit Canal and pre-sown in small pots. Two weeks later, 30 individual replicates of each species with similar heights were selected and transferred to 1.5 l pots (diameter: 9 cm; height: 25 cm) containing commercial peat (pHH<sub>2</sub>O: 6; N: 120 mg l<sup>-1</sup>; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>: 140 mg l<sup>-1</sup>; K<sub>2</sub>O: 160 mg l<sup>-1</sup>) and 30 g of physiolith (SECMA EUROFERTIL, CaCO<sub>3</sub>: 80%, MgCO<sub>3</sub>: 7%, amino purine molecules: 3%) to neutralize peat pH and prevent deficiencies in trace elements. In the greenhouse, the seedlings were watered to field capacity every two days and exposed to 50% of the daylight. Mean daily air temperature, relative

humidity and solar radiation in the greenhouse during growth were respectively  $38.4 \pm 7.3^\circ\text{C}$ ,  $73.8 \pm 4.7\%$  and  $42.1 \pm 54.8 \text{ J cm}^2$ .

After 18 weeks of growth, at the end of the experiment, four seedlings per species were used for the biomass measurements, ten for determining the curve of xylem vulnerability, five for leaf traits and plant transpiration analyses and five for establishing the P-V curve (detailed below). The abbreviations and units used for the studied variables are summarized in Table 1. The different traits are summarized in supplementary material 1.

**Table 6-1** Symbols and units for all the variables mentioned concerning biomass, leaf gas exchange, leaf morphology and anatomy, wood traits, hydraulics and pressure-volume curve parameters

Abbreviation	Name	Unit
$A_{\text{max}}$	Light-saturated rate of carbon assimilation	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$g_s$	Stomatal conductance	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Hv	Huber value (sapwood area/leaf area)	$(\times 10^{-4}) \text{ cm}^{-2} \text{ cm}^{-2}$
LA	Leaf area unit	$\text{cm}^2$
LIR	Leaf initiation rate	$\text{n day}^{-1}$
LMF	Leaf mass fraction (leaf mass/plant mass)	$\text{g g}^{-1}$
$P_{50}$	Pressure causing 50% loss of conductance	MPa
PLC	Percent loss of hydraulic conductivity	%
PPFD	Photosynthetic photon flux density	$\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1}$
RGR	Relative growth rate	$\text{g g}^{-1} \text{wk}^{-1}$
RMF	Root mass fraction (root mass/plant mass)	$\text{g g}^{-1}$
$\text{RWC}_{\text{TLP}}$	Relative water content at the turgor loss point	%
S	Slope of the vulnerability curve	$\% \text{ MPa}^{-1}$
SLA	Specific leaf area (leaf area/plant mass)	$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$
SMF	Stem mass fraction (stem mass/plant mass)	$\text{g g}^{-1}$
SWC	Stem water content	%
SWD	Stem wood density	$\text{g cm}^{-3}$
$\epsilon$	Bulk modulus of elasticity	MPa
$\pi_0$	Osmotic potential at full turgor	MPa
$\Psi$	Water potential	MPa
$\Psi_{\text{TLP}}$	Water potential at the turgor loss point	MPa

### ***Morphometric and biomass measurements***

Stem height above the hypocotyl and stem diameter were measured on 5 individuals of each species. Leaf area was measured with a leaf area meter (Licor3000C, Li-Cor, NE, USA, maximum accuracy= 0.01cm<sup>2</sup>). All the adult leaves of each individual (30, 10, and 8 leaves for *C. spinosum*, *G. fragrans* and *G. officinale* respectively) were oven-dried at 75°C during 48 hours and then weighed using a precision balance (Sartorius, CPA 225D, Germany, 0-100 ±0.00001g). SLA was calculated as the ratio of leaf area to leaf dry weight. Stomatal density (abaxial and adaxial), ostiole length and trichome density were obtained from epidermal imprints of fresh leaf surfaces made with clear nail polish on 4 leaves, each from a different individual, per species. The measurements were carried out on photographs taken with an optical microscope (Nikon Eclipse 80i and camera Nikon digital DXM 1200F, Nikon instrument Europe BV). The countings were performed with the Mesurim pro 3.4 software (3.4 ©J-F. Madre, Academy of Amiens, Amiens, France).

For biomass measurements, 15 seeds per species were oven-dried at 75°C during one week and weighed. The roots, stems (including branches) and leaves of four individuals were separated and dried during 48 h at 75°C. The leaf, stem and root mass fractions (respectively, LMF, SMF, RMF, i.e. dry mass per unit of dry plant mass in %), and the shoot/root ratio were calculated. Relative growth rate (RGR in g g<sup>-1</sup> wk<sup>-1</sup>) over the study intervals was also calculated for each plant, with the following formula:

$$RGR = \frac{\ln M_f - \ln M_i}{T}$$

where  $M_i$  and  $M_f$  represent, respectively, the initial and final above-ground biomass and  $T$  is the corresponding time interval in weeks, i.e. 18 (Hunt 1982). The initial above-ground biomass was equal to the seed mass.

### ***Leaf gas exchanges***

Leaf gas exchanges measurements were conducted between 9:00 and 12:00 solar time on the last fully-expanded and sun-exposed leaf (counted from the terminal bud of a twig) of four randomly-selected seedlings per species using a portable IRGA system (Ciras-2, PP systems, Amesbury, MA, USA). The photosynthetic photon flux density (PPFD) was adjusted to  $2000\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . All measurements were conducted at a constant  $\text{CO}_2$  concentration of 380 ppm and at a constant leaf temperature of  $25^\circ\text{C}$ .

### ***Wood density, stem water content, Huber value***

Following Simpson (1993), stem wood density (SWD) was measured on 4 stems per species as the ratio of dry weight to fresh volume. Stem water content (SWC) was calculated as follows:

$$SWC = \frac{W_f - W_d}{W_d} \times 100$$

where  $W_f$  is the fresh weight obtained after complete hydration in distilled water during five days (at  $6^\circ\text{C}$ ) and  $W_d$  is the dry weight after 7 days in the oven at  $75^\circ\text{C}$ . Weight was measured on an electronic balance (Sartorius, CPA 225D, Germany,  $0-100 \pm 0.00001\text{g}$ ).

The Huber value (Hv) corresponds to the sapwood-to-leaf ratio which describes the balance between transpiration and sapwood water supply. Leaf and sapwood areas were determined destructively from three individuals per species. Sapwood area was measured at the penultimate internode level. Sapwood was distinguished from heartwood by staining with phloxine dye. Leaf area was assessed as above by removing all the leaves from beyond the cut.

### ***Plant transpiration***

Nocturnal and diurnal plant transpiration ( $\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) was measured by successive weighing during 24h. In five individuals of each species, the pot was bagged (leaving out the shoot) just after nightfall and weighed using a balance Sartorius Signum 1 (Germany). The purpose of bagging is to avoid loss of water through soil evaporation. All individuals were weighed again the following morning at sunrise and again just after nightfall. The weight loss per unit of time and leaf area for one seedling corresponds to the water loss through transpiration.

### ***Xylem embolism vulnerability curves***

The vulnerability curves show the percentage loss in hydraulic conductivity as a function of xylem water potential. They were established following the bench dehydration method of Sperry et al. (1988): the seedlings were cut and left to dehydrate freely in an air-conditioned room at 25°C. Five petiole/rachis per seedling were measured in sequence of increasing dehydration. After each dehydration increment, the seedlings were bagged in a black plastic bag during 6 h to allow the water potential of leaves and stems to reach the equilibrium. Pressure was estimated with a pressure chamber (PMS1000, PMS Instrument Co., Corvallis, OR, USA) on three leaves prior to embolism estimation. Petioles were inserted in a XYL'EM (Bronkhorst, Perpignan, France) flow meter manifold attached to a pressurized reservoir filled with a flow solution of 10 mM of KCl in degassed and filtered (0.2 µm) distilled water. Solution injection always followed the direction of natural water flow from sample base to top. The native conductance  $K$  at low pressure (6 kPa) was measured first and then the maximum conductance  $K_{max}$  after flushing at high pressure (0.1 Mpa). The percentage loss of hydraulic conductivity (PLC) was calculated using the equation of Tyree and Sperry (1989):

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

PLC values were plotted against mean xylem pressure to draw the vulnerability curve for each species, and a sigmoid exponential function was fitted to the experimental data obtained (Pammenter and Vander Willigen 1998):

$$PLC = \frac{100}{1 + \exp\left(s \times \frac{P - P_{50}}{25}\right)}$$

where  $P_{50}$  is the pressure causing a 50 PLC and  $s$  is the slope parameter.  $P_{50}$  and  $s$  were estimated for each species using the Xlstat (Addinsoft, France) software.

### ***Pressure–volume curves***

Pressure–volume curves were constructed using the last fully expanded leaf of three seedlings. The leaves, with their petiole, were cut in deionized water at dawn, then wrapped in plastic and re-hydrated in water for a night, in the dark. Pressure–volume curves were constructed by measuring leaf water potential and weight as leaves were dried by progressively increasing the pressure in a pressure chamber. Measurements were continued

until at least five data points were recorded after the turgor loss point. Leaves were then oven-dried at 70 °C for 48 h and weighed with an electronic balance (Sartorius, CPA 225D, Germany, 0-100±0.00001g). The parameters obtained were the osmotic potential at full turgor ( $\pi_0$ ), the water potential at the turgor loss point ( $\Psi_{TLP}$ ), the relative water content at the turgor loss point ( $RWC_{TLP}$ ) and the bulk modulus of elasticity. This last parameter, noted  $\varepsilon$  (MPa), was determined following Schulte (1985) using the expression:

$$\varepsilon = \frac{\Delta P}{\Delta RWC}$$

where  $\Delta P$  is the change in turgor pressure (MPa) and  $\Delta RWC$  is the change in relative water content between full turgor and zero turgor.

### ***Statistical analyses***

Statistical analyses were performed with the XLstat (Addinsoft) software. Analysis of variance (ANOVA) in combination with a *post hoc* Tukey's test was used to reveal significant differences in trait means between the three species. Pearson's correlation analysis was also computed to explore relationships between growth, traits related to carbon assimilation and drought resistance traits.

---

## Results

---

### ***Growth and carbon acquisition***

The species exhibited differences in RGR, biomass allocation patterns and photosynthetic capacities between same-age seedlings. As given in Table 6-2, *C. spinosum* had the fastest RGR ( $0.303 \text{ g g}^{-1} \text{ wk}^{-1}$ ) with a biomass equally distributed among the leaf, stem and root compartments (LMF, SMF and RMF all very close to 33 %). This species also exhibited the fastest leaf initiation rate, with roughly 3 leaves emitted per week, and the greatest height (81 cm) and stem base diameter (19 mm) at the end of the experiment. Despite its lowest  $A_{\text{max}}$  per leaf unit ( $4.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), at the scale of the whole plant, the highest total leaf area of *C. spinosum* ( $2627 \text{ cm}^2$ ) involves the highest photosynthetic capacity for this species.

At the opposite end of the scale, *G. officinale* exhibited the lowest biomass (0.38 g), RGR ( $0.026 \text{ g g}^{-1} \text{ wk}^{-1}$ ) and leaf initiation rate, with roughly  $\frac{1}{2}$  leaf emitted per week. Biomass was mainly invested in the shoot part of the plant (89 %). *G. officinale* was also the smallest species, with a height of 8 cm at the end of the experiment. *G. officinale* had the highest  $A_{\text{max}}$  ( $9.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) but its lowest total leaf area ( $69 \text{ cm}^2$ ) led to the lowest photosynthetic capacity at scale of the whole plant for this species.

*G. fragrans* had a RGR and  $A_{\text{max}}$  intermediate ( $0.195 \text{ g.g}^{-1}$  and  $6.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) between that of *C. spinosum* and *G. officinale*. Its biomass allocation pattern was similar to that of *C. spinosum*, with LMF, RMF and SMF between 23 and 39 %.

In the three species, SLA ranged between 138 and  $179 \text{ cm g}^{-1}$  with no significant interspecific differences.

RGR was positively correlated with several morphologic leaf traits (i.e.  $R^2 > 0.7$  for LIR, LA and LMF with  $P < 0.05$  in Fig. 6-1 and supplementary material 2). RGR also increased with the plant's ability to develop its root system ( $R^2 = -0.95$ ,  $p < 0.0001$ ).



Table 6-2 Growth, carbon allocation and carbon acquisition traits studied in *C. spinosum*, *G. officinale* and *G. fragrans* seedlings. For each trait, different alphabetic designations indicate significant differences between mean  $\pm$ SE values ( $P < 0.05$ ) of the various species. See Table 1 for acronyms

	<i>Citharexylon spinosum</i>	<i>Guaiacum officinale</i>	<i>Guapira fragrans</i>
RGR ( $\text{g g}^{-1} \text{wk}^{-1}$ )	0.303 $\pm$ 0.007 a	0.026 $\pm$ 0.006 b	0.195 $\pm$ 0.020 c
Individual biomass (g)	23.06 $\pm$ 5.65 a	0.38 $\pm$ 0.03 b	1.45 $\pm$ 0.53 c
Seed mass (g)	0.14 $\pm$ 0.02 a	0.24 $\pm$ 0.03 b	0.04 $\pm$ 0.00 c
Leaf mass fraction (%)	31.2 $\pm$ 5.8 a	64.4 $\pm$ 0.1 b	37.3 $\pm$ 2.0 a
Stem mass fraction (%)	34.8 $\pm$ 1.0 a	24.6 $\pm$ 0.9 b	39.3 $\pm$ 2.8 a
Root mass fraction (%)	34.0 $\pm$ 4.9 a	10.9 $\pm$ 0.8 b	23.5 $\pm$ 1.3 ab
Shoot/root ratio	2.21 $\pm$ 0.49 a	8.31 $\pm$ 0.65 b	3.30 $\pm$ 0.25 a
Plant height (cm)	81 $\pm$ 2 a	8 $\pm$ 1 b	33 $\pm$ 1 c
Collar diameter (mm)	19 $\pm$ 4 a	6 $\pm$ 1 b	7 $\pm$ 0 b
Leaf initiation rate ( $\text{n day}^{-1}$ )	0.416 $\pm$ 0.025 a	0.084 $\pm$ 0.002 b	0.275 $\pm$ 0.063 c
Total plant LA ( $\text{cm}^2$ )	2627 $\pm$ 7 a	69 $\pm$ 0 b	222 $\pm$ 2 c
LA ( $\text{cm}^2$ )	55.0 $\pm$ 3.5 a	2.0 $\pm$ 0.3 b	9.0 $\pm$ 0.7 b
SLA ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )	179 $\pm$ 15 a	138 $\pm$ 6 a	173 $\pm$ 6 a
$A_{\text{max}}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	4.8 $\pm$ 0.5 a	9.9 $\pm$ 1.0 b	6.7 $\pm$ 1.5 ab

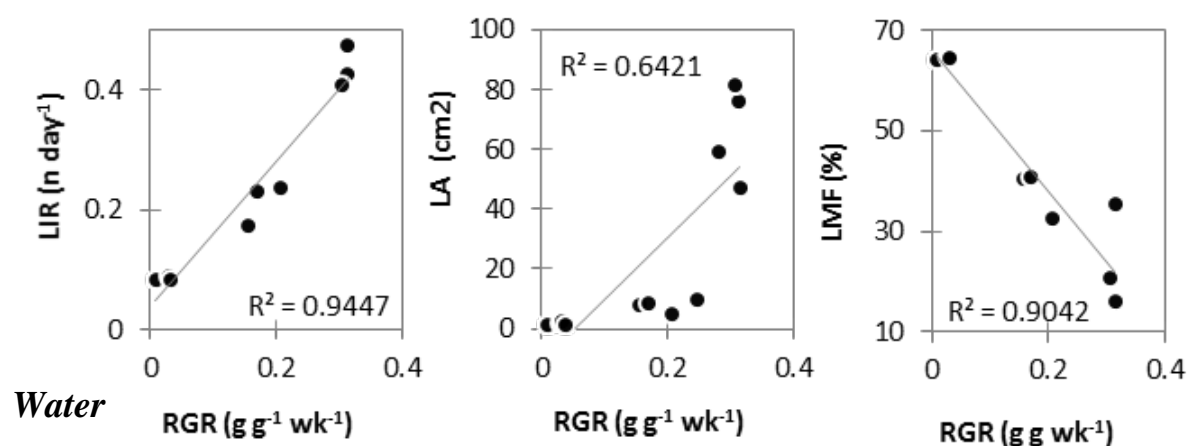


Fig. 6-1 Relationships between relative growth rate (RGR) and leaf initiation rate (LIR), leaf area (LA) and leaf mass fraction (LMF) for the seedlings of the three species (4 individuals per species). See supplementary material 2 for summary statistics

## ***management***

Clear differences in water use and drought resistance traits appeared between *G. officinale* on the one hand and *G. fragrans* and *C. spinosum* on the other. In conditions of high water availability, *G. officinale* displayed higher Huber value ( $3.62 \times 10^{-4}$ ), stomatal density and stomatal conductance than both *G. fragrans* and *C. spinosum* (Table 6-3 and Fig. 6-2). As can be seen in the Hoffer diagram (Fig. 6-3) and from the parameters obtained from the pressure-volume curve (Table 6-3), *G. officinale* had the lowest osmotic potential at full turgor (-2.79 MPa), leaf water potential at turgor loss point (-3.04 MPa), as well as the highest elasticity modulus (32.7 MPa).

Xylem vulnerability curves did not show any significant interspecific variations (Table 6-3). The  $P_{50}$  values were similar in all three species, even though the vulnerability curve established for *G. officinale* dropped markedly for water potential values below the  $P_{50}$  value (supplementary material 3).

Whole plant transpiration differed among species and the nocturnal transpiration rate appeared substantial in all three species (Fig. 6-4). *C. spinosum* had the lowest total transpiration rates ( $7.5 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) whereas *G. fragrans* had the highest ( $17.3 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). *G. officinale* exhibited intermediate values with total transpiration rates of  $13.3 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

*G. officinale* displayed the highest nocturnal transpiration rate ( $4.3 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) whereas *C. spinosum* had the lowest nocturnal and diurnal transpiration rates ( $1.4 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $5.9 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectively).

Significant correlations appeared between RGR and leaf drought resistance traits as the species with the highest RGR tended to exhibit a higher  $\pi_o$  and  $\Psi_{tlp}$  ( $R^2 > 0.93$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 6-5 and supplementary material 2).

Table 6-3 Plant characteristics with respect to water management: wood, stomata and hydraulic traits, and pressure-volume curve parameters. Parameters derived from the pressure-volume curves are:  $\pi_0$  (osmotic potential at full turgor),  $\Psi_{\text{TLP}}$  (water potential at the turgor loss point),  $\text{RWC}_{\text{TLP}}$  (relative water content at the turgor loss point) and  $\epsilon$  (elasticity modulus). Parameters estimated from the function fitted to the vulnerability curves are:  $s$  (slope of the sigmoid model fitted),  $P_{50}$  (the water potential corresponding to 50% of cavitation), and  $R^2$  (correlation coefficient of the fit). For each trait, different alphabetic designations indicate significant differences between mean  $\pm$ SE values ( $P < 0.05$ ).

	<i>Citharexylum spinosum</i>	<i>Guaiacum officinale</i>	<i>Guapira fragrans</i>
SWD ( $\text{g cm}^{-3}$ )	0.51 $\pm$ 0.03 a	0.68 $\pm$ 0.15 a	0.38 $\pm$ 0.02 b
SWC (%)	86 $\pm$ 12 a	92 $\pm$ 33 ab	153 $\pm$ 13 b
Hv ( $\times 10^{-4}$ )	0.73 $\pm$ 0.02 a	3.62 $\pm$ 0.20 b	0.66 $\pm$ 0.11 a
$gS_{\text{max}}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	60.0 $\pm$ 2.1 a	97.4 $\pm$ 0.8 b	77.6 $\pm$ 0.6 ab
Stomatal density ( $\text{N mm}^{-2}$ )	111 $\pm$ 24 a	292 $\pm$ 47 b	105 $\pm$ 24 a
Ostiole length ( $\mu\text{m}$ )	21 $\pm$ 2 ab	16 $\pm$ 1 a	28 $\pm$ 3 b
Leaf trichome density ( $\text{N mm}^{-2}$ )	14 $\pm$ 4 a	0 $\pm$ 0 b	0 $\pm$ 0 b
$\pi_0$ (MPa)	-1.17 $\pm$ 0.04 a	-2.79 $\pm$ 0.21 b	-1.47 $\pm$ 0.05 a
$\Psi_{\text{TLP}}$ (MPa)	-1.30 $\pm$ 0.05 a	-3.04 $\pm$ 0.23 b	-1.66 $\pm$ 0.06 a
$\text{RWC}_{\text{TLP}}$ (%)	90.1 $\pm$ 0.4 a	91.8 $\pm$ 0.4 a	90.3 $\pm$ 1.4 a
$\epsilon$ (MPa)	10.9 $\pm$ 0.7 a	32.7 $\pm$ 2.3 b	15.82 $\pm$ 2.6 a
$S$ ( $\% \text{MPa}^{-1}$ )	7.0 $\pm$ 1.4	13.2 $\pm$ 1.2	8.2 $\pm$ 2.8
$P_{50}$ (MPa)	-4.2 $\pm$ 0.5	-4.5 $\pm$ 0.3	-3.9 $\pm$ 0.6
$R^2$	0.66	0.01	0.28

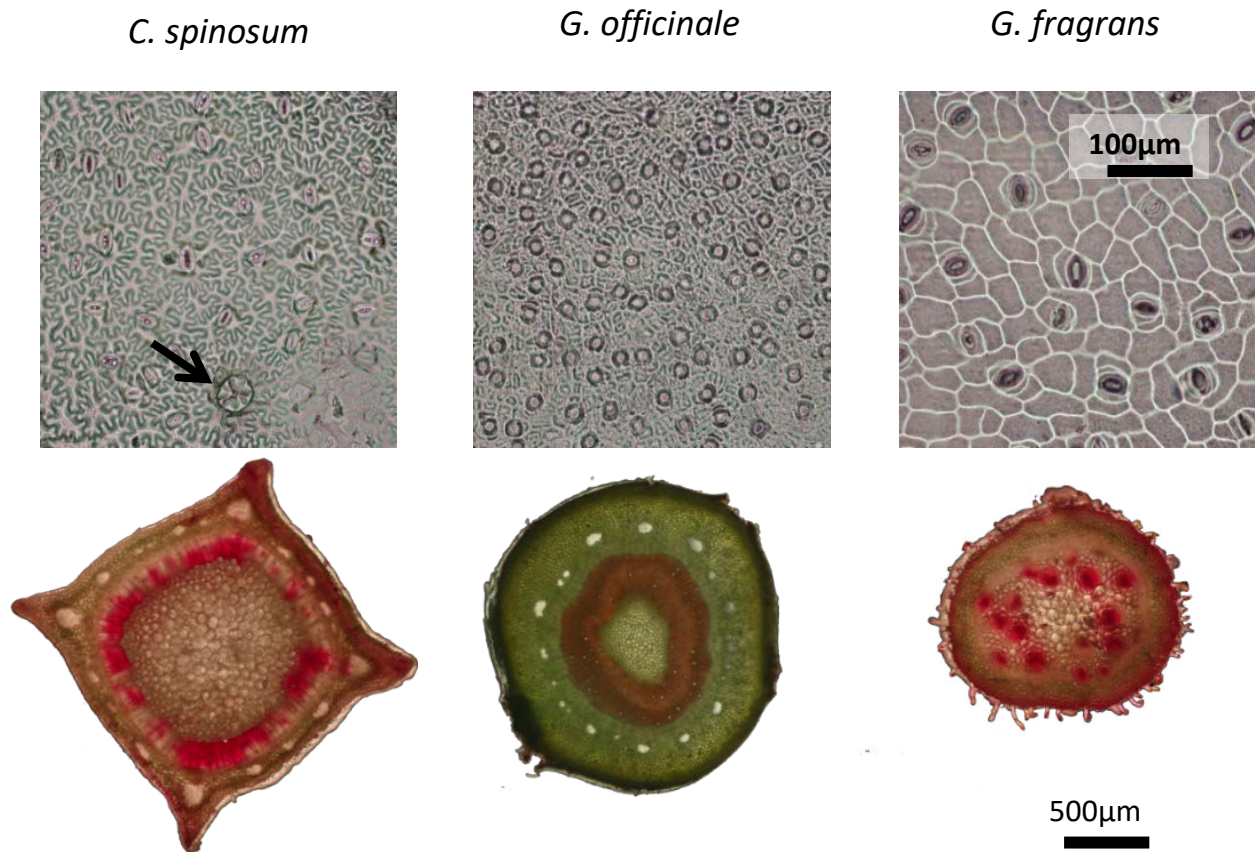


Fig. 6-2 Imprints of the abaxial side of leaves of *C. spinosum* (a), *G. officinale* (b) and *G. fragrans* (c) showing density and size of stomata. Wood cross section after phloxine treatment showing the fraction of functional xylem vessels colored in red; *C. spinosum* is the only species to possess trichomes (arrow). *G. officinale* had the smallest stomata, the highest stomatal density and the greatest stem cross section devoted to water transport.

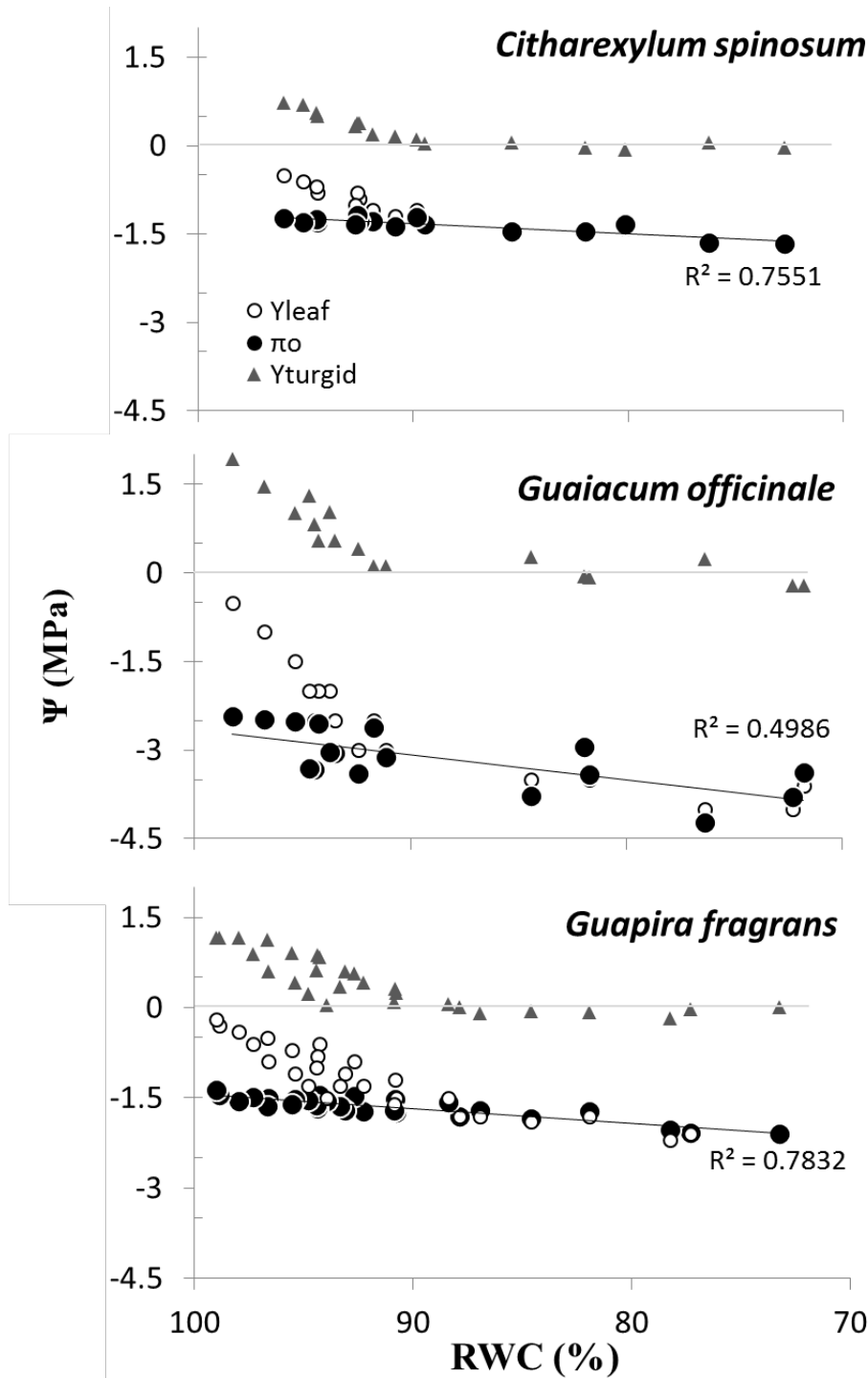


Fig. 6-3 Höfler diagrams showing changes in leaf water potential ( $\Psi_{leaf}$ ), osmotic potential ( $\pi_o$ ) and turgor potential ( $\Psi_p$ ) according to relative water content (RWC) in the 3 species. Quadratic functions fitted to experimental data (each curve established using data from three representative leaves).

