



HAL
open science

Variations saisonnières des flux de CO₂ et H₂O au niveau des feuilles et des troncs des arbres de la canopée en forêt tropicale humide guyanaise

Clément Stahl

► **To cite this version:**

Clément Stahl. Variations saisonnières des flux de CO₂ et H₂O au niveau des feuilles et des troncs des arbres de la canopée en forêt tropicale humide guyanaise. Sylviculture, foresterie. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2010. Français. NNT : 2010NAN10049 . tel-01748554

HAL Id: tel-01748554

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01748554v1>

Submitted on 29 Mar 2018

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.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Thèse

Présentée pour l'obtention du titre de
Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I
en Biologie Forestière par

Clément STAHL

Variations saisonnières des flux de CO₂ et H₂O au niveau des feuilles et des troncs des arbres de la canopée en forêt tropicale humide guyanaise

Soutenance publique le 7 juillet 2010

Membres du jury :

M. Hervé COCHARD	DR., INRA, Clermont-Ferrand	Rapporteur
M. Serge RAMBAL	IRHC., CNRS, Montpellier	Rapporteur
M. Daniel EPRON	Prof., UHP Nancy-I	Examinateur
Mme. Florence MAUNOURY-DANGER	MC., UPV Metz	Examinatrice
M. Damien BONAL	CR., INRA, Nancy	Co-Directeur de thèse
M. Bernard THIBAUT	DR., CNRS, Montpellier	Directeur de thèse

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier Damien Bonal pour m'avoir donné la possibilité de m'épanouir dans l'univers hautement complexe que représente la forêt tropicale humide.

Il a toujours su faire preuve d'une disponibilité sans limite et d'une grande patience.

Je lui suis reconnaissant pour son envie de partager et de transmettre son savoir en écophysiologie forestière.

Je voudrais remercier Bernard Thibaut pour son encadrement et son accueil au sein de l'UMR Ecofog.

Je voudrais également remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Côté Guyanais, mes pensées se dirigent vers mes compagnons d'aventures : de jour, de nuit, sous la pluie, dans les bas-fonds, dans les airs, avec ou sans les moustiques.....

Merci à Jean-Yves Goret, Benoit Burban et Jocelyn Cazal qui ont toujours été prêts à accomplir des prouesses dans la bonne humeur. Chapeau messieurs ! Sans vous rien n'aurait été possible. Loin d'être un enfer vert, les conditions d'expérimentation en forêt tropicale ne sont pas toujours des parties de plaisir..... Grâce à vous, je garde un très bon souvenir de cette aventure multifonctions, multi échelle ! Sincèrement merci.

Je n'oublie pas non plus les nombreuses mains au service de Guyaflux qui ont également participé à cette aventure : le premier Félix, puis Sarah, Céline, Jérémy, Juliette et Zachari. Merci!

J'ai eu la chance de partager le bureau et de bons moments avec Laetitia puis Sandra B et également des discussions enrichissantes et enthousiastes avec Sandra P., Claire, Tancrede, Tim, Chris, Jacques.

La bonne ambiance du labo s'est également poursuivie en dehors des murs du campus ; pour cela, je salue Fabien, Ervan, Marion, Lulu, Camillo, Carolina, Emile, Sophie, Anaïs, les Boudinots et les Parcouris.

Côté Nancy, je salue Sandrine, Rana, Pauline et Nico pour leur bonne humeur. Je pense aussi à Daniel, avec qui j'ai passé de bonnes et (trop) longues soirées à Champenoux

Merci aussi à Louise, Josie, Catherine et Noëlle pour leur disponibilité en Guyane et à Rosine et André à Champenoux.

Je tiens à remercier l'INRA et le CNRS pour leur soutien financier, ainsi que le GIP-Ecofor pour l'appui financier aux expérimentations (ORE-Forêt).

Merci à mes parents, mon frère et Armelle pour leur soutien constant, à 7000 km (Guyane) comme à 700 km (Nancy). Merci de croire toujours en moi.

Merci à Armelle pour les très belles illus d'arbres

Mes pensées vers Nolwenn,
Merci pour ta patience et tes encouragements.

Liste des abréviations :

FTH : forêt tropicale humide

TFF : habitat de haut de colline (*Terra firme* forest)

SFF : habitat de bas-fond (Seasonally flooded forest)

Amax : assimilation en lumière non limitante ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

C/N : rapport carbone sur azote

Chlo : teneur en chlorophylle surfacique ($\mu\text{g cm}^{-2}$)

CV : coefficient de variation (%)

dflux : densité de flux de sève (litre $\text{dm}^2 \text{ h}^{-1}$)

dfluxstd : densité de flux de sève standardisée pour un rayonnement global de 1000 W m^{-2}

Eg : respiration de croissance des troncs ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Em : respiration de maintenance des troncs ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Es : efflux de CO_2 des troncs ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Es25 : efflux de CO_2 des troncs standardisé à $25 \text{ }^\circ\text{C}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Ese : efflux de CO_2 des troncs à l'échelle de l'écosystème ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}_{\text{sol}} \text{ s}^{-1}$)

gs : conductance stomatique ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

D : densité de l'aubier ou de l'écorce (g cm^{-3})

ISWC : indice de teneur en eau (m)

LAI : indice de surface foliaire (m m^{-2})

LMA : masse foliaire surfacique (g m^{-2})

Na : azote surfacique (g m^{-2})

Q_{10} : coefficient d'augmentation de la respiration pour une augmentation de la température de 10°C

RCG : taux de changement de circonférence (Rate change of growth) (mm j^{-1})

Réco : respiration à l'échelle de l'écosystème ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}_{\text{sol}} \text{ s}^{-1}$)

Rf : respiration foliaire standardisé à $25 \text{ }^\circ\text{C}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Rfe : respiration foliaire à l'échelle de l'écosystème ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}_{\text{sol}} \text{ s}^{-1}$)

Rg : rayonnement global (W m^{-2})

SPAD : indice de teneur en chlorophylle

SWC : teneur en eau volumique (Soil Water Content) ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$)

VPD : déficit de pression de vapeur saturante (KPa)

WC : teneur en eau de l'aubier ou de l'écorce (g g^{-1})

WUE : efficacité d'utilisation de l'eau (Amax/gs)

WUEi : efficacité d'utilisation de l'eau intégré (water use efficiency)

Ψ : force de transpiration (MPa)

Ψ_{md} : potentiel hydrique foliaire minimum (MPa)

Ψ_{pd} : potentiel hydrique foliaire de base (MPa)

Liste des Annexes :

Annexes 1 :

Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain forest trees in French Guiana

Clément Stahl, Benoit Burban, Félix Bompy, Zachari B. Jolin, Juliette Sermage and Damien Bonal

Accepté et sous press par la revue *Journal of Tropical Ecology*. Volume 26. année 2010

Annexes 2 :

Seasonal variations in trunk CO₂ efflux in the Neotropical rainforest of French Guiana

Clément Stahl, Benoit Burban, Jean-Yves Goret and Damien Bonal

Soumis à la revue *Annals of Forest Science*

Annexes 3 :

Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees

C. E. Timothy Paine, Clément Stahl, Elodie A. Courtois, Sandra Patiño, Carolina Sarmiento and Christopher Baraloto

Accepté par la revue *Functional Ecology*

Annexes 4 :

Respiration de l'écosystème et changement d'échelle de l'efflux de CO₂ des troncs et de la respiration foliaire

1	Introduction générale	3
1.1	Importance des Forêts Tropicales Humides dans le cycle du carbone à l'échelle du globe	3
1.2	Le climat des FTH	4
1.2.1	Variations saisonnières	4
1.2.2	Prévision des modèles climatiques sur les changements dans le bassin Amazonien	4
1.3	Complexité du milieu	6
1.3.1	Diversité spécifique	6
1.3.2	Diversité fonctionnelle	7
1.3.3	Importance des conditions environnementales sur la distribution et le fonctionnement des espèces	11
1.4	Influence du climat sur le fonctionnement des FTH	13
1.4.1	Variation de la distribution des FTH au cours du quaternaire	13
1.4.2	Variation intra annuelle	14
1.5	Objectifs de l'étude	25
2	Matériel & méthodes	27
2.1	Description du site d'étude	27
2.2	Description des mesures environnementales	32
2.2.1	Données météorologiques	32
2.2.2	Suivi de la teneur en eau du sol	32
2.3	Plan d'échantillonnage	33
2.4	Mesure des variations de circonférence	37
2.5	Effet de l'humidité de l'air sur les variations de circonférence des troncs en laboratoire	39
2.6	Suivi phénologique	41
2.7	Mesure des flux d'eau	42
2.7.1	Densité de flux de sève	42
2.7.2	Conductance stomatique	46
2.8	Mesure des échanges de CO₂	46
2.8.1	Photosynthèse nette foliaire	46
2.8.2	Respiration foliaire	51
2.8.3	Efflux de CO ₂ des troncs	53
2.9	Mesure du potentiel hydrique	59
2.10	Mesure des traits structuraux et composés chimiques	59
2.10.1	Sur les feuilles	59
2.10.2	Sur les troncs	60
3	Résultats-Discussion	62
3.1	Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau	62
3.1.1	Au niveau des feuilles	62
3.1.2	Au niveau des troncs	76
3.1.3	Sur l'ensemble de l'arbre	92
3.2	Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?	98
3.2.1	Différences de teneur en eau du sol entre les habitats SFF et TFF	98
3.2.2	Variations temporelles de la teneur en eau du sol entre les habitats SFF et TFF.	100
3.2.3	Variations saisonnières du potentiel hydrique de base des arbres	104

3.3	Variations saisonnières de la circonférence des arbres	116
3.3.1	Variations saisonnières.....	116
3.3.2	Influence des paramètres environnementaux	119
3.3.3	Effet de l'humidité de l'air sur les caractéristiques biophysiques de l'écorce en forêt et en conditions contrôlées.....	124
3.4	Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre	131
3.4.1	Variations saisonnières.....	131
3.4.2	Influence des variables environnementales.....	135
3.4.3	Différence de comportements entre les deux habitats.....	147
3.4.4	Les espèces communes aux deux habitats montrent-elles des comportements différents entre les habitats ?.....	149
3.5	Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires.....	154
3.5.1	Périodicité de la chute des feuilles	154
3.5.2	Variations saisonnières des flux	157
3.5.3	Relation entre la phénologie foliaire et les traits fonctionnels	160
3.5.4	Influence des variables environnementales.....	162
3.5.5	Différence de comportement entre les deux habitats ?	175
3.5.6	Les espèces communes aux deux habitats montrent-elles des comportements différents entre les habitats ?.....	178
3.6	Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs (Es).....	182
3.6.1	La phénologie foliaire influence-t-elle l'efflux de CO ₂ des troncs ?	182
3.6.2	Variations saisonnières de Es	187
3.6.3	Influence des variables environnementales.....	187
3.6.4	Différences de comportement entre les deux habitats.....	194
4	Discussion générale.....	200
5	Références bibliographiques	209
6	Annexes	231

Introduction générale

1.1 Importance des Forêts Tropicales Humides dans le cycle du carbone à l'échelle du globe

La forêt tropicale humide (FTH) couvre environ 42 % de la superficie boisée mondiale, ce qui correspond à une surface d'environ $17 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ dans le monde, dont $5.76 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ pour la Forêt Amazonienne (Malhi *et al.* 2006). Les FTH constituent le premier lieu de stockage de carbone car elles renferment presque la moitié de la biomasse aérienne terrestre. Selon les estimations, la forêt Amazonienne contient entre 84 et 114 petagrammes de carbone (Pg C), répartis dans la biomasse aérienne (60-93 Pg C ; Houghton *et al.* 2001, Malhi *et al.* 2006) et dans les trente premiers centimètres de sol (24 Pg C ; Batjes *et al.* 2005). Ces forêts jouent un rôle majeur dans les échanges entre la biosphère et l'atmosphère et la régulation du cycle biogéochimique du carbone (Bazzaz 1998). De ce fait, une faible variation du cycle du carbone dans ces forêts pourrait avoir un impact majeur sur l'ensemble de la planète.

Les études réalisées à l'échelle du globe, à partir des approches « top-down » sur le cycle et le bilan de carbone, suggèrent que globalement le bilan de l'Amazonie est nul ou même légèrement négatif ("puits de carbone") (Ciais *et al.* 1995, Ometto *et al.* 2005, Piao *et al.* 2009). Ces tendances ont été confirmées par les suivis à l'échelle locale des écosystèmes sur le long terme. Des mesures *in situ* des échanges de CO_2 ou d' H_2O entre l'écosystème et l'atmosphère (méthode des "covariances turbulentes") et des mesures régulières de l'accroissement en surface terrière des parcelles, ont permis de confirmer le rôle de puits de carbone pour des sites forestiers non perturbés (Baker *et al.* 2004, Carswell *et al.* 2002, Grace 2004, Malhi *et al.* 1999, Phillips *et al.* 1998, Rutishauser *et al.* in press).

Ces études sont menées sur une échelle de temps relativement courte alors que la forêt Amazonienne a subi de nombreux changements climatiques durant l'Holocène et est actuellement confrontée à des changements climatiques forts qui pourraient s'intensifier (ex. diminution de la pluviométrie ; Cox *et al.* 2000, Malhi *et al.* 2009). Ainsi, il est nécessaire de continuer ces mesures sur un long pas de temps afin de couvrir les changements possibles à long terme et également de les coupler à des mesures *in situ* des différents compartiments de l'écosystème.

1.2 Le climat des FTH

1.2.1 Variations saisonnières

Malhi & Wright (2004) définissent les forêts tropicales humides comme ayant en moyenne des précipitations annuelles de 2180 mm, entre trois et quatre mois de saison sèche, une température moyenne proche de 25.2 °C avec une amplitude de 3.2 °C, et un rayonnement moyen de 16.5 MJ m⁻² j⁻¹. Habituellement, le seuil permettant de définir une saison sèche est fixé à 100 mm de précipitations par mois (Meir & Grace 2005, Miranda *et al.* 2005). La Guyane Française, zone du Nord de l'Amazonie, est ainsi considérée comme une forêt tropicale humide même si elle possède un régime hydrique annuel légèrement divergent de ces moyennes : pluviométrie annuelle de 3041 mm (Gourlet-Fleury *et al.* 2004) et forte saison sèche comprenant trois à quatre mois avec moins de 100 mm de précipitations chacun voire moins de 50 mm durant les années les plus sèches (Bonaf *et al.* 2008). Ces forts contrastes de pluviosité sont principalement dus aux oscillations de la zone inter-tropicale de convergence (Météo France, pers. comm.).