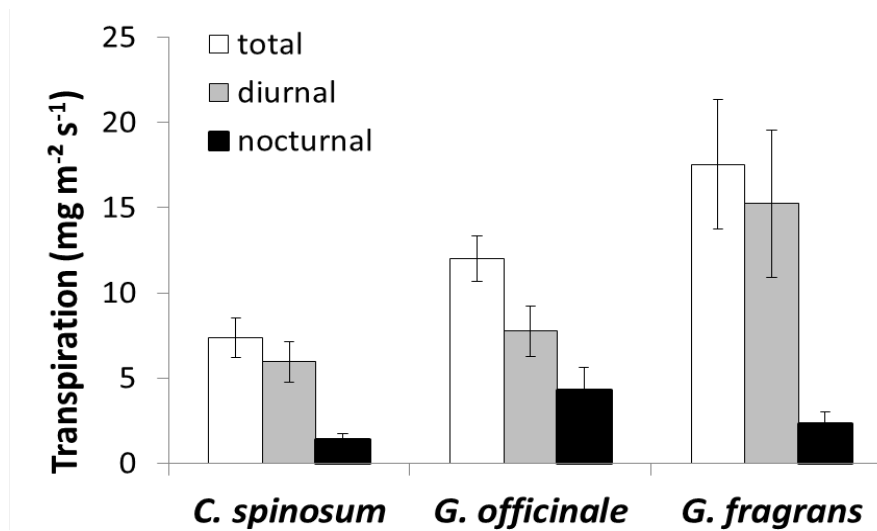


Fig. 6-4 Diurnal, nocturnal and total transpiration rates per unit of leaf area for the three species. Bars represent SE.

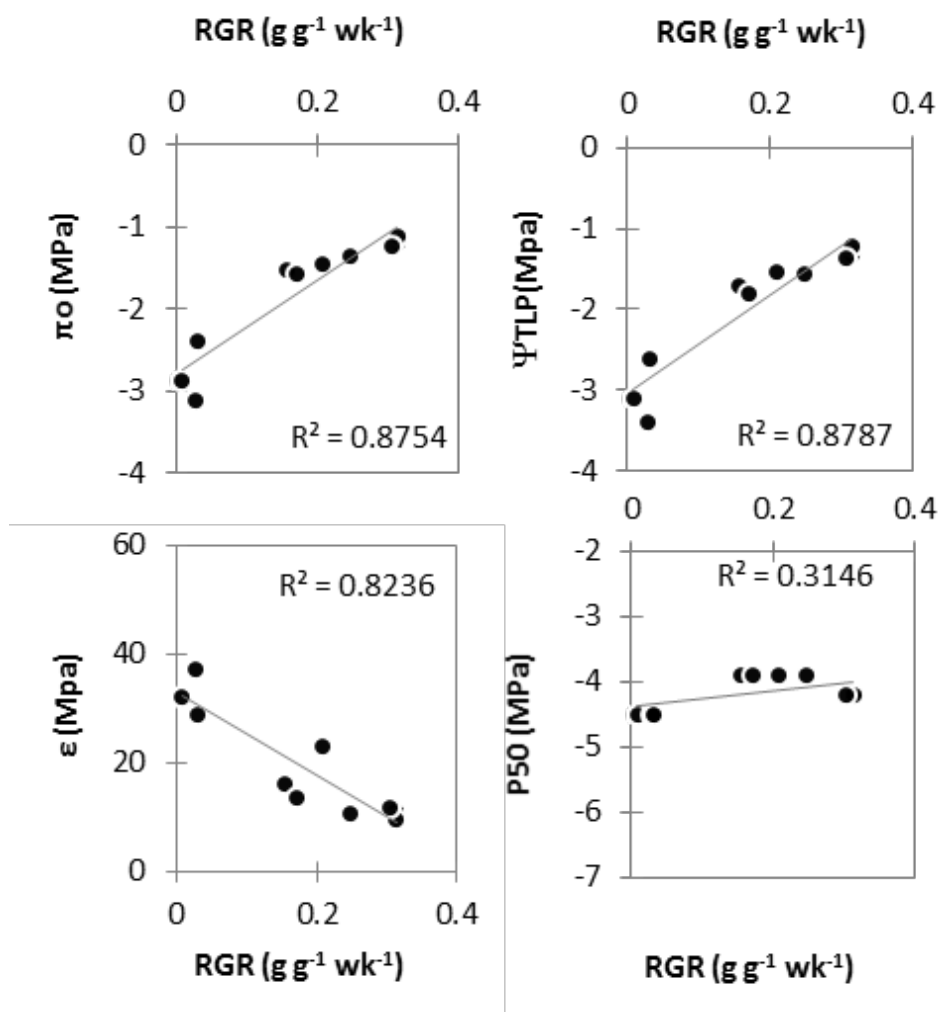


Fig. 6-5 Relationships between relative growth rate and drought resistance traits in the seedlings of the three species (4 individuals per species). See supplementary material 2 for summary statistics.

---

## Discussion

---

### Different growth strategies in seedlings of the Caribbean dry forest

Results from the literature are sometimes contradictory regarding the relationship between carbon acquisition strategies and leaf phenological behaviours (Cornelissen et al. 1996; Slot and Poorter 2007; Tomlinson et al. 2014) although evergreen species may have greater RGRs than deciduous species, as shown by Tomlinson et al. (2014) on 51 tropical seedling trees. We found the greatest RGR in the deciduous species *C. spinosum* and lower values for the evergreen species *G. officinale* and *G. fragrans*, in agreement with the findings of Cornelissen et al. (1996) and Carrasco et al. (2014).

Regarding position in the stages of the natural succession, heliophilous species tend to be opportunistic and faster-growing (Kitajima and Myers 2008). This was verified in the case of *C. spinosum*, but not in that of *G. fragrans*, even though both are early successional species of the Caribbean dry forest (Fournet 1978; Rollet 2010). In our study, the RGR varied tenfold (0.026 to 0.303 g g<sup>-1</sup> wk<sup>-1</sup>) and the plant biomass 60-fold (0.4 to 23.1 g). A detailed description of leaf traits in a set of species with markedly different growth rates could contribute to a deeper understanding of specific growth strategies in seedlings.

In keeping with our findings from the Caribbean dry forest, correlations between the RGR and the leaf mass fraction have been reported in seedlings of temperate trees (Cornelissen et al. 1996), seedlings of nine Costa-Rican tropical forest species (King 1991) and, more recently, in Bolivian Amazon forest species (Doughty et al. 2014). The fast-growing species *C. spinosum* maximizes its total leaf area thanks to large leaves (55 cm<sup>2</sup>) and a high rate of leaf initiation (3 leaves per week), associated with a fast development to maturity (flowering at 4 months, results not shown). The large surface area intercepting the light ensures high total carbon fixation (supplementary material 1) despite a low photosynthetic activity in this species. It thus appears that *C. spinosum* has an efficient acquisitive strategy regarding light and soil nutrients due to strong root development (higher RMF). This potential for growth certainly translates into a high potential for competing against other species and into opportunistic fast growth during the rainy season. At the opposite end of the scale, *G. officinale* has the slowest RGR (0.026 g g<sup>-1</sup> wk<sup>-1</sup>) and the smallest total leaf area (40 times less than *C. spinosum*). Despite high carbon allocation to the leaves (LMF=64%) and the highest photosynthetic capacity, the carbon fixation potential of *G. officinale* remains low at

the scale of the whole plant. This species has a conservative strategy in keeping with its usual habitat, in a xeric environment with poor soils on karstic substrate, typically rocky reef topped with a shallow layer of humus. *G. fragrans* displays intermediate growth rate and leaf traits (i.e. LIR, LA, LMF). Interspecific differences in RGR are significantly correlated with leaf initiation rate ( $R^2=0.945$ ), leaf area ( $R^2=0.802$ ), and leaf mass fraction ( $R^2=0.904$ ) - see Fig. 3 and supplementary material 2.

In the three species, the positive carbon balance recorded in periods of high water availability results from different types of growth strategy associated to leaf development. This diversity could also correspond to contrasting strategies with respect to drought resistance.

### **Interspecific variation in water use and drought resistance**

Resistance to cavitation of our Caribbean seedlings is comparable with the only published data on seedlings of tropical dry forests.  $P_{50}$  ranges between -3.9 and -4.5 MPa in this study, and it ranges -0.8 to -6.2 in Markesteijn et al. (2011) for Bolivian dry forest species. However, the similarity in cavitation resistance (similar  $P_{50}$  values) is striking given the great differences observed in RGR and wood density between these three species. This suggests that seedlings hydraulics characteristics may not be necessarily associated either to successional status or phenological behavior.

The parameters of the P-V curves differentiate several types of leaf response to desiccation. *G. officinale* has a significantly more negative  $\Psi_{TLP}$  than either other species studied here, also more negative than other tree species of the Costa Rican tropical dry forest (Brodribb et al. 2003), Amazonian species of French Guiana (Maréchaux et al. 2015) and seedlings from the Malay-Thai Peninsula (Baltzer et al. 2008). *G. officinale* also displays a strongly negative  $\pi_0$  value of -2.8 MPa, which corresponds to a high osmotic accumulation that enable this species to extract efficiently water from a drying soil (Clifford 1998; Bartlett et al. 2012). that probably contributes to the  $\Psi$  imbalance between plant and soil and to the significant nocturnal transpiration rate observed in this species in well-watered conditions (Fig. 6-4; Bucci et al. 2004, Domec et al. 2006). The bulk flow of water into the roots during the night can promote nutrient uptake (Donovan et al. 2001; McDonald et al. 2002; Snyder et al. 2003), a useful strategy especially in resource-poor environments such as karstic substrates. The enhanced transpiration is consistent with the high stomatal density,  $H_v$  and  $g_{Smax}$ , which contribute to leaf cooling. *G. officinale* has rigid cell walls (high  $\epsilon$ ), which may be



an advantage for maintaining cell integrity during rehydration after a period of drought, through preventing the cell wall from breaking up and the cell from bursting under high turgid cell potential (Clifford 1998); water storage in the stem (92%) may delay damage to the cell. *G. officinale* could be considered as particularly resistant to dehydration given the capacity of its leaves to maintain metabolic activity *via* cell turgor during dehydration.

*G. fragrans* and *C. spinosum* are fairly similar regarding the parameters related to water management (stomatal density,  $H_v$  and  $g_{smax}$ ), those linked to drought resistance (the parameters derived from the P-V curves) and the  $P_{50}$  values. The most remarkable differences between the two species concern wood anatomy and stem water storage (Table 3). *G. fragrans* has a lower stem density than *C. spinosum* and other seedlings of the Mexican dry forest (Pineda-García et al. 2011). The wood of its stem contains vessels with large lumens and thin cell walls, with a high proportion of parenchyma, in which most of the water could be stored. Its greater capacity to store water makes it better armed to buffer xylem water deficits and mitigate the negative effects of soil desiccation (Borchert 1994; Stratton et al. 2000; Schwinning and Ehleringer 2001; Bucci et al. 2004), and increase the transpiration rate observed in this species (Aasamaa et al. 2001). Indeed, interspecific differences in RGR in well watered conditions are significantly correlated with the parameters of the P-V curves (see Fig. 7 and supplementary material 1). This suggests a high energetic cost of the maintenance of low osmotic potential in seedlings of the dry forest and a lower sensitivity of slow-growing species to variations of water availability.

---

## Conclusion

---

In tropical ecosystems, few studies have focused jointly on carbon and water use of tree seedlings, in particular associating growth strategies, leaf cell resistance to drought and leaf resistance to embolism. The three species co-occurring in the Caribbean dry forest exhibit different growth strategies, which seem determined by leaf development. In the case of *G. officinale*, its slow growth (conservative strategy) is also associated with substantial carbon costs (respiration, osmoticum production) and a greater capacity to resist drought: it needs and uses less soil water (slow leaf development) and has a higher tolerance to leaf dehydration (low  $\Psi_{TLP}$ ), which is consistent with the evergreen phenology of this species. In contrast, *C.*

*spinosum* is characterized by a fast growth rate (acquisitive strategy). Opportunistic growth during the rainy season may be associated with quickly flaccid leaf cells (high  $\Psi_{TLP}$ ) during dry conditions - until leaves are shed, in keeping with the deciduous leaf phenology of this species. Although they differ as to growth rate, the three species studied have the same ability to resist to xylem cavitation ( $P_{50}$  of roughly -4MPa). The parameters of the P-V curves reveal significant differences in drought resistance, well correlated to the relative growth rate. This preliminary approach associating growth analysis and two methods of desiccation in the laboratory applied to leaves and stems appears relevant for explaining ecological strategies and for identifying the species most resistant to drought in a context of climate change.

---

## Acknowledgments

---

We thank the Petit Canal botanical park and its director Pierre Lombion for financial support, and Daniel Imbert for his keen interest and sensible advice during the experiments. We are also grateful to Gilles Leblond (BIOS) and to Alain Rousteau for his help in developing research on the gáiacwood tree, as well as to Erika Lucien and Mukherji Sami for their technical assistance. We also thank Anya Cockle-Bétian for improving the English.

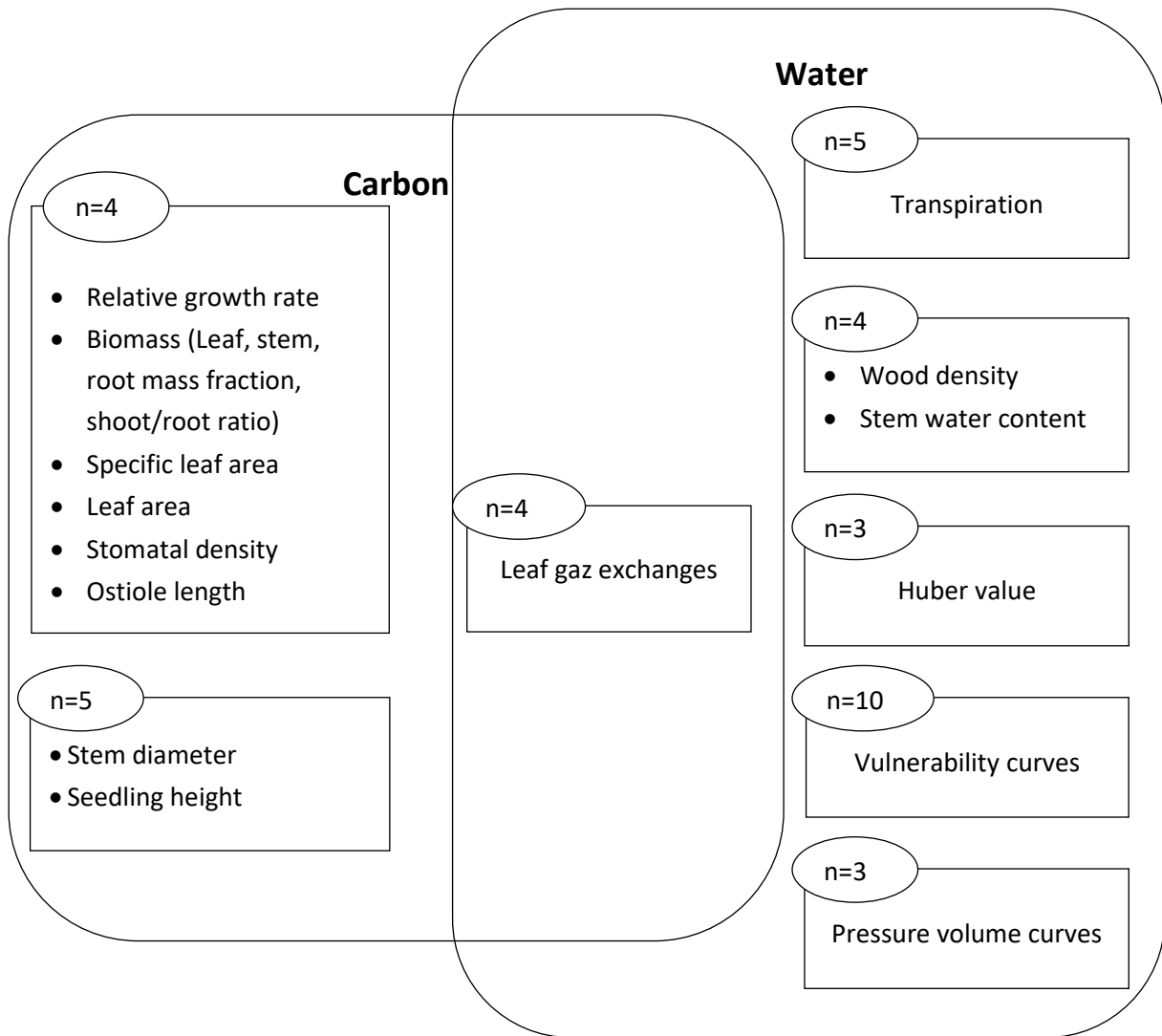
---

## Supplemental data

---

### Supplementary material 1

Overview of traits in study related to carbon and water management. In the circles are indicated the number of individuals per species considered for each type of trait.



## Supplementary material2

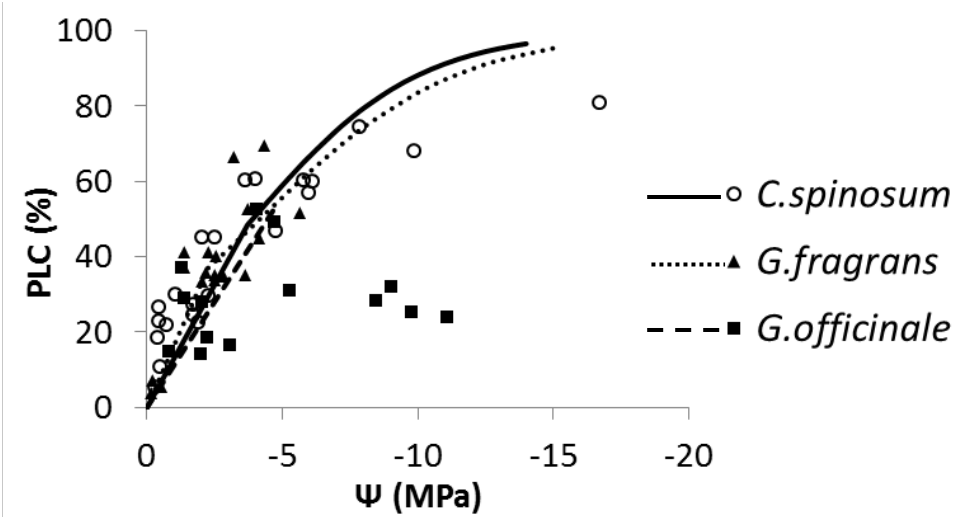
Correlation matrix (Pearson coefficient) between (1st table) relative growth rate and some leaf traits, and between (2nd table) relative growth rate, 50 percent of loss conductance  $P_{50}$  and P-V curves parameters. The table 1 indicate most abbreviation (LIR, SLA, LA, RGR, LMF,  $\pi_o$ ,  $\Psi_{TLP}$ ,  $\epsilon$ ,  $P_{50}$ ).  $LA_{tot}$  was the total leaf area of a plant, and  $A_{tot}$  the total assimilation rate for plant at light saturated.  $R^2$  are represented and bold numbers indicate significant correlations, \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$

Variables	LIR	$LA_{tot}$	SLA	LA	$A_{tot}$	RGR	LMF
LIR	<b>1</b>	<b>0.793***</b>	<b>0.715**</b>	<b>0.917***</b>	<b>0.764**</b>	<b>0.945***</b>	<b>0.761**</b>
$LA_{tot}$		<b>1</b>	0.418	<b>0.938***</b>	<b>0.969***</b>	<b>0.715**</b>	<b>0.648**</b>
SLA			<b>1</b>	<b>0.496*</b>	0.414	<b>0.875***</b>	<b>0.871***</b>
LA				<b>1</b>	<b>0.902***</b>	<b>0.642*</b>	<b>0.638**</b>
$A_{tot}$					<b>1</b>	<b>0.699**</b>	<b>0.680**</b>
RGR						<b>1</b>	<b>0.904***</b>
LMF							<b>1</b>

Variables	RGR	$\pi_o$	$\Psi_{TLP}$	$\epsilon$	$P_{50}$
RGR	<b>1</b>	<b>0.875***</b>	<b>0.879***</b>	<b>0.824***</b>	0.315
$\pi_o$		<b>1</b>	<b>0.998***</b>	<b>0.904***</b>	<b>0.542*</b>
$\Psi_{TLP}$			<b>1</b>	<b>0.882***</b>	<b>0.521*</b>
$\epsilon$				<b>1</b>	<b>0.466*</b>
$P_{50}$					<b>1</b>

**Supplementary material 3**

Percentage loss of hydraulic conductivity plotted against xylem pressure for *C. spinosum*, *G. officinale* and *G. fragrans*. Each vulnerability curves was established from 15 individuals per species. Each point represents the mean value of 5 measurements



## **6.3 Evolution des stratégies fonctionnelles au cours du développement des arbres de forêt sèche**

---

Afin d'analyser les différences de comportement carboné et hydrique entre les stades ontogéniques, nous avons repris les résultats relatifs à ces espèces au stade plantule (présentés section 6.2) que nous avons compilés à ceux concernant le stade adulte développés au cours des chapitre 3, 4 et 5.

Une analyse originale, non présentée précédemment, portera sur la réponse stomatique au déficit hydrique des plantules. Cette analyse a été effectuée au cours d'un dessèchement artificiel (arrêt d'arrosage) au cours duquel ont conjointement été mesurés la conductance stomatique maximale et le potentiel hydrique minimum de 4 individus par espèces.

Nous ne présenterons donc pas ici les aspects méthodologiques explicités lors des précédentes sections et nous nous focaliserons sur l'analyse comparative de ces résultats et sur leurs interprétations.

---

## 6.3.1 Résultats

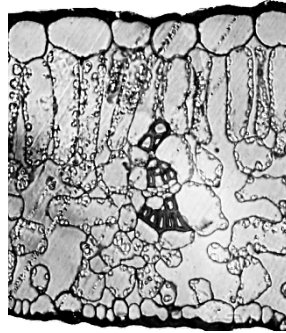
---

### 6.3.1.1 Anatomie foliaire

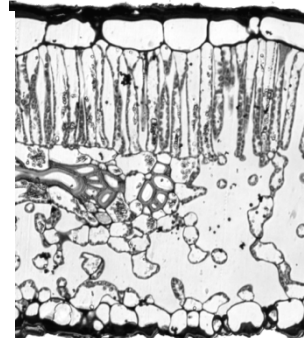
---

Chez une même espèce, les feuilles au stade plantule et adulte ont présenté une structure cellulaire peu différente. Chez *C. spinosum* et *G. officinale*, l'épaisseur du limbe et de ses différents tissus constitutifs (cuticules, épidermes, parenchyme palissadique, parenchyme lacunaire) étaient comparables entre plantules et adultes (Figure 6-6 et Tableau 6-4). Des différences ont cependant pu être observées chez *C. spinosum* car les coupes microscopiques ont montré une augmentation de la densité de cellules et par conséquent une réduction de leur volume chez les adultes. Chez *G. officinale*, indépendamment du stade considéré, la structure compacte des feuilles, et notamment du parenchyme lacuneux ne présentant pas de lacunes, était remarquable. *G. fragrans* est la seule espèce ayant montré des modifications significatives d'épaisseur des assises cellulaires et de la cuticule abaxiale entre stades.

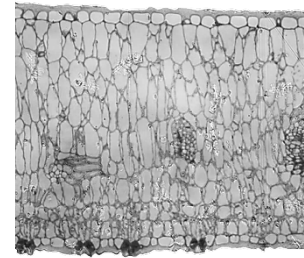
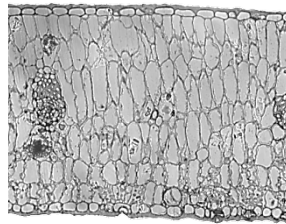
**Plantules**



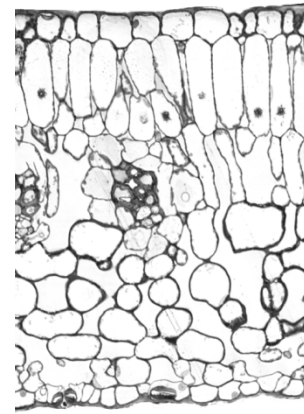
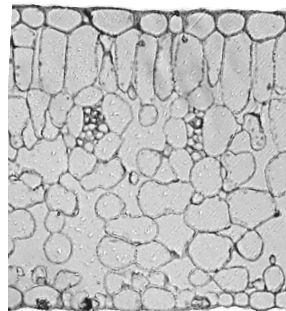
**Adultes**



*Citharexylon spinosum*



*Guaiacum officinale*



*Guapira fragrans*

100µm

Figure 6-6 Coupes transversales semi-fines de feuille observées en microscopie photonique.



Tableau 6-4 Épaisseur du limbe et de ses tissus constitutifs mesurées sur les plantules et adultes de trois espèces de FS ( $\pm$  erreur standard). Les astérisques montrent les différences entre stades. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ )

	<i>Citharexylum spinosum</i>			<i>Guaiacum officinale</i>			<i>Guapira fragrans</i>		
	Plantule	Adulte		Plantule	Adulte		Plantule	Adulte	
épaisseur totale ( $\mu\text{m}$ )	305 $\pm$ 39	295 $\pm$ 7	ns	190 $\pm$ 8	218 $\pm$ 30	ns	258 $\pm$ 25	360 $\pm$ 33	*
épaisseur cuticule adaxiale ( $\mu\text{m}$ )	8 $\pm$ 2	7 $\pm$ 0	ns	3 $\pm$ 0	5 $\pm$ 1	*	2 $\pm$ 0	4 $\pm$ 0	ns
épaisseur épiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	19 $\pm$ 4	22 $\pm$ 1	ns	7 $\pm$ 1	8 $\pm$ 0	ns	15 $\pm$ 2	25 $\pm$ 1	*
épaisseur parenchyme palissadique	88 $\pm$ 16	84 $\pm$ 12	ns	120 $\pm$ 2	146 $\pm$ 25	ns	63 $\pm$ 10	157 $\pm$ 8	**
épaisseur parenchyme lacuneux ( $\mu\text{m}$ )	145 $\pm$ 15	152 $\pm$ 19	ns	49 $\pm$ 8	50 $\pm$ 7	ns	164 $\pm$ 16	154 $\pm$ 17	ns
épaisseur épiderme abaxial ( $\mu\text{m}$ )	20 $\pm$ 1	23 $\pm$ 1	ns	9 $\pm$ 0	8 $\pm$ 1	ns	12 $\pm$ 1	16 $\pm$ 1	*
épaisseur cuticule abaxiale ( $\mu\text{m}$ )	6 $\pm$ 1	8 $\pm$ 1	ns	4 $\pm$ 0	5 $\pm$ 0	ns	2 $\pm$ 0	4 $\pm$ 0	**

### 6.3.1.2 Traits foliaires relatifs au fonctionnement carboné

Les différences de photosynthèse, SLA et LA entre stade ontogénique étaient très variable selon l'espèce (Figure 6-7). Deux espèces, *C. spinosum* et *G. fragrans*, ont montré une plus faible assimilation de carbone chez les plantules que chez les adultes alors que *G. officinale* a montré de plus faibles valeurs de photosynthèse au stade adulte. Chez les trois espèces considérées, les plantules ont présenté une plus forte SLA que les adultes. La diminution de SLA chez les adultes n'était pas associée à une réduction de la surface unitaire de feuille (LA) (Figure 6-9). Cette surface était même significativement supérieure au stade adulte pour *G. fragrans*.

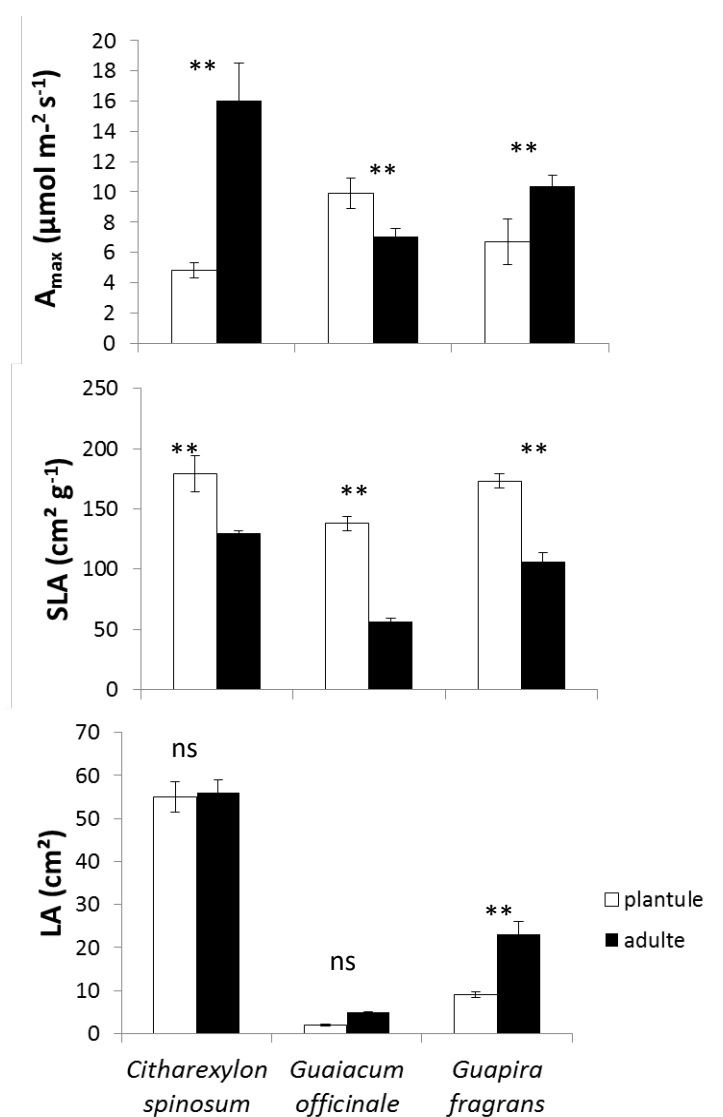


Figure 6-7 Traits foliaires relatifs à l'acquisition du carbone : assimilation maximale ( $A_{max}$ ), surface spécifique foliaire (SLA) et surface foliaire (LA) chez 3 espèces de forêt sèche au stade plantule et adulte. Les astérisques montrent les différences entre stades. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ ).