L'intensité (comparaison inter-annuelle) des saisons sèches en FTH peut dépendre à la fois d'une augmentation de la fréquence des événements El Niño (Tudhope *et al.* 2001, Trenberth & Hoar 1997) mais également d'un accroissement des températures du Nord de l'océan Atlantique (Marengo *et al.* 2008 a, b).

1.2.2 Prévisions des modèles climatiques sur les changements dans le bassin Amazonien

Entre 1975 et 2005, la concentration atmosphérique en CO₂ a augmenté de 14 %, passant de 330 à 377 ppm (Clark 2007) suite à l'augmentation des émissions de CO₂ (hausse d'environ 80 % entre 1970 et 2004 (IPCC 2007)). Au cours des années 80, les émissions nettes de carbone dans l'atmosphère, issus des changements d'occupation des terres, étaient de l'ordre de 2 à 2.4 10⁹ tonnes par an (Houghton 1999, Fearnside 2000). L'augmentation de la concentration en CO₂ devrait se poursuivre au cours des prochaines années si aucun changement n'est opéré concernant l'utilisation des terres et la combustion du carbone fossile. Récemment, Solomon *et al.* (2009) ont montré que les fortes valeurs de CO₂ atmosphérique enregistrées ces dernières années ne pourraient pas être réversibles avant mille ans, même si l'on stoppait immédiatement toutes nos émissions de dioxyde de carbone.

1.2 Le climat des FTH

Dans le bassin Amazonien, les modèles climatiques prédisent en moyenne une réduction des précipitations de 3 mm par jour entre 2000 et 2100 (Cowling *et al.* 2004, Cox *et al.* 2000, 2004, Solomon *et al.* 2009) (Fig 1). De plus, le quatrième rapport de l'IPCC (2007) suggère que, sur une grande partie de l'Amazonie de l'Est (le plateau des Guyanes), les précipitations durant la saison sèche devraient diminuer entre 10 et 20 % et augmenter jusqu'à 10 % entre décembre et février, période de transition entre la saison sèche et la saison des pluies.

Concernant les températures, les régions tropicales connaissent depuis le milieu des années 1970 une augmentation moyenne d'environ 0.26 ± 0.05 °C par décennie (Malhi & Wright 2004), tendance qui devrait se poursuivre dans les prochaines décennies

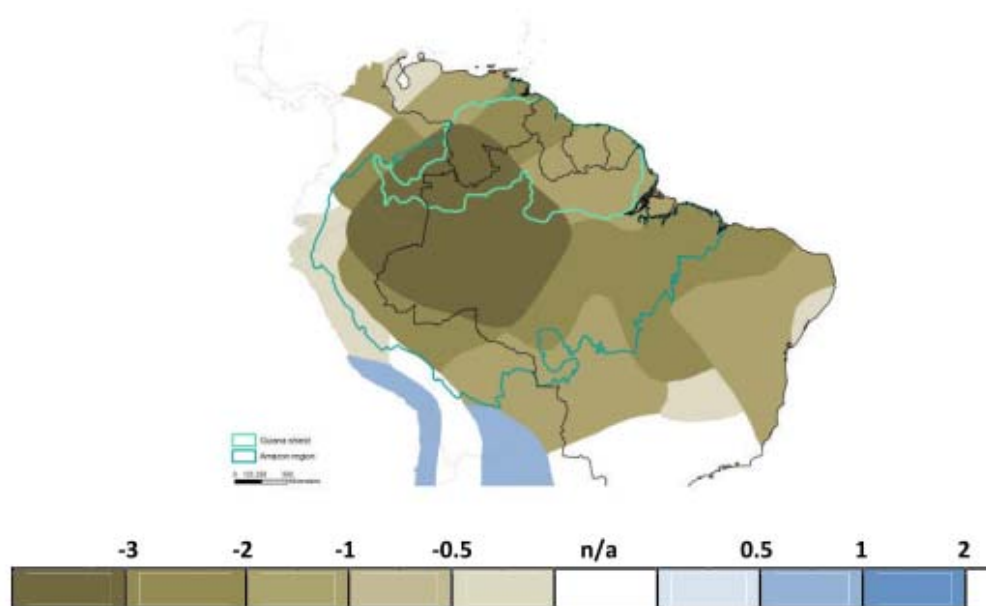


Figure 1 : Changement des précipitations (mm j^{-1}) pour le 21^{ème} siècle d'après le modèle couplé climat-cycle du carbone. La délimitation en bleu claire correspond au plateau des Guyanes, et en bleu foncée au bassin Amazonien (modifié d'après Cox *et al.* 2004).

Récemment, Malhi *et al.* (2009) montrent que sous des scénarios de fortes émissions de CO_2 , il y a de grandes probabilités pour que les saisons sèches s'intensifient dans l'Est de l'Amazonie. En revanche, ils indiquent qu'il est peu probable pour que les précipitations atteignent un seuil suffisamment bas pour affecter l'ensemble des FTH (forêts avec plus ou moins de saisonnalité). De plus, ces auteurs suggèrent que l'augmentation des températures, de la transpiration et du déboisement pourrait également contribuer fortement à intensifier le déficit hydrique saisonnier.

1.2 Le climat des FTH

Les réponses des espèces face aux changements climatiques prédits ou aux perturbations d'origine anthropique sont quant à elles relativement peu connues. Certains auteurs ont néanmoins suggéré qu'une partie de la modification de la composition floristique des peuplements serait liée à ces changements (Bazzaz 1998, Laurance *et al.* 2004). En effet, l'IPCC (2007) prédit un remplacement graduel de la forêt tropicale par de la savane dans l'Est de l'Amazonie, conséquence d'une augmentation des températures associée à une diminution de la teneur en eau du sol au cours du 21^{ème} siècle. Ces résultats montrent qu'il est impératif d'améliorer la compréhension de l'influence des périodes de sécheresse sur les flux de dioxyde de carbone de la forêt afin de prédire les futurs échanges entre la biosphère et l'atmosphère suite aux changements climatiques (Huntingford *et al.* 2004, Werth & Avissar, 2004).

Dans ce travail, nous ne nous sommes pas intéressés à cette échelle globale, mais nous avons voulu caractériser l'intensité des saisons sèches au niveau du sol (mesures d'humidités) et leur influence sur le fonctionnement des arbres de la canopée (mesures écophysiologicalues), afin de pouvoir mieux comprendre les conséquences de l'accentuation des saisons sèches prédite par les modèles climatiques.

1.3 Complexité du milieu

1.3.1 Diversité spécifique

La forêt tropicale humide en Guyane se caractérise par une forte diversité spécifique (Sabatier & Prévost 1990). Concernant les espèces arborées, la richesse minimale de la flore est évaluée à 68 familles et plus de 1250 espèces atteignant un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) supérieur à 10 cm. 61% des espèces se retrouvent dans 13 familles seulement (Sabatier & Prévost 1990). Les plus présentes sont les Sapotaceae et trois familles de Légumineuses (Caesalpinaceae, Mimosaceae et Fabaceae) dont de nombreuses essences d'intérêt commercial.

La répartition de ces espèces sur le territoire n'est pas homogène. Cette hétérogénéité spatiale pourrait avoir une origine historique, reflétant les différentes perturbations à grande échelle subies par ces forêts au cours de l'ère Quaternaire (Charles-Dominique *et al.* 1998, Granville 1982, Puig 2001), être liée aux conditions environnementales (climat, pédologie,

1.3 Complexité du milieu

topographie), ou encore dépendre de perturbations de plus ou moins grande échelle comme la chute d'un ou plusieurs arbres (Hubbell 1979, Puig 2001, Riéra *et al.* 1989), chute qui participe au maintien d'un certain équilibre dynamique dans le couvert forestier (Riéra *et al.* 1989) et à la multiplicité des niches écologiques (Barbault 1998).

Récemment, ter Steege *et al.* (2006) ont défini deux grands axes pouvant expliquer en partie la diversité des espèces sur l'ensemble de l'Amazonie : un gradient de fertilité des sols et un gradient de longueur de la saison sèche. Cet ensemble de contraintes participe à maintenir la diversité spécifique à travers la forêt tropicale d'Amérique du sud. La région du plateau des Guyanes cumule un sol assez pauvre et des saisons sèches relativement longues (ter Steege *et al.* 2006). De plus, elle ne semble pas avoir subi de grand changement géologique au regard de la proportion d'arbres avec un bois dense, indicateur de la dynamique d'une forêt (ter Steege & Hammond 2001).

1.3.2 Diversité fonctionnelle

Cette grande diversité spécifique est associée à une forte diversité fonctionnelle. Au cours des vingt dernières années, de nombreux auteurs se sont intéressés à la variabilité interspécifique des traits fonctionnels foliaires (Bonal *et al.* 2000b, c, 2007, Coste *et al.* 2005, Coste 2008, Field & Mooney 1986, Ishida *et al.* 2008, Poorter & Bongers 2006, Reich *et al.* 1998a, Wright & Westoby 2002). De plus, de nombreuses études ont pu dégager des co-variations récurrentes entre traits (Reich *et al.* 1991a, Reich *et al.* 1995, Reich *et al.* 1999, Wright & Westoby 2002), ce qui est cohérent avec la mise en évidence d'un compromis « universel » de la gestion des ressources au niveau foliaire « *leaf economics spectrum* » (Wright *et al.* 2004). Récemment, ce compromis a été confirmé sur 53 espèces au stade de jeunes arbres en Bolivie (Poorter & Bongers 2006), mais très peu d'informations existent concernant l'existence de ce compromis pour les arbres de la canopée. Quelques études se sont intéressées à mesurer des traits foliaires sur les arbres de la canopée, mais n'ont pas réuni assez de variables de manière à mettre en évidence l'ensemble du « *leaf economics spectrum* » (Cavaleri *et al.* 2008, Miranda *et al.* 2005, Meir *et al.* 2001, 2007).

Les traits fonctionnels (structuraux et physiologiques), que se soit à l'échelle de la feuille ou de la plante entière, varient avec la taille et l'âge des arbres (Delzon *et al.* 2004, Mediavilla & Escudero 2003, Niinemets 2002, Niinemets & Kull 1995, Rijkers *et al.* 2000). Il a été montré

1.3 Complexité du milieu

par exemple, pour quatre espèces de FTH présentes en Guyane Française, que la masse surfacique (LMA), la concentration en azote (Na) et en chlorophylle, et l'assimilation (Amax) en unité de surface augmentaient avec la hauteur des arbres tandis que la concentration en azote massique, l'assimilation (Amax) en unité de masse et l'efficacité d'utilisation de l'azote (PNUE) ne variaient pas (Rijkers *et al.* 2000). Ces résultats suggèrent que les relations entre les traits foliaires observés au stade plantule pourraient être différentes pour les arbres qui ont atteint la canopée.

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés à caractériser la diversité fonctionnelle des traits foliaires des arbres de la canopée en Guyane Française, dans le but de la décrire, mais également de confirmer si les traits foliaires pour les arbres de la canopée expriment également des compromis entre acquisition et conservation des ressources.

En FTH, le compartiment ligneux (troncs, branches) reste encore très peu étudié, que se soit au niveau des différences morphologiques ou des différences fonctionnelles, même si récemment une plus grande attention a été portée sur ce compartiment, révélant une très large diversité (Cavaleri *et al.* 2006, Meir & Grace 2002, Paine *et al.* in press, Patiño *et al.* 2008, Poorter *et al.* 2010). Les traits relatifs aux parties ligneuses sont très intégratifs et ont des implications à la fois pour la stabilité, la défense, l'architecture, l'hydraulique, le gain de carbone et la croissance potentielle des plantes (Santiago *et al.* 2004a, Jacobsen *et al.* 2008, Chave *et al.* 2009a). Prenant en compte l'ensemble de ces fonctions, Chave *et al.* (2009a) ont proposé l'existence d'un compromis fonctionnel au niveau des traits des organes ligneux, entre acquisition et conservation des ressources, appelé « *wood economics spectrum* ». Il semblerait que le fonctionnement de ce compartiment s'organise de manière assez universelle entre les espèces, comme au niveau foliaire. Ainsi, la densité de l'aubier est considérée comme étant un trait fonctionnel très intégrateur (Chave *et al.* 2009a) pouvant renseigner à la fois sur le taux de croissance (Muller-Landau 2004), le tempérament vis-à-vis de la lumière (Favrichon 1998) et sur la vulnérabilité à la cavitation (Hacke & Sperry 2001, Hacke *et al.* 2001). Poorter *et al.* (2010) ont également identifié l'existence d'un compromis entre différents traits ligneux sur un large échantillonnage d'arbres en Bolivie. Ils montrent la formation de deux axes orthogonaux : le premier décrit l'opposition entre la taille et le nombre des vaisseaux, qu'ils traduisent comme un compromis entre l'investissement dans la conductance hydraulique et la sécurité hydraulique, le second est lié à l'importance de la

1.3 Complexité du milieu

surface de parenchyme par rapport à la surface des fibres ; considéré quant à lui comme étant le compromis entre le stockage de l'eau ou des ressources et la résistance du tronc.

Enfin, il est important de considérer également l'activité métabolique du tronc, qui peut être caractérisée par des mesures de dégagement de CO₂. En FTH, une grande variabilité de l'efflux de CO₂ des troncs entre les espèces d'arbres a été observée (Cavaleri *et al.* 2006, Meir & Grace 2002). Cavaleri *et al.* (2006) montrent notamment que les petits diamètres (<10 cm) représentent seulement 15 % de la biomasse totale mais 70 % de l'ensemble de l'efflux de CO₂ des parties ligneuses. Ils avancent que cette différence pourrait être en partie expliquée par la forte proportion relative de tissus vivants dans les branches et/ou par une faible épaisseur d'écorce ce qui faciliterait la diffusion du CO₂. Par ailleurs, ces conclusions soulèvent la question sur l'origine de ce flux de CO₂.

Ceschia *et al.* (2002) ont dressé les principaux facteurs (biotiques ou abiotiques) pouvant influencer l'efflux de CO₂ des troncs :

- la composition du bois et la quantité de cellules vivantes intervenant plus précisément sur la respiration de maintenance
- le transport et le stockage des carbohydrates (Maier *et al.* 2010)
- le flux de sève, transportant le CO₂ (Teskey *et al.* 2008) provenant des racines vers le tronc (Teskey & McGuire 2007) ou de la base du tronc vers le haut du houppier (Bowman *et al.* 2005, Levy *et al.* 1999, Maier & Clinton 2006, Teskey & McGuire 2002)
- la température (plus élevée en haut du houppier) (Damesin *et al.* 2002).

Récemment, Teskey *et al.* (2008) ont récapitulé les différentes difficultés liées à la mesure et à l'interprétation de la respiration des troncs (Fig. 2). Ils ont ainsi montré que le CO₂ émis par le tronc peut être exporté vers l'extérieur de l'arbre, stocké localement ou transporté dans l'arbre dans la sève sous forme dissoute. Il est probable que les mesures de l'efflux de CO₂ des troncs dépendent donc des propriétés bio-physiques des troncs.

A notre connaissance, il n'existe pas d'étude qui ait étudiée le lien entre les caractéristiques morphologiques des troncs et l'efflux de CO₂ au niveau du tronc en FTH.

1.3 Complexité du milieu

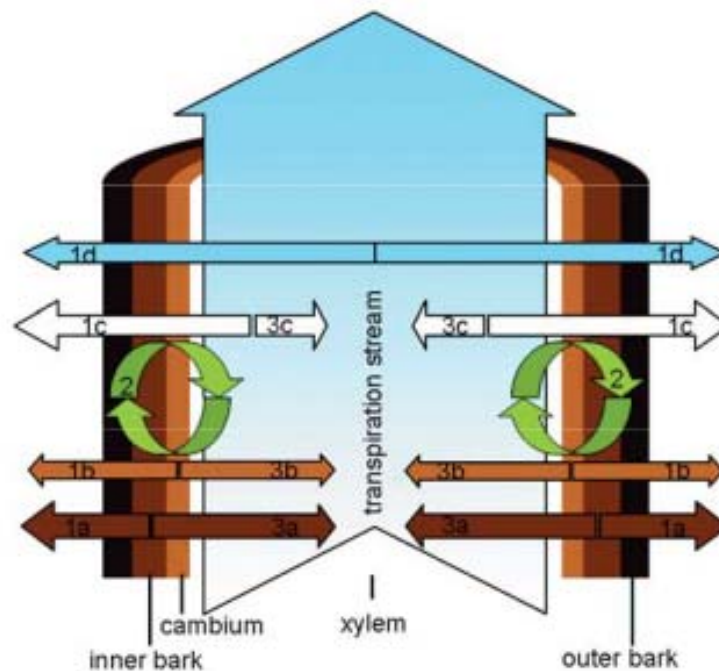


Figure 2 : Schéma montrant les sources et les puits de CO₂ à l'intérieur d'un tronc. 1, diffusion du CO₂ à l'extérieur du tronc, provenant de l'écorce interne (a), du cambium (b), du xylème (c) ou du flux de sève (d). 2, fixation du CO₂ par photosynthèse corticale, qui peut être utilisée par les 4 sources (1a, b, c, d). 3, CO₂ diffusé dans le flux transpiratoire. D'après Teskey *et al.* (2008).

Dans ce travail, nous nous sommes attachés (i) à préciser les relations existant entre les différents traits fonctionnels ligneux (morphologiques et physiologiques) des arbres de la canopée en Guyane Française, (ii) à tester si des compromis entre traits peuvent être mis en évidence pour les arbres dominants de la canopée, et (iii) à tester si des compromis globaux à l'échelle de l'arbre, réunissant les traits foliaires et ligneux, pouvaient être mis en évidence. De telles corrélations permettraient de proposer alors une simplification fonctionnelle de la diversité du fonctionnement des arbres, qui pourraient trouver un intérêt majeur dans les travaux de modélisation du fonctionnement global des écosystèmes (par exemples les modèles de type « Dynamic Global Vegetation Model »)

Du point de vue du fonctionnement hydrique, il existe également une grande variabilité du flux de transpiration entre les arbres en FTH. Les valeurs maximales de la densité de flux de sève (dflux) sont comprises entre 1.1 et 3.9 kg dm⁻² h⁻¹ pour les arbres de la canopée (Bonal *et al.* 2000b, Granier *et al.* 1996, Meinzer *et al.* 1997). Plusieurs paramètres peuvent être à l'origine de cette variabilité entre espèces : (i) Le statut social des arbres dans la canopée : les

1.3 Complexité du milieu

arbres dominés, qui reçoivent moins de lumière que les arbres dominants, montrent des valeurs plus faibles de dflux que les arbres dominants (Granier *et al.* 1996). (ii) Des différences de conductivité hydraulique (Cochard *et al.* 1992, Fisher *et al.* 2006, Tyree *et al.* 1991) et de conductance hydraulique (Bonal *et al.* 2000b) entre les espèces ont été observées. Meinzer *et al.* (2001) ont montré que la taille des arbres est le facteur déterminant de la capacité de stockage de l'eau dans le tronc alors que l'appartenance à une espèce, les critères phénologiques et le stade successional ne semblent pas avoir une grande importance Cette capacité de stockage de l'eau dans le tronc peut fortement influencer la mesure de la transpiration et le fonctionnement de l'arbre car elle peut constituer la majeure partie de l'eau transpirée le matin et également permettre de maintenir une transpiration en cas de déficit hydrique (Goldstein *et al.* 1998, Santiago *et al.* 2004b).

Les relations entre les capacités hydrauliques et les échanges gazeux foliaires ont été observées sur un grand nombre d'espèces (Brodribb & Feild 2000, Brodribb *et al.* 2002, Katul *et al.* 2003), en savane (Bucci *et al.* 2004a), en FTH sur des arbres de canopée (Santiago *et al.* 2004a) et sur des plantules (Baltzer *et al.* 2009). Cette relation illustre la dépendance en eau de la machinerie photosynthétique. Cependant, des auteurs ont également montré que les traits regroupant le fonctionnement carboné pouvaient ne pas être corrélés aux traits hydriques en fonction de l'appartenance des arbres à différents groupes fonctionnels (arbres, arbustes, palmiers, plantes grasses) (Ishida *et al.* 2008). En FTH, la grande diversité spécifique pourrait engendrer une grande diversité fonctionnelle, ce qui pourrait se traduire par un continuum entre les espèces à métabolismes très actifs et celles à métabolismes peu actifs.

Dans ce travail, nous avons cherché à déterminer, pour les traits liés au fonctionnement carboné et hydrique, les relations existant entre les traits foliaires ou ligneux.

1.3.3 Importance des conditions environnementales sur la distribution et le fonctionnement des espèces

Les sols tropicaux, et les sols ferrallitiques en particulier, ont la spécificité d'être profonds et extrêmement pauvres en nutriments (Richards 1996). La pauvreté des sols n'empêche pas le développement d'une végétation dense, mais la présence de gradients de fertilité des sols à travers l'Amazonie participe à la répartition spatiale des espèces en FTH (ter Steege *et al.* 2006). De plus, les conditions de drainage, d'hydromorphie et de topographie influencent fortement la composition floristique, la structure et la dynamique des peuplements (Baraloto

1.3 Complexité du milieu

et al. 2007, Brenes-Arguedas *et al.* 2008, Clark *et al.* 1999, Ferry *et al.* 2010, Gourlet-Fleury *et al.* 2004, Lescure & Boulet 1985, Sabatier & Prévost 1990, Sabatier *et al.* 1997). La circulation de l'eau dans le sol (sur sols poreux profonds ou sur sols amincis) peut induire des différences de profondeur d'enracinement et favoriser parfois la prédominance de certaines espèces (Sabatier *et al.* 1997).

Les deux habitats présents aux extrémités du gradient topographique - l'habitat de haut de colline (*Terra firme* forest, TFF) et l'habitat de bas-fond (Seasonally flooded forest, SFF) - offrent des conditions de drainage très différentes suivant les saisons. Le sol de TFF est principalement à drainage vertical libre (Guehl 1984). Lors des saisons sèches, l'humidité du sol diminue assez fortement sur l'ensemble du profil avec une diminution plus forte en surface (Guehl 1984) alors que durant la saison des pluies l'ensemble du profil montre une forte humidité. En SFF, en saison sèche, la faible proportion d'argile (Epron *et al.* 2006, Ferry *et al.* 2010) pourrait être à l'origine d'une forte diminution de la teneur en eau en surface par drainage rapide, alors que la nappe phréatique ne descendrait pas en-dessous d'un mètre cinquante de profondeur. Au cours de la saison des pluies, cet habitat reçoit les eaux de ruissellement des pentes, ce qui engendre une montée de la nappe phréatique en surface pouvant engendrer des conditions anoxiques. Malgré la relative faible surface que peut représenter cet habitat (de 12 à 37 % si l'on considère aussi les habitats de bas de pente sur le site de Paracou en Guyane Française ; Ferry *et al.* 2010), on note des caractéristiques uniques à cet habitat du point de vue pédologique, floristique et structurel des peuplements (Gourlet-Fleury *et al.* 2004). Récemment, Ferry *et al.* (2010) ont analysé précisément les caractéristiques propres à cet habitat et ont montré qu'il comportait une faible surface basale, un fort turn-over, une densité d'aubier faible et une forte proportion d'espèces héliophiles. Les caractéristiques particulières de cet habitat devraient ainsi être prises en compte pour la modélisation de la productivité et de l'estimation de la biomasse à différentes échelles spatiales de la FTH. Néanmoins, peu d'informations existent sur le fonctionnement des arbres de la canopée dans cet habitat.

Malgré les forts contrastes environnementaux des différents habitats de FTH, la majorité des études menées en forêt ont porté sur les arbres présents dans des habitats de sommet de colline (TFF). Le comportement des arbres face aux conditions d'anoxie a été principalement étudié sur des plantules en conditions contrôlées ou semi-contrôlées (Baraloto *et al.* 2007, Ferriera *et al.* 2009, Islam *et al.* 2003, Lopez & Kursar 1999, 2003, 2007, Lenssen *et al.* 2003,

1.3 Complexité du milieu

Mielke *et al.* 2003, de Oliveira & Joly 2010, Parolin 2001) et plus rarement sur des arbres de canopée en bordure de fleuve (Fernandez *et al.* 1999, Herrera *et al.* 2008a, b, Oren *et al.* 1999, 2001b, Rengifo *et al.* 2005). A notre connaissance, une seule étude a appréhendé la question de la distribution de plusieurs espèces tropicales entre des habitats soumis à des inondations saisonnières et des habitats de colline en FTH (Baraloto *et al.* 2007). Baraloto *et al.* (2007) ont montré qu'au sein du même genre, des espèces pouvaient être plus abondantes dans un habitat par rapport à l'autre au stade de jeune arbre et d'arbre de canopée. Au stade plantule, ils constatent que les conditions de sécheresse et d'inondation engendrent une diminution des échanges gazeux pour les différentes espèces. Ils suggèrent que la tolérance à l'inondation saisonnière dans l'habitat de bas-fond au stade plantule est une des causes de la diversité spécifique du peuplement à l'échelle régionale et pourrait former un « filtre » environnemental que seules certaines espèces pourraient franchir afin d'atteindre la canopée. Néanmoins, Lopez & Kursar (2003) proposent que la présence des espèces dans les habitats de bas fond ne soit pas liée à leur seule tolérance à l'inondation mais plutôt à leur capacité à tolérer l'alternance inondation/sécheresse au cours des différentes saisons. Ces résultats montrent qu'au sein de la FTH, certains arbres peuvent avoir développé de fortes capacités d'adaptation aux conditions environnementales, ce qui leur permet une distribution sur une large amplitude de type de sol, alors que d'autres semblent plus spécialisés à un type d'habitat. Cependant, il existe peu d'informations sur les adaptations morphologiques et/ou physiologiques, foliaires et ligneuses, permettant aux arbres de canopée de se développer en SFF.

Nous nous sommes intéressés à étudier, pour un ensemble de traits foliaires et ligneux, l'influence des contraintes hydriques en saison des pluies et en saison sèche dans deux habitats contrastés du point de vue hydrique et pédologique (TFF vs. SFF) sur le fonctionnement des arbres de la canopée, que se soit au niveau de la communauté ou au niveau spécifique.

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

1.4.1 Variation de la distribution des FTH au cours du quaternaire

La grande richesse spécifique de la forêt tropicale humide peut s'expliquer également par son histoire. Cette forêt a subi de nombreuses perturbations au cours de l'ère quaternaire (Servant *et al.* 1993). Récemment, des études ont mis en évidence que durant la première moitié de

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

l'Holocène (entre 8000-4000 ans BP), les conditions climatiques étaient significativement plus sèches que maintenant (Baker *et al.* 2001, Mayle & Power 2008). En Amérique du Sud, la forêt a disparu sur de vastes étendues au profit de forêts à fortes saisons sèches et/ou de savanes (Van der Hammen & Hooghiemstra 2000) au moment où les zones tempérées de l'hémisphère Nord subissaient des périodes de glaciation. La reconquête de la forêt depuis des "zones refuges" s'est étalée sur plusieurs dizaines de milliers d'années (Granville 1982, Servant *et al.* 1993, Charles-Dominique *et al.* 1998). Cette capacité de recolonisation suggère que la FTH possède une bonne aptitude à répondre aux variations environnementales, ce qui prélude une possible acclimatation aux changements climatiques.

1.4.2 Variation intra annuelle

1.4.2.1 A l'échelle de l'écosystème

Comme nous l'avons vu précédemment, les modèles climatiques prédisent une accentuation des épisodes de sécheresse, principalement dans l'Est du bassin Amazonien. Celui-ci a connu une série de fortes saisons sèches (1983 et 1998) à la suite des événements El Niño (El Niño Southern Oscillation, ENSO) qui ont affecté principalement le nord de l'Amazonie. Récemment, en 2005, sous l'influence de l'augmentation de la température de surface de l'océan Atlantique Nord, l'Amazonie a connu la sécheresse la plus forte depuis 40 ans (Marengo *et al.* 2008a, b). Cette sécheresse a eu des impacts très forts sur le fonctionnement de l'écosystème, avec par exemple une forte diminution de la respiration de l'écosystème ou de la productivité primaire brute en Guyane Française (Bonal *et al.* 2008). De plus, de récentes études ont enregistré, durant ces événements (sécheresses associées ou non à El Niño), un ralentissement de la croissance des arbres et également une augmentation de leur mortalité (Nepstad *et al.* 2007, Phillips *et al.* 2009).