### 6.3.1.3 Traits relatifs au fonctionnement hydrique

#### Traits foliaires et traits du bois

Des différences de traits foliaires et de traits du bois sont apparues chez certaines espèces (Figure 6-8). *G. fragrans* est la seule espèce ayant montré une variation de densité de bois entre les stades, avec un bois plus dense au stade adulte. *C. spinosum* a montré un contenu en eau dans ses tiges plus élevé chez l'adulte, ce trait est resté stable au cours des stades chez les autres espèces. La densité stomatique était plus élevée chez les plantules de *C. spinosum* et *G. fragrans* et comparable entre les deux stades de *G. officinale*. Chez *C. spinosum*, la densité de trichomes était comparable entre adultes et plantules.

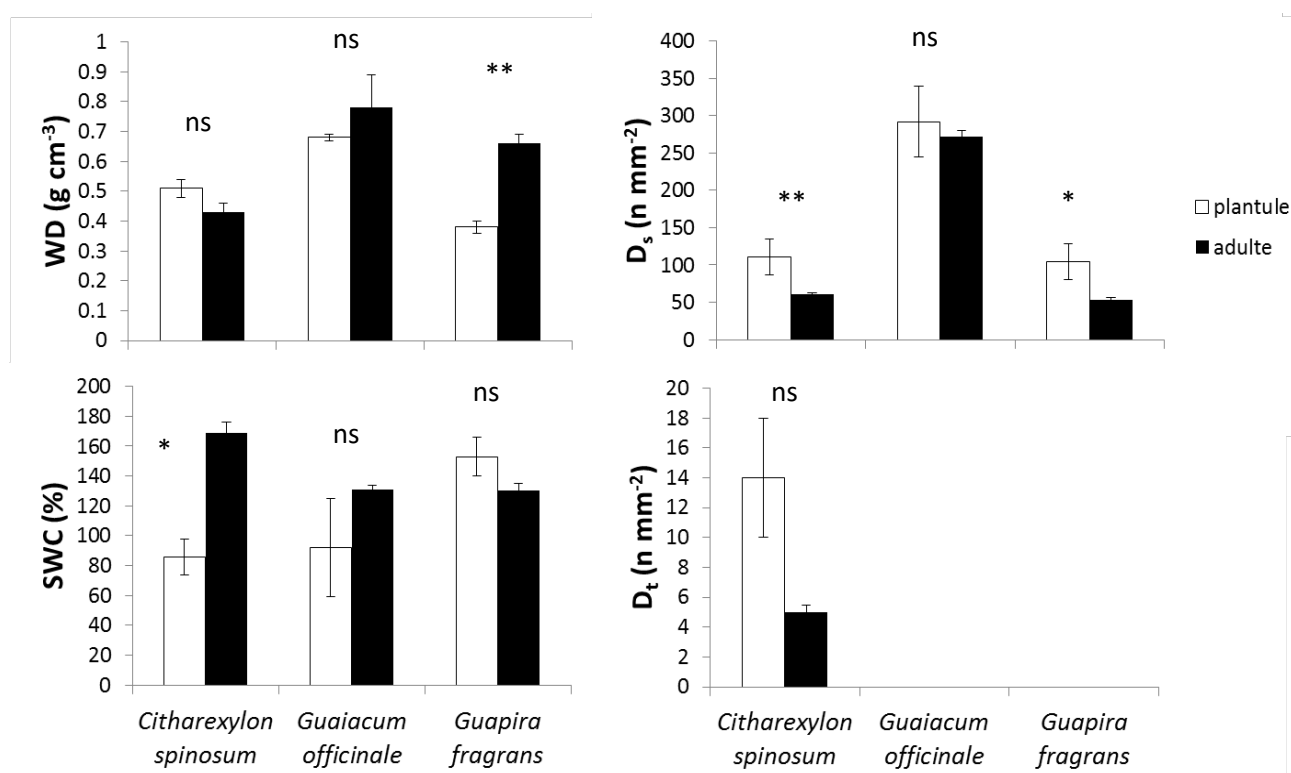


Figure 6-8 Traits foliaires relatifs à la gestion de l'eau : conductance stomatique (gs), densité stomatique (Ds) densité de trichomes (Dt) et des traits du bois : densité (WD) et contenu en eau des tiges (SWC) chez 3 espèces de forêt sèche au stade plantule et adulte. Les astérisques montrent les différences entre stades. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ; 0.05 > p > 0.01 ; \*\* : 0.01 > p > 0.001 ; \*\*\* : 0.001 > p)

### ***Sensibilité stomatique au dessèchement***

Les plantules ont montrées des conductances stomatiques maximales au moins 2 fois plus faibles et diminuant moins rapidement lors d'une diminution de potentiel hydrique foliaire que chez les adultes (Figure 6-9). En revanche, le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance était équivalent entre les stades chez *C. spinosum* et plus élevé chez les plantules de *G. fragrans*. Chez *G. officinale*, les résultats obtenus n'ont pas montré de relation entre  $\Psi_{\min}$  et  $g_s$  au stade adulte cependant, la répartition des valeurs de  $g_s$  mesurées laisse penser que  $\Psi_{g_s50}$  a été atteint entre -3,6 et -4 MPa chez les adultes contre -2,3 MPa chez les plantules. Bien que le comportement stomatique des adultes de *G. officinale* soit délicat à interpréter, nos résultats suggèrent que chez cette espèce, comme chez *G. fragrans*, la sensibilité stomatique au dessèchement est plus importante chez les plantules que chez les adultes.

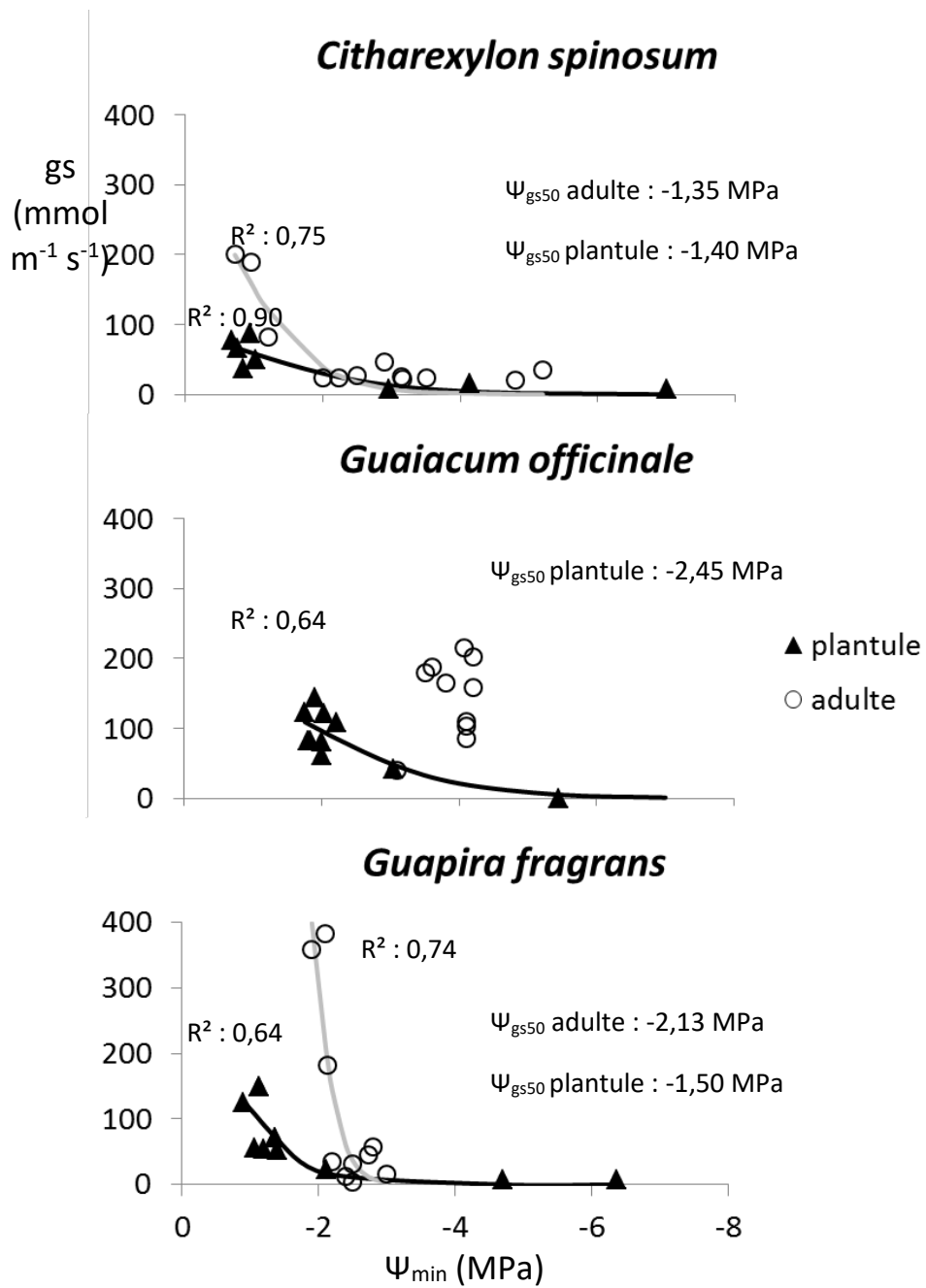


Figure 6-9 Relation entre le potentiel hydrique foliaire minimum et la conductance stomatique chez 3 espèces de forêt sèche au stade plantule et adulte.

### *Paramètres dérivés des courbes pression-volume*

Les traits issus des courbes pression-volumes ont montré des valeurs équivalentes chez les plantules et chez les adultes pour une même espèce (Figure 6-10). Les analyses de variance n'ont montré aucune différence significative entre les stades, quel que soit l'espèce ou le trait considéré. Des différences entre espèces sont apparues (voir section 6.2).

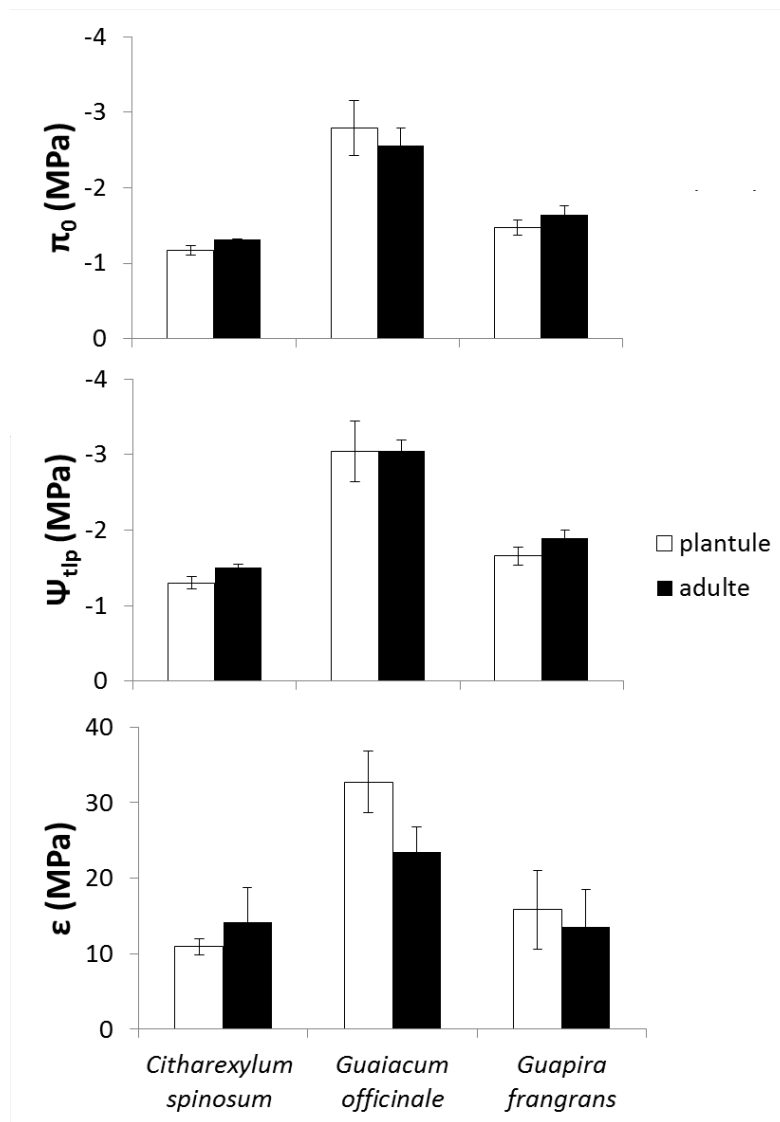


Figure 6-10 Paramètres issus des courbes pression-volume chez 3 espèces de forêt sèche au stade plantule et adulte.

## Vulnérabilité à la cavitation

La vulnérabilité à la cavitation au stade plantule est apparue différente de celle au stade adulte chez *C. spinosum* et *G. officinale*. Chez *C. spinosum*, les plantules étaient plus vulnérables que les adultes avec une  $P_{50}$  inférieure de 2,5 MPa tandis que les plantules de *G. officinale* sont apparues plus résistantes à la cavitation que les adultes avec une différence de 2 MPa (Figure 6-11). *G. fragrans* montrée une vulnérabilité à la cavitation comparable entre les stades.

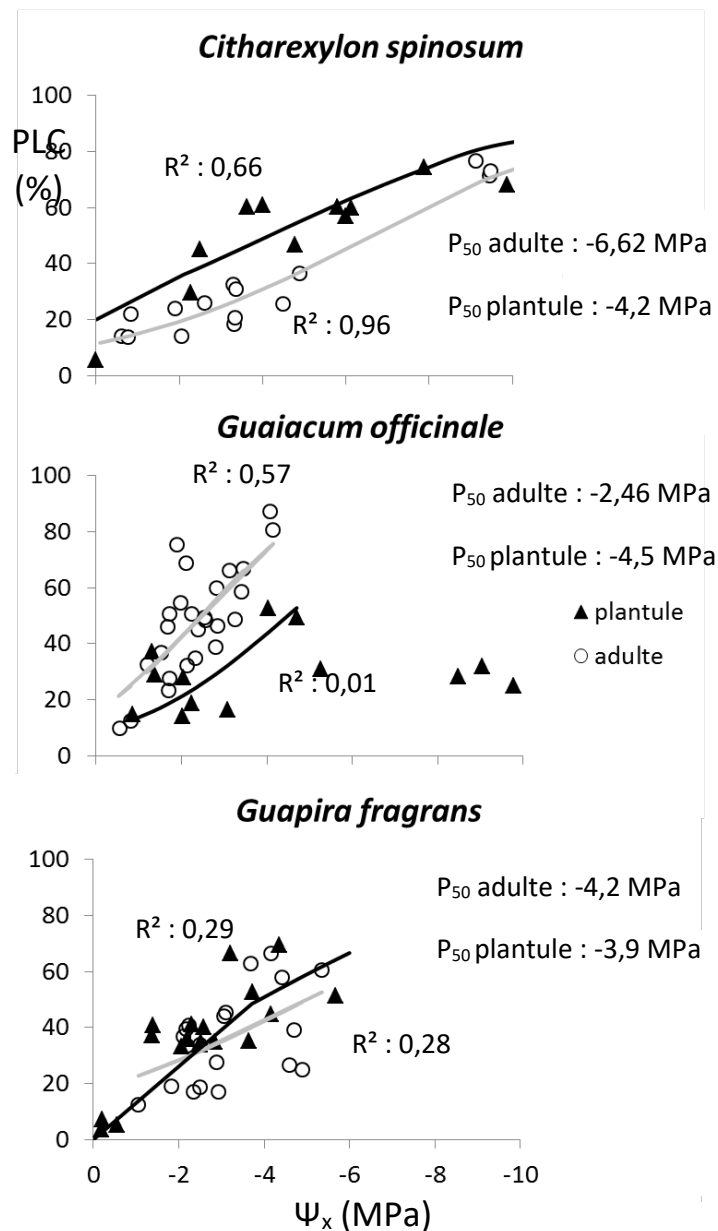


Figure 6-11-Courbes de vulnérabilité à la cavitation entre stades plantules et adultes chez 3 espèces de forêt sèche.

## ***Lien entre comportement stomatique et traits de résistance à la sécheresse au cours du développement***

Le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance stomatique,  $\Psi_{gs50}$ , est positivement et significativement ( $p=0,02$ ) corrélé au potentiel hydrique au point de perte de turgescence ( $\Psi_{tlp}$ ) et ce, pour le stade plantule et adulte. Les espèces résistantes au flétrissement foliaire gardent donc leurs stomates ouverts plus longtemps lors d'une phase de dessèchement et maintiennent une conductance stomatique en situation de contrainte hydrique. En revanche, les patterns de réponses diffèrent entre stades dans les relations  $P_{50}$ - $\Psi_{tlp}$ , ou  $P_{50}$ - $\Psi_{gs50}$ . En effet, chez les adultes,  $P_{50}$  était significativement corrélé à  $\Psi_{tlp}$  et  $\Psi_{gs50}$ . Chez les plantules, les  $P_{50}$  étaient équivalents chez les trois espèces étudiées. A ce stade, aucune relation entre la résistance à la cavitation et le comportement hydrique des cellules foliaires ou des stomates n'a pu être montrée. (Figure 6-12).

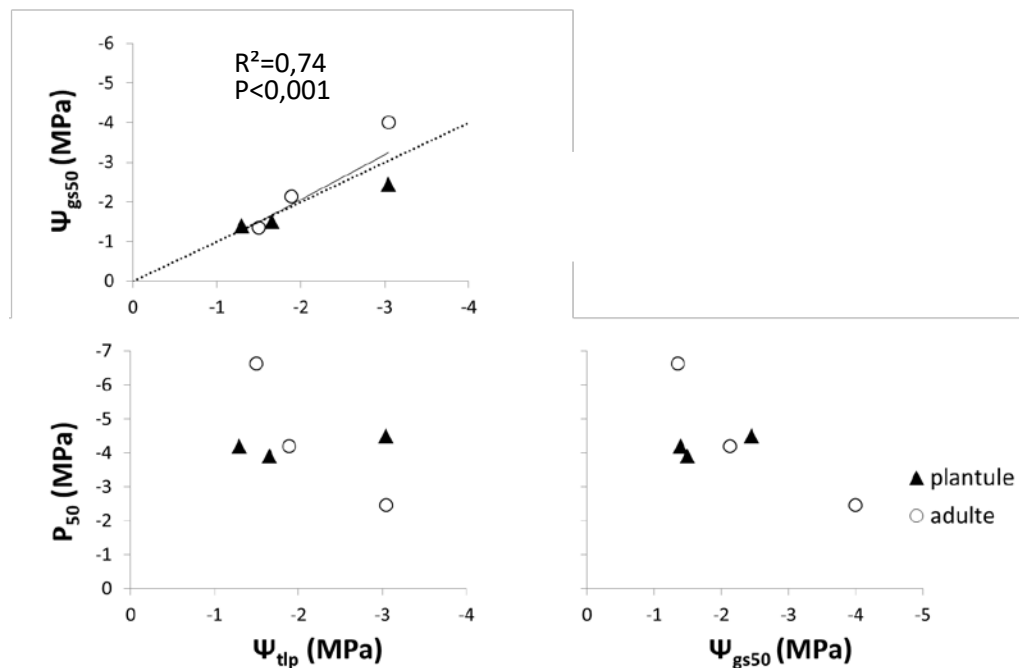


Figure 6-12 Relations entre le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance stomatique ( $\Psi_{gs50}$ ), le potentiel hydrique au point de perte de turgescence ( $\Psi_{tlp}$ ) et le potentiel hydrique induisant 50% d'embolie ( $P_{50}$ ) chez trois espèces de forêt sèche au stade plantule et adulte.



### 6.3.1.4 Variabilité interspécifique et stades ontogéniques

Le tableau 6-5 synthétise les résultats statistiques de la variabilité interspécifique aux différents stades. Les plantules avaient une SLA et des traits du bois similaires entre espèces. Les autres traits ont montré des niveaux de variations entre les espèces comparables aux deux stades.

Tableau 6-5 Différences entre les espèces au stade adulte et plantules pour les traits foliaires et les traits du bois. Les astérisques montrent les différences entre stades pour chaque trait. Les niveaux de significativité sont issus des analyses de variance (ns : non significatif ;  $0.05 > p > 0.01$  ; \*\* :  $0.01 > p > 0.001$  ; \*\*\* :  $0.001 > p$ )

Trait	plantule	adulte
$A_{max}$	***	**
SLA	ns	***
LA	***	***
$g_s$	*	*
$D_s$	***	***
$D_t$	*	***
WD	ns	**
SWC	ns	***
$\Psi_{t/p}$	***	***
$\Pi_0$	***	***
$\epsilon$	**	*

### 6.3.1.4 Analyse en composante principale

Les deux premiers axes de l'analyse en composante principale expliquent 78% de la variabilité totale de notre échantillonnage (Tableau 6-6, Figure 6-13). Les variables contribuant le plus au premier axe sont  $\Psi_{TLP}$ ,  $\pi_0$  et  $\Psi_{gs50}$  du côté positif. Cet axe discrimine *G. officinale* des deux autres espèces, quel que soit le stade. Les variables contribuant le plus au deuxième axe sont  $g_s$ ,  $A_{max}$  et SLA du côté positif. Cet axe discrimine les différents stades ontogéniques, indépendamment de l'espèce.

Tableau 6-6 Vecteurs propres des traits concernant les trois premiers axes de l'ACP obtenus sur une matrice de 14 traits x 6 individus statistiques. Les valeurs absolues sont classées par ordre décroissant le long du premier axe. La variance expliquée par chaque axe est présentée entre parenthèses. Les valeurs en gras correspondent aux traits contribuant le plus à chacun des axes.

	F1 (53%)	F2 (24%)	F3 (16%)
$\Psi_{TLP}$	<b>0.419</b>	0.045	0.149
$\pi_0$	<b>0.407</b>	0.079	0.184
$\Psi_{gs50}$	<b>0.397</b>	-0.173	-0.109
SWD	<b>-0.384</b>	0.141	0.218
LA	0.328	0.276	0.229
SLA	0.328	<b>-0.382</b>	-0.076
épaisseur limbe	0.279	<b>0.335</b>	0.420
$P_{50}$	-0.232	-0.043	0.624
$A_{max}$	0.071	<b>0.465</b>	-0.506
$g_s$	-0.048	<b>0.624</b>	-0.067

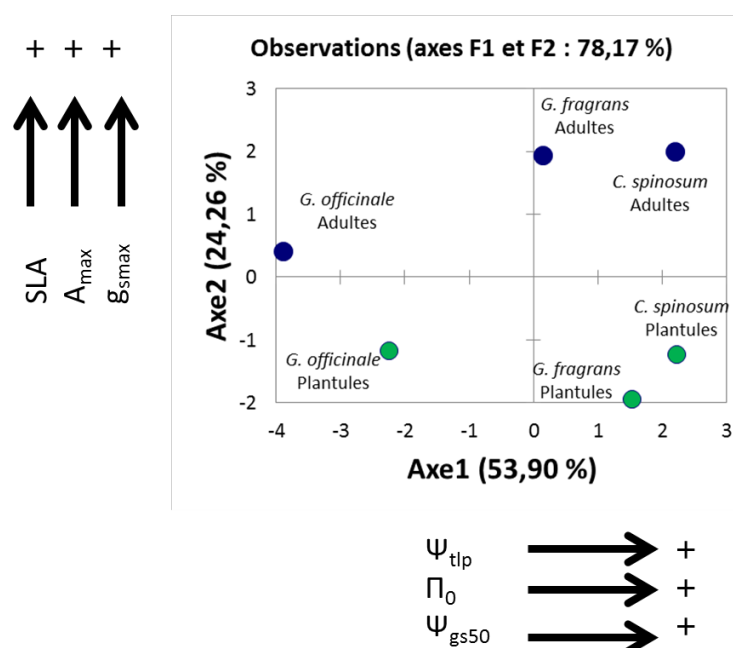


Figure 6-13 Position des individus le long des deux premiers axes de l'ACP. Les variables contribuant le plus aux axes sont présentées au plus proche des axes.

---

### 6.3.2 Discussion

---

Nous avons fait le choix d'étudier des plantules cultivées dans des conditions d'intensité lumineuse comparables à celles rencontrées en milieu naturel afin d'éviter un phénomène de photo-inhibition. En conséquence, nous ne pouvons discerner clairement l'effet ontogénétique de l'effet des conditions environnementales, distinctes entre les stades. Cependant, pour des raisons pratiques, la majeure partie des études visant à évaluer les différences physiologiques ou morphologiques entre stades sélectionnent généralement une approche méthodologique comparable à celle que nous avons choisie (Thomas et Winner 2002).

#### ***Différences de photosynthèse et des traits morphologiques associés entre les stades***

Nous avons observé des différences morphologiques entre les feuilles des plantules et des adultes. La SLA a diminué chez les adultes de toutes les espèces. Ce résultat a été reporté dans plusieurs biomes tropicaux humides et tempérés (Thomas et Winner 2002). Cependant, cette diminution de SLA ne résulte pas d'une réduction de la surface foliaire qui est même plus élevée chez les adultes de *G. fragrans*. Cette observation est surprenante car la réduction de SLA au stade adulte a fréquemment été attribuée à une diminution de la surface foliaire. La diminution de LA serait induite par la plus forte demande évaporative de l'air sous rayonnement solaire direct et par l'augmentation de la résistance hydraulique entre le sol et les feuilles de canopée avec la croissance en hauteur des arbres (Ryan et Yoder 1997 ; Mencuccini 2002). La diminution de SLA résulte donc d'autres ajustements anatomiques et morphologiques, variables selon les espèces. Chez *G. officinale*, les parois cellulaires semblent s'épaissir. Chez *G. fragrans*, l'épaisseur de la feuille et de plusieurs de ses tissus constitutifs (parenchyme palissadique, épiderme et cuticule inférieure) augmentent à l'âge adulte. Chez *C. spinosum*, la densité de cellules foliaires (non quantifiée mais visible sur les coupes transversales de limbe) semble plus importante chez l'adulte. La diminution de la SLA au stade adulte correspondrait donc au renforcement des tissus foliaires. L'exposition au vent, le rayonnement direct et l'abrasion physique, plus importante au niveau de la canopée qu'en sous-bois, pourraient favoriser la lignification des feuilles des adultes. Ces feuilles, plus denses et plus épaisses au stade adulte présentent des capacités photosynthétiques contrastées selon l'espèce considérée.

L'assimilation de carbone était plus élevée chez les adultes de *C. spinosum* et *G. fragrans* que chez les plantules. C'est le cas de nombreuses espèces de forêt dense humide (Pearcy 1987 ; Zotz et Winter 1996 ; Thomas et Bazzaz 1999). L'augmentation de la photosynthèse avec la taille de l'arbre a souvent été interprétée comme résultant de l'acclimatation des feuilles de canopée à la lumière (e.g. Fuchs et al. 1977 ; Schulze et al. 1977 ; Pearcy 1987 ; Jurik et al. 1988 ; Koniger et al. 1995 ; Zotz and Winter 1996). Toutefois, une diminution de la photosynthèse chez les adultes, telle que nous l'observons chez *G. officinale*, a aussi été décrite. Cette faible photosynthèse a été attribuée à des limitations hydrauliques dues à une augmentation de la résistance hydraulique avec la taille de l'arbre à une contrainte hydrique plus forte au stade adulte qu'au stade plantule (Yoder et al. 1994 ; Ryan et Yoder 1997).