Des mesures des échanges gazeux par la méthode d'eddy covariance sur des forêts naturelles de FTH actuellement soumises à des saisons sèches plus ou moins marquées, ont montré que les contraintes hydriques, par la diminution de la teneur en eau du sol, peuvent entraîner une forte diminution de la respiration de l'écosystème (R_{eco}), alors que la productivité primaire brute (GPP) semble moins impactée (Bonal *et al.* 2008, Goulden *et al.* 2004, Hutrya *et al.* 2007). Durant ces périodes, la diminution du couvert nuageux provoque une forte augmentation de la durée de l'ensoleillement, ce qui augmente l'activité photosynthétique. Il a également été mis en évidence que le flush de nouvelles feuilles coïncide avec le pic de

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

rayonnement en début de saison sèche (Saleska *et al.* 2003) et pourrait expliquer le phénomène de « green-up » (Huete *et al.* 2006, Saleska *et al.* 2007) rencontré durant cette période. Ces résultats soulignent les multiples facteurs qui peuvent influencer le fonctionnement de l'écosystème.

Concernant le cycle de l'eau en Amazonie, sur cinq sites équipés de tours à flux, aucun n'a pu révéler de périodes de limitation claire de l'évapotranspiration au cours de l'année (Araújo *et al.* 2002, Carswell *et al.* 2002, Goulden *et al.* 2004, Grace *et al.* 1996, da Rocha *et al.* 2004, Saleska *et al.* 2003) notamment du fait de l'absence de saison sèche marquée. Cependant, dans le centre de l'Amazonie, à proximité de Manaus, lors d'une forte saison sèche (1995-96) il a été enregistré une chute de 50 % de l'évapotranspiration en réponse à une faible teneur en eau du sol (Malhi *et al.* 2002). Par ailleurs, Hasler & Avissar (2007) montrent que le rayonnement est le principal facteur explicatif des variations saisonnières de l'évapotranspiration en Amazonie. Ils révèlent également que la relation entre ces deux variables est moins forte en saison sèche qu'en saison des pluies. Ils avancent l'hypothèse que la saison sèche engendre un stress hydrique qui serait à l'origine de ces différences. L'ajout d'autres variables climatiques dans leur modèle n'améliore que faiblement l'explication des variations de l'évapotranspiration. Ces résultats suggèrent qu'après l'effet majeur du rayonnement, la teneur en eau du sol participe fortement à expliquer les variations saisonnières de l'évapotranspiration en FTH au cours des saisons sèches.

1.4.2.2 A l'échelle de l'arbre

Récemment, deux grandes expérimentations (situées dans les parcs nationaux de Caxiuanã et de Tapajós) d'exclusion d'eau ont été mises en place sur deux sites de *Terra firme* au Brésil (Fisher *et al.* 2006, Nepstad *et al.* 2002), afin de simuler l'effet de l'accentuation des sécheresses prédites par les modèles climatiques et tester l'influence sur le fonctionnement des arbres de la canopée. Chaque site est composé de deux parcelles d'un hectare, une servant de témoin et l'autre équipée d'un dispositif d'exclusion des précipitations (diminution de 50 % des précipitations).

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

Au bout de plusieurs années d'exclusion, les auteurs enregistrent des réponses contrastées entre les arbres :

- une augmentation de la mortalité des gros arbres (Nepstad *et al.* 2007, Davidson *et al.* 2008, Brando *et al.* 2008)
- une réduction du LAI d'au moins 20 % (environ $1 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ sur deux ans) (Nepstad *et al.* 2004, Fisher *et al.* 2007)
- une augmentation de la respiration foliaire de 65 % (Metcalf *et al.* 2010),
- pas d'effet sur l'efflux de CO_2 des troncs (Nepstad *et al.* 2002)
- pas d'effet sur la respiration du sol (Davidson *et al.* 2008), une diminution annuelle de 33 % du protoxyde d'azote (N_2O) et une augmentation du taux de monoxyde d'azote (NO) et de méthane (CH_4) (Davidson *et al.* 2008)
- une diminution du flux de sève de 41 à 80 % (Fisher *et al.* 2006, 2007)
- une diminution de 13.2 % et 13.8 % du GPP en 2002 et en 2003 (Fisher *et al.* 2007)

Cependant, il faut noter également que le comportement des arbres a été sensiblement différent pour les deux expérimentations. Au cours des deux premières années d'exclusion des précipitations sur le site de Tapajós, Nepstad *et al.* (2002) n'ont pas enregistré de diminution du potentiel hydrique de base des arbres soumis à l'exclusion des précipitations. En revanche, Fisher *et al.* (2006), sur le site de Caxiuanã, ont mesuré une diminution nette du potentiel de base en saison sèche pour les arbres présents dans le plot d'exclusion des précipitations, ce qui n'est pas le cas des arbres en plot témoin (-0.66 MPa et -0.17 MPa, respectivement). Cette différence peut être à la fois expliquée par la très forte profondeur de sol ($\approx 90 \text{ m}$) et d'enracinement des arbres ($\approx 11 \text{ m}$) dans le site de Tapajós, et également par le fait que l'exclusion des précipitations n'est appliquée que durant la saison des pluies. Ces résultats suggèrent que les réponses des arbres aux conditions de sécheresse édaphique peuvent être très différentes suivant la zone étudiée. L'environnement local ainsi que la profondeur d'enracinement semblent avoir un rôle important sur l'amplitude de la réponse des arbres aux conditions de saisons sèches.

Dans ce travail, nous allons caractériser le statut hydrique des arbres en saison sèche, présents en TFF et SFF. Dans un deuxième temps, nous allons déterminer les variations saisonnières des traits fonctionnels des arbres et chercher à comprendre leur origine, en particulier en relation avec les variations saisonnières des conditions environnementales.

Variation saisonnière de la circonférence

Les variations de circonférence des arbres sont communément utilisées afin d'estimer leur croissance secondaire. En FTH, de larges variations saisonnières de circonférence des arbres ont été observées. Elles pourraient être expliquées principalement par l'influence des variations saisonnières de la pluviométrie (Brienen & Zuidema 2005, Bullock 1997, Puig & Prévost 1986, Worbes *et al.* 1999). Brienen & Zuidema (2005) et Goulden *et al.* (2004) ont observé que l'augmentation de la circonférence était maximale au début de la saison des pluies. Ils suggèrent que la séquestration du carbone durant cette période serait donc plus importante. Néanmoins, ces études n'ont pas déterminé les processus qui seraient à l'origine de ces variations de circonférence. Ce fort accroissement en circonférence, durant cette période, pourrait refléter de la croissance secondaire liée à la présence de bonnes conditions hydriques mais également un rechargement en eau des tissus élastiques du tronc (Borchert 1999).

Inversement, durant la saison sèche, un ralentissement voire un rétrécissement de la circonférence, a été mis en évidence (Baker *et al.* 2002, Baker *et al.* 2003a, b, Bruinen & Zuidema 2005, Daubenmire 1973, Détienne & Mariaux 1977, Mariaux 1967, Nepstad *et al.* 2002, Prévost & Puig 1981, Puig & Prévost 1986, Reich & Borchert 1984, Silva *et al.* 2002, Worbes 1999). Cependant, le rétrécissement de la circonférence en saison sèche pose clairement un problème, puisqu'il n'est pas envisageable qu'un accroissement cellulaire soit négatif. Les conditions de sécheresse (climatiques et édaphiques) pourraient être à l'origine des phénomènes de rétraction des troncs qui seraient liés ou non au statut hydrique de l'arbre (Gall *et al.* 2002, Scholtz *et al.* 2008). Il a été montré sur *Picea abies*, que la diminution saisonnière du diamètre peut être causée par la perte d'eau des éléments élastiques de stockage (phloème, cambium et le parenchyme de l'aubier) mais ne reflète pas de variations du statut hydrique de l'arbre (Gall *et al.* 2002).

En FTH, Baker *et al.* (2002, 2003a) ont mis en évidence une relation entre la teneur en eau du sol et les variations de circonférence, sans lien avec un stress hydrique des arbres. L'ensemble de ces travaux suggèrent que les variations saisonnières de circonférence des arbres en FTH ne reflètent pas seulement la croissance secondaire mais pourraient également être issues des propriétés biophysiques des différentes parties du tronc.

Dans ce travail, nous allons préciser les facteurs (biotiques ou abiotiques) responsables des fortes variations de circonférence des arbres au cours des saisons.

Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires hydriques et carbonés

La photosynthèse et la croissance des plantes ne sont possibles qu'en étroite association avec la transpiration. Le gaz carbonique pénètre dans les feuilles par les stomates, qui ne restent ouverts que si l'offre d'eau du sol est suffisante par rapport à la demande climatique (déterminée par le rayonnement solaire, l'humidité de l'air, la température et la vitesse du vent). Si la quantité d'eau n'est pas suffisante, la plante ralentit sa transpiration en fermant ses stomates. Ceci permet à la plante de maintenir un bon état hydrique des feuilles, mais réduit inévitablement la photosynthèse. Ce compromis entre capture de CO₂ et perte en eau est modulé par les stomates qui sont à la fois sensibles à l'environnement et aux mécanismes physiologiques internes (Chaves *et al.* 2003, Tardieu 2005).

Dans des conditions non limitantes en eau, le dessèchement de l'air au cours de la journée est le principal moteur de la transpiration de l'arbre. La plupart des espèces de la canopée en forêt tropicale humide montrent ainsi une augmentation de la vitesse de transpiration foliaire au cours de la journée avec l'augmentation du VPD (Bonal *et al.* 2000b, Granier *et al.* 1996, Meinzer *et al.* 1993). En absence de variation de la conductance stomatique (*g_s*) au cours de la journée, la vitesse de la transpiration foliaire devrait suivre une relation linéaire positive avec le VPD. Cependant, *g_s* diminue quand le VPD augmente au cours de la journée, ce qui provoque généralement une diminution de l'assimilation (Bonal *et al.* 2000b, Huc & Guehl 1989, Meinzer *et al.* 1993, Roy & Salager 1992).

Dans des conditions limitantes en eau, on observe une diminution de l'activité des végétaux, qui se traduit généralement par une diminution de l'assimilation (A). Les conditions de sécheresse provoquent également une diminution de la densité de flux de sève en FTH (Becker 1996, Bonal *et al.* 2000b, Fisher *et al.* 2006). Cette diminution peut être soit sous l'influence de la régulation stomatique (Bonal *et al.* 2000b) et/ou d'une augmentation de la résistance hydraulique du compartiment sol (Fisher *et al.* 2006). De plus, il a été montré de fortes pertes de conductivité hydraulique pour des potentiels hydriques assez fortement négatifs (≈ 2 MPa) (Lopez *et al.* 2005, Tyree *et al.* 1991, Tyree *et al.* 1998, Zhu & Cao 2009) ce qui suggère une assez forte sensibilité à la cavitation.

Néanmoins, plusieurs mécanismes permettent aux plantes de limiter les effets des contraintes hydriques (Fig. 3). La régulation stomatique peut être déclenchée rapidement, par l'action de l'ABA, en réponse à une sécheresse édaphique. Ce processus permet de limiter les pertes en eau par la fermeture des stomates (partie en rouge). Enfin, une réponse plus tardive peut être

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

déclenchée à la suite d'une longue période de sécheresse, pouvant se caractériser par des modifications morphologiques (chute de feuilles, augmentation de la longueur des racines ; partie en bleu).

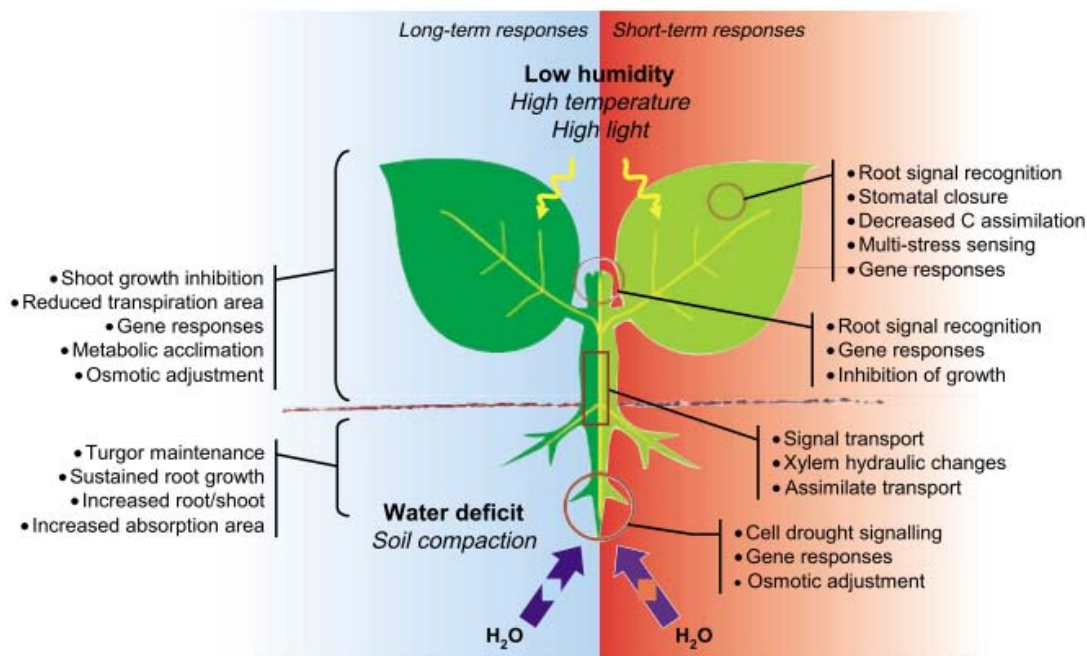


Figure 3 : Schéma récapitulatif des réponses d'une plante à la sécheresse. A gauche (en bleu), les réponses à long terme, et à droite (en rouge) les réponses à court terme. D'après Chaves *et al.* (2003).

Toutefois, on peut identifier deux principaux phénomènes responsables de la diminution de l'assimilation (A) en condition de déficit hydrique :

- un effet stomatique : les conditions de sécheresse engendreraient une fermeture des stomates qui provoquerait une diminution de la quantité de CO₂ pour la photosynthèse.

Cependant, il réside toujours des interrogations sur les causes de la fermeture stomatique et sur les véritables effets sur A induit par cette fermeture. Des études montrent que la diminution de A et de A_{max} (photosynthèse en lumière non limitante) est liée à la diminution de la teneur en eau de la feuille (Lawlor & Cornic 2002) avec des réponses plus ou moins rapides (type 1 ou type 2) suivant les espèces. Cependant, d'autres études montrent que la diminution de l'activité de la Rubisco, principale enzyme responsable de la fixation du carbone du CO₂ dans la matière organique, est liée à la faible conductance stomatique et à la concentration en CO₂ du chloroplaste, mais pas à la teneur en eau de la feuille (Flexas *et al.* 2004, 2006a, b). De plus, la fermeture des stomates peut être causée par une forte sensibilité à la sécheresse du sol, qui peut être la conséquence d'une grande vulnérabilité du xylème à

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

l'embolie (Cochard *et al.* 1996, Tyree & Sperry 1988). Enfin, les signaux chimiques (ABA) produits par les racines durant des épisodes de sécheresse jouent un rôle majeur dans la régulation stomatique (Davies & Zhang 1991, Tardieu 2005, Tardieu 1993, Thomas & Eamus 1999).

- un effet non stomatique : diminution de la fabrication de l'ATP synthétase, ce qui engendre une diminution de la quantité d'ATP nécessaire pour la synthèse de la Ribulose biphosphate (Tezara *et al.* 1999). Ces auteurs montrent que la diminution de CO₂ dans la chambre sous-stomatique n'est pas la cause de la diminution de A, puisque lorsqu'ils augmentent la concentration en CO₂, la photosynthèse reste faible.

La mise en place de ces différents mécanismes permet donc aux plantes de supporter plus ou moins bien les conditions de déficit hydrique.

La « résistance » des arbres aux contraintes hydriques, lors de saisons sèches plus ou moins fortes, peut être déterminée par la mesure de leur potentiel hydrique. Il a été montré que les végétaux ont la capacité de maintenir leur potentiel hydrique foliaire au-dessus d'un seuil critique en conditions de sécheresse (Cochard *et al.* 1996, Oren *et al.* 1999, Tardieu 1993). En FTH, cette capacité a également été observée, avec certaines espèces capables de maintenir une pression de turgescence suffisante, par la régulation stomatique en conditions de stress hydrique, leur conférant un comportement de type « isohydrique » (Bonal *et al.* 2000, Fisher *et al.* 2006). Le caractère isohydrique est lié à l'interaction entre les informations hydrauliques (statut hydrique des feuilles) et chimiques (concentration en ABA), alors que les espèces de type « anisohydriques » ne montrent pas de lien. Pour les espèces anisohydriques, la réponse des stomates à la concentration en ABA est indépendante du VPD et du statut hydrique des feuilles (Tardieu & Simonneau 1998).

Dans ce travail, nous souhaitons déterminer l'importance du stress hydrique occasionné par les saisons sèches dans les deux habitats. Dans un deuxième temps, nous voulons évaluer leurs conséquences sur le fonctionnement des arbres de la canopée, au niveau de l'assimilation du CO₂, de la conductance stomatique, de leur état hydrique, et de la transpiration.

Acclimatation et résilience aux contraintes hydriques

La diminution de la teneur en eau du sol engendre une diminution de la photosynthèse pour la majorité des plantes, suivie d'une augmentation lors du retour des pluies (par exemple, Flexas *et al.* 2006a, Atkin & Macherel 2009). Cependant, les végétaux peuvent montrer également des phénomènes d'acclimatation en réponse à un stress hydrique édaphique, qui se traduisent, au cours de la période de sécheresse, par une ré-augmentation de la conductance stomatique et de la capacité photosynthétique (Stewart *et al.* 1994), une augmentation de la concentration en enzymes et le maintien d'un fort transport d'électrons dans la membrane des thylakoïdes (Pankovic *et al.* 1999). Flexas *et al.* (2006a) ont montré que les feuilles qui étaient acclimatées (i. e. croissance durant le stress hydrique édaphique) avaient un taux de transport d'électrons plus fort que les feuilles non-acclimatées (i. e. croissance avant le stress hydrique édaphique). Ces résultats suggèrent la mise en place de processus d'adaptation en réponse aux contraintes hydriques.

Dans ce travail, nous allons suivre le fonctionnement des arbres de la canopée au cours de deux saisons sèches et également durant les périodes de transition entre les saisons sèches et les saisons des pluies, afin d'appréhender le degré d'acclimatation et de résilience des arbres suite aux contraintes environnementales.

La respiration

La respiration des cellules est principalement influencée par la température (Amthor 1989 in Teskey & Mcguire 2002). Une augmentation de la température sur le court terme (des secondes aux heures) stimule la respiration, avec un Q_{10} (coefficient d'augmentation de la température pour une augmentation de 10 °C) compris entre 1.5 et 2.5 (Bosc *et al.* 2003, Damesin *et al.* 2002, Ow *et al.* 2010, Zha *et al.* 2004). Néanmoins, sur le long terme (du jour à l'année), les plantes peuvent s'acclimater et/ou s'adapter à la température (Amthor 2000, Maseyk *et al.* 2008). A notre connaissance, il n'existe pas d'étude qui ait pu mettre en évidence un tel comportement en FTH, principalement à cause des faibles variations de température au cours de l'année (19-33 °C à Paracou, Guyane Française).

Au niveau foliaire

Au niveau foliaire, la majorité des études mesurent des feuilles matures, ce qui permet d'écartier la composante « croissance » de la respiration. Il a été montré que la respiration de

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

maintenance est sensible à la température (Atkin & Tjoelker 2003) et est corrélée positivement au rayonnement (Meir *et al.* 2001, Wright *et al.* 2006).

Récemment, Ow *et al.* (2010) ont démontré que les variations saisonnières de la respiration foliaire de *Pinus radiata* et *Populus deltoides* étaient corrélées au minimum des températures de l'air des trois jours précédant la mesure. Ils montrent également que la respiration foliaire possède une forte acclimatation à la température, contrairement à la photosynthèse, et que cette acclimatation pourrait changer le bilan net foliaire des arbres suite aux changements climatiques.

Le rayonnement est également un facteur climatique qui semble être important dans les variations de R_f . Dans des environnements soumis à de forts rayonnements et/ou à de faibles précipitations, la respiration foliaire est forte, comparativement aux environnements non stressés pour des mêmes niveaux de surface massique (SLA) et d'assimilation (Wright *et al.* 2006). De plus, en excès, le rayonnement peut endommager l'appareil photosynthétique, principalement la protéine D1, ce qui engendrera une augmentation de la respiration (Anderson *et al.* 1997).

Le comportement de la respiration foliaire dans des conditions de stress hydrique est très peu étudié. La réponse de la respiration foliaire est très variable (Atkin & Macherel 2009). Récemment, Atkin & Macherel (2009) ont répertorié la réponse de la respiration foliaire de 40 espèces soumises à un stress hydrique et montrent que, dans un tiers des cas, la respiration foliaire n'est pas affectée par le stress hydrique.

En condition de stress hydrique, on peut observer :

- une diminution de R_f qui peut être causée par le manque d'adénylate (issu de la transformation de l'ATP et ADP) (Lawlor & Cornic 2002, Flexas *et al.* 2006b). La sécheresse peut également causer, suite à une diminution de la photosynthèse, la diminution de l'activité du métabolisme de la plante ce qui pourrait conduire à une diminution de la respiration foliaire.

- une augmentation de R_f suite à une augmentation du coût de construction et de maintenance et/ou de la demande accrue d'oxydation pour compenser la diminution de la synthèse d'ATP dans le chloroplaste et la formation de réducteur (NADPH).

A notre connaissance, seules deux études ont mesuré la respiration foliaire de quelques arbres de la canopée en FTH (Metcalf *et al.* 2010, Miranda *et al.* 2005). Ces études confirment que

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

la réponse de R_f est très variable, avec des arbres qui montrent une absence de différence saisonnière (Metcalf *et al.* 2010), et d'autres qui montrent une augmentation en saison sèche (Miranda *et al.* 2005). Ces résultats soulignent la grande variabilité de réponses de R_f aux conditions de sécheresse et le manque de connaissance concernant le facteur limitant R_f .

Dans ce travail, nous allons suivre les variations saisonnières de la respiration foliaire et tenter de comprendre leurs origines, et essaierons de définir si elles sont corrélées ou non aux variations de l'assimilation.

Au niveau des troncs

En climat tempéré, des études ont caractérisé des hystérésis journalières entre l'efflux de CO_2 (E_s) et la température (Bosc *et al.* 2003, Damesin *et al.* 2002). A l'échelle annuelle, la relation entre E_s et la température est exponentielle (Bosc *et al.* 2003, Levy & Jarvis 1998, Zha *et al.* 2004) dans des climats tempérés, désertiques ou boréaux. En FTH, les relations mises en évidence entre la température de l'air et l'efflux de CO_2 des troncs sont très peu significatives et très variables suivant les différents sites (Meir & Grace 2002, Chambers *et al.* 2004, Zach *et al.* 2008, 2010a, b). Cette relation peut également être nulle, voire négative en FTH de montagne (Zach *et al.* 2010b). L'origine de l'absence de relation est en partie liée aux faibles gradients de température. Néanmoins, ces résultats suggèrent que d'autres facteurs environnementaux contribuent également aux variations saisonnières de l'efflux de CO_2 des troncs. L'influence de la saisonnalité des précipitations et de la teneur en eau du sol, en particulier, pourraient contribuer à ces variations. A notre connaissance, une seule équipe a analysé en conditions contrôlées l'influence de la sécheresse édaphique sur E_s (Saveyn *et al.* 2007a, b) pour deux jeunes arbres (l'un soumis à une sécheresse et l'autre utilisé comme contrôle). Cette expérimentation montre un effet négatif de la sécheresse sur E_s . Ils concluent que la corrélation de E_s avec les fluctuations du diamètre de l'arbre pendant cette période signifient que la sécheresse du sol a un effet négatif sur l'activité de maintenance et de croissance de l'arbre. La diminution du potentiel hydrique durant cette période confirme que la sécheresse est responsable de la diminution de E_s .

En FTH, l'efflux de CO_2 des troncs a été mesuré pour des arbres soumis ou non à une exclusion d'eau (Nepstad *et al.* 2002). Ces auteurs montrent que E_s diminue en saison sèche, mais en revanche, l'exclusion des précipitations n'engendre pas une plus forte diminution de E_s . Dans cette expérimentation, les potentiels hydriques de base des arbres sont faiblement négatifs, ce qui suggère que la diminution de E_s ne semble pas être attribuable à une

1.4 Influence du climat sur le fonctionnement des FTH

contrainte hydrique. Ces résultats tendent à montrer que les variations de E_s restent largement inexpliquées en FTH. Nous ne savons pas si elles sont sous le contrôle climatique, édaphique ou simplement régulées par les processus intrinsèques de l'arbre.

Dans ce travail, nous voulons à la fois caractériser les variations saisonnières de E_s et déterminer les variables environnementales qui permettent de les expliquer. De plus, nous voulons définir si ces variations seraient différentes entre les deux habitats (TFF vs. SFF).

1.5 Objectifs de l'étude

L'objectif central de ce travail est de caractériser et d'identifier les déterminants des variations saisonnières des échanges gazeux (CO_2 et H_2O) foliaires et ligneux des arbres de la canopée en forêt tropicale.

Afin d'atteindre cet objectif, nous avons procédé en plusieurs étapes, et tenté de répondre aux questions suivantes :

1- Identifier les principaux compromis et co-variations des traits foliaires et ligneux en conditions non limitantes en eau.

- Quelle est la variabilité des différents traits foliaires et ligneux des arbres de la canopée ?
- Au niveau de ces organes, y a-t-il une association entre les traits physiologiques et morphologiques ?
- L'agencement de ces traits est-il différent entre des habitats contrastés ? ou en relation avec l'appartenance à un groupe successional ?

2- Caractériser les contraintes hydriques saisonnières.

- Les arbres de la FTH sont-ils soumis à de fortes contraintes hydriques en saison sèche ?
- Quelle est la sensibilité des arbres aux variations de la teneur en eau ?
- Y a-t-il d'importantes différences de réponse pour des arbres présents dans des habitats de haut de colline (TFF) et de bas-fond (SFF) ?

3- Déterminer les variations saisonnières des échanges gazeux carbonés et hydriques au niveau des organes foliaires et ligneux et les facteurs à l'origine de ces variations.

- Quelles sont les principales tendances observées entre la saison des pluies et la saison sèche pour les différents traits ? Sont-elles différentes entre les deux habitats ?
- Ces patterns sont-ils liés à un stress hydrique ? de nature atmosphérique ou édaphique ?

2.1 Description du site d'étude



Figure 4 : Localisation de la Guyane Française en Amérique du Sud.

2 Matériel & méthodes

2.1 Description du site d'étude

Cette étude a été réalisée en Guyane Française (Fig. 4). Ce département français d'outre mer se situe entre 3 et 5 degrés de latitude nord, au NE du continent sud Américain. La Guyane Française occupe une superficie de 91000 km², recouverte à 80 % par la forêt tropicale humide sempervirente (Puig 2001). L'ensemble des données obtenues au cours de ce travail de thèse provient du dispositif de recherche sylvicole de Paracou (Fig. 5). Ce dispositif a été établi en 1982 par le CTFT (Centre Technique Forestier Tropical) et est géré actuellement par le CIRAD-Forêt dans le cadre de l'UMR Ecofog, et par l'INRA dans le cadre de l'UMR Ecofog pour la partie Guyaflux. L'emplacement du dispositif se trouve sur une concession du CNES (Centre National d'Etude Spatiale), qui a été rétrocédée au CIRAD-Forêt. Il se situe à environ 50 km au nord-ouest de Kourou (5°18' N, 52°53' O), à proximité de la commune de Sinnamary, à 15 km de l'Océan Atlantique.

En 2003, le site expérimental Guyaflux a été implanté sur le dispositif de Paracou, dans une partie préservée de tout traitement sylvicole (Bonal *et al.* 2008).

L'objectif du dispositif de Paracou était de tester l'impact de différents traitements sylvicoles sur la dynamique des principales espèces commerciales et de mesurer leur action à long terme sur le cycle du carbone (Blanc *et al.* 2009, Gourley-Fleury *et al.* 2004).

Le site expérimental Guyaflux comprend une zone d'environ 100 ha au sein du dispositif de Paracou (Fig. 6). Ce site est constitué d'une tour à flux de 55 m de haut sur laquelle un ensemble d'appareillage permet de mesurer les échanges gazeux (CO₂ et H₂O) entre l'écosystème et l'atmosphère sur l'ensemble de la zone. Celle-ci est composée de petites collines (environ 40 m d'altitude) et d'un habitat de bas fond.