### ***Comportements hydriques et résistance à la sécheresse : isohydrie des plantules et anisohydrie des adultes***

Nous avons caractérisé l'évolution des comportements hydriques au stade plantule et adulte. Cette étude est la première à présenter les modifications de traits de résistance à la sécheresse au cours du développement. La plupart des études relatent une stratégie hydrique des plantules à tendance anisohydrique, avec une conductance stomatique supérieure et une diminution de potentiel hydrique foliaire plus importante en cas de contrainte hydrique que celles des adultes. Cela a été montré chez des espèces d'arbres de forêt méditerranéenne (Mediavilla et Escudero 2003, 2004, Mediavilla et al. 2014) tempérée (Cavender Barres et Bazzaz 2000), tropicale humide (Ishida et al. 2005) ou sèche (Rojas et al. 2012). Nos observations contrastent avec ces résultats.

Chez les espèces de FS considérées, les plantules ont montré une plus faible conductance stomatique maximale que celle des adultes. La fermeture stomatique est provoquée par un dessèchement moindre chez les plantules. Les plantules évitent une perte d'eau excessive à travers une importante régulation stomatique et, dans le cas de *G. fragrans*, en ayant recours à une réduction de leur surface foliaire. Cet ensemble de traits pourrait indiquer une tendance à l'isohydrie comparativement aux adultes, plus anisohydriques. Les conditions édaphiques de la forêt sèche guadeloupéenne, particulièrement propices à la sécheresse, pourraient donc avoir induit la sélection de comportements plus économes en eau observés chez les plantules. En effet, en FS guadeloupéenne, le sol se constitue d'une couche superficielle humique fine (inférieure à 5 cm de profondeur) suivie directement de la roche mère calcaire. Les systèmes

racinaires des plantules, beaucoup moins développés et étendus que ceux des adultes, limiteraient probablement leur zone de colonisation. L'eau contenue dans ces couches proches de la surface s'évapore rapidement et est vite consommée par la rhizosphère. De plus, les adultes semblent avoir recours à des stratégies complémentaires pour affronter la contrainte hydrique. Les différences de stock d'eau dans les tiges (SWC) confortent notre hypothèse d'économie de la ressource en eau par les jeunes plants et de « dépense » chez les adultes. Ainsi, certaines espèces, telles que *C. spinosum*, présentent un contenu en eau des tiges deux fois plus important chez l'adulte que chez les plantules avec une tendance similaire observée chez *G. officinale*. Pour ces deux espèces, l'effet de la contrainte hydrique pourrait être atténué par ce stock interne d'eau chez les adultes (Brochert 1994, Brochert et Pockman 2005). Les plantules pourraient dépendre principalement des précipitations en tant qu'alimentation hydrique et il n'est pas rare, même en saison humide, que des périodes relativement longues sans pluie interviennent en FS.

Dans les systèmes décrits dans la littérature, l'hypothèse formulée serait que la compétition des plantules avec la strate herbacée ou les racines superficielles des arbres voisins, aboutirait à une priorisation de la croissance. Nos résultats, en marge de ceux présentés dans la littérature, mettent en évidence les spécificités du milieu caribéen et soulignent l'intérêt d'approfondir nos connaissances sur la diversité des réponses fonctionnelles au cours du développement chez les espèces de FS.

### ***Le flétrissement cellulaire induit une perte de conductance stomatique chez 3 espèces de forêt sèche***

Certains traits de résistance à la sécheresse montrent une grande stabilité au cours du développement de l'arbre. En effet, les paramètres issus des courbes pression-volume, et notamment  $\Psi_{tlp}$ , largement reconnu comme étant un indicateur de la tolérance à la sécheresse (Bartlett et al. 2012), sont remarquablement stables entre les stades chez toutes les espèces. De même, la relation entre  $\Psi_{tlp}$  et  $\Psi_{gs50}$  apparaît robuste entre stades. Cela suggère que chez ces trois espèces, le déterminisme de la régulation stomatique, lié au statut hydrique foliaire, est conservé au cours du développement. Une forte composante génétique pourrait intervenir au niveau de ces traits chez ces espèces.

### ***Variabilité interspécifique et stades ontogéniques***

La variabilité interspécifique de stratégies fonctionnelles relatives à la gestion du carbone des plantules, décrite dans la section précédente (6-2) tend à s'accroître au stade adulte. Des traits tels que la SLA et les traits du bois deviennent significativement différents entre les arbres adultes. *C. spinosum* montre au stade plantule une stratégie acquisitive devenant plus marquée au stade adulte avec une augmentation d' $A_{max}$ , montrant des valeurs supérieures à celle des deux autres espèces. *G. officinale* reste l'espèce ayant la stratégie la plus conservatrice au stade adulte et *G. fragrans* garde sa position intermédiaire sur cet axe d'acquisition des ressources. La position des espèces le long du continuum stratégique acquisitif-conservatif décrit au stade plantules se maintient donc au stade adulte.

En terme de comportement hydrique, *G. officinale* est l'espèce présentant les  $\Psi_{tip}$  et  $\Psi_{gs50}$  les plus négatifs par rapport à ceux des autres espèces, au stade plantule comme au stade adulte. Cependant, cette espèce présente une vulnérabilité à la cavitation accrue au stade adulte, ce qui pourrait indiquer un fonctionnement hydraulique devenant plus risqué à ce stade car plus proche du point de rupture hydraulique. *C. spinosum* et *G. fragrans* présente une sensibilité stomatique au dessèchement et un  $\Psi_{tip}$  plus élevés que *G. officinale*, au stade plantule comme au stade adulte. Cependant, contrairement à *G. officinale*, les adultes de *C. spinosum* sont moins vulnérables à la cavitation que les plantules, suggérant une augmentation de leur marge de sécurité hydraulique à ce stade. *G. fragrans* conserve sa position intermédiaire concernant sa résistance à la sécheresse au stade adulte puisque c'est la seule espèce n'accusant pas de variations dans sa résistance au flétrissement ou à la cavitation entre les stades. Ces résultats montrent que l'évaluation de la résistance à la cavitation au stade plantule ne permet pas d'approcher la capacité des adultes à maintenir ou non l'intégrité de leur système hydraulique en cas de sécheresse.

Les rares études ayant considéré les variations ontogéniques de traits entre plusieurs espèces effectuées en forêt méditerranéenne, basées sur des mesures d'échanges gazeux et de potentiel hydrique, ont mis en évidence une faible diversité de fonctionnement hydrique et carboné au stade plantule tandis que des différences marquées apparaissent au stade adulte entre espèces (Mediavilla et Escudero 2003, 2004). Nos résultats contrastent partiellement avec ces observations. En effet, une diversité interspécifique de réponse fonctionnelle, se basant sur l'analyse d'un grand nombre de traits, est décelée dès le stade plantule en FS.

## 6.4 Conclusions

---

Dans le contexte actuel de changement climatique, les scénarii climatologiques prévoient un allongement et une intensification de la saison sèche en zone Caraïbienne (Campbell et al. 2011). Il est donc urgent d'appliquer des méthodes permettant d'évaluer la résistance potentielle des espèces à la sécheresse. Malgré le petit nombre d'espèces considérées dans cette étude, notre approche, basée sur un ensemble de traits fonctionnels intervenant à différentes échelles de la plante, a permis de mettre en évidence une importante diversité de comportements hydrique et carboné, décelable dès le stade plantule et évoluant au stade adulte.

Toutes les espèces ont présenté des stratégies hydriques plus économes en eau au stade plantule qu'au stade adulte. Cependant, certaines espèces sont apparues plus sensibles à la sécheresse au stade adulte qu'au stade plantule (*G. officinale*), d'autre inversement (*C. spinosum*) et d'autres encore ont présenté une sensibilité équivalente (*G. fragrans*). Afin d'anticiper le devenir des espèces à plus long terme, il est nécessaire de prendre en compte la réponse à la sécheresse à différentes échelles des plantes et différents stades de développement. La modification de disponibilité en eau du milieu n'affectera pas de la même façon les espèces de FS en fonction de leur stade et risque d'impacter la composition, la structure et la productivité de ces écosystèmes.

## Références du chapitre 6

---

- Aasamaa K, Söber A, Rahi M (2001) Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Functional Plant Biology* 28(8):765-774
- Apple, M., K. Tiekotter, M. Snow, J. Young, A. Soeldner, D. Phillips, D. Tingey and B.J. Bond. 2002. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir. *Tree Physiol.* 22:129–136.
- Baltzer JL, Davies SJ, Bunyavejchewin S, Noor N (2008) The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay–Thai Peninsula. *Funct Ecol* 22(2):221-231
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecol Lett* 15:393-405
- Baraloto C, Paine T, Poorter L, Beauchene J, Bonal D, Domenach AM, Herault B, Patino S, Roggy JC, Chave J (2010) Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13:1338–1347.
- Biasutti M, Sobel AH, Camargo SJ, Creyts TT (2012) Projected changes in the physical climate of the Gulf Coast and Caribbean. *Clim Change* 112(3–4):819–845
- Bongers F, Poorter L, Rompaey R, Parren M (1999) Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *J Veg Sci* 10(3):371-382
- Borchert R (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 1437-1449
- Borchert, R., & Pockman, W. T. (2005). Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree physiology*, 25(4), 457-466.
- Brodribb T, Holbrook M, Edwards E, Gutierrez M (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell Environ* 26(3):443-450
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol* 24(8): 891-899
- Bullock SH, Mooney HA, Medina E (1995) *Dry tropical forests*, Cambridge University Press
- Campbell, J. D., Taylor, M. A., Stephenson, T. S., Watson, R. A., & Whyte, F. S. (2011). Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology*, 31(12), 1866-1878.
- Carrasco LO, Bucci SJ, Francescantonio DD, Lezcano OA, Campanello PI, Scholz FG, Rodríguez S, Madanes N, Cristiano PM, Hao GY, Holbrook M, Goldstein G (2014) Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. *Tree Physiol.* doi: 10.1093/treephys/tpu087
- Cavender-Bares, J., F.A. Bazzaz. (2000). Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124:8–18.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG et al (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752-755
- Clifford SC, Arndt SK, Corlett JE, Joshi S, Sankhla N, Popp M, Jones HG (1998) The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). *J Exp Bot* 49(323):967-977



- Clifford MJ, Cobb NS, Buenemann M (2011) Long-term tree cover dynamics in a pinyon–juniper woodland: climate-change-type drought resets successional clock. *Ecosystems* 14:949–962.
- Condit R (1998) Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change* 39(2-3):413-427
- Cornelissen J, Diez PC, Hunt R (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *J Ecol* 84:755-765
- Cornelissen, J.H.C., B. Cerabolini, P. Castro-Díez, P. Villar-Salvador, G. Montserrat-Martí, J.P. Puyravaud, M. Maestro, M.J.A. Werger and R. Aerts. 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species ranking between field adults and laboratory-grown seedlings. *J. Veg. Sci.* 14:311–322.
- Domec JC, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G, Villalobos Vega R (2006) Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in Neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell Environ* 29:26-35
- Donovan, L.A., J.R. Ehleringer. 1991. Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. *Oecologia* 86:594–597. Donovan L, Linton M, Richards J (2001) Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia* 129(3): 328-335
- Doughty CE, Malhi Y, Araujo-Murakami A, Metcalfe DB, Silva-Espejo JE, Arroyo L, Heredia JP, Pardo-Toledo E, Mendizabal LM, Rojas-Landivar VD, Vega-Martinez M, Flores-Valencia M, Sibler-Rivero R, Moreno-Vare L, Viscarra LJ, Chuviru-Castro T, Osinaga-Becerra M, Ledezma R (2014) Allocation trade-offs dominate the response of tropical forest growth to seasonal and interannual drought. *Ecology* 95(8):2192-201
- Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2011) Linking hydraulic conductivity and photosynthesis to water-source partitioning in trees versus seedlings. *Tree Physiol* 31:763–73.
- England JR, Attiwill PM (2006) Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees* 20:79–90.
- Fournet J (1978) *Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de Martinique* Paris: Institut National de la Recherche Agronomique. Réédition 2002 1654p
- Franks, P. J., Drake, P. L., & Froend, R. H. (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30(1), 19-30.
- Fuchs, M., E.-D. Schulze, and M. I. Fuchs. 1977. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany. II. Climatic control of carbon dioxide uptake. *Oecologia* 29:329–340.
- Giorgi, F. (2006). Climate change hot-spots. *Geophysical research letters*, 33(8).
- He, J. S., Zhang, Q. B., & Bazzaz, F. A. (2005). Differential drought responses between saplings and adult trees in four co-occurring species of New England. *Trees*, 19(4), 442-450.
- Hunt R (1982) *Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis.* Edward Arnold Ltd
- Ishida A, Yazaki K, Hoe AL (2005) Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rainforest pioneer tree, *Macaranga gigantea*. *Tree Physiol* 25:513–22.
- James, S.A., W.K. Smith and T.C. Vogelmann. 1999. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae) *Am. J. Bot.* 86: 198–207. Janzen DH (1988) *Tropical dry forests*, National Academy Press, Washington, DC
- Janzen, D. H. (1988). *Tropical dry forests. The Most Endangered Major Tropical Ecosystem*, Pp en: EO Wilson, Biodiversity.

- Jurik, T.W., J.A. Weber and D.M. Gates. 1988. Effects of temperature and light on photosynthesis of dominant species of a northern hardwood. *Bot. Gaz.* 149:203–208.
- King DA (1991) Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest seedlings. *Funct Ecol* 5:485-492
- Kitajima K, Myers JA (2008) Seedling ecophysiology: strategies toward achievement of positive net carbon balance. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL (eds). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, UK, pp 172-188
- Koniger, M., G. C. Harris, A. Virgo, and K. Winter. 1995. Xanthophyll-cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: a comparative field study on canopy, gap and understory plants. *Oecologia* 104:280–290.
- Kursar TA, Engelbrecht BM, Burke A, Tyree MT, El Omari B, Giraldo JP (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct Ecol* 23(1):93-102
- Lobo FDA, de Barros MP, Dalmagro H J, Dalmolin ÂC, Pereira WE, de Souza ÉC, Ortíz CR (2013) Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel - a critical look at the models. *Photosynthetica* 51(3):445-456
- Maass JM, Balvanera P, Castillo A, Daily G , Mooney HA, Ehrlich P, Quesada M, Miranda A, Jaramillo VJ, García-Oliva F, Martínez-Yrizar A, Cotler H, López-Blanco J, Pérez-Jiménez A, Búrquez A, Tinoco C, Ceballos G, Barraza L, Ayala R, Sarukhán J (2005) Ecosystem services of tropical dry forests: insights from longterm ecological and social research on the Pacific coast of Mexico. *Ecol Soc* 10(1):1-23
- Maréchaux I, Barlett MK, Sack L, Baraloto C, Engel J, Joetzer E, Chave J (2015) Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Funct Ecol* doi: 10.1111/1365-2435.12452
- Maseda, P. H., & Fernández, R. J. (2006). Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*, 57(15), 3963-3977.
- Matzner, S.L., K.J. Rice and J.H. Richards. 2003. Patterns of stomatal conductance among blue oak (*Quercus douglasii*) size classes and populations: implications for seedling establishment. *Tree Physiol.* 23:777–784.
- McDonald EP, Erickson JE, Kruger EL (2002) Research note: Can decreased transpiration limit plant nitrogen acquisition in elevated CO<sub>2</sub>? *Functional Plant Biology* 29(9):1115-1120
- Mediavilla S, Escudero A (2003) Mature trees versus seedlings: differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Ann For Sci* 60:455–60.
- Mediavilla S, Escudero A (2004) Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *For Ecol Manag* 187:281–94.
- Mediavilla, S., Herranz, M., González-Zurdo, P., & Escudero, A. (2014). Ontogenetic transition in leaf traits: a new cost associated with the increase in leaf longevity. *Journal of Plant Ecology*, 7(6), 567-575.
- Mencuccini, M. 2002. Hydraulic constraints in the functional scaling of trees. *Tree Physiol.* 22:553–565.
- Mueller RC, Scudder CM, Porter ME, Trotter RT, Gehring CA, Whitham TG (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *J Ecol* 93:1085–1093.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annl Rev Ecol Syst* 67-88
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Nabeshima, E. and T. Hiura. 2004. Size dependency of photosynthetic water- and nitrogen-use efficiency and hydraulic limitation in *Acer mono*. *Tree Physiol.* 24:745–752. Nath CD, Dattaraja HS, Suresh HS, Joshi N,

- Sukumar R (2006) Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *J Bioscience* 31(5):651-669
- Nath CD, Dattaraja HS, Suresh HS, Joshi N, Sukumar R (2006) Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *J Bioscience* 31(5):651-669
- Osada, N., H. Takeda, A. Furukawa and M. Awang. 2002. Changes in shoot allometry with increasing tree height in a tropical canopy species, *Elatiospermum tapos*. *Tree Physiol.* 22:625–632.
- Ouédraogo DY, Mortier F, Gourlet-Fleury S, Freycon V, Picard N, (2013) Slow growing species cope best with drought: evidence from long term measurements in a tropical semi deciduous moist forest of Central Africa. *J Ecol* 101(6):1459-1470
- Pammenter NW, Vander Willigen C (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiol* 18:589-593
- Pearcy, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Funct. Ecol.* 1:169–178.
- Pineda-García F, Paz H, Tinoco-ojanguren C (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell Environ* 34(9):1536-1547
- Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC (2013) Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell Environ* 36:405-418
- Poorter L, Hayashida-Oliver Y (2000) Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *J Trop Ecol* 16(4):481-498
- Poorter H, Remkes C (1990) Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83:553-559
- Poorter H, Remkes C, Lambers H (1990) Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiol* 94(2):621-627
- Reich, A., N.M. Holbrook and J.J. Ewel. 2004. Developmental and physiological correlates of leaf size in *Hieronyma alchorneoides* (Euphorbiaceae). *Am. J. Bot.* 91:582–589.
- Rojas, A., Moreno, L., Melgarejo, L. M., Rodríguez, M., & Miguel, A. (2012). Physiological response of *Gmelina arborea* Roxb. to hydric conditions of the colombian Caribbean. *Agronomía Colombiana*, 30(1), 52-58.
- Rollet B (2010) *Arbres des Petites Antilles* ONF. Tome 2 p915
- Rousteau A, Portécop J, Rollet B (1996) *Carte écologique de la Guadeloupe*. ONF, UAG, PNG, CGG, Jarry, Guadeloupe
- Ryan, M.G. and B.J. Yoder. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47:235–242.
- Sack L, Cowan P, Jaikumar N, Holbrook N (2003) The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell Environ* 26:1343-1356
- Sabogal C (1992) Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *J Veg Sci* 3(3):407-416
- Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska ME (2005) Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37(4):477-485

- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G (2014) Strong hydraulic segmentation and leaf senescence due to dehydration may trigger die-back in *Nothofagus dombeyi* under severe droughts: a comparison with the co-occurring *Austrocedrus chilensis*. *Trees Struct Funct* 28:1475-1487
- Schulte P, Hinckley T (1985) A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *J Exp Bot* 36:1590-1602
- Schulze, E.-D., M. Fuchs, and M. I. Fuchs. 1977. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO<sub>2</sub> uptake in different crown layers. *Oecologia* 29:43–61.
- Schwinning S, Ehleringer JR (2001) Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *J Ecol* 89(3):464-480
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar G D, Singsaas EL (2007) Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C<sub>3</sub> leaves. *Plant, Cell Environ* 30(9) 1035-1040
- Simpson WT (1993) Specific gravity, moisture content, and density relationship for wood USDA
- Slot M, Poorter L (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* 39(6) 683-690
- Snyder KA, Richards JH, Donovan LA (2003) Night-time conductance in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species: do plants lose water at night? *J Exp Bot* 54(383):861-865
- Sperry JS, Tyree MT (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol* 88(3):581-587
- Stratton L, Goldstein G, Meinzer F (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell Environ* 23(1): 99-106
- Suarez ML, Kitzberger T (2008) Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Can J For Res* 38:3002–3010.
- Thomas, S.C. and K. Ickes. 1995. Ontogenetic changes in leaf size in Malaysian rain forest trees. *Biotropica* 27:427–434.
- Thomas, S.C. and W.E. Winner. 2002. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiol.* 22:117–127.
- Thomas, S. C., & Bazzaz, F. A. (1999). Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, 80(5), 1607-1622.
- Tombesi S, Nardini A, Farinelli D, Palliotti A (2014) Relationships between stomatal behavior, xylem vulnerability to cavitation and leaf water relations in two cultivars of *Vitis vinifera*. *Physiologia Plantarum* 152 (3):453–464
- Tomlinson KW, Poorter L, Bongers F, Borghetti F, Jacobs L, van Langevelde F (2014) Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. *Ann Bot* 114: 315–324
- Trejo I, Dirzo R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol Conserv* 94(2)133-142
- Turner IM (2001) *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Biol* 40(1):19-36
- Tyree MT, Engelbrecht BM, Vargas G, Kursar TA (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiol* 132(3):1439-1447
- Urli, M., Porté, A. J., Cochard, H., Guengant, Y., Burrell, R., & Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree physiology*, 33(7), 672-683.

Vilagrosa A, Hernández EI, Luis VC, Cochard H, Pausas JG (2014) Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist* 201(4):1277-1288

Yamada, T. and E. Suzuki. 1996. Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *J. Plant Res.* 109:211–217.

Yoder, B. J., M. G. Ryan, R. H. Waring, A. W. Schoettle, and M. R. Kaufmann. 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40:513–527.

Zotz, G. 1997. Photosynthetic capacity increases with plant size. *Bot. Acta* 110:306–308

Zotz, G. and K. Winter. 1996. Diel patterns of CO<sub>2</sub> exchange in rainforest canopy plants. In *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Eds. S.S. Mulkey, R.L. Chazdon and A.P. Smith. Chapman and Hall, New York, pp 89–113.



# CHAPITRE 7

## Synthèse et perspectives

---







## 7.1 Synthèse

---

Ce travail de recherche visait à proposer une approche intégrée de la résistance à la sécheresse des arbres de deux écosystèmes tropicaux aux caractéristiques climatiques contrastées, la forêt de nuage et la forêt sèche. L'étude de la physiologie de leurs espèces a été peu abordée dans la littérature. L'objectif principal de ce travail était donc de définir les stratégies de croissance et le comportement écophysologique en termes de gestion de l'eau et du carbone des 8 espèces d'arbres structurant ces deux écosystèmes. Cet objectif a pu être atteint grâce à l'application conjointe de plusieurs approches visant à quantifier une large gamme de traits fonctionnels intervenant à différentes échelles. La méthode choisie, couplant des mesures de croissance et de traits fonctionnels relatifs à l'acquisition du carbone, au système hydraulique et à la résistance à la sécheresse au niveau des feuilles et des tiges, constitue l'apport principal de cette thèse.

Une première approche a consisté à évaluer *in situ* l'impact de la contrainte hydrique saisonnière sur la croissance et le fonctionnement hydrique et carboné des arbres dominants ces deux écosystèmes. Certains aspects du fonctionnement hydraulique de ces espèces ont ensuite été précisés grâce à des analyses *ex situ*. L'ensemble de nos résultats a permis de mettre en évidence une importante diversité de stratégies fonctionnelles au sein des deux écosystèmes. Nous avons ainsi pu dresser un portrait du fonctionnement écophysologique des espèces et fournir des éléments permettant de prédire leur capacité d'adaptation face aux changements climatiques.

### ***Un effet saison distinct en forêt sèche et en forêt de nuage***

La contrainte hydrique saisonnière est apparue évidente en FS, se traduisant par une forte diminution de la disponibilité en eau du sol. Toutes les espèces de FS ont montré, en saison sèche, une diminution ou l'arrêt de leur croissance cambiale et une baisse de l'assimilation du carbone par rapport à la saison humide. Au-delà de cette réponse commune, les espèces ont présenté des stratégies distinctes de croissance et de tolérance à la contrainte hydrique (qui seront développées ci-dessous). En FN, la disponibilité en eau du sol est restée élevée durant toute l'année, comme indiqué par les potentiels hydriques de base élevés chez les espèces étudiées. Les croissances cambiales et les valeurs de photosynthèse étaient équivalentes entre

les différentes périodes de mesures. Nos résultats ont suggéré une sensibilité des plantes à une contrainte hydrique d'origine atmosphérique qui se caractérise par une conductance stomatique tendant à diminuer par temps clair et une importante sensibilité stomatique au potentiel hydrique minimum. A l'instar de la FS, une forte diversité spécifique de stratégies de croissance et de fonctionnement hydrique (qui sera explicitée ci-dessous) a aussi été identifiée dans cet écosystème.

### ***Un continuum cohérent de stratégies hydriques et de croissance***

Nous avons identifié des corrélations entre la croissance cambiale, la résistance à la cavitation, la résistance au flétrissement foliaire et ses mécanismes d'ajustements sous-jacents ainsi que la sensibilité stomatique, quel que soit l'écosystème considéré. Ces relations indiquent que les espèces capables de maintenir leur croissance en situation de contrainte hydrique sont celles maintenant un système hydraulique peu embolisé et leurs capacités à effectuer les échanges gazeux malgré la contrainte hydrique (c'est-à-dire une conductance stomatique et une résistance au flétrissement cellulaire élevée). Un continuum cohérent de réponses fonctionnelles à travers ces deux écosystèmes très différents a ainsi pu être mis en évidence. La forte diversité fonctionnelle relevée au sein des deux écosystèmes a induit une mixité de répartition des espèces le long de ce continuum illustrée Figure 7-1. Ainsi, aux extrémités de cette relation « croissance/hydraulique » sont positionnées deux espèces de FS, *B. simaruba* et *S. salicifolium*. *B. simaruba* stoppe sa croissance en saison sèche, présente un système hydraulique vulnérable à la cavitation, des feuilles sensibles au flétrissement ( $\Psi_{\text{tp}}$  élevé) et exerce un important contrôle stomatique afin d'éviter une chute de potentiel hydrique foliaire. Elle perd ses feuilles très tôt lors de l'avènement de la saison sèche et conserve un stock d'eau important dans ses tiges qu'elle remobilise pour émettre son feuillage à la fin de la saison sèche. Cette espèce a tendance à maximiser sa croissance et son assimilation en saison humide et élabore un bois très peu dense. *B. simaruba* a présenté toutes les caractéristiques d'une stratégie d'évitement de la déshydratation. A l'autre extrémité de ce continuum stratégique, *S. salicifolium* est apparue comme étant l'espèce la plus tolérante à la contrainte hydrique. Cette espèce a présenté la meilleure capacité à maintenir sa croissance au cours de la saison sèche grâce au maintien de son statut hydrique et de son activité physiologique. Sa résistance à la sécheresse est apparue élevée, tant au niveau foliaire, ( $\Psi_{\text{tp}}$  très négatif) qu'au niveau hydraulique ( $P_{50}$  très négatif), permettant le maintien de sa conductance stomatique à de faibles potentiels hydriques. Entre ces deux extrêmes, les autres

espèces de FN et de FS se succèdent et les espèces de FN s'intercalent avec celles de FS. Ainsi, *R. grandis*, *C. alpinus* et *I. sideroxyloides* sont des espèces de FN ayant présenté une fermeture stomatique précoce à des potentiels hydriques élevés, ce qui est cohérent avec une faible résistance au flétrissement foliaire. En revanche, *R. trinitatis*, une espèce de FN a présenté une croissance et un comportement hydrique comparables à ceux de *G. fragrans* et *C. spinosum*, deux espèces de FS se positionnant du côté résistant du continuum stratégique (forte croissance cambiale et résistance hydraulique à l'embolie).

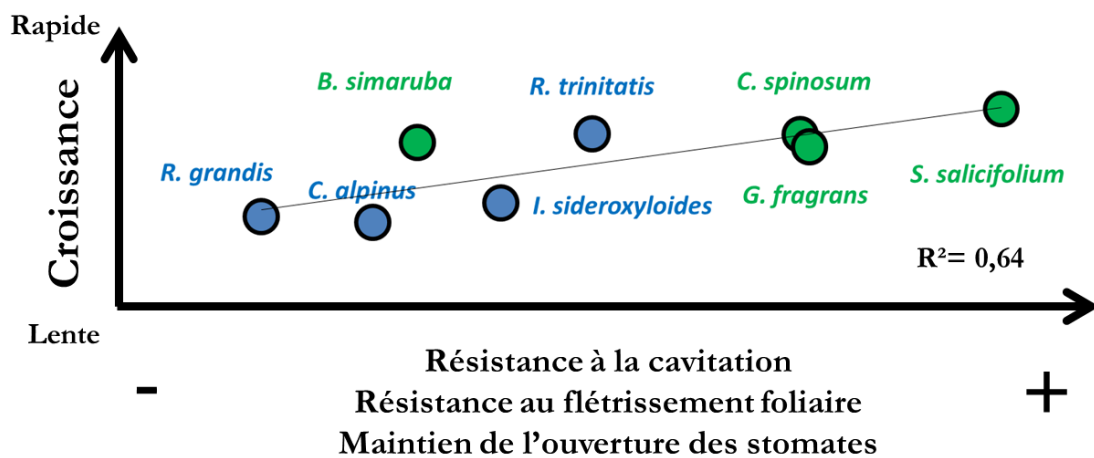


Figure 7-1 Représentation de la position des espèces de FN et de FS le long du continuum stratégique croissance/hydraulique. Cette représentation est issue d'une régression linéaire multiplesignificative ( $p=0,004$ ) d'équation :

$$\text{Croissance} = 2,182 \cdot 10^{-3} |\Psi_{tlp}| + 2,256 \cdot 10^{-3} |P_{50}| + 3,679 \cdot 10^{-4} |\Psi_{gs50}|$$

## ***L'établissement de groupes fonctionnels sur la base de traits morphologiques ne reflète pas la diversité de stratégies hydriques***

Afin de simplifier et résumer la diversité fonctionnelle mise en évidence en FN et FS, nous avons cherché à former des groupes déterminés par un ensemble de traits morphologiques, facile à acquérir. Ce type de groupes est couramment utilisé dans les modèles de végétation pour déterminer les réponses que les espèces privilégient dans des environnements spécifiques. Cette méthode a produit des groupes reflétant des stratégies distinctes de gestion du carbone, influencés par la phénologie des espèces. En revanche, les groupes obtenus n'ont pas permis de refléter le fonctionnement hydrique des espèces. Ces résultats soulignent la nécessité de considérer spécifiquement des traits physiologiques relatifs à la résistance à la sécheresse dans l'établissement de groupes fonctionnels pertinents en milieu tropical.

## ***Changement climatique et résistance des espèces au dessèchement***

Dans une perspective de sécheresse plus intense ou plus prolongée, certaines espèces d'arbres présentent un risque important de rupture hydraulique, pouvant conduire à leur mort (McDowell et al. 2008 ; Urli et al. 2013). L'évaluation de la résistance du xylème à la cavitation, approchée par la  $P_{50}$ , ainsi que la marge de sécurité hydraulique des espèces ( $\Psi_{\min} - P_{50}$ ) permettent d'anticiper leur réponse *in situ* face à des sécheresses plus intenses (Choat et al. 2012 ; Delzon et Cochard 2014). La mesure de ces deux traits a pu être précisée grâce à un apport méthodologique lors de l'établissement des courbes de vulnérabilité. Des mesures couplées des potentiels hydriques foliaires et de tige, ont permis de déterminer un déséquilibre entre ces potentiels et d'éviter une surestimation de la résistance hydraulique ou de la marge de sécurité calculée. Ce découplage entre les potentiels hydriques de feuille et du xylème au cours d'un dessèchement artificiel dépend de l'espèce.

A l'instar des résultats obtenus *in situ*, nous avons observé une gamme très étendue de marges de sécurité hydraulique au sein de chaque écosystème. Nos résultats, bien qu'obtenus sur un petit nombre d'espèces, ont montré des gammes de variations couvrant presque l'intégralité de la variabilité interspécifique décrite sur une centaine d'espèces dans les écosystèmes tropicaux saisonniers et humides (Choat et al. 2012). Les marges de sécurité hydrauliques de certaines espèces de FS, telles que *C. spinosum* et *S. salicifolium* étaient particulièrement élevées par rapport à celle reportées dans les forêts saisonnières tropicales dans la littérature (Choat et al. 2012). Les valeurs obtenues pour les plantes de FN s'accordaient avec celles

publiées chez les espèces de forêt dense humide, indiquant une marge de sécurité hydraulique très réduite. En se basant sur ces résultats hydrauliques, les espèces de FN apparaissent plus vulnérables à la sécheresse que les espèces de FS. Par conséquent, l'impact du changement climatique risque d'être plus marqué sur cet écosystème.

### ***Une diversité de réponse à la sécheresse chez les plantules de forêt sèche***

Parce que le stade plantule représente un stade primordial en termes de potentialité de régénération naturelle des forêts, il était pertinent de mieux connaître la réponse à la sécheresse à ce stade de développement. Nous avons ainsi étudié la résistance à la sécheresse de plantules de FS. La résistance à la cavitation est apparue élevée et comparable chez les trois espèces étudiées. Cependant, des variations entre espèces ont été observées au niveau de la résistance foliaire au dessèchement. Ainsi, *G. officinale* a présenté une résistance au flétrissement plus élevée que chez les deux autres espèces. *C. spinosum* tendait à perdre sa turgescence cellulaire à des potentiels hydriques plus élevés que *G. fragrans* et à pratiquer un ajustement phénologique en perdant ses feuilles. De la même manière que les adultes, les plantules de FS ont donc montré une diversité de stratégies de réponses à la sécheresse. Ces résultats mettent en évidence la nécessité d'intégrer plusieurs traits de résistance à la sécheresse, intervenant au niveau foliaire et au niveau du bois pour définir le potentiel de résistance à la sécheresse des plantules.

### ***Les plantules montrent des stratégies hydriques plus économes que celles des adultes***

La comparaison des stratégies hydriques entre plantules et adultes de forêt sèche a permis d'évaluer la modification des traits fonctionnels relatifs au comportement hydrique entre les stades ontogéniques. Cette comparaison a pu fournir un apport évident par rapport à la littérature existante. Elle a intégré des traits hydrauliques dont les variations ontogéniques n'avaient, à ma connaissance, pas été abordées. Les plantules, indépendamment de l'espèce, sont plus économes en termes de gestion de l'eau. La sensibilité foliaire au flétrissement est stable entre stades, tandis que les différences de résistance à la cavitation entre stade dépendent de l'espèce. L'évaluation du potentiel de résistance à la sécheresse d'une espèce à

partir de résultats obtenus sur des plantules lors d'expérimentations en conditions contrôlées n'est pas transposables aux adultes et réciproquement.

**En conclusion, la distribution des espèces risque d'être fortement affectée par une sécheresse accrue. La migration des espèces peut être limitée dans des territoires réduits et fragmentés tels que ceux des îles antillaises, particulièrement en FN. Il est donc probable que la biodiversité de cet écosystème soit particulièrement menacée à cause de l'extirpation (extinction locale) d'un certain nombre d'espèces endémiques et de la montée en altitude d'espèces résistantes compétitrices. Si le cortège spécifique et les motifs de dominance actuels ne parviennent pas à se maintenir, l'ensemble des fonctions assurées par cet écosystème sera compromis. Les espèces de FS que nous avons étudiées, déjà adaptées à des situations de sécheresse saisonnière, présentent des caractéristiques hydrauliques qui leurs permettront probablement de persister dans un milieu plus sec. Cependant, il est probable que la productivité de cet écosystème se retrouve affectée par des sècheresses plus longues.**

## 7.2 Perspectives

---

Plusieurs perspectives se dégagent de ce travail dont certains aspects restent à préciser. Nos résultats ont suggéré un impact des conditions atmosphériques sur le fonctionnement des espèces de FN mais leur fonctionnement hydrique au regard de ces variations reste à préciser. Au stade plantules, la quantification de la marge de sécurité hydraulique complèterait ce travail. D'autre part, nous avons eu recours à la caractérisation d'un large panel de traits fonctionnels relatifs au fonctionnement des espèces, la mise en place d'un indicateur simple, compilant ces connaissances pourrait constituer un outil de choix utile aux gestionnaires. Enfin, pour aller plus loin dans l'évaluation de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes, la modélisation est un outil incontournable qui nécessite l'identification de traits pertinents et facilement quantifiables à l'échelle de la communauté afin de pouvoir paramétrer les modèles. Ces différents points seront développés au cours de cette section.

### *Préciser le fonctionnement hydrique des espèces de forêt de nuage*

Les mesures effectuées en FN dans le cadre de cette étude demeurent incomplètes car nous avons rencontrés de nombreuses contraintes lors de la phase d'acquisition de données. D'une part, les conditions de terrains se sont avérées très contraignantes à cause de la forte pluviométrie. La fréquence et l'intensité des pluies ont rendu impossible de nombreuses sessions d'acquisition de données (échanges gazeux, potentiel hydrique minimum), longuement préparées. D'autre part, nous avons été limités dans la caractérisation des conditions micrométéorologiques. La station météo la plus proche du site d'étude ne se constituait que d'un pluviomètre, des mesures continues d'autres variables climatiques, telles que l'humidité de l'air, la température ou le rayonnement n'étaient donc pas disponibles.

Nos résultats suggèrent un impact important des conditions atmosphériques sur le fonctionnement des arbres de FN. Par temps clair, les potentiels de base étaient plus faibles qu'en période nuageuse. Ce déséquilibre entre le potentiel hydrique de la plante et du sol durant la nuit pourrait être dû à une transpiration nocturne dépendant du déficit de pression de vapeur (VPD) nocturne. La caractérisation continue de la conductance stomatique ou de la transpiration par l'installation d'un dispositif de flux de sève pourrait expliquer ce phénomène. La conductance stomatique des espèces n'était ni influencée par la disponibilité

en eau du sol toujours élevée, ni par la VPD au moment de la mesure. En revanche, les variations de  $g_s$  étaient corrélées à  $\Psi_{\min}$ . Or,  $\Psi_{\min}$  résulte de l'effet des conditions édaphiques et atmosphériques au midi solaire et sur la matinée. Cet effet de l'histoire climatique de la matinée a été montré chez *Dichanthium aristatum*. Chez cette espèce, les individus sous rayonnement direct toute la matinée ont montré des valeurs de  $\Psi_{\min}$  mesurés au midi solaire significativement plus faible que celles obtenues chez les individus ayant été à l'ombre une partie de la matinée (Dulorme, 2001). La conductance stomatique pourrait aussi être affectée par les conditions d'ensoleillement et d'humidité de l'air auxquelles la feuille a été soumise au cours de la matinée. Afin de confirmer cette hypothèse plusieurs mesures complémentaires pourraient être effectuées : 1) la réalisation de courbes de réponse VPD-conductance stomatique à l'échelle de la feuille, 2) un suivi horaire de la transpiration des arbres par flux de sève couplée à des mesures d'humidité relative de l'air et du rayonnement, qui pourrait rendre compte de l'impact d'une sécheresse atmosphérique sur la transpiration des arbres de façon plus intégrative, à l'échelle de l'individu, 3) la quantification de l'absorption d'eau par les feuilles. L'absorption foliaire de l'eau a été mise en évidence chez les espèces de FN par Eller et al. (2013) et Gotsch et al. (2014). Cet absorption foliaire leur permettrait de maintenir un statut hydrique propice à leur activité physiologique. Par temps clair, une réduction de l'absorption d'eau atmosphérique pourrait être la cause de la détérioration du statut hydrique des arbres lors de périodes de sécheresse édaphiques. Evaluer la quantité d'eau absorbée par les feuilles à l'aide d'un traçage isotopique suivant la méthode proposée par Gotsch et al. (2014) pourrait permettre de quantifier l'importance de ce phénomène dans les FN antillaises.

### ***Evaluer in situ la marge de sécurité hydraulique des plantules***

Nous avons quantifié les traits de résistance à la sécheresse chez trois espèces de forêt sèche au stade plantule. Des mesures *in situ* de potentiel hydrique minimum en saison sèche permettraient de compléter nos résultats et d'évaluer la marge de sécurité hydraulique des plantules. Les différences fonctionnelles trouvées entre stade, rendent nécessaire d'étendre de telles expérimentations à d'autres espèces de forêt sèche et de forêt de nuage, afin d'apprécier le potentiel de régénération des espèces et des écosystèmes lors de fortes contraintes hydriques.



## ***Mise en place d'indicateurs de résistance à la sécheresse comme outils d'aide à la gestion***

La définition d'indicateurs, pertinents, robustes, et facilement accessibles permettant d'évaluer la tolérance à la sécheresse des espèces forestières est urgente. Elle représente un prérequis nécessaire pour anticiper la réponse des arbres face aux changements climatiques et pour orienter les politiques de conservation et de restauration des forêts naturelles ou pour orienter les politiques d'exploitation des forêts artificielles. Nos résultats ont permis de caractériser les réponses fonctionnelles et d'élaborer une première base de traits. Il devient donc envisageable de développer un modèle d'aide à la gestion basée sur **un indicateur intégré de résistance à la sécheresse**, qui intégrerait un ensemble de traits intervenant aux différentes échelles de la plante.

La construction d'un modèle d'évaluation multicritère basé sur une agrégation de variables quantitatives et qualitatives pourrait être envisagée. Cette méthode, traditionnellement employée en économie et plus particulièrement en matière d'aide à la décision, permet de définir un arbre hiérarchique décomposant les différentes dimensions du problème étudié - dans notre cas, l'évaluation de la résistance à la sécheresse d'une espèce - à travers un ensemble organisé d'indicateurs. Dans une perspective de changement climatique, créer un indicateur composite, simple, qualitatif, se composant de la marge de sécurité hydraulique, de la variation de croissance cambiale en situation de contrainte hydrique et de la phénologie serait utile aux gestionnaires pour faciliter leur prise de décision en matière d'adaptation au changement climatique. Le logiciel DEXi est un outil permettant d'établir un tel indicateur multicritère. La méthode appliquée est détaillée en annexe 3. Nous avons ainsi construit un indicateur de résistance à la sécheresse « Index TDR » simple et qualitatif, pour chaque espèce, à partir de l'arbre présenté Figure 7-2.

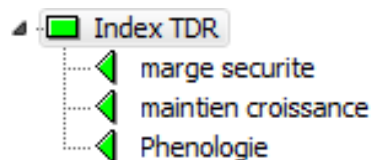


Figure 7-2 Arbre DEXi constitué de trois traits.

Nos données ont permis le paramétrage de cet arbre pour la branche concernant la réponse et la résistance à la sécheresse chez les arbres adultes. Cet arbre pourrait être enrichi avec d'autres aspects de la résistance à la sécheresse tels que la résilience à l'embolie ou encore ajouter des traits relatifs aux plantules, à la capacité de dissémination, la résistance aux pathogènes, etc. L'index TDR obtenu pour chaque espèce est explicité Figure 7-3.

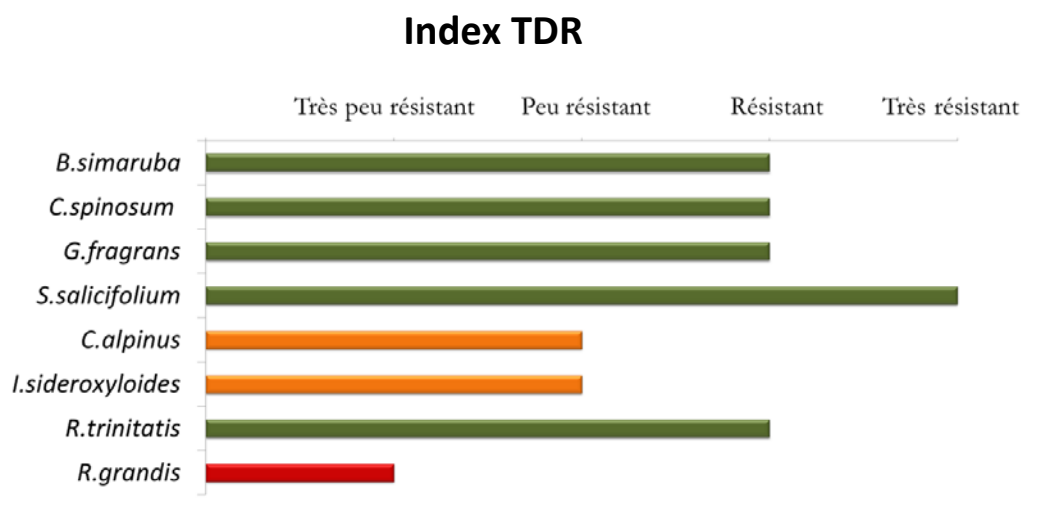


Figure 7-3 Index TDR calculé par le logiciel DEXi à partir de l'arbre présenté Figure 7-2 pour chaque espèce étudiée.

### ***Modéliser la réponse des forêts de nuages et des forêts sèches de demain***

Le changement climatique est à même d'avoir des effets importants sur la biodiversité en affectant la distribution des espèces et leurs traits biologiques, la composition des communautés et les processus écosystémiques. Afin d'anticiper ces effets, la modélisation est un outil devenu incontournable permettant de simuler des processus écologiques en réponse aux changements environnementaux. Un type de modèle, se basant sur la mesure des traits fonctionnels, a été développé (Dynamic vegetation models, DVM). Il peut être utilisé pour évaluer l'effet de sécheresses sévères sur les écosystèmes. Ces modèles se fondent sur une approche réductionniste et mécanistique et requièrent une bonne connaissance des processus décrits, issue de résultats d'expériences. Les DVM actuels ne se basent pas sur l'utilisation de groupes reflétant la diversité de stratégies hydriques et n'utilisent qu'un seul paramètre relatif au stress hydrique pour représenter la gamme de traits hydraulique rencontrée dans les biomes tropicaux (Powell et al. 2013). Cela s'explique en partie par le manque de données concernant les traits hydrauliques dans ces écosystèmes très diversifiés. Nos données, peuvent contribuer

à alimenter les bases de données internationales (type TRY, Kattge et al. 2011) ensuite utilisées dans les DVM.

### ***Le potentiel osmotique des cellules foliaires, bon proxy?***

La nécessité d'utiliser des traits faciles d'accès reflétant la résistance à la sécheresse des arbres permettra d'alimenter les bases de données nécessaires aux modélisateurs.

Nous avons montré dans le chapitre 5 que les *soft traits* classiquement utilisés pour évaluer la tolérance à la sécheresse des espèces ne constituent pas des indicateurs valables dans les forêts tropicales expérimentant des conditions climatiques extrêmes. Ceci remet en cause la pertinence de leur utilisation dans l'établissement de groupes fonctionnels devant refléter le comportement hydrique des espèces et leur adaptation aux conditions environnementales actuelles. La mesure *dehard traits* demeure par conséquent incontournable pour évaluer la tolérance à la sécheresse, du moins sous les latitudes tropicales. Certains de ces hard traits sont longs à obtenir. C'est le cas de la résistance à la cavitation des espèces avec la méthode de dessèchement *ex situ*. Ce trait a été directement relié à la survie des arbres (Urli et al. 2013 ; Brodribb et Cochard 2009) et la mise au point de nouvelles techniques ont permis d'effectuer des criblages à large spectre (Cochard et al. 2002, 2005). Néanmoins, elles restent coûteuses et certaines limites persistent, notamment en milieu tropical où les espèces sont à même de présenter des caractéristiques anatomiques (longueur des vaisseaux) ne permettant qu'à une partie de la richesse spécifique d'être prise en compte. Il est donc nécessaire d'identifier d'autres hard traits faciles à quantifier en milieu tropical.

La mesure du  $\pi_0$  est plus facile et rapide à mettre en œuvre sur un grand nombre d'espèces. Ce trait permet d'évaluer la capacité des arbres à maintenir leurs fonctions foliaires pendant une sécheresse modérée (Bartlett et al. 2012). Cependant, le lien existant entre  $\pi_0$  et la survie des arbres en conditions de sécheresse plus intense reste encore à expliciter et nécessite des recherches plus approfondies. Nos résultats suggèrent un lien entre  $\pi_0$  et  $P_{50}$ , impliquant une coordination entre la capacité à maintenir la turgescence cellulaire foliaire à travers la production d'osmolytes et la conductance hydraulique chez les espèces d'arbres sempervirentes tropicales. Étendre l'acquisition de ces données à un plus grand nombre d'espèces et à d'autres types forestiers serait un moyen de confirmer ces résultats préliminaires. Cela permettrait de valider l'utilisation de  $\pi_0$  comme proxy rendant compte de la capacité de résistance de la plante à l'échelle de l'individu. Le territoire guadeloupéen,

supportant un gradient environnemental le long duquel se succèdent l'intégralité des écosystèmes tropicaux présente toutes les propriétés requises pour contribuer à la mise en œuvre d'une telle analyse.

## Références du chapitre 7

---

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.

Cochard H. (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant Cell and Environment* 25 : 815-819.

Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T. (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum* 124:410-418

Delzon, S., & Cochard, H. (2014). Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*, 203(2), 355-358.

Dulormne, M. (2001). Analyse de l'effet ombrage dans un système agroforestier légumineuse arbustive-herbe (Doctoral dissertation, Ph. D. thesis, University Paris Sud, France).

Eller, C. B., Lima, A. L., & Oliveira, R. S. (2013). Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist*, 199(1), 151-162.

Gotsch, S. G., Asbjornsen, H., Holwerda, F., Goldsmith, G. R., Weintraub, A. E., & Dawson, T. E. (2014). Foggy days and dry nights determine crown-level water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant, cell & environment*, 37(1), 261-272.

Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G et al. (2011). TRY—a global database of plant traits. *Global change biology*, 17(9), 2905-2935.

McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., ...& Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New phytologist*, 178(4), 719-739.

Powell, T. L., Galbraith, D. R., Christoffersen, B. O., Harper, A., Imbuzeiro, H., Rowland, L., ...& Levine, N. M. (2013). Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought. *New Phytologist*, 200(2), 350-365.

Urli, M., Porté, A. J., Cochard, H., Guengant, Y., Burrett, R., & Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree physiology*, 33(7), 672-683.



# ANNEXES

---







## **Annexe 1 Usages des plantes de forêt sèche**

---

Légende			
Sources		Usages	
Degras, 2005	Caribfruits CIRAD	Histoire	(H)
Longuefosse, 2006	Chauchix et Poulet, 2008	Alimentaire	(A)
Longuefosse, 2008	Fournet, 1990	Médicinal	(M)
TRAMIL, 2007	Fournet, 2002	Artisanal	(Ar)

Nom latin, Nom vernaculaire	Famille	Origine	Statut	Usages
<i>Amyris elemifera</i> , Bois chandelle	Rutacée	Petites Antilles	Id	(H) On utilisait le bois sec pour en faire des torches et des flambeaux
				(R) L'écorce interne possède un léger goût de citron, toute la plante contient un suc résineux et aromatique,
<i>Anacardium occidentale</i> , Anacardier	Anacardiaceae	Brésil	N	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina
				(M) adjuvant de l'hypertension artérielle et du diabète, cors et verrues, diarrhée, maux de gorge.
				(M) les feuilles contiennent de l'huile essentielle, et l'écorce contient des tanins
				(Ar) la noix procure une huile pour la mécanique automobile et une peinture anticorrosion.
<i>Annona reticulata</i> , Cachiman	Annonacée	Amérique tropicale et Antilles	Id	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina
<i>Annona squamosa</i> , Pomme cannelle			It	(A) Fruit comestible (M) éruptions cutanées, cardiotonique, digestion difficile, insecticide
<i>Artocarpus altilis</i> var <i>non seminifera</i> , Arbre à pain	Moracée	Îles du Pacifique	N	(H) Introduit pour nourrir les esclaves au Antilles vers 1790
				(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
				(A) Ce fruit féculent est riche d'usages . En pâtisserie, sa chair permet la confection de gâteaux et de farine. La popote de fruit (fleur mâle) à pain confite au sucre constitue une friandise moelleuse.
				(A) la combustion des fleurs mâles séchées est non toxique pour l'homme et toxique pour les moustiques
				(M) Alicament (M) Troubles hépatiques, adjuvants des traitements antihypertenseurs
<i>Artocarpus altilis</i> var <i>seminifera</i> , Châtaigner	Moracée	Îles du Pacifique	N	(A) Les graines brunes et allongées s'apprécient une fois bouillies. Elles servent aussi à farcir la dinde de Noël ou à agrémenter un ragoût de porc. (R) Le châtaigner pays est la variété à graine du fruit à pain. Il s'en différencie par un port moins élégant, des feuilles moins profondément découpée et un fruit recouvert d'épines molles.
<i>Artocarpus heterophyllus</i> , Jacquier	Moracée	Inde	It	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis (A) possède certainement les plus gros fruits du monde (jusqu'à 50 kg)
				(A) Bouillies, les graines se mangent comme des châtaignes. Le fruit vert s'utilise à l'instar du fruit à pain. En Asie, où le jacque est aussi populaire que la banane et la mangue, le fruit mûr s'apprécie nature ou cuit avec du lait de coco, en nectar, glace, confiture ou fruit confit.
				(A) En Thaïlande, on les consomme en chips
				(A) Conservé dans de l'eau salée, ils remplacent parfois les cornichons (A) Aux Antilles, il s'utilise à la place du citron dans le blaff, le court bouillon, les sauces à crabe ou à ouassous.
<i>Averrhoa bilimbi</i> , Bilimbi	Oxalidacée	Indonésie	It	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
<i>Averrhoa carambola</i> , Carambolier	Oxalidacée	Malaisie	It	(A) Le fruit immature de ces variétés s'utilise pour les préparations aigres-douces, dans les courts-bouillons et blaffs. (M) Adjuvant de la nutrition, anti-oxydant (Ar) Le jus des fruits verts est un excellent décapant des métaux et un détachant pour le linge, (Ar) Le bilimbi contient de l'acide oxalique qui a la propriété d'enlever la rouille des métaux et du linge.

<i>Bixa orellana</i> , Roucou	Bixacée	Amazonie	It	(H) Il est un condiment traditionnel de la cuisine antillaise (beurre rouge)
				(A) les graines fournissent un colorant alimentaire
				(M) Alicament
				(M) Adjuvant de la nutrition, anti-oxydant
<i>Bombacopsis glabra</i> , Noisetier de Cayenne	Bombacacée	Nord du Brésil, Mexique, Guyane	It	(A) Les graines peuvent se consommer crues ou grillées
				(R) Il n'existe que quelques spécimens en Guadeloupe,
<i>Bursera simaruba</i> , Gommier rouge	Burseracée	Caraïbes	Id	(H) Plante couramment utilisée dans la phytothérapie amérindienne.
				(M) Le suc aromatique passe pour un des meilleurs vulnéraires afin de guérir les plaies, les blessures, les foulures, les luxations des membres.
				(M) Présence de tanins. Les mucilages et les gommages présentent dans la résine qui s'écoule du tronc du gommier rouge ont un pouvoir adoucissant, émollient et cicatrisant que l'on utilise lors de certaines affections cutanées.
<i>Cajanus cajan</i> , Pois d'Angole	Fabacée	Indes	S	(M) Des recherches récentes sur la contribution des extraits de graines au soulagement des douleurs des drépanocytaires confirment son rang parmi les alicaments tropicaux remarquables
				(M) riches en tanins, les feuilles apaisent les diarrhées et constituent un légume très nourrissant
				(M) diarrhée, brûlures superficielles et éruptions cutanées, soins capillaires, drépanocytose
				(R) Sa plantation permet de régénérer et fertiliser le sol
<i>Cannella winterana</i> , Cannelle à puce	Canellacée	Antilles	Id	(M) On l'utilise contre les coliques, les insectes, et la fatigue
				(R) Les feuilles, froissées, dégagent une forte odeur de cassis, et en quelques secondes, font pleurer et 1 éternuer.
<i>Capparis flexuosa</i> , Mabouya	Capparacée	Bassin Caraïbe	Id	(M) Descourtiz place cette plante dans les antispasmodiques aromatiques.
<i>Cassia javanica</i> , Casse rose	Césalpiniacée	Java	It	(Ar) Confection de colliers et autres objets artisanaux
				(R) Ornementale
<i>Chrysobalanus icaco</i> , Icaquier	Rosacée	Amérique tropicale	S	(H) Jamais vraiment domestiqué, "apprivoisé" peut être mais présents dans les savanes proches des <i>ichalis</i>
<i>Chrysophyllum caimito</i> , Caimitier	Sapotacée	Grandes Antilles	Id	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina. Cet ancêtre de notre flore semble bien méconnu aujourd'hui aux Antilles françaises.
				(M) Alicament
				(M) Diarrhée légère
<i>Cinnamomum verum</i> , Cannelier	Lauracée	Sri-Lanka et sud-ouest de l'Inde	S	(M) Alicament
				(M) Digestion difficile, asthénies et états grippaux, règles douloureuses, nausées
				(Ar) L'huile essentielle est un agent antifongique pour le traitement de la banane
<i>Cissus quadrangularis</i> , Liane à eau	Vittacée		Id	
<i>Citrus hystrix</i> , Combava	Rutacée		It	(A) Se prépare en liqueur et dans des plats cuisinés
<i>Coccoloba uvifera</i> , Raisinier	Polygonacée	Amérique tropicale et sub-tropicale	It	(A) Fermenté les fruits donnent un vin pétillant
				(M) Alicament
				(M) Diarrhée, digestion difficile, cardiotonique, éruptions cutanées
				(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
<i>Cocos nucifera</i> , Cocotier	Arécacée	Sud est de l'Asie et îles du Pacifique	S	(H) Durant la guerre, la pulpe permet la fabrication d'huile et de savon aux Antilles.
				(M) Alicament
				(M) Adjuvants de la nutrition, brûlures superficielles, furoncles, soins capillaires, massages, rétention urinaire, hypertension artérielle, diabète, cholestérol, affection des voies respiratoires
				(Ar) Fibre utilisée pour la confection de l'abacca, tressage des palmes



<i>Coffea arabica</i> , Caféier	Rubiacée	Nord-est de l'Afrique	It	(H) Autrefois, la culture du café était très répandue en Basse-Terre
				(M) Fatigue intellectuelle, pneumopathies, asthmes, nausées, vertige, céphalées, courbatures, rhumatismes
				(A) Sa confiture, délicieuse, sert de base à d'autres desserts comme les tourments d'amour. Doucelette, punch et sorbet traditionnel se préparent avec le lait extrait de la pulpe.
<i>Cola nitida</i> , Kolatier	Sterculiacée	Afrique continentale tropicale	It	(M) Stimulation du Système nerveux - diurétique - cardiotonique