La méthode de mesure est appelée « méthode des corrélations turbulentes » ou « eddy covariance » en anglais. Elle consiste à mesurer les flux verticaux et horizontaux entre la forêt et l'atmosphère grâce à des analyseurs de gaz à infra rouge et d'un anémomètre sonique 3D. Les données sont stockées dans un ordinateur de type HP 200LX et traitées au bureau pour le calcul des flux. De plus, une station météorologique complète est installée au sommet de la

2.1 Description du site d'étude

tour. L'ensemble des mesures climatiques est sommé ou moyenné toutes les 30 min et stocké dans des centrales d'acquisition dans un bungalow au pied de la tour.

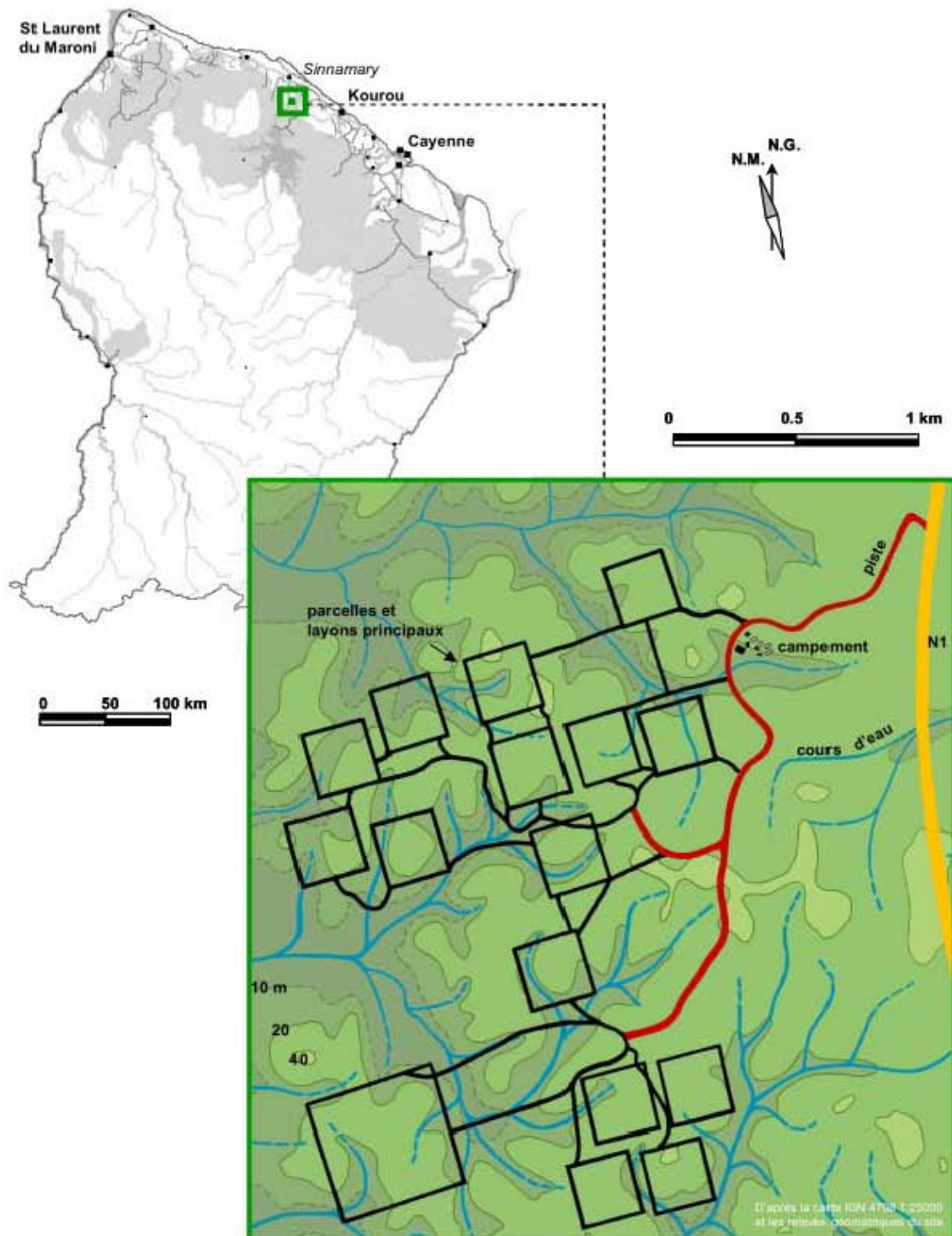


Figure 5 : Situation et géomorphologie de la forêt de Paracou en Guyane. D'après Jesel (2005).

2.1 Description du site d'étude

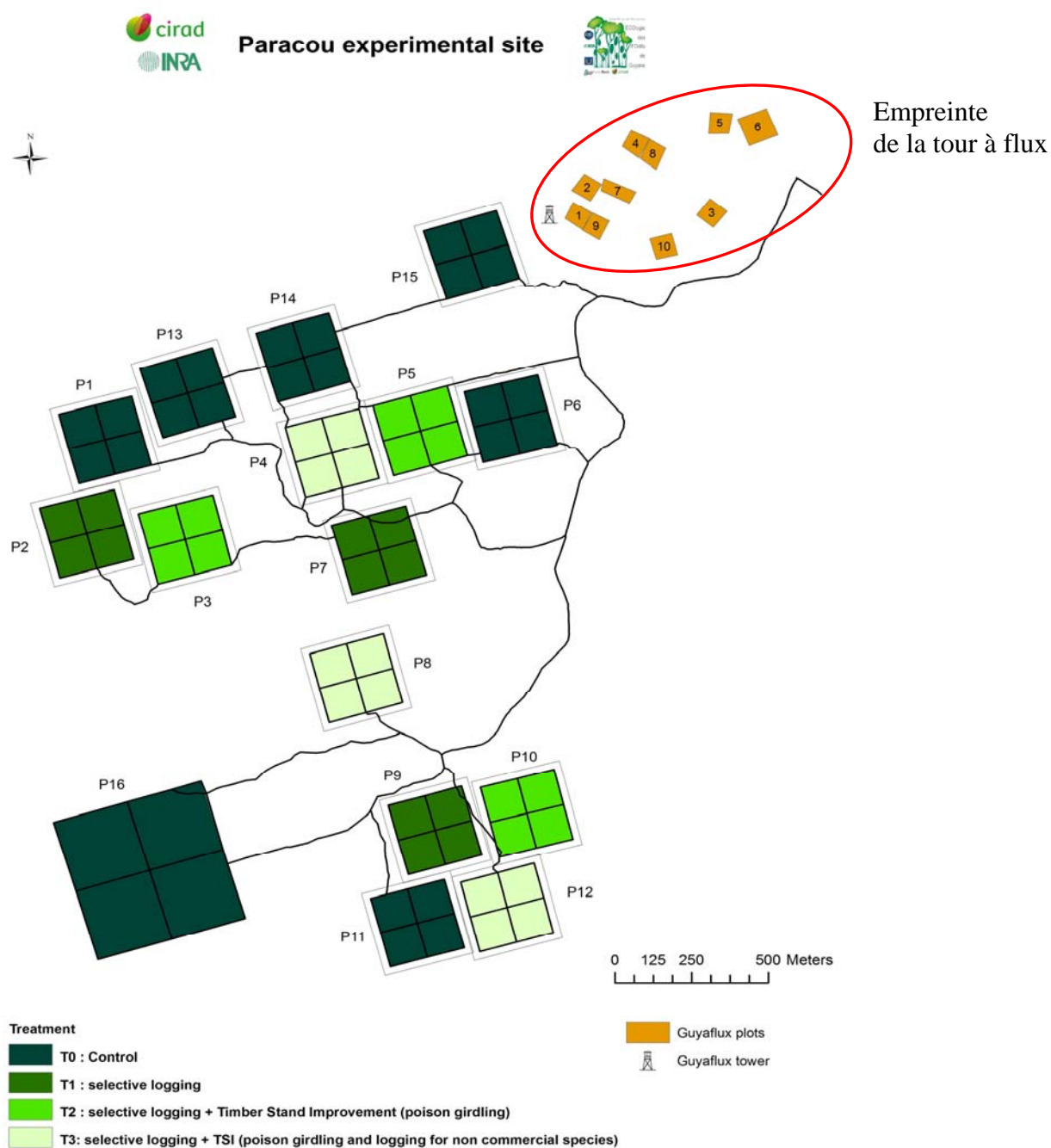


Figure 6 : Carte de la localisation du site Guyaflux dans Paracou. En vert, les parcelles de Paracou avec les différents traitements sylvicoles, en orange, les 10 parcelles Guyaflux sur l’empreinte de la tour à flux.

En parallèle de l’installation de la tour, 10 parcelles de 0.49 ha ont été installées sur l’empreinte de mesure de la tour à flux (footprint). Ces parcelles couvrent l’ensemble des conditions environnementales présentes dans cette zone (sommet de colline, zone de pente,

2.1 Description du site d'étude

bas-fonds, et transition vers des sables blancs). Tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre sont numérotés, cartographiés et identifiés à l'espèce. La mesure de leur diamètre est effectuée tous les deux ans.

Ces 10 parcelles permettent de suivre la dynamique forestière (croissance, recrutement, mortalité) des différents arbres suivant les conditions du milieu. En forêt tropicale humide, les différences topographiques sont généralement accompagnées par des différences édaphiques (Epron *et al.* 2006). Les habitats de colline sont caractérisées par un drainage vertical profond, plus ou moins perturbé par une cuirasse démantelée (Vincent Freycon, pers. comm.), alors que les habitats de bas-fond, constituées par des sols à Gley, sont sujet à des périodes d'hydromorphie permanente (Epron *et al.* 2006, Guehl 1984, Humbel 1978).

La nature chimique de ces sols reste pauvre (Boulet *et al.* 1979a, b), conforme à une faible Capacité d'Echange Cationique (CEC). Dans le cas des sols guyanais, CEC est de l'ordre de 2 à 4 meq / 100g de sol (Ferry *et al.* 2010) et le pH est acide (4.0 à 5.5). Dans les milieux tropicaux, l'horizon supérieur est composé d'éléments micro-agrégés et caractérisés par un drainage interne rapide contrastant avec l'horizon d'altération sous-jacent, peu perméable (Morneau 2007). Ce dernier horizon est caractérisé par la présence d'une structure massive ou polyédrique d'altération responsable de l'apparition, à de relativement faibles profondeurs (\approx 80 cm), de nappes perchées. Lors de fortes précipitations, cet horizon freine le drainage vertical des eaux qui n'ont alors plus pour seul moyen de dispersion que le drainage latéral et le ruissellement sur les horizons de surface (Humbel 1978, Guehl 1984).

Le climat de la Guyane Française est de type tropical humide. Il est caractérisé par des températures peu variables autour de 26 °C toute l'année et une atmosphère moyenne très humide (80 à 90 %). Cependant, malgré ces faibles variations, on distingue deux grandes saisons suivant l'intensité des précipitations : une grande saison sèche de mi-août à mi-novembre et une saison des pluies de décembre à juillet.

La saison sèche est en général marquée par moins de 100 mm de précipitations par mois (Fig. 7). Les précipitations sont sous l'influence de la zone intertropicale de convergence (ZIC).

2.1 Description du site d'étude

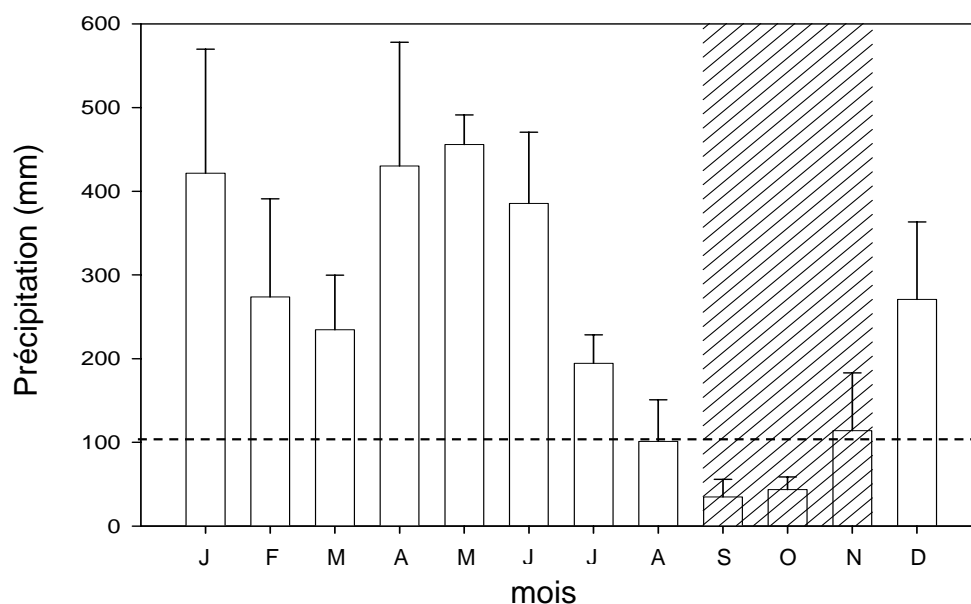


Figure 7 : Moyenne mensuelle des précipitations sur les 10 dernières années (1996-2005) (+1 SE) à Paracou (Plantation ; station météorologique agroclim). La zone hachurée représente la saison sèche, et la ligne en pointillée la limite de 100 mm de précipitations par mois. Figure issue de l'Annexe 1.

Dans cette zone, les vents de l'anticyclone des Açores se heurtent aux vents de l'anticyclone de Sainte-Hélène. La rencontre des masses d'air crée une ceinture dépressionnaire responsable de violentes précipitations qui touchent régulièrement les terres. On note également la présence d'une période d'accalmie au début de la saison des pluies, appelée « le petit été de mars » ; cette période est plus ou moins marquée suivant les années. Elle s'explique par une immobilisation temporaire de la ZIC dans sa position la plus méridionale, au voisinage de l'équateur géographique.

Cependant, il existe un double gradient des précipitations à l'intérieur du département, de la côte vers l'intérieur (3500 à 1500 mm) et du Sud-est au Nord-ouest (4000 à 2000 mm).

La pluviométrie relevée sur le dispositif de Paracou est de 3041 mm en moyenne entre 1977 et 2001 (Gourley-Fleury *et al.* 2004).

L'intensité des saisons est cependant très variable d'une année à l'autre : elles peuvent dépendre des phénomènes océaniques du Pacifique Sud : El Niño et son antagoniste La Niña. Récemment, deux fortes saisons sèches ont été observées, une en 1997 sous l'influence d'El Niño et une en 2005 sous l'influence d'une élévation des températures du nord de l'Océan

2.2 Description des mesures environnementales

Atlantique (NOAA 2009). A Paracou, la saison sèche 2005 s'est traduite par seulement 66.8 mm de pluie sur 93 jours consécutifs (Bonal *et al.* 2008).

2.2 Description des mesures environnementales

2.2.1 Données météorologiques

Toutes les données météorologiques que nous avons utilisées au cours de cette étude sont issues de la station météorologique située au sommet de la tour à flux et de capteurs au pied de la tour. La station météo est composée d'un pluviomètre (ARG100, EM lmt, Sunderland, UK), d'une girouette (A05103-5, Young, Traverse City, MI, USA), de capteurs de rayonnement global, incident et réfléchi (CNR1, Kipp & Zonen, Bohemia, NY, USA), de capteurs de densité des flux de photons (PPFD; $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (SKP 215; Skye Instruments Limited, Powys, UK). Pour l'enregistrement de la température et de l'humidité, nous utilisons les capteurs situés au sommet de la tour ou à quelques mètres de la tour, à 2 m de haut dans le sous bois (HMP45, Vaisala, Helsinki, Finland). Les données sont enregistrées toutes les minutes et moyennées ou sommées toutes les 30 min par un datalogger (Campbell CR23X) dans le bungalow au pied de la tour. Le VPD est calculé d'après les valeurs de température et d'humidité.

2.2.2 Suivi de la teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol à proximité de la tour à flux est suivie de trois manières différentes:

- La première méthode est un enregistrement en continu au pied de la tour à flux, à une profondeur de 5 cm, par une sonde TDR. Ce capteur (CS615; Campbell Scientific Inc.) nous donne une humidité volumique (SWC ; $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$).

- La deuxième méthode est une mesure, commencée en 2003, sur l'ensemble de l'empreinte de la tour à flux. 16 tubes de 3 mètres de long Tecanat®

(SDEC France, Reignac, France) sont placés le long d'un transect parcourant les différentes conditions topographiques dans l'empreinte de la tour. Les trous pour l'emplacement des tubes ont été effectués à la tarière, jusqu'à environ 2.6 m de profondeur. Les tubes placés en bas-fond n'ont pu être insérés que jusqu'à 1.40 m, la nappe phréatique permanente empêchant de creuser au-delà de cette profondeur. Manuellement, toutes les 3 semaines en moyenne, une sonde « TDR » (Time domain reflectometry) (TRIME FM3; Imko, Ettlingen, Germany) est introduite dans chaque tube de manière à mesurer l'humidité volumique tous les 20 cm.

2.3 Plan d'échantillonnage

Un indice d'humidité du sol (ISWC, m) a été calculé de manière à obtenir une information sur les variations saisonnières de l'humidité du sol intégrée sur l'ensemble de la zone située sur l'empreinte de la tour à flux (Bonal *et al.* 2008) :

$$ISWC = 0.2 * \sum_z \left[\sum_n (SWC_{zn} * w_{zn}) \right] \quad \text{Equation 1}$$

où 0.2 est la distance entre deux mesures consécutives pour chaque tube, SWC_{zn} est la teneur en eau du sol ($m^3 m^{-3}$) pour le tube n à la profondeur z, et w_{zn} est la proportion estimée de l'empreinte de la tour à flux couverte par un type de sol donné pour le tube n à la profondeur z. w_{zn} prend en considération la surface estimée de chaque type de sol et le nombre de tubes par type de sol sur la zone représentant l'empreinte de tour.

- La troisième méthode est un enregistrement en continu de l'humidité volumique du sol le long d'un profil entre 10 et 260 cm de profondeur. Au total 5 sondes (CS616; Campbell Scientific Inc.) sont placées à 5 profondeurs (10, 20, 80, 160 et 260 cm) et un enregistrement toutes les 30 min est effectué avec un datalogger CR10X.

2.3 Plan d'échantillonnage

La principale question que l'on se pose devant une forêt aussi complexe est la suivante : Comment pouvoir représenter toute la complexité de ce milieu ?

Considérant les questions que nous voulions aborder, nous avons adapté le plan d'échantillonnage de manière à illustrer cette diversité. Nous avons également été contraints pour certaines mesures par l'aspect purement technique.

Notre étude se focalise sur 3 parcelles (0.49 ha chacune) du site expérimental de Guyaflux, 2 parcelles (1 et 9) en collines et une en bas-fond (7) (Fig. 8).

2.3 Plan d'échantillonnage

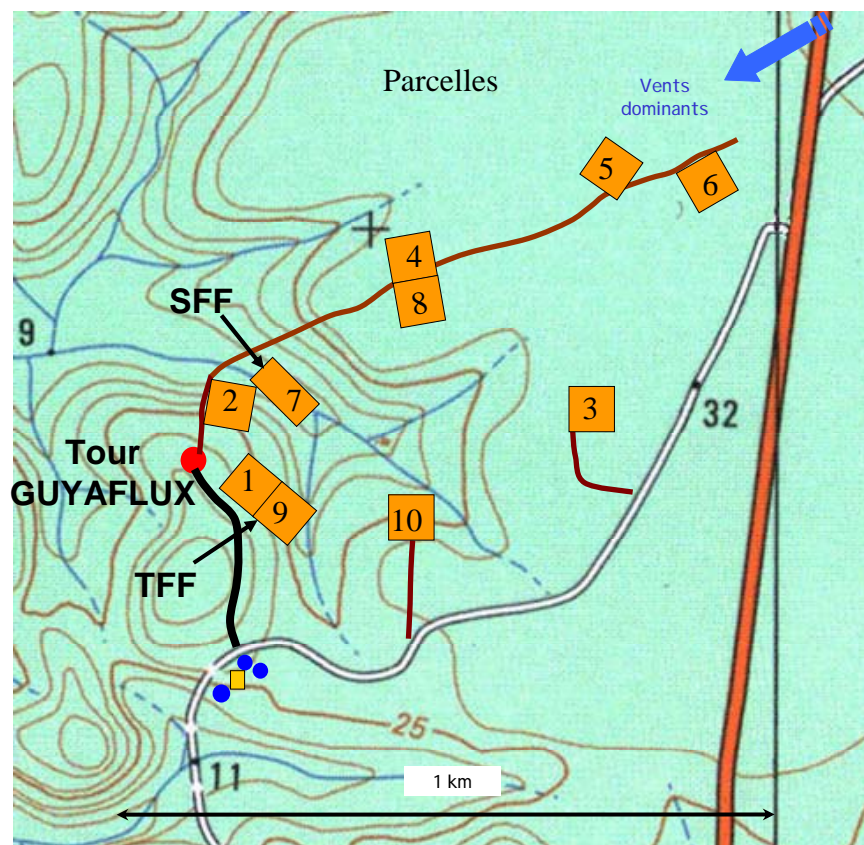


Figure 8 : Localisation des deux habitats étudiés sur le site Guyaflux. L'habitat de bas-fond (SFF) a été étudié en parcelle 7, et l'habitat de colline (TFF) en parcelles 1 et 9.

Etant donné que les parcelles 1 et 9 sont situées en haut de collines et sont contiguës, nous les considérons comme une seule parcelle de 0.98 ha. Nous nommons cet habitat une forêt de terre ferme (*Terra Firme Forest*, TFF). La parcelle 7 est à 200 m environ en contre bas de cette colline, à environ 5 m d'altitude. Elle se caractérise par un sol très sableux et la présence de la nappe phréatique qui ne descend pas en dessous de 1.40 m toute l'année mais qui remonte en surface durant la saison des pluies. Cette parcelle est également parcourue par un petit ruisseau qui est quasiment à sec en saison sèche, mais qui peut sortir de son lit en saison des pluies. Nous nommons cet habitat une forêt à inondations saisonnières (*Seasonally Flooded Forest*, SFF). Les caractéristiques générales de ces deux habitats sont résumées dans le tableau 1.

2.3 Plan d'échantillonnage

Tableau 1 : Caractéristiques générales de la structure du couvert et du sol des deux habitats : haut de colline (*Terra firme forest*, TFF) et de bas-fond (*seasonally flooded forest*, SFF).

* représentées sont des données issues des parcelles de Paracou (Ferry *et al.* 2010). Tableau issu de l'Annexe 2

Caractéristiques	TFF	SFF
altitude (m)	40	5
surface basale (m ² ha ⁻¹)	34.83	31.81
densité (arbres ha ⁻¹)	700	596
nombre d'espèces	114	73
LAI (m ² m ⁻²)	5.9 ± 0.3	6.4 ± 0.3
litière (tC ha ⁻¹ y ⁻¹)	6.1 ± 1.2	7.8 ± 1.7
Sol		
teneur en argile (%)*	24.4 ± 3.1	12.8 ± 2.1
quantité de phosphate (mg kg ⁻¹)*	4.4 ± 0.4	8.0 ± 0.7
C/N*	16.2 ± 0.4	15.8 ± 0.5
pH du sol*	4.6 ± 0.0	4.7 ± 0.1

Nous avons également identifié les arbres situés à proximité de la tour à flux et potentiellement accessibles, nous les avons équipés d'un système de cordage permettant d'accéder à leur houppier depuis la tour (Fig. 9).



Figure 9 : Système de cordage permettant à un opérateur, suspendu à la tour, d'avoir accès au houppier des arbres à proximité de la tour et de faire des mesures d'échanges gazeux.

2.3 Plan d'échantillonnage

Pour certaines mesures, nous avons augmenté l'échantillonnage pour les espèces les plus courantes par le suivi de 4 arbres situés le long du layon accédant à la tour, ou le suivi de 6 arbres situés dans la parcelle dite « INRA-écophysiologie » (1.25 ha) située à 250 m de la tour à flux, dans laquelle les arbres ont été numérotés et identifiés en 1995 mais dont le suivi de croissance n'a pas été effectué régulièrement depuis.

L'expérimentation regroupant le plus d'individus ($n = 264$ arbres et 75 espèces) est la mesure des variations de circonférence. Toutes les autres mesures réalisées au cours de ma thèse ont été effectuées sur ces mêmes arbres. Ainsi, mon plan d'échantillonnage forme un système emboîté, du plus grand nombre d'arbres suivis (mesures de circonférence) au plus faible nombre (mesures de flux de sève et d'assimilation) (Fig. 10).

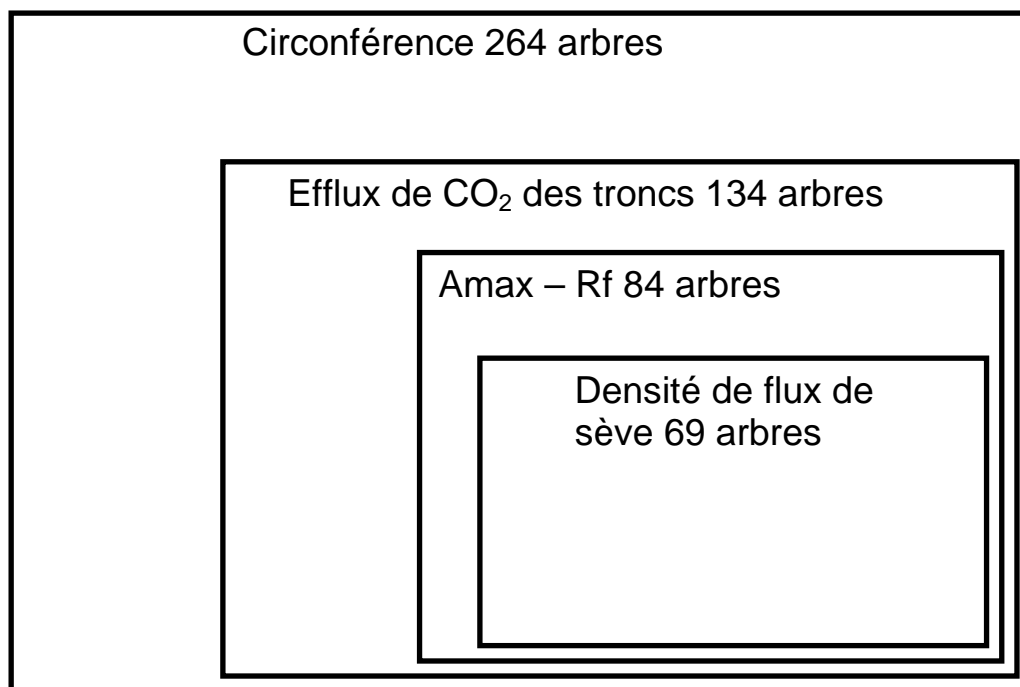


Figure 10 : Plan d'échantillonnage des expérimentations. Chaque rectangle correspond à une expérimentation avec le nombre d'arbres mesurés.

Nous avons choisi des arbres avec un diamètre supérieur à 10 cm qui avaient le statut social de dominants (indice de Dawkins de 4 et 5) ou de dominés (indice de Dawkins inférieur à 4). Afin de représenter la grande diversité spécifique, nous avons choisi des espèces abondantes à Paracou, pour lesquelles au moins 4 individus pouvaient être localisés dans les parcelles, ainsi que des espèces rares, avec 1 ou 2 arbres présents seulement sur l'ensemble des parcelles 1 et 9. Dans le tableau 2, figure le nombre d'arbres mesurés pour les différentes expérimentations.

2.4 Mesure des variations de circonférence

Tableau 2 : Nombre d'arbres et d'espèces par expérimentation pour les deux habitats. TFF signifie habitat de haut de colline et SFF signifie habitat de bas-fond. Les arbres dominés ont un indice de Dawkins entre 1 et 3, et les arbres dominants ont un indice de Dawkins de 4 ou 5. Circonférence : arbres équipés de dendromètres manuels, Amax : mesure d'assimilation en lumière non limitante, Rf : mesure de respiration foliaire, Flux de sève : mesure de la densité de flux de sève, Es : mesure de l'efflux de CO₂ des troncs.