<i>Colocasia esculenta</i> , Madère	Aracée	Malaisie ou Chine	It	(A) Son rôle alimentaire ressort surtout en période de déficit des autres aliments de base, en raison de la rapidité de son cycle de production et la grande diversité de ses clones
				(A) L'extrémité des tiges peut se consommer comme des asperges
				(R) <i>Xanthosoma sagittifolia</i> lui est souvent associé en culture
				(R) Sa culture constitue souvent des plages homogènes dans les jardins créoles. La rapidité de son cycle offre une souplesse d'utilisation même si un fort ensoleillement est indispensable à sa tubérisation. Elle se cultive bien en association.
<i>Cordia alliodora</i> , Mapou rivièr	Boraginacée		Id	
<i>Crescentia cujete</i> , Calebassier	Bignoniacée	Amérique tropicale	S	(H) Vaisselier traditionnel des amérindiens, des esclaves et de la petite paysannerie du début du siècle dernier
				(M) Douleurs légères, contusions, coups de soleil et abcès, douleurs auriculaires
				(Ar) La calebasse connaît un renouveau d'intérêt avec de nombreuses utilisations décoratives et le développement du tourisme.
<i>Crassipetalum rhacoma</i> , Ti bonbon	Celastraceae		Id	(M) Les racines, diurétiques, ont été utilisées dans le traitement des affections des reins et de la vessie
<i>Cytherexylum fruticosum</i> , Bois carré	Verbenacée		Id	(H) Autrefois, on consommait les fruits.
<i>Elaeis guineensis</i> , Palmier d'indé	Arecacée	Amérique tropicale	N	(A) Le fruit est consommé bouilli
				(Ar) Les graines sont utilisées dans l'artisanat local
				(R) Utilisé pour l'ornement
<i>Erythroxylum havanense</i> , Bois vinette	Erythroxylacée		Id	
<i>Eugenia axillaris</i> , Merisier	Myrtacée		Id	(H) Ceuillette en forêt par les kalinas
<i>Eugenia lingustrina</i> , Merisier noir	Myrtacée		Id	
<i>Eulisia indica</i> , Pied de poule vrai	Poacée	Europe	N	(M) Dépuratif, digestion difficile, diarrhée légère, troubles hépatiques, eczéma, furoncles, foulures, entorses, contusions. Lors des veillées mortuaires, la plante entière est disposée sur le défunt afin d'éviter le gonflement du ventre
				(R) Floraison toute l'année
<i>Ficus citrifolia</i> , Figuier maudit	Moracée		Id	
<i>Ficus nymphaeifolia</i> , Figuier (grandes feuilles)	Moracée	Antilles	Id	
<i>Fortunella margarita</i> 'Nagami', Komquat long	Rutacée		It	
<i>Galactia dubia</i> , Kod a violon	Fabacée		Id	
<i>Glycyrrhiza sepium</i> , Glicérine	Fabacée	Amérique tropicale	N	(A) Les fleurs peuvent être préparées en confiture ou frites en beignets
				(M) Mycoses cutanées, plaies superficielles, piqûres d'insectes, éruptions cutanées
				(Ar) Bois dur autrefois utilisé en ébénisterie et pour la construction de chemin de fer

<i>Guaiacum officinale</i> , Gaïac	Zypophyllacée	Antilles	Id	(H) Bois autrefois surexploité dans les fours à chaux (Désirade)
				(M) Rhumatismes
				(Ar) Il entre dans la composition du bain de bouche Homéodent, croissance très lente
				(Ar) Bois imputrescible et auto-lubrifiant, autrefois utilisé pour la confection des poulis de bateaux.
				(R) Sempervirente, se défeuille en conditions extrêmes.
				(R) Espèce protégée.
<i>Gymnanthes lucida</i> , Bois marbre	Euphorbiacée		Id	

<i>Haematoxylon campechianum</i> , Campeche	Cééalpiniacée	Amérique tropicale continentale	In	(H) Il a servi autrefois de matière première pour la fabrication d'un colorant, l'hématoxyline : la Guadeloupe exportait en 1895 près de 9 000 tonnes de bois de Campêche.
				(H) Autrefois, à la campagne. On fabriquait de l'encre noire en faisant bouillir dans de l'eau citronnée du bois de Campêche et des gousses d'un Acacia (Acacia farnesiana).
				(M) Les feuilles sont stimulantes et fébrifuges ; écrasées, elles sont hémostatiques, de même que la décoction du bois et de l'écorce.
				(M) Le bois est stomachique et astringent. La décoction des feuilles est employée dans le traitement de l'eczéma.
				(M) Le Campêche est également utilisé en homéopathie contre l'angine de poitrine et les douleurs pectorales et stomacales
				(A) Comestible : les feuilles de cet arbuste aromatisent la cuisine indienne à la Réunion et à Maurice
				(Ar) Il est surtout utilisé dans la fabrication du charbon de bois, ainsi que pour faire des poteaux de clôture.
<i>Hernandia sonora</i> , Mirobolan	Hernandiacée	Amérique tropicale continentale et Antilles	In	(M) Constipation
				(Ar) Les graines sont utilisées dans la confection de colliers
				(Ar) Insecticide
<i>Heteropterys purpurea</i> , Liane caraïb	Malpigiacée		Id	
<i>Ipomea batatas</i> , Patate	Convolvulacée	Amérique tropicale	It	(A) Tubercule comestible
				(R) Pantropical par culture, parfois échappé des cultures
				(R) Floraison en décembre surtout
<i>Krugiodendron ferreum</i> , Bwa d'fè	Rhamnacée		Id	
<i>Laciasis divaricata</i> , Ti bambou	Poacée		Id	(M) Les feuilles sont réchauffantes, on les utilise en décoction.
<i>Lantana involucrata</i> , Ti baum	Verbénacée		Id	
<i>Leucena leucocephala</i> , Manval	Mimosacée		It	(Ar) Les graines sont utilisées dans l'artisanat local.
				(Ar) Son bois donne un bon charbon.
				(Ar) La plante contient un alcaloïde qui fait tomber les poils des animaux mais c'est un fourrage appréciable.
<i>Malpighia emarginata</i> , Cerisier pays	Malpigiacées	Amérique tropicale	It	(M) Alicament
				(M) Maux de gorge, état grippal, mycoses cutanées
<i>Mammea americana</i> , Abricot	Clusiacée	Antilles et Amérique centrale	Id	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina
				(M) Alicament
				(M) Digestion difficile, ulcère gastro-intestinal
				(M) Rhumatisme
				(Ar) Lotion anti-puces et anti-tiques
				(R) Les extraits et composés de la plante ont une activité insecticide et larvicide



<i>Mangifera indica</i> , Manguier	Anacardiacee	Inde	S	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
				(M) Alicament
				(M) Diarrhée, rétention hydrique, affections des voies respiratoires, rhumatismes, herpès
				(Ar) La fumée du bois éloigne les moustiques. Le bois est utilisé en ébenisterie
<i>Manilkara sapota</i> , Sapotiller	Sapotacée	Amérique centrale	S	(H) Consommation probable à la fin de l'ère Kalina
				(M) Présence de tanins. Source de phytostérols. Le fruit astringent permet de prévenir la déshydratation lors d'affections digestives.
				(Ar) Le latex fournit du chewing gum

<i>Meliococcus bijugatus</i> , Quenettier	Sapindacée	Zone allant de la Colombie jusqu'en Guyane	N	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina.
				(A) Son fruit, pelé et cuit à l'eau donne un délicieux jus à boire bien froid. Le fruit entier, mis à cuire longuement dans du sucre, permet la préparation d'un sirop servi avec du rhum.
				(A) Le noyau contient une amande à griller.
				(M) On l'utilise contre les douleurs menstruelles, les ballonnements, l'hypertension.
				(Ar) Son bois donne un bon charbon.
<i>Marinda citrifolia</i> , Noni	Rubiacee	Asie, Inde et Pakistan	N	(M) Douleurs rhumatismales, contusions, goutte, brûlures, maux de tête, maux de gorge, panaris, abcès et plaies, nervosité
				(Ar) Les racines bouillies avec de l'eau de mer procurent une teinture orangée
<i>Musa sp.</i> , Bananier	Musacée	Asie tropicale	Id	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
				(M) Adjuvant de la nutrition, ulcère gastro-intestinal, adjuvant de la cicatrisation des plaies
				(Ar) Fabrication de papier, de billets de monnaies, utilisation des graines en artisanat, fabrication de meubles en bananiers tressés
<i>Papaya carica</i> , Papayer	Caricacée	Amérique centrale	S	(M) Alicament
				(M) La papaye s'apprécie verte et crue préparée en salade mais aussi cuite en légume, ou mûre en confiture.
				(M) Troubles hépatiques, vers, abcès et furoncles, digestion difficile, plaies ulcéreuses
				(M) Fruit peu calorique, bien digéré, la papaye regorge de vitamine C (400 mg par 100 g de pulpe) et de provitamine A (1000 U.I par 100 g de pulpe).
				(M) Chaque partie de la plante contient un latex blanc riche en papaine capable de digérer les protéines. On l'utilise pour attendrir les viandes ou le lambi.
<i>Passiflora laurifolia</i> , Pomme liane	Passifloracée		It	(H) Ceuillette en forêt par les kalinas
				(M) Cata plasse de feuilles lors d'affections cutanées
<i>Passiflora suberosa</i> , Pomme liane batard	Passifloracée		It	
<i>Paullinia plumieri</i> , Liane persil	Sapindacée		Id	(Ar) Les graines sont utilisées dans l'artisanat local
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> ,	Euphorbiacée		Id	(M) Le latex est vomitif et purgatif. Il est surtout utilisé contre les cors, les callosités et les verrues.
<i>Persea americana</i> , Avocatier	Lauracée	Amérique centrale	It	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina.
				(M) Croissance et convalescence, hypertension artérielle, règles insuffisantes, diarrhée légère
<i>Pimenta racemosa</i> , Bois d'inde	Myrtacée	Antilles et Venezuela	Id	(M) Alicament
				(M) Rhumatismes et contusions, états grippaux, douleurs dentaires, céphalées
<i>Pisonia subcordata</i> , Mapou	Nyctaginacée	Antilles	Id	
<i>Pithecellobium unguis-cati</i> , Griffe à chatte	Mimosacée	Amérique centrale	N	(M) L'écorce est amère, astringente et fébrifuge
				(Ar) Les graines sont utilisées dans l'artisanat local

<i>Plumbago scandens</i> , Collant	Plumbaginacée		Id	
<i>Psidium cattleianum</i> <i>Sabin</i> , Goyave-fraise	Myrtacée	Est du Brésil	It	(A) Sa saveur douce et aromatique rappelle celle de la fraise, d'où son nom, il se consomme cru ou en jus. (A) A l'île de la Réunion, de délicieuses tartes, gelées, glaces ou punch sont confectionnés. (M) Particulièrement riche en vitamine C (50 mg pour 100 g). (R) Cet arbuste rustique de 2 à 5 m de haut sert de haie ornementale fruitière. Il peut rapidement devenir envahissant, une peste végétale.
<i>Psidium guajava</i> , Goyavier	Myrtacée	Amérique du Sud	S	(H) Plantes des ichali de l'ère Kalina. C'est le symbole même des plantes de statut cultivé-spontané du fardin créole, (M) Diarrhée, troubles cutanés superficiels, nervosité

<i>Punica granatum</i> , Grenadier	Punicacée	Asie occidentale	It	(M) Alicament (M) Le sambu est une boisson extraite des graines, utilisée dans les cures de régénération et d'amincissement (M) Vers (ténia), maux de gorge, diarrhée A Java et Sumatra, le fruit participe aux cérémonies traditionnelles. En Inde, la pulpe séchée au soleil s'utilise en épice.
<i>Rauvolfia vinds</i> , Ti bwa lèt	Apocynacée		Id	(M) Cette espèce possède un latex vénéneux, aussi faut-il utiliser cette plante avec une grande prudence. (M) L'extrait d'écorce, mélangé à de l'huile de Karapat (Ricin), peut être utilisé en applications locales contre les parasites cutanés. (M) La décoction de l'écorce sert dans le traitement des ulcères.
<i>Ricinus communis</i> , Ricin	Euphorbiacée	Afrique	S	(Ar) Son huile permet d'incorporer le roucou pour la fabrication de la teinture-protection corporelle. (M) Plaies superficielles, douleurs rhumatismales, traumatismes, contusions et massages sportifs, constipations (M) La ricine, principe toxique, isolée des graines de ricin est une arme biologique fabriquée illégalement pour des attentats terroristes
<i>Saccharum officinarum</i> , Canne à sucre	Poacée	Sud-est asiatique	It	(H) Espèce fabriquée par l'homme à partir de plusieurs espèces sauvages et cultivée dans presque chaque île des Petites Antilles, (A) Tubercule comestible (M) Adjuvant de la nutrition, plaies du diabétique
<i>Samanea saman</i> , Arbre de pluie	Mimosacée	Amérique tropicale	N	(A) La pulpe de la gousse est appréciée à Cuba (Ar) Les graines sont utilisées dans l'artisanat local
<i>Sanseveria hyacinthoides</i> , Sandragon	Draecenacée		N	
<i>Scleria lithosperma</i> ,	Cypéracée		Id	
<i>Sideroxylon salicifolia</i> , Acomat	Sapotacée		Id	
<i>Solanum racemosum</i> , Picanié	Solanacée	Antilles	Id	
<i>Spondias cytharea</i> Sonnerat, Cythère	Anacardiacée		It	(H) *Plantes introduites par les Européens dans les ichalis (A) Le fruit à peine mûr se cuit avec du sucre puis se conserve tel quel dans son sirop ou en confiture. Le fruit jaune, mou et de saveur musquée, s'apprécie frais. (A) En Asie, les jeunes feuilles, acides, se mangent en légume. (M) Maux de gorge, infections cutanées, diarrhée (Ar) La gomme fluide qui exsude du tronc peut servir de colle
		Île de la Société (Pacifique Sud)		
<i>Spondias mombin</i> , Mombin	Anacardiacée			(A) On ne mange guère directement le fruit, mais on en fait des gelées et de confitures (M) Présence de tanins. Muclages et gommés. Antidiarrhéique. Les feuilles contiennent des dérivés de salicylés, tanins, composés phénoliques, aux propriétés antibactériennes, antivirales et anti-inflammatoire lors d'affections respiratoire, fièvre élevée, (cataplasme) démangeaison, urticaire, allergie. (M) Salade médicinale avec les bourgeons (Ar) On travaillait autrefois la partie tubéreuse de l'écorce : bouchons ; cachets, couvercles, tabatières.
<i>Stenotaphrum secundatum</i> , Chien dents	Poacée	Europe	It	(M) Dépuratif, rétention urinaire, hypertension artérielle, coliques néphrétiques

<i>Stygmaphyllum diversifolium</i> , Liane à ravet	Malphigiacée		Id	(M) On utilise cette espèce en thé contre la grippe
<i>Syzygium jambas</i> , Pomme rose	Myrtacée	Inde et de Malaisie	It	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis (A) La pulpe se mange fraîche, cuite avec d'autres fruits, en gelée et en punch.
<i>Syzygium malaccense</i> , Pomme d'eau	Myrtacée		It	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis

<i>Tamarinus indica</i> , Tamarinier	Césalpiniacée	Afrique	N	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
				(A) Le fruit se consomme cru, en jus ou confiture
				(M) Constipation, troubles hépatiques, rétention hydrique, calculs urinaires
				(M) Le jus de tamarin peut diminuer l'absorption de certains médicaments (M) Hépatoprotecteur, le jus de tamarin a la réputation de prévenir la gueule de bois.
<i>Trichostigma octandrum</i> , Miret	Phytolaccacée		Id	
<i>Triphasia trifolia</i> , Sitwonnél	Rutacée	Asie du Sud-Est	It	(A) On consomme le fruit en punch ou confiture
				(Ar) La pulpe du fruit, mélangée à de la suie, a été utilisée comme vernis pour les souliers
<i>Vangueria madagascariensis</i> , Tamarinier d'Inde	Rubiaceae	Madagascar	It	(H) Plantes introduites par les Européens dans les ichalis
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> , Lépine blanc	Rutacée		Id	
<i>Ziziphus mauritiana</i> , Pomme surette	Rhamnaceae	Zone allant du sud de la Chine à l'Afghanistan, de Malaisie et du Queensland	It	(A) L'aspect du fruit et sa saveur varie selon les variétés. Elle se consomme fraîche ou écrasée avec de l'eau en jus rafraîchissant. Le punch de macération se révèle exquis. En Inde, ce fruit très apprécié se conserve séché ou confit.



## **Annexe 2 Description morpho anatomique des espèces étudiées**

---



# *Bursera simaruba*

(Burseraceae)

## Répartition

Amérique centrale, Amérique du sud, Grandes et petites Antilles

## Description générale de l'espèce

Arbre de 5 à 15 m de hauteur. Diamètre du tronc de 20 à 80 cm, brillant, brun rougeâtre. Ecorce brun rouge, très fine.

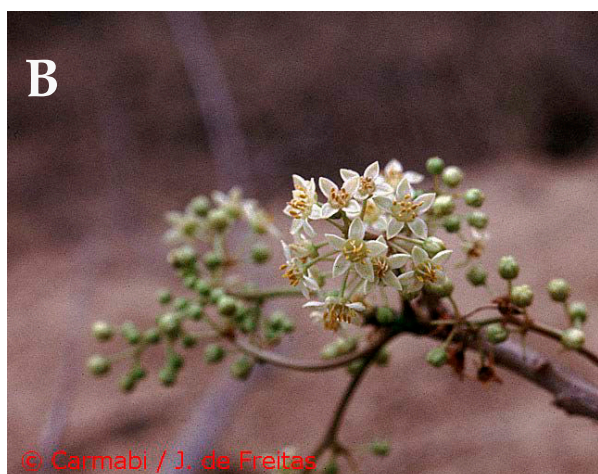
Floraison: avril-juin

Fructification: septembre-octobre

## Ecologie

Se rencontre dans les bosquets secs, forêts xérophiiles dégradées ou secondaires, forêt mésophylle. Sur sols calcaires ou volcaniques entre 0 et 300 m d'altitude.

Tempérament héliophile, xérophiile



**Figure 1 : Photographie d'ensemble et de détails de *B. simaruba*. A : individu adulte, B: Inflorescences, C : fruits.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Photographie B et C de la Figure 1 tirées respectivement de [http://www.dcbiodata.net/explorer\\_resources/Pictures/Plants/Plants%20B/](http://www.dcbiodata.net/explorer_resources/Pictures/Plants/Plants%20B/) [http://www.tramil.net/fototeca/imageDisplay.php?id\\_elem=108&famil=BURSERACEAE](http://www.tramil.net/fototeca/imageDisplay.php?id_elem=108&famil=BURSERACEAE)

## Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait blanc crème, non distinct de l'aubier, très tendre et très léger (0,30-0,40 g/cm<sup>3</sup>), à grain plutôt fin maille très fine à peine visible.
- Pores disséminés, isolés ou accolés radialement par 2 à 4, au nombre de 10 à 20 par mm<sup>2</sup>, difficilement visibles à l'œil nu (diamètre moyen de 100 à 130 µm). Perforations des éléments vasculaires uniques ; taille des ponctuations intervasculaires allant de 10 à 14 µm.
- Parenchyme très rare (cellules juxtavasculaires) ou absent.
- Rayons 4- à 6-sériés, au nombre de 4 ou 5 par mm, de structure sub-homogène à légèrement hétérogène : cellules couchées au centre et 1, parfois 2 ou 3 rangées de cellules carrées et dressées aux extrémités. Ponctuations radiovasculaires à peine plus grosses que les intervasculaires. Présence de canaux moyens à gros (30 à 70 µm de diamètre en moyenne). Cristaux plus ou moins fréquents dans les cellules terminales.
- Fibres cloisonnées, à ponctuations simples

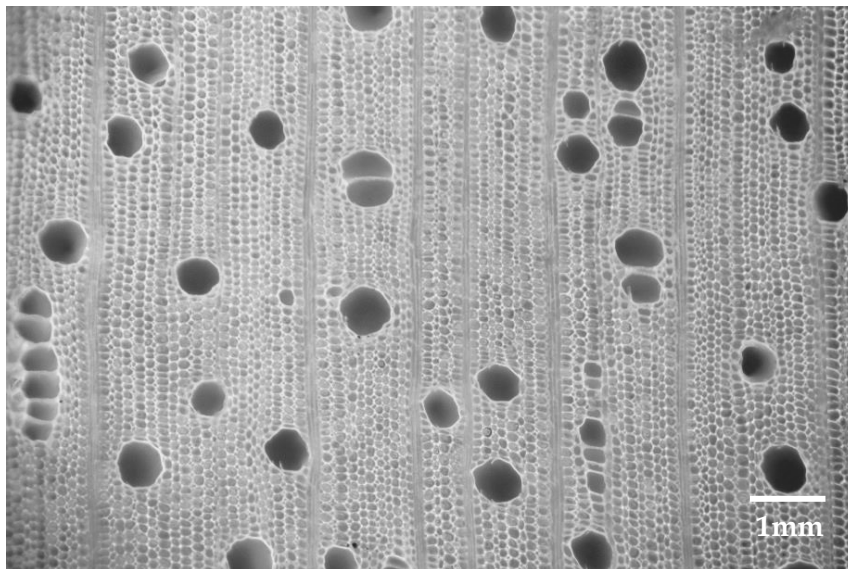


Figure 2: Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *B. simaruba*.

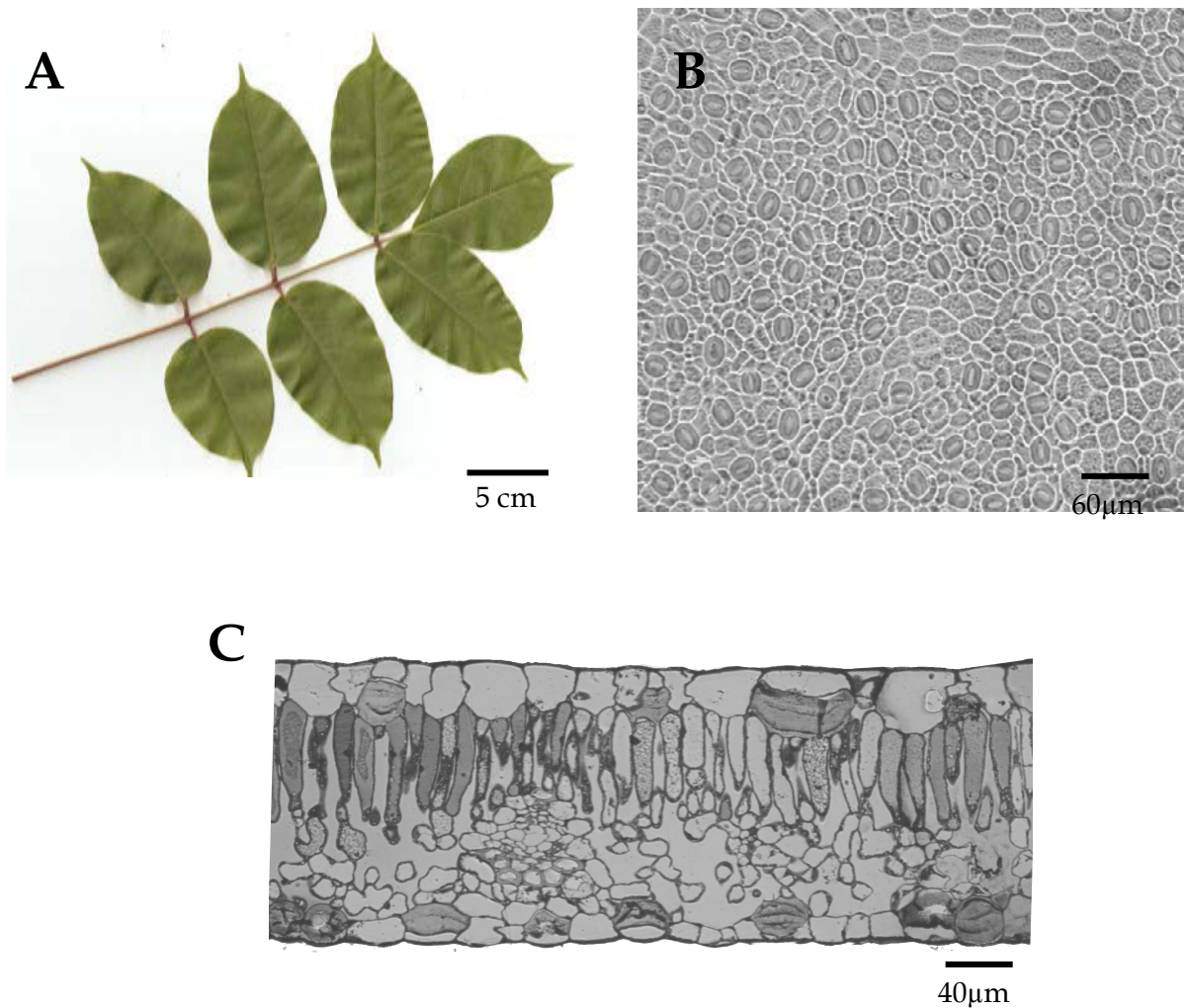
## Anatomie foliaire

Feuilles composées imparipennées de 3 à 9 folioles, alternes.

Feuille hypostomatique, 110 stomates par mm<sup>2</sup> et ostiole de 13μm de longueur.

Epiderme constitué d'une simple assise cellulaire. Parenchyme palissadique constitué d'une seule assise cellulaire avec des cellules peu jointives.

Feuilles homobariques



**Figure 3 : Morphologie et anatomie foliaire de *B. simaruba*.** A : Photographie de feuille, B : photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C : photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale semi fine de limbe.



## Usages

La résine de *B. simaruba* obtenue à partir de l'écorce et du tronc fait l'objet de diverses utilisations, brûlée, elle repousse les insectes et sa forte odeur de térébenthine en a fait un produit largement utilisé dans la fabrication d'encens. Elle intervient aussi dans la confection de colle, résines, vernis et revêtements hydrofuges (Floridata). Les Indiens Caraïbes de la Dominique utilisaient traditionnellement la résine en cataplasme pour traiter les contusions (Longuefosse, 2008). De récentes études pharmacologiques ont démontrées la présence de molécules dans les feuilles ayant une activité anti inflammatoire (Carretero et al, 2008 ; Nogueraa et al 200) et antibactérienne (Yasunka et al 2005). En Martinique, la décoction des feuilles est employée pour le « mal estomak ». En Guadeloupe, la tisane de l'écorce séchée passe pour antidiabétique (Longuefosse 2008).

Son bois est très mou et très léger, c'est un des bois les moins denses au monde. Il est peu durable car sensible aux insectes et aux champignons (Rollet, 2010). Cependant, en Haïti, il est utilisé pour confectionner des tambours.

## Références

Carretero, M. E., López-Pérez, J. L., Abad, M. J., Bermejo, P., Tillet, S., Israel, A., & Noguera-P, B. (2008). Preliminary study of the anti-inflammatory activity of hexane extract and fractions from *Bursera simaruba* (Linneo) Sarg.(Burseraceae) leaves. *Journal of ethnopharmacology*, 116(1), 11-15.

Floridata [http://www.floridata.com/ref/B/burs\\_sim.cfm](http://www.floridata.com/ref/B/burs_sim.cfm)

Fournet J., Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, 2002 CIRAD-Gondwana éditions

Longuefosse JL, *Plantes médicinales caribéennes, tome 2*, Editions Orphie, 2008, 249 p.

Noguera, B., Díaz, E., García, M. V., San Feliciano, A., López-Perez, J. L., & Israel, A. (2004). Anti-inflammatory activity of leaf extract and fractions of *Bursera simaruba* (L.)Sarg (Burseraceae). *Journal of ethnopharmacology*,92(1), 129-133.

Rollet B. et coll. Arbres des Petites Antilles, 2010 ONF

Yasunaka, K., Abe, F., Nagayama, A., Okabe, H., Lozada-Pérez, L., López-Villafranco, E., ... & Reyes-Chilpa, R. (2005). Antibacterial activity of crude extracts from Mexican medicinal plants and purified coumarins and xanthonnes.*Journal of ethnopharmacology*, 97(2), 293-299.

# *Citharexylum spinosum*

(Verbenaceae)

## Répartition

Antilles, Nord de l'Amérique du sud

## Description générale de l'espèce

Arbre de 8 à 20m, diamètre du tronc jusqu'à 1m. Ecorce grise ou brunâtre. Rameaux tétragones.

Floraison : mai-novembre

Espèce brévidécidue

## Ecologie

Disséminé en forêts perturbées, forêts sèches, fourrés littoraux ou de crête, sur terrains calcaires ou volcaniques entre 0 et 600m d'altitude.

Héliophile, xéromésophile, colonise les anciennes cultures et les forêts perturbées

A



B



C



Figure 4 : Photographie d'ensemble et de détails de *C. spinosum*. A : individu adulte, B: Inflorescences, C : Fruit.

### Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait beige clair jaunâtre, non différencié de l'aubier, à grain fin, avec du contrefil ou un fil finement ondulé, mi-dur et mi-lourd ( $0,70-0,85 \text{ g/cm}^3$ ).
- Pores disséminés, dessinant parfois une légère zone semiporeuse, isolés ou accolés radialement par 2 ou 3, au nombre de 15 à 30 par  $\text{mm}^2$ , parfois rendus perceptibles à l'œil nu par leurs contenus blancs malgré leur finesse (diamètre moyen de  $70-80 \mu\text{m}$ )
- Perforations des éléments vasculaires uniques, très exceptionnellement en réseau; taille des ponctuations intervasculaires de l'ordre de 5 ou 6  $\mu\text{m}$ .
- Parenchyme en bandes marginales et juxtavasculaires rarement en manchon complet. Files de cellules composées de (1)-2-(4) éléments.
- Rayons en majorité 3-sériés, au nombre moyen de 5 ou 6 par  $\text{mm}$ , de structure sub-homogène à peu hétérogène cellules couchées au centre et 1, parfois 2 ou 3 rangées de cellules carrées aux extrémités. Ponctuations radiovasculaires identiques en taille aux intervasculaires.
- Fibres cloisonnées, à ponctuations simples.

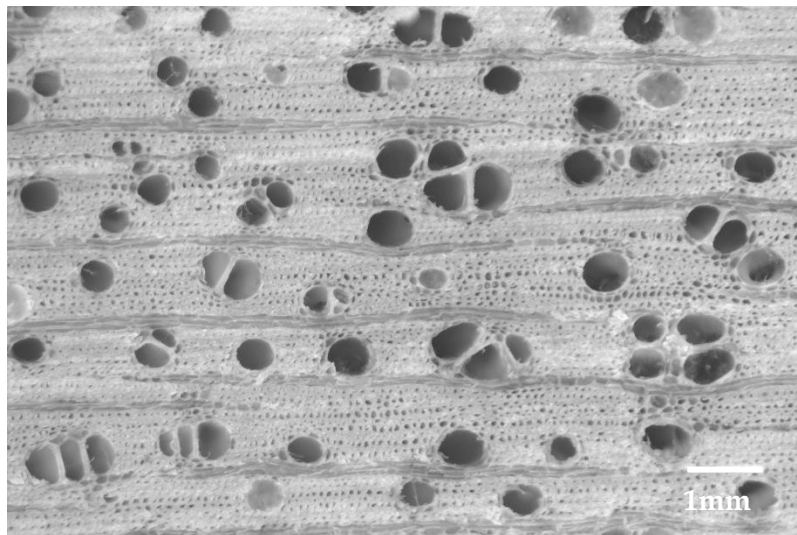


Figure 5 : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *C. spinosum*



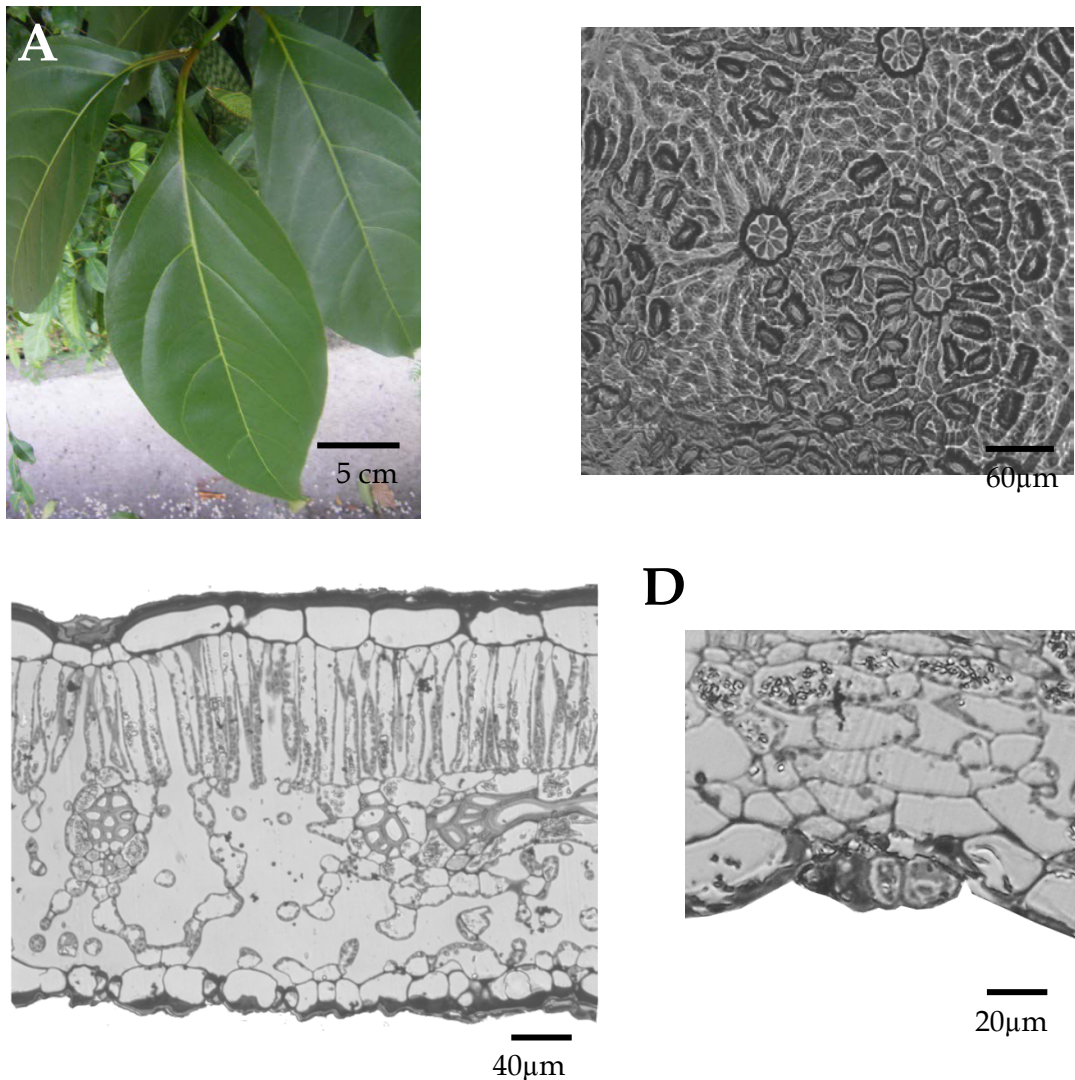
## Anatomie foliaire

Feuilles simples opposées, elliptiques, apex arrondi au sommet. Pétiole orange à nervures secondaires saillantes sur les deux faces.

Limbe hypostomatique présentant de nombreux trichomes sur la face adaxiale et abaxiale. 61 stomates par mm<sup>2</sup>, longueur d'ostiole 16µm.

Epiderme constitué d'une simple assise cellulaire, parenchyme palissadique constitué d'une seule assise cellulaire, cellules peu jointives.

Feuilles homobariques.



**Figure 6 : Morphologie et anatomie foliaire de *C. spinosum*.** A Photographie de feuille, B photographie microscopique d'empreinte épidermique de la face adaxiale du limbe, C photographie microscopique d'une coupe transversale de limbe D : détail d'un trichome de la face adaxiale du limbe.

## Usages

Le bois de *C. spinosum* est employé pour des constructions grossières nécessitant une résistance aux termites et la pourriture type piquets de barrières (Francis). En ethnomédecine, les feuilles de *Citharexylon spinosum* sont utilisés pour les entorse (Boulogne et al. 2011). Les études pharmacologiques ont prouvé que cette espèce possède des propriétés antibactériennes (Chariandy et al., 1999), des propriétés antioxydantes (Siddique Khan et 2012) et vermifuges (Lans 2007). Le charbon actif de graines de *C. spinosum* peut être utilisé comme adsorbant peu coûteux pour le traitement de plomb de l'eau (Largitte et al. 2012).

## Références

Boulogne I, Germosén-Robineau L, Ozier-Lafontaine H, Fleury M, Loranger-Merciris G (2011) TRAMIL ethnopharmacological survey in Les Saintes (Guadeloupe, French West Indies): a comparative study. *J Ethnopharmacol* 133:1039-1050

Chariandy C, Seaforth CE, Phelps R, Pollard G, Khambay B (1999) Screening of medicinal plants from Trinidad and Tobago for antimicrobial and insecticidal properties. *J Ethnopharmacol* 64:265-270

Francis JK *Citharexylum fruticosum* L. Péndula, fiddlewood.

Fournet J., Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, 2002 CIRAD-Gondwana éditions

Khan MR, Siddique F (2012) Antioxidant effects of *Citharexylum spinosum* in CCl<sub>4</sub> induced nephrotoxicity in rat. *Experimental and Toxicologic Pathology* 64:349-355

Largitte L, Gervelas S, Tant T, Dumesnil P, Lodewyckx P (2012) Influence of the surface properties of the Bois carré seeds activated carbon for the removal of lead from aqueous solutions. *Eurasian Chem. Technol. J* 14:201-210

Lans C (2007) *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*. *Journal of ethnobiology and ethnomedicine* 3:13

Rollet B. et coll. *Arbres des Petites Antilles*, 2010 ONF

# *Guapira fragrans*

(Nyctaginaceae)

## Répartition

Antilles, Nord de l'Amérique du sud

## Description générale de l'espèce

Arbres très commun dépassant 80 cm de diamètre. Ecorce grise, rugueuse par les lenticelles rondes.

Espèce sempervirente pouvant être partiellement défeuillée en saison sèche.

Floraison toute l'année.

Fructification avril juillet octobre.

## Ecologie

Espèce à l'écologie très plastique, que l'on retrouve dans toutes les formations végétales entre 0 et 950m d'altitude et sur tout type de sol. Supporte la pleine lumière et le couvert.



**Figure 7 : Photographie d'ensemble et de détails de *G. fragrans*. A : individu adulte, B: inflorescences, C : fruits.<sup>2</sup>**

<sup>2</sup> Photographies B et C de la Figure 7 tirées respectivement depuis [http://botany.si.edu/antilles/WestIndies/getonerecord\\_Emu.cfm?ID=7031](http://botany.si.edu/antilles/WestIndies/getonerecord_Emu.cfm?ID=7031) [http://www.dcbiodata.net/explorer\\_resources/Pictures/Plants/Plants%20G/](http://www.dcbiodata.net/explorer_resources/Pictures/Plants/Plants%20G/)



### Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait blanchâtre ou blanc grisâtre, indistinct de l'aubier, mi-dur mais léger (0,60 g/cm<sup>3</sup>), à grain très grossier dû aux gros îlots de liber inclus au nombre de 4 à 8 par mm<sup>2</sup>, toujours finement contrefilé.
- Pores accolés radialement par 2 à 4 et formant de courtes files sur le côté adaxial des îlots de liber, peu nombreux (3 à 6 par mm<sup>2</sup>) et indistincts à l'œil nu (diamètre moyen de 65 à 100 µm). Perforations des éléments vasculaires uniques; taille des ponctuations intervasculaires variant de 5 à 7 µm.
- Parenchyme rare, autour des pores et des îlots de liber. Files de cellules étagées, fusiformes ou composées de 2 éléments. Présence de gros cristaux styloïdes en bordure du liber.
- Rayons 1-sériés, localement ou totalement étagés, au nombre de 6 à 9 par mm, de structure plutôt hétérogène; cellules couchées à allongement faible et variable. Ponctuations radiovasculaires identiques en taille aux intervasculaires.
- Fibres à ponctuations fines, apparemment simples.

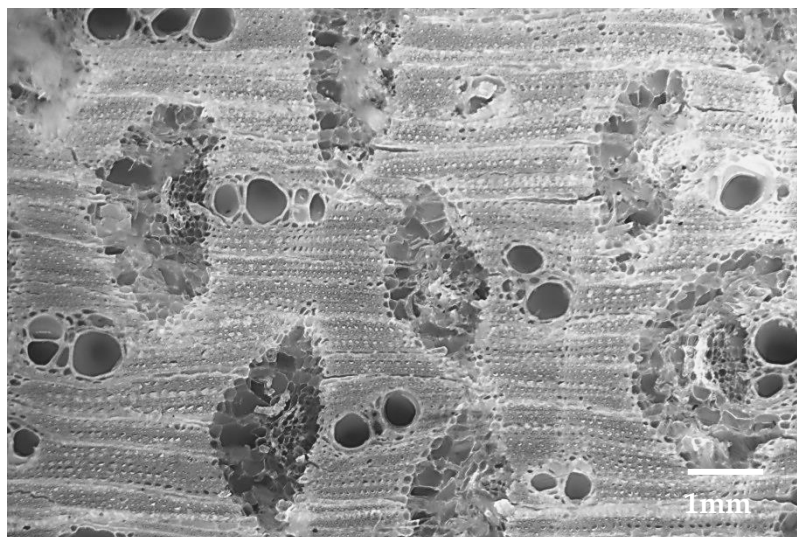


Figure 8 : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *G. fragrans*

## Anatomie foliaire

Feuilles simples opposées lustrées sur le dessus plus pale et mates dessous. Présence de gales brunes très fréquentes.

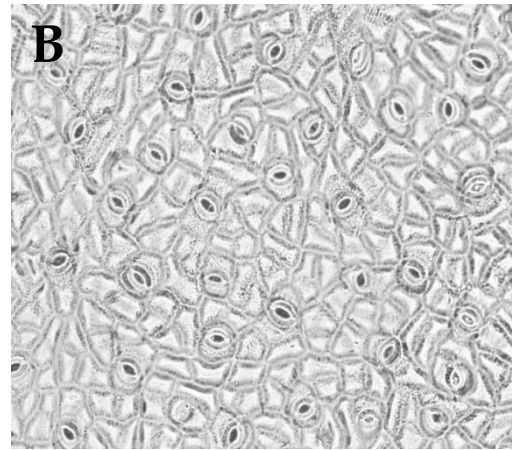
Feuille hypostomatique avec 53 stomates par mm<sup>2</sup>, ostile de 16µm de longueur.

Epiderme constitué d'une simple assise cellulaire. Parenchyme palissadique constitué de deux assises cellulaires.

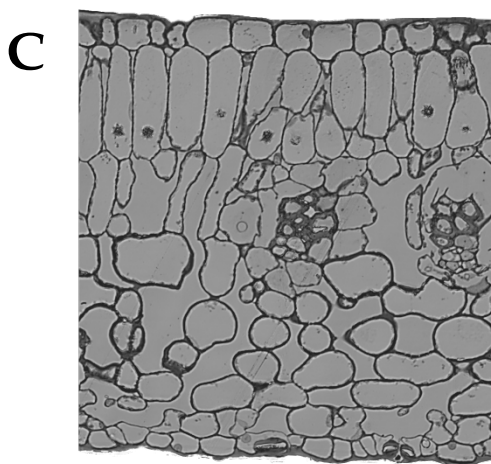
Feuilles homobariques.



5 cm



60µm



60µm

**Figure 9 : Morphologie et anatomie foliaire de *G. fragrans*.** A : Photographie de feuille, B : photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de limbe.

## Usages

Des principes antifongiques sont présents dans les tiges de *Guapira fragrans*(Fowler 2014).

## Références

Fowler, K. (2014). Dereplication and Prioritization of Natural Product Extracts for Antifungal Drug Discovery (Doctoral dissertation, University of Mississippi).

Fournet J., Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, 2002 CIRAD-Gondwana éditions

Rollet B. et coll. Arbres des Petites Antilles, 2010 ONF

# *Sideroxylon salicifolium*

(Sapocateae)

## Répartition

Antilles, Amérique centrale

## Description générale de l'espèce

Arbre atteignant 25 m de haut et 30 cm de diamètre. Ecorce grise et noire fissurée longitudinalement.

Floraison de mai à juin.

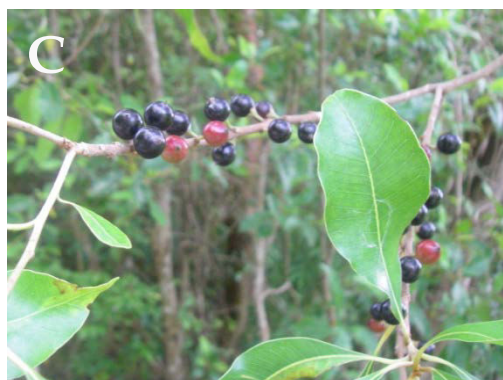
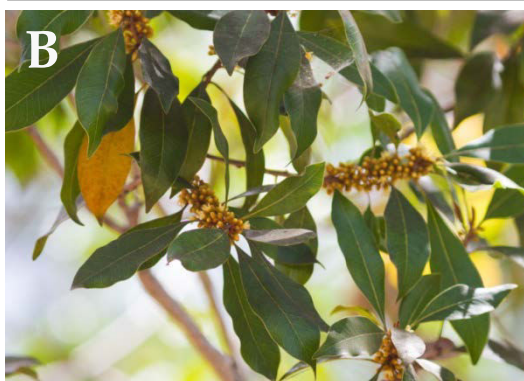
Fructification en aout septembre.

Espèce sempervirente.

## Ecologie

Forêts xérophile fourrés littoraux mornes et falaises sur sol calcaire entre 0 et 200m d'altitude.

Tempérament xérophile, semi héliophile, accepte un certain couvert.



**Figure 10 : Photographie d'ensemble et de détails de *S. salicifolium*. A: individu adulte, B: inflorescences, C: fruits.<sup>3</sup>**

<sup>3</sup> Photographie B et C de la Figure 10 tirées respectivement depuis <https://www.inaturalist.org/observations/1442810> [http://botany.si.edu/antilles/WestIndies/getonerecord\\_Emu.cfm?ID=7031](http://botany.si.edu/antilles/WestIndies/getonerecord_Emu.cfm?ID=7031)



### Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait brun rose à brun rouge différencié de l'aubier beige gris. Grain fin, maille imperceptible, densité de 0,80 à 1,10.
- Pores très souvent accolés radialement donnant l'impression d'une disposition en files radiales, au nombre de (10)-20 à 30 par mm<sup>2</sup>, indistincts à l'œil nu (diamètre moyen de 60 à 90 μm), souvent obstrués par des thylls. Perforations des éléments vasculaires uniques ; taille des ponctuations intervasculaires de 4 à 6 μm.
- Parenchyme en chaînettes fines très nombreuses. Files de cellules composées de 3 à 6 éléments
- Rayons 1-2-sériés au nombre de 10 à 15 par mm, de structure hétérogène : cellules couchées au centre avec plus de 4 rangées de cellules carrées et dressées aux extrémités. Ponctuations radiovasculaires grosses à très grosses, rondes, ovales à étirées.
- Fibres à ponctuations simples.

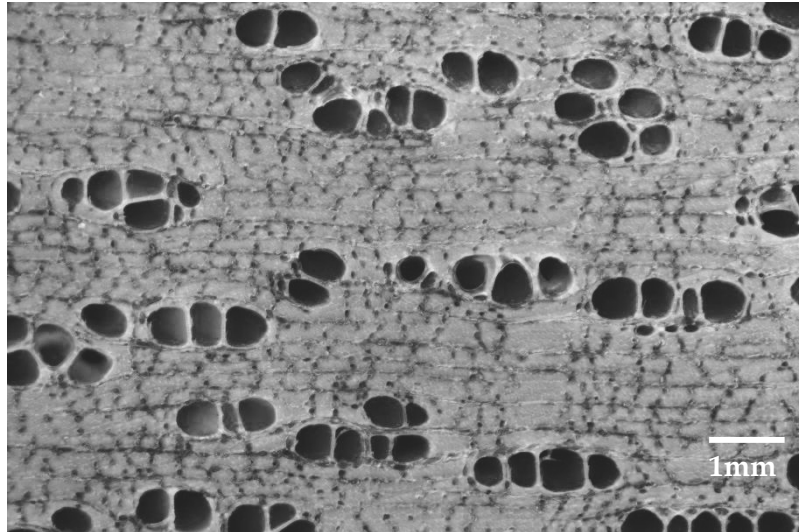


Figure 11 : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *S. salicifolium*



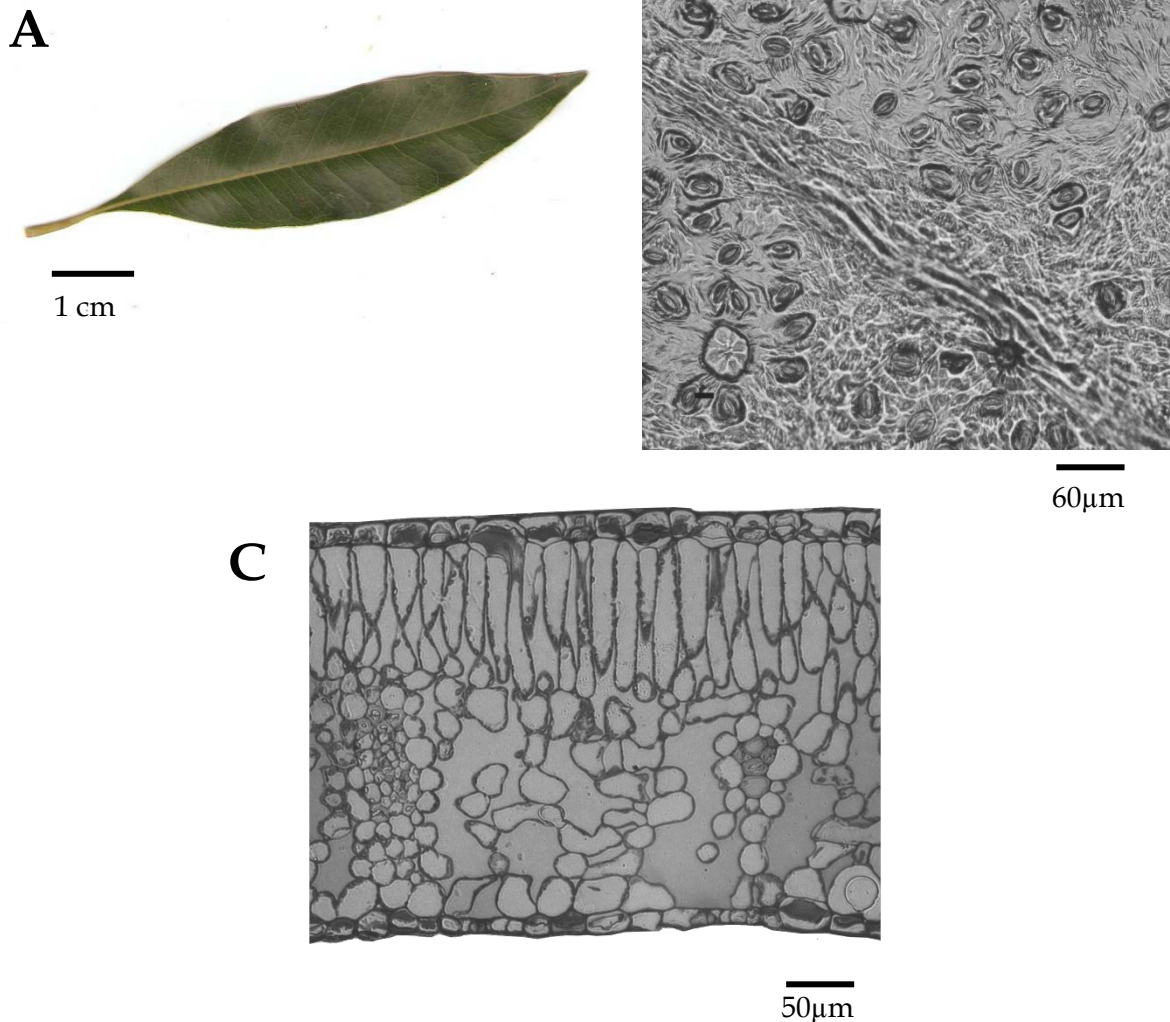
## Anatomie foliaire

Feuilles groupées à l'extrémité des rameaux, alternes.

Feuilles hypostomatiques avec 40 stomates par mm<sup>2</sup>, ostiole de 17 μm de longueur.

Epiderme constitué d'une simple assise cellulaire, parenchyme palissadique constitué d'une assise cellulaire.

Feuilles homobariques.



**Figure 12 : Anatomie et morphologie foliaire de *S. salicifolium*.** A : Photographie de feuille, B : photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C : photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de limbe.

## Usages

Bois résistant aux tarets et à la pourriture, facile à travailler. Utilisé en constructions lourdes submergées dans l'eau de mer, carbets et ébénisterie (Arcia Chavez et al 2012), instruments aratoires, rayons et jantes de roues de charrettes, nasses de pêche. Le latex peut être utilisé pour la fabrication de chewing gum (Rollet)

## Références

Arcia-Chavez M., Molina-Pelegrin M.S.Y., Sosa-Lopez M.S.A.Puigperez I.A., Figueredo-Fernandez I.J.L., Rodriguez-Gerra T.M., Riquenes-Valdes T.E. (2012). Arboles mas usados en la construccion de viviendas en zonas montanosas de Guisa Revista Forestal Baracoa, 31, 2.

Fournet J., Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, 2002 CIRAD-Gondwana éditions

Rollet B. et coll. Arbres des Petites Antilles, 2010 ONF

# *Charianthus alpinus*

(Melastomataceae)

## Répartition

Endémique des Petites Antilles

## Description générale de l'espèce

Petit arbre atteignant 10 m de haut et rarement 10 cm de diamètre, souvent couvert de mousses et d'épiphytes.

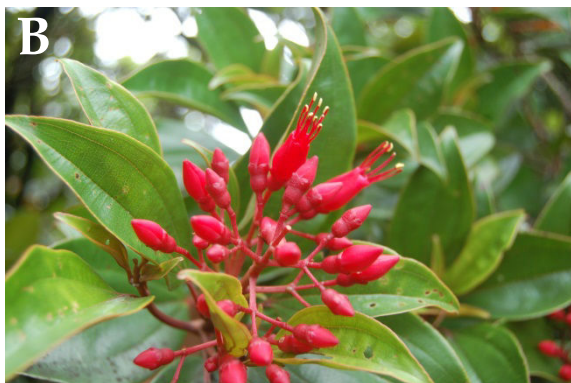
Floraison février, mars, avril, juin, juillet, septembre à novembre.

Espèce sempervirente.

## Ecologie

Se retrouve en forêts d'altitudes et fourrés de sommets entre 600 et 1400 m d'altitude.

Tempérament héliophile.



**Figure 13 : Photographie d'ensemble et de détails de *C. alpinus*. A : individu adulte, B : inflorescences, C : fruits.**

### Anatomie du bois (Detienne et Jacquet)

- Bois parfait beige gris clair, indistinct de l'aubier, tendre et léger (0,60-0,70 g/cm<sup>3</sup>), à grain fin.
- Pores disséminés, isolés ou accolés radialement par 2 ou 3, au nombre de 10 à 15 par mm<sup>2</sup>, perceptibles à la loupe (diamètre moyen de 60 à 80 μm). Perforations des éléments vasculaires uniques ; ponctuations intervasculaires ornées, de 4 ou 5 μm de diamètre.
- Parenchyme limité à de rares cellules juxtavasculaires.
- Rayons 1-sériés, au nombre de 13-15 par mm, de structure hétérogène: cellules carrées et cellules très légèrement dressées. Ponctuations radiovasculaires identiques ou peu différentes en taille aux intervasculaires.
- Fibres cloisonnées à ponctuations simples. Des fibres à parois plus minces, disposées en bandes courtes, apparaissent à la loupe comme du parenchyme sur la section transversale.

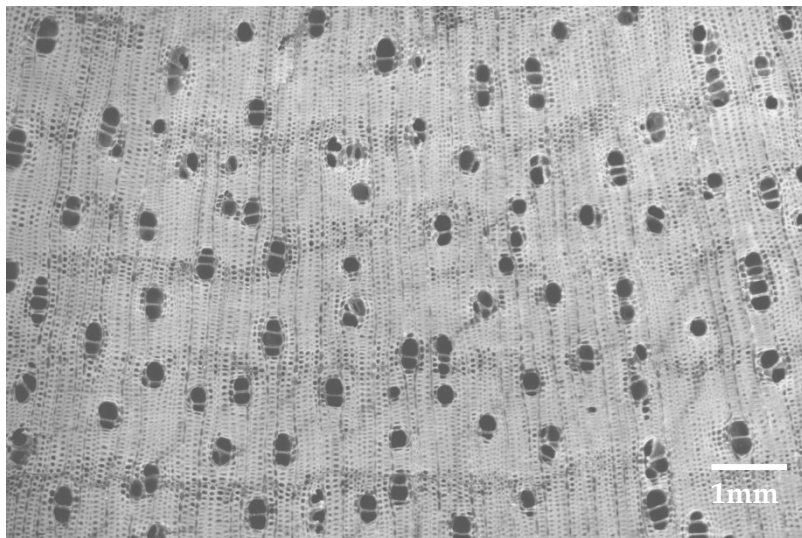


Figure 14 : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *C. alpinus*



## Anatomie foliaire

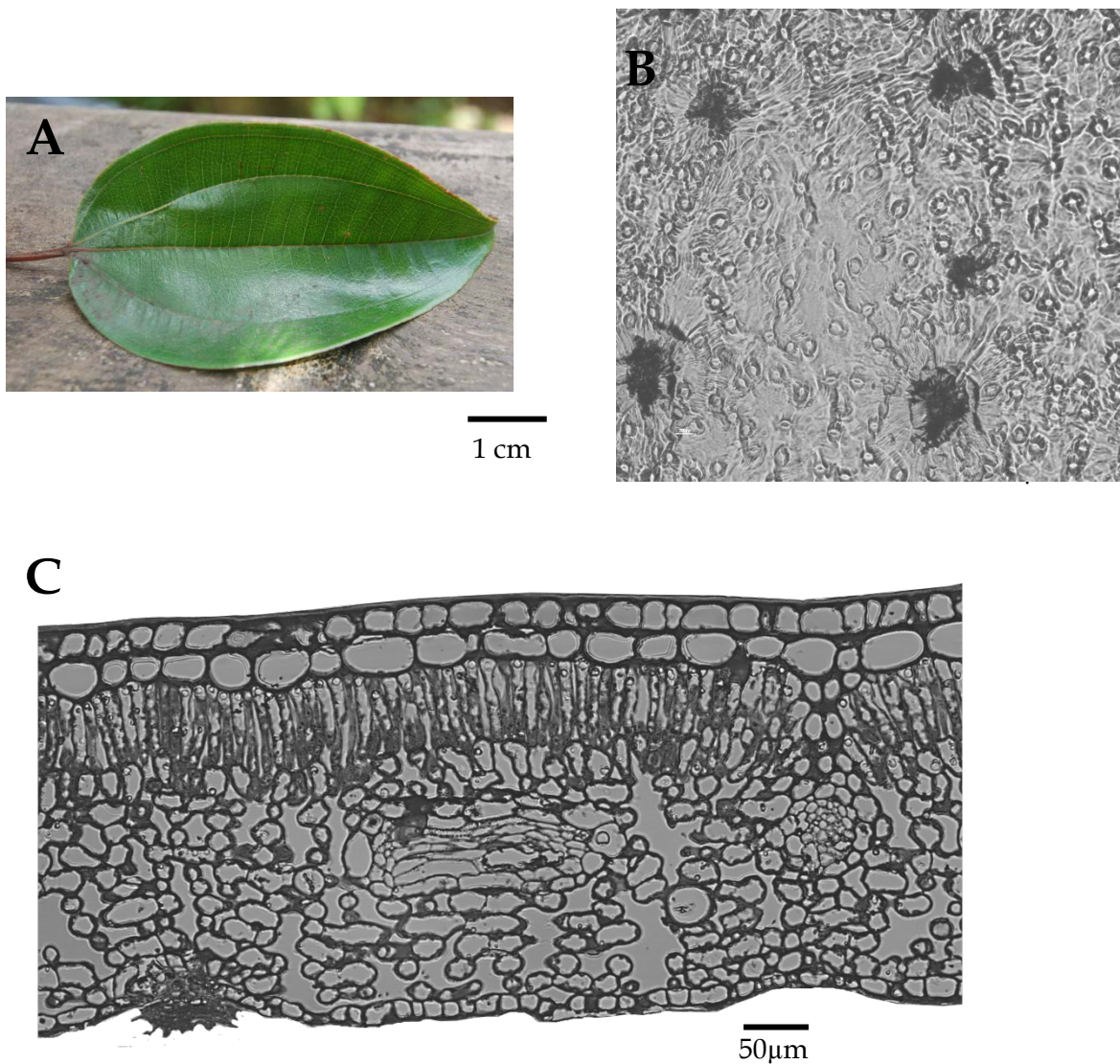
Feuilles simples opposées elliptiques lancéolées à 5 nervures palmées. Pétiole carmin.

Feuilles hypostomatiques avec 180 stomates par  $\text{mm}^2$ , ostiles de  $7\mu\text{m}$  de longueur. Présence de trichomes sur la face inférieure du limbe.

Epiderme constitué d'une double assise cellulaire, parenchyme palissadique constitué d'une assise cellulaire, très compact.

Feuilles hétérobariques.

Stomates : densité stomatique, longueur d'ostiole



**Figure 15 : Anatomie et morphologie foliaire de *C. alpinus*.**A: photographie de feuille, B: photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C : photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de limbe.

# *Ilex sideroxyloides*

(Aquifoliaceae)

## Répartition

Endémique des Antilles

## Description générale de l'espèce

Arbre de 15-25m de hauteur pouvant atteindre 100 cm de diamètre. Réduit à l'état d'arbuste sur les sommets. Ecorce gris jaune verdâtre, rugueuse par des lenticelles marrons en files longitudinales.

Floraison de janvier à mars

Fructification de mars à octobre

Espèce sempervirente.

## Écologie

Se retrouve en forêts dense et d'altitudes et fourrés de sommets entre 100 et 1350 m d'altitude.

Tempérament héliophile

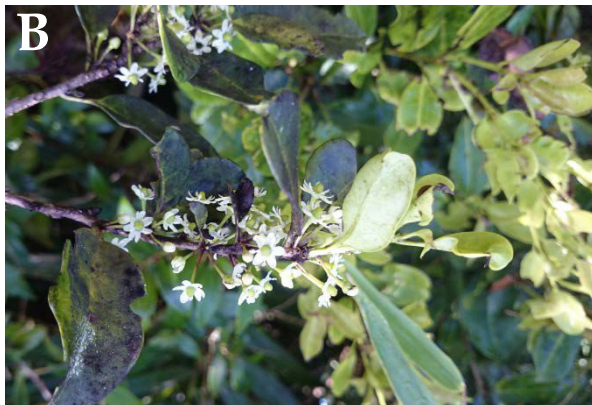


Figure 16 : Photographie d'ensemble et de détails de *I. sideroxyloides*. A : individu adulte, B: inflorescences, C : fruits.



### Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait blanchâtre à beige gris clair, non différencié de l'aubier, plutôt dur et lourd (0,75-0,85 g/cm<sup>3</sup>), à grain fin, à maille large bien visible.
- Pores disséminés, isolés ou accolés radialement par 2 à 4, invisibles à l'œil nu (55 à 70 µm de diamètre), au nombre de 20 à 30 par mm<sup>2</sup>. Perforations des éléments vasculaires en grilles avec 15 à 35 barreaux; ponctuations intervasculaires d'environ 6 à 8 µm de diamètre, mais parfois très étirées, disposées en rangées horizontales.
- Parenchyme abondant mais peu visible, en cellules isolées et chaînettes courtes dispersées. Files de cellules composées de 4 à 8 éléments. Présence de cristaux en chaînes.
- Rayons de 2 tailles, les uns 1-sériés composés de cellules dressées, les autres 6- à 15-sériés avec des cellules couchées au centre et des cellules carrées et dressées en bordure et aux extrémités. En section transversale on compte environ 8 à 11 rayons (dont 2 multisériés par mm). Ponctuations radiovasculaires parfois plus grosses et plus allongées que les intervasculaires. Cristaux fréquents, solitaires ou par 2, parfois par 4, dans des cellules recloisonnées.
- Fibres à ponctuations aréolées, avec des épaississements spiralés dans I. sideroxyloïdes.

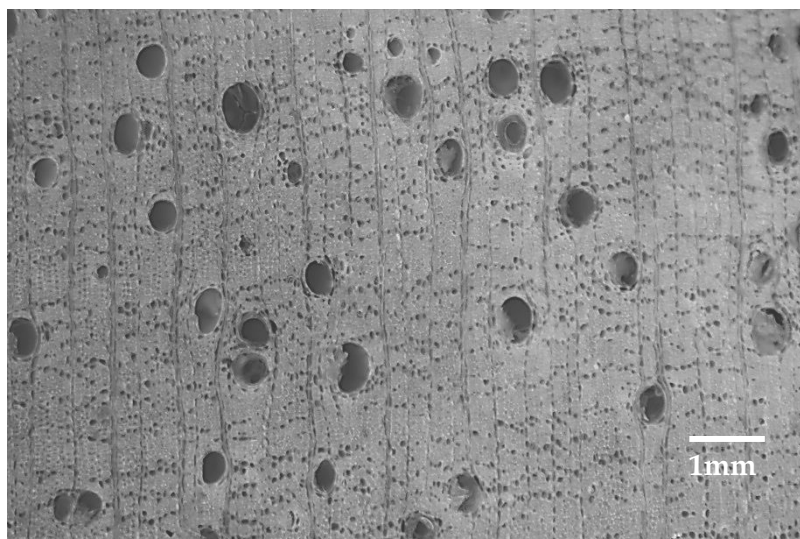


Figure 17 : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *C. alpinus*

## Anatomie foliaire

Feuilles simples, alternes elliptiques, presque sans acumen, à bord révo­luté, très cassantes. Les jeunes feuilles sont dentées, les vieilles feuilles deviennent noires.

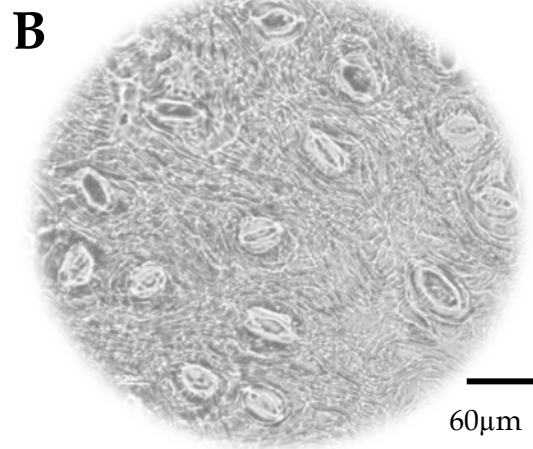
Feuilles hypostomatiques avec 60 stomates par mm<sup>2</sup>, ostioles de 14µm de longueur.

Epiderme constitué d'une simple assise cellulaire, parenchyme palissadique constitué d'une assise cellulaire.

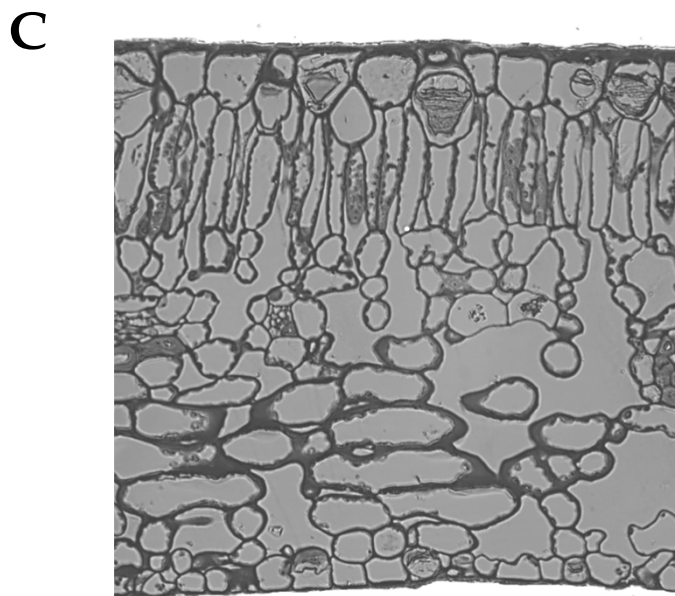
Feuilles homobariques.



0.5 cm



60µm



50µm

**Figure 18 : Anatomie et morphologie foliaire de *I. sideroxyloides*.** A : photographie de feuille, B : photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de limbe.



## **Usages**

Menuiserie, meubles courants. Arbre de chasse (Rollet 2010)

## **Références**

Fournet J., Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, 2002 CIRAD-Gondwana éditions

Rollet B. et coll. Arbres des Petites Antilles, 2010 ONF

# *Rapanea Trinitatis*

(Myrsinaceae)

## Répartition

Petites Antilles, Suriname

## Description générale de l'espèce

Arbuste ou petit arbre de 7m de haut et 35 cm de diamètre. Ecorce beige, grosses lenticelles rondes ou en boutonnières verticales.

Floraison de février à juin

Espèce sempervirente.

## Ecologie

Se retrouve en forêts dense et d'altitudes et entre 500 et 1000 m d'altitude.

Tempérament héliophile



**Figure 19** : Photographie d'ensemble et de détails de *I. sideroxyloides*. A : individu adulte, B : fruits.<sup>4</sup>

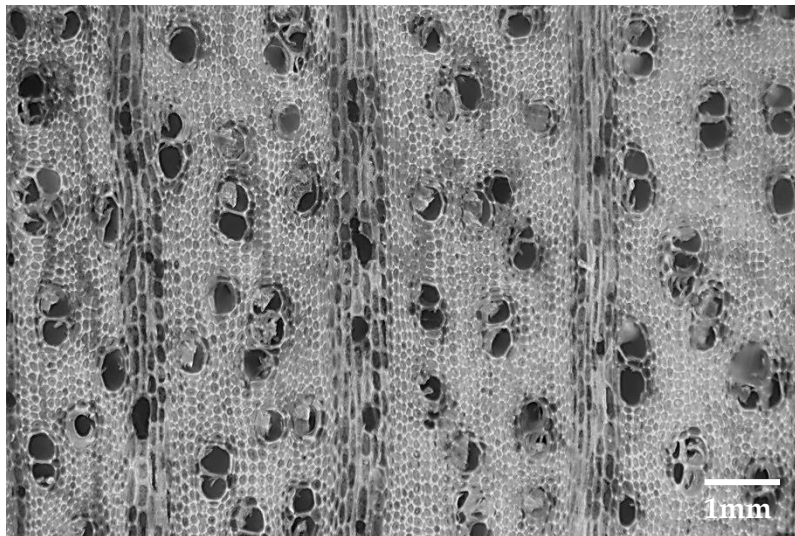
---

<sup>4</sup>Photographie B issue de

[http://www.plantsystematics.org/imgs/kcn2/t/Primulaceae\\_Myrsine\\_sp\\_3829.html](http://www.plantsystematics.org/imgs/kcn2/t/Primulaceae_Myrsine_sp_3829.html)

## Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait beige rose clair, peu ou pas distinct de l' aubier, mi-dur et mi-lourd (environ 0,85 g/cm<sup>3</sup>), à grain fin mais aspect grossier, maille large bien visible.
- Pores disséminés, très souvent accolés radialement par 2 à 4, au nombre de 30 à 40 par mm<sup>2</sup>, non perceptibles à l' œil nu (diamètre moyen d' environ 80 µm). Perforations des éléments vasculaires uniques ; taille des ponctuations intervasculaires de l' ordre de 3 ou 4 µm.
- Parenchyme rare, limité à quelques cellules juxtavasculaires.
- Rayons 6- à 15-sériés, au nombre de 1 par mm, de structure hétérogène : cellules couchées à allongement variable et cellules carrées au centre, cellules dressées en bordure et aux extrémités. Présence de grosses cellules à mucilage rouge orangé.
- Ponctuations radiovasculaires extrêmement rares.
- Fibres à ponctuations fines, aréolées



**Figure 20** : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *C. alpinus*

## Anatomie foliaire

Feuilles simples, alternes oblancéolées à bouts arrondis. A consistance de cuir. Nombreux petits points et traits pellucides.

Feuilles hypostomatiques avec 70 stomates par mm<sup>2</sup>, ostioles de 15μm de longueur.

Epiderme constitué d'une assise cellulaire, parenchyme palissadique constitué d'une assise cellulaire. Présence de glandes dans le mésophile.

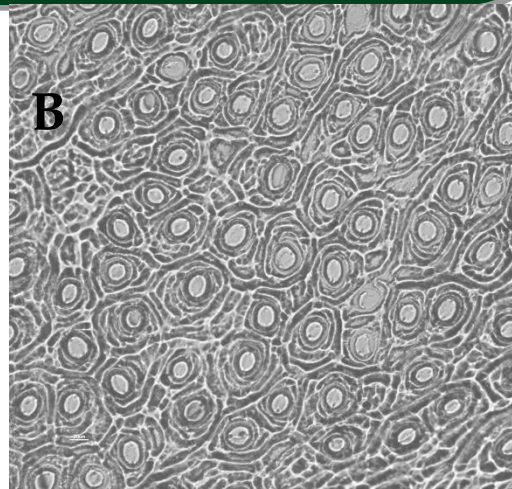
Feuilles homobariques.

A



1 cm

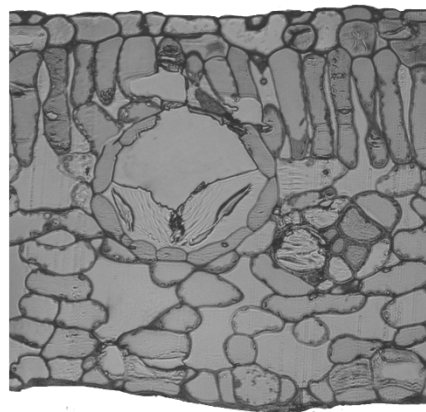
B



C



D



100μm

**Figure 21 : Anatomie et morphologie foliaire de *R. trinitatis*.** A : Photographie de feuille, B : photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de limbe. D : photographie en microscopie photonique du détail de glande mésophyllienne.



# *Richeria grandis*

(*Euphorbiaceae*)

## Répartition

Petites Antilles, Trinidad, Nord de l'Amérique du sud, Venezuela, Brésil

## Description générale de l'espèce

Arbre de 20m de haut et 80 cm de diamètre.  
Ecorce beige, finement fissurée.

Floraison en janvier, février, mai, juillet, septembre à novembre.

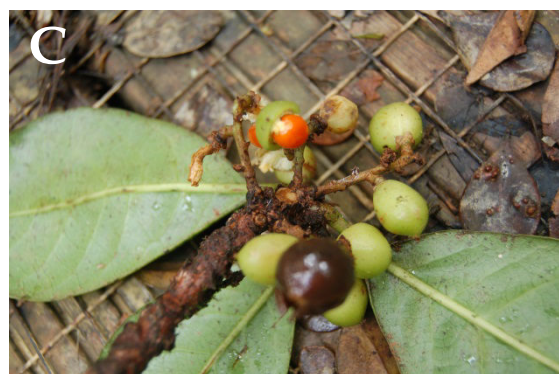
Fructification de janvier à mai

Espèce sempervirente.

## Ecologie

Se retrouve en forêts dense entre 150 et 950 m d'altitude.

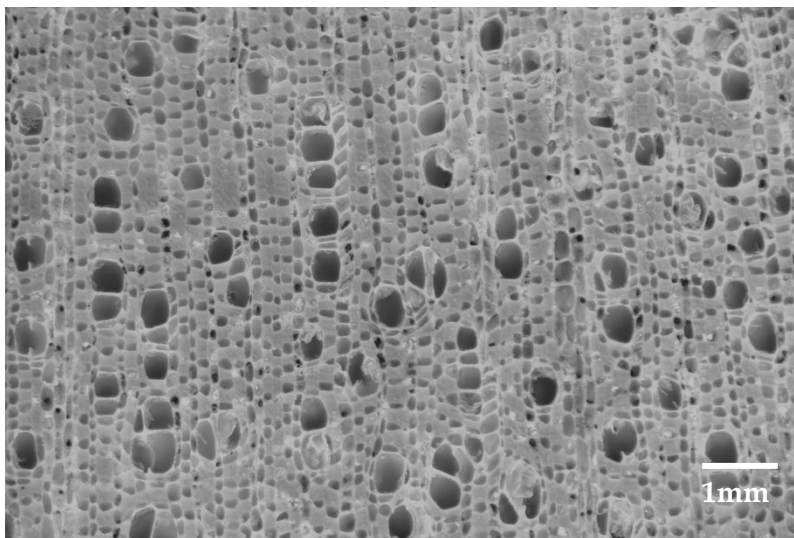
Tempérament héliophile



**Figure 22 : Photographie d'ensemble et de détails de *R. grandis*. A : individu adulte, B: inflorescences, C : fruits.**

### Anatomie du bois (Rollet 2010)

- Bois parfait beige ocré, non différencié de l'aubier, pouvant devenir brun clair violacé en vieillissant, plutôt tendre, mi-lourd (0,55-0,70 g/cm<sup>3</sup>), à grain fin, maille distincte.
- Pores disséminés, isolés ou accolés radialement par 2 ou 3, au nombre de 10 à 12 par mm<sup>2</sup>, à peine visibles à l'œil nu (diamètre moyen de 110 à 140 μm). Perforations des éléments vasculaires uniques, quelques uns très rares en grille avec 6 à 12 barreaux ; taille des ponctuations intervasculaires variant de 10 à 13 μm.
- Parenchyme en petites chaînettes nombreuses alternant plus ou moins régulièrement avec 1 ou 2 rangées de fibres. Files de cellules composées de 4 à 8 éléments.
- Rayons de 2 tailles distinctes, les uns 1-sériés composés de cellules dressées, les autres 3-4-(5)-sériés avec des rangées de cellules carrées et de cellules peu allongées horizontalement au centre et plusieurs rangées de cellules dressées aux extrémités. En section transversale on compte environ 8 rayons par mm, dont 3 multisériés. Ponctuations radiovasculaires grosses et allongées.
- Fibres à ponctuations fines, indistinctement aréolées.



**Figure 23** : Photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de carotte de tronc de *C. alpinus*

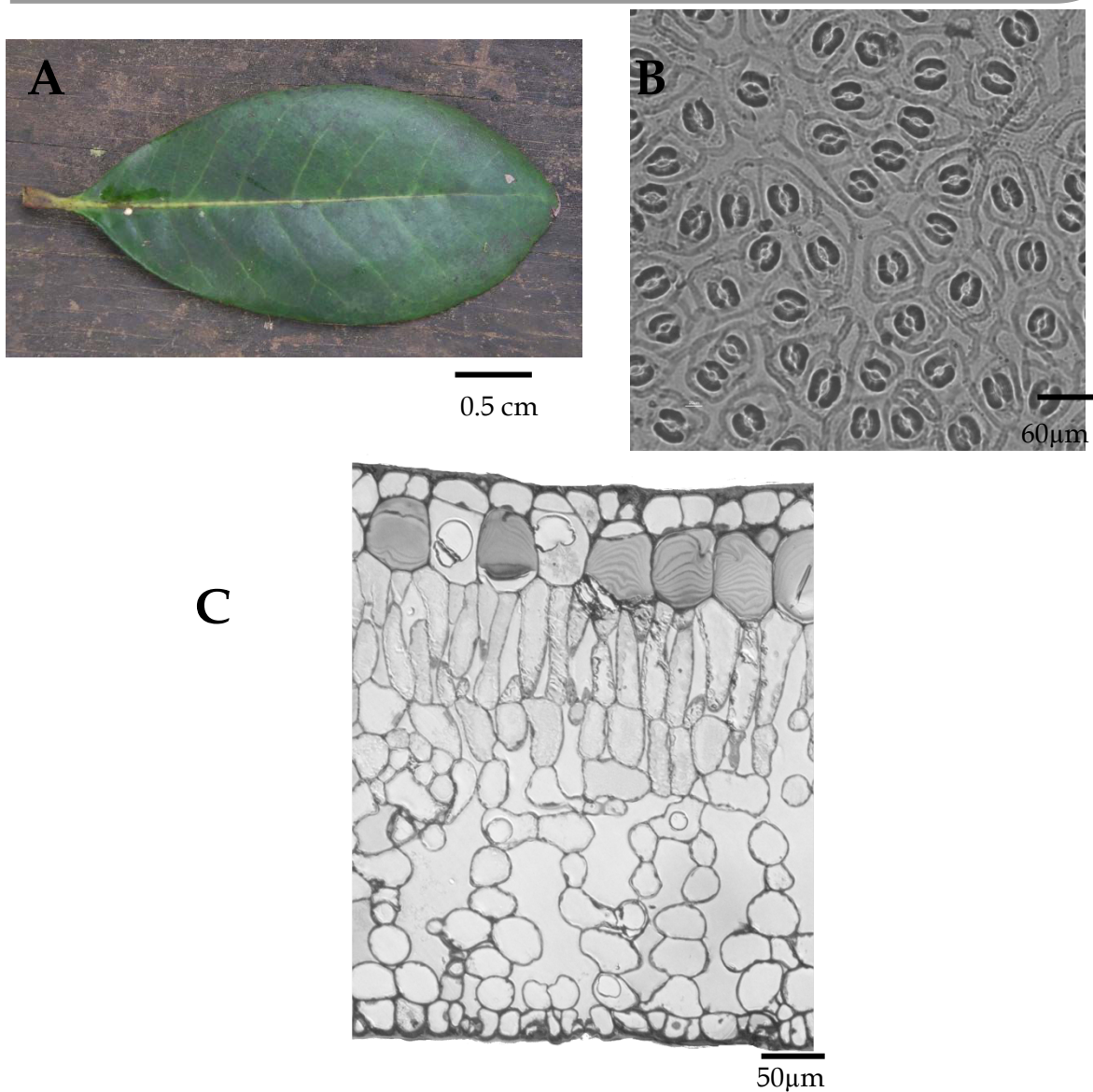
## Anatomie foliaire

Feuilles simples, alternes souvent groupées à l'extrémité des rameaux, épaisses et charnues présentant souvent des galles.

Feuilles hypostomatiques avec 60 stomates par mm<sup>2</sup>, ostiole de 18μm de longueur.

Epiderme constitué de deux assises cellulaires, parenchyme palissadique constitué de deux assises cellulaires

Feuilles homobariques.



**Figure 24 : Anatomie et morphologie foliaire de *R. grandis*.** A : Photographie de feuille, B : photographie en microscopie photonique d'empreinte épidermique de la face inférieure du limbe, C photographie en microscopie photonique d'une coupe transversale de limbe.

## Usages

Le bois rouge foncé est utilisé pour la construction, charpente, menuiserie, cloisons parquets, bateaux. L'écorce était réputée pour être antisyphilitique, Le macérat aqueux et la décoction d'écorce est traditionnellement utilisé comme aphrodisiaque. Les indiens caraïbes ne blessaient aucun richeria lorsqu'ils allaient chasser car il croyaient que la chasse serait alors un succès.

## Références

Fournet J., Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, 2002 CIRAD-Gondwana éditions

Rollet B. et coll. Arbres des Petites Antilles, 2010 ONF



## Annexe 3 Elaboration d'un indice de résistance à la sécheresse

---

La construction d'un modèle décisionnel sur le logiciel DEXi suit généralement quatre grandes étapes :

### **Etape 1 : Sélection/structuration des traits dans une arborescence.**

Nous avons choisi d'agréger trois traits : la marge de sécurité hydraulique ( $\Psi_{\min}-P_{50}$ ), le maintien de la croissance en situation de contrainte hydrique et la phénologie en un indicateur unique approchant la résistance à la sécheresse (Index TDR).

### **Etape 2 : Définition de la gamme de valeurs que pourront prendre tous les traits (nombre et intitulés des classes qualitatives)**

Pour chaque trait, nous avons défini une gamme de valeurs résumées tableau A3-1

Tableau A3-1 Gamme de valeurs qualitatives choisie pour chaque trait

Trait	Marge de sécurité hydraulique	Maintien de la croissance	Phénologie
	Marge très réduite	Maintien	Sempervirent
Gamme de valeur	Marge réduite	Faible diminution	Brevidécidu
	Marge large	Forte diminution	Décidu
	Marge très large		

### **Etape 3 : Choix d'un mode d'évaluation pour chaque critère d'entrée (indicateurs).**

Les variables quantitatives calculées, la marge de sécurité hydraulique et la diminution du taux de croissance en situation de contrainte ont été discrétisées en variables qualitatives compatibles avec le logiciel DEXi grâce à des valeurs-seuils.

La définition des valeurs-seuils pour la marge de sécurité s'est appuyée sur la base de données publiée par Choat et al 2012. Nous avons isolées les données des angiospermes adultes de forêt tropicale saisonnière et de forêt denses humides. Leur description statistique nous a

permis de choisir 4 classes qualitatives basées sur les quartiles (Tableau A3-2). A chaque espèce a été attribuée une classe (très réduite, réduite, large, très large).

Tableau A3-2 Valeurs seuils déterminant les classes qualitatives concernant la marge de sécurité

Valeurs seuils (MPa)	Classe qualitative
-0,95 ; 0,08	Marge très réduite
0,08 ; 0,49	Marge réduite
0,49 ; 0,8	Marge large
0,8 ; 2,2	Marge très large

La définition de la gamme de valeur et des valeurs-seuils pour le maintien de la croissance en situation de contrainte hydrique s'est basée sur notre jeu de données, 3 classes qualitatives ont été choisies (forte diminution, faible diminution, maintien) et sont présentées Tableau A3-3.

Tableau A3-3 Valeurs seuils déterminant les classes qualitatives concernant le maintien de la croissance en situation de contrainte hydrique.

Valeurs seuils (%)	Classe qualitative
0 ; 33	Maintien
33 ; 66	Faible diminution
66 ; 100	Forte diminution

#### **Etape 4 : Définition des règles d'agrégation entre les critères (pondérations)**

Un poids égal a été appliqué à chaque trait.