	TFF							
	Arbre				espèce			
	dominé 2007	dominé 2008	dominant 2007	dominant 2008	dominé 2007	dominé 2008	dominant 2007	dominant 2008
Circonférence	46	46	147	147	23	23	50	50
Amax	4	8	42	52	3	5	23	16
Rf	5	6	43	59	4	5	23	16
Flux de sève	8	7	11	29	6	6	20	12
Es	11	8	65	102	10	7	28	29

	SFF					
	arbre			espèce		
	dominé 2007	dominant 2007	dominant 2008	dominé 2007	dominant 2007	dominant 2008
Circonférence	24	47	47	9	23	23
Amax	3	19	16	3	12	6
Rf	3	20	20	3	12	6
Flux de sève			22	3	7	5
Es	5	29	32	4	13	13

2.4 Mesure des variations de circonférence

Nous avons placé sur l'ensemble des arbres sélectionnés des dendromètres à bande en acier inoxydable entre janvier et février 2007. A l'aide d'un vernier, nous avons gravé avec un cutter chaque bande de manière à pouvoir suivre les variations de circonférence des différents arbres (Cattelino *et al.* 1986), avec une précision de 0.2 mm. Avant la pose des dendromètres, nous avons brossé les troncs de manière à enlever les mousses, lichens et également les morceaux d'écorce (rhytidome) qui étaient sur le point de tomber afin d'avoir la meilleure surface de contact possible entre le tronc et le dendromètre. La majorité des dendromètres est située à hauteur de poitrine (DBH) ou à 50 cm au-dessus des contreforts mais nous avons dû

2.4 Mesure des variations de circonférence

en placer certains à plus de 6 m au-dessus du sol de manière à éviter les contreforts ou la forte irrégularité du tronc. Afin de vérifier que les dendromètres n'avaient pas bougé entre deux mesures, nous avons peint à la bombe une bande verticale sur le tronc et le dendromètre. Durant l'ensemble des mesures, nous n'avons pas noté de variations (montée ou descente) des dendromètres. Conformément à la littérature, nous avons attendu deux mois avant de faire les premiers relevés de circonférence (Keeland & Sharitz 1993), de manière à ce que le dendromètre épouse bien la forme du tronc. En février 2008, nous avons installé 15 dendromètres sur 15 arbres préalablement équipés en 2007. Le but de cette expérimentation était de voir si les premiers mois de mesure de ces deuxièmes dendromètres n'étaient pas différents de ceux de la première année. Les 15 arbres ont été choisis pour leurs fortes augmentations de circonférence d'après les données de la première année. Nous avons ensuite relevé les mesures sur ces seconds dendromètres en même temps que les premiers. Une ANOVA à mesures répétées, sur 12 mesures en doublons, a démontré qu'il n'y avait pas de différence entre les variations des premiers (année 2007) et des seconds (année 2008) dendromètres (F value = 0.29, p = 0.59). Ce résultat est en accord avec O'Brien *et al.* (2008), qui ne remarquent pas non plus de différence entre les deux poses de dendromètres ce qui confirme que la première année de mesure donne des valeurs de variations de circonférence correctes.

Durant les 22 mois de suivi des dendromètres, nous avons enregistré 11 arbres morts sur pied ou lors de chablis, ce qui donne un pourcentage de mortalité de 2.2 % par an. Cette mortalité est dans la moyenne pour le site de Paracou (Blanc *et al.* 2009) ou des forêts tropicales d'Amazonie dans la région de Manaus au Brésil (da Silva *et al.* 2002).

Mesure du changement de circonférence

Afin de suivre les variations de circonférence des arbres entre chaque campagne, nous calculons le taux de changement de circonférence entre deux dates (RCG, Rate of Change in Girth) :

$$RCG = \frac{Ct_2 - Ct_1}{t_2 - t_1} \quad \text{Equation 2}$$

où RCG est le taux de changement de circonférence (mm j^{-1}), Ct_1 la circonférence au temps 1 (t_1) et Ct_2 la circonférence au temps 2 (t_2).

Cependant, pour les analyses statistiques, nous utiliserons le taux de changement relatif de circonférence, pour lequel on utilise le logarithme népérien des circonférences, comme utilisé classiquement dans les études portant sur la croissance des végétaux (Poorter 1989).

De manière à supprimer la dépendance temporelle des mesures de circonférence, nous appliquerons une analyse autorégressive temporelle. Enfin, les tests statistiques seront réalisés sur les résidus de cette analyse.

2.5 Effet de l'humidité de l'air sur les variations de circonférence des troncs en laboratoire

En Mars 2009, nous avons mené une étude complémentaire au laboratoire de Pariacabo de l'UMR Ecofog situé dans la zone industrielle de Kourou, afin de suivre les variations de diamètre de sections de troncs en relation avec l'humidité relative de l'air. Pour ce faire, nous avons sélectionné 9 arbres, appartenant à 9 espèces, pour lesquelles nous avons enregistré des comportements différents de circonférence en forêt lors des 2 années de mesure. De plus, ces arbres présentaient une large gamme de critères biophysiques de l'écorce et de l'aubier (Tab. 3). Chaque semaine, nous avons coupé un arbre (DBH \approx 25 cm) en dehors des parcelles du dispositif de Paracou. Le tronc était ensuite débité en deux morceaux de même longueur (\approx 70 cm) et les deux billots étaient immédiatement placés dans des sacs hermétiques le temps du trajet. Un des billots est utilisé pour calculer la teneur en eau initiale de l'écorce et de l'aubier, ainsi que la perte d'eau totale du billot (différence entre masse initiale à température ambiante moins masse finale à 105 °C), l'autre est placé dans une chambre climatique (Fisher, Bioblock Scientific ($d = 0,1$ °C et 1 % RH)) (Fig. 11). Dans la chambre climatique, nous maintenons la température constante (30 °C) et nous appliquons deux niveaux d'humidité relative : le premier jour, nous laissons les billots à 90 % d'humidité de manière à standardiser l'humidité dans les billots, et ensuite nous descendons l'humidité à 40 % et maintenons cette humidité durant 4 jours. Afin de suivre les variations de diamètre du billot, quatre comparateurs de déplacement (Mitutoyo, $d = 2\mu\text{m}$) sont opposés radialement deux à deux et placés sur le support métallique qui entoure le billot (Fig. 11). Une mesure des variations de circonférence est effectuée tous les jours. Les deux sections de chaque billot sont enduites de graisse afin d'éviter la perte d'eau par les bouts coupés (Zweifel *et al.* 2000). Après les 4 jours, le billot est sorti de la chambre et les teneurs en eau de l'écorce et de l'aubier sont calculées. Nous faisons l'hypothèse que les deux billots sont identiques afin de pouvoir les comparer.

2.5 Effet de l'humidité de l'air sur les variations de ciconférence des troncs en laboratoire

Tableau 3 : Caractéristiques des 9 arbres sélectionnés pour l'expérimentation en chambre climatique. E correspond à l'écorce et A correspond à l'aubier. Les lettres entre parenthèses correspondent aux acronymes des genres et des espèces. Tableau issu de l'annexe 1.

	diamètre (cm)	épaisseur (mm)		densité (g cm ⁻³)		teneur en eau (g g ⁻¹)	
		E	A	E	A	E	A
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Cs)	24.2	10.0	42.7	0.42	0.65	1.53	0.55
<i>Eperua falcata</i> (Ef)	22.2	9.0	46.4	0.62	0.73	0.83	0.66
<i>Goupia glabra</i> (Gg)	25.1	4.4	76.1	0.57	0.73	0.74	0.63
<i>Lecythis persistens</i> (Lp)	22.9	3.4	66.3	0.42	0.75	0.99	0.61
<i>Licania membranacea</i> (Lm)	25.4	12.4	20.5	0.77	0.91	0.57	0.51
<i>Pradosia cochlearia</i> (Pc)	23.3	8.9	42.0	0.53	0.82	1.08	0.51
<i>Sterculia pruriens</i> (Sp)	20.4	13.5	73.7	0.48	0.48	1.19	1.09
<i>Symphonia</i> sp. 1 (Ssp)	21.5	6.2	66.5	0.59	0.38	1.70	0.92
<i>Virola michelii</i> (Vm)	22.1	9.4	101.2	0.47	0.49	1.16	0.87



Figure 11 : Dispositif expérimental au laboratoire de Pariacabo. Billot de tronc d'arbre placé dans une chambre climatique avec capteurs de déplacement.

2.6 Suivi phénologique

Le suivi phénologique des arbres a été effectué de trois manières :

- Premièrement par l'observation directe des houppiers des arbres. Un suivi systématique tous les 15 jours des arbres (17 arbres) accessibles depuis la tour à flux et un suivi occasionnel des arbres des parcelles durant les différentes autres mesures, a été réalisé.

Le suivi des arbres de la tour a consisté à suivre à la jumelle les stades phénologiques foliaires depuis les différents paliers de la tour. Nous avons considéré 5 stades phénologiques : sans feuille, débourrement des bourgeons foliaires (> 70 %), nouvelles feuilles (> 70 %), feuilles matures et vieilles feuilles (> 70 %). Nous avons également suivi les stades reproductifs : gonflement des bourgeons floraux (> 70 %), fleurs (> 70 %), et présence de fruits (> 70 %).

Pour les arbres des parcelles nous avons observé le houppier depuis le sol et nous avons noté les mêmes stades phénologiques foliaires, excepté le stade bourgeons foliaires que nous ne pouvions pas bien distinguer.

- Deuxièmement par la récolte de la litière dans des bacs à litière situés sur les 10 parcelles du site expérimental de Guyaflux. Chaque parcelle est dotée de 4 bacs à litière, un à chaque angle. La récolte est effectuée toutes les 3 semaines en moyenne. L'ensemble de la biomasse récoltée dans les bacs est ensuite placée à l'étuve à 60 °C pendant 48h. Cette récolte permet d'estimer la production de litière (tonne de matière sèche par ha et par an).

- Troisièmement par la mesure de l'indice de surface foliaire (LAI). Il a été mesuré dans chaque parcelle en utilisant un LAI 2000 (LI-COR Inc.) durant la saison sèche 2008. Le boîtier de référence est placé au sommet de la tour Guyaflux. A l'aube, environ 48 points de mesures sont effectués aléatoirement dans chaque parcelle. De manière à réduire l'influence de la surface des troncs sur la mesure du LAI, nous choisissons de faire les mesures avec un angle de 38 °.

2.7 Mesure des flux d'eau

2.7.1 Densité de flux de sève

Les flux de transpiration des arbres en forêt ont été évalués à partir de mesures de densité de flux de sève xylémique (dflux, $\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) suivant la méthode thermo-électrique développée par André Granier, INRA Nancy (Granier 1985, 1987) (Fig. 12). Deux sondes composées de thermocouples sont insérées dans le tronc des arbres à environ 1.3 m du sol, à 15 cm d'écart l'une de l'autre, sur la partie la plus à l'ombre du tronc pour limiter des gradients de température liés au rayonnement solaire (Do & Rocheteau 2002a, b). La sonde supérieure est chauffée avec une petite résistance. De plus, une feuille de mousse aluminisée recouvre les sondes (recouvrement d'environ 20 cm de chaque côté des sondes) de chaque arbre afin de les protéger de la pluie et de réduire encore le risque de gradients thermiques indépendants des flux de sève (Fig. 12).



Figure 12 : Mise en place des capteurs de flux de sève et poche de protection des capteurs en feuille de mousse aluminisée contre le rayonnement et la pluie.

La mesure des différences de potentiel induites par les différences de température entre les sondes est enregistrée à l'aide de centrales d'acquisition de données (Campbell Scientific

2.7 Mesure des flux d'eau

CR10X, Shepshed, UK) toutes les 10 s et une moyenne est prise toutes les demi-heures. Nous disposons de 25 sondes pour ces mesures. Ainsi, pour chaque arbre, les mesures ont été enregistrées entre 4 et 8 jours de manière à avoir au moins 3 jours d'enregistrement complet avec des conditions climatiques assez similaires (soleil sans nuage), puis les capteurs sont déplacés sur d'autres arbres.

En 2008, nous avons réalisé une série de mesure en fin de saison des pluies et en fin de saison sèche. Les mesures dans les parcelles ont été réalisées en autonomie à l'aide de 4 batteries de voiture de 12 v pour alimenter les capteurs et les datalogger, un couple de batterie par datalogger. Nous avons donc pu effectuer en simultanée la mesure de flux de sève d'environ 10 arbres à la fois. Une fois que nous avons un enregistrement suffisant, nous déplaçons le dispositif de manière à équiper une autre série d'arbres.

Pour les arbres situés à proximité de la tour, le suivi de la densité de flux de sève a été réalisé sur une période d'environ 100 jours en continue, de septembre à janvier en 2007 et en 2008 (Tab. 4). Cette durée permet d'avoir des données avant et après la saison sèche de manière à bien appréhender ses effets sur le fonctionnement des arbres. Pour cette étude plus longue, nous avons placé de grandes feuilles de mousses aluminisées (longueur entre 200 et 500 cm, largeur \approx 70 cm) qui couvrent le tronc jusqu'au sol de manière à supprimer le plus possible le gradient thermique lié au rayonnement solaire.

Tableau 4 : Nombre de jours de mesure de densité de flux de sève par arbre au cours de la saison sèche 2007 et 2008.

espèce	code	saison sèche	
		2007	2008
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg2	118	
<i>Vantaea sp.</i>	V3	121	194
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg4		192
<i>Oxandra asbecki</i>	Oa5	121	192
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg6	121	130
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg7	119	189
<i>Recordoxylon speciosum</i>	Rs8	121	50
<i>Sloanea sp.</i>	S9	114	148
<i>Vouacapoua americana</i>	Va10	118	168
<i>Oxandra asbecki</i>	Oa11		190
<i>Goupia glabra</i>	Gg15	119	185
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg17		114

Sélection des périodes caractéristique de la saison sur la base de la pluviométrie et du rayonnement global

Nous avons sélectionné 3 périodes par an suivant les données météorologiques (pluviosité et rayonnement global) issues de la tour Guyaflux (Tab. 5).

Tableau 5 : Identification de 3 périodes par année permettant de mettre en évidence les variations de rayonnement global (Rg) et de teneur en eau du sol (SWC) en 2007 et 2008.

année	périodes	date	Tendances	n (jours)
2007	1 - début de saison sèche	29/08/2007- 20/09/2007	fort Rg, diminution de SWC	23
	2 - fin de saison sèche	09/10/2007- 21/11/2007	diminution de Rg, diminution de SWC (minimum)	44
	3 - début de saison des pluies	22/11/2007- 15/01/2008	Rg faible, augmentation de SWC	55
2008	1 - début de saison sèche	12/07/2008- 10/09/2008	augmentation de Rg, diminution de SWC	61
	2 - fin de saison sèche	13/09/2008- 13/12/2008	diminution de Rg, diminution de SWC (minimum)	92
	3 - début de saison des pluies	14/12/2008- 29/01/2009	Rg faible, augmentation de SWC	47

La séparation entre le début et la fin de la saison sèche en 2007 (période 1) a été marquée par une coupure de l'alimentation de la tour Guyaflux (perte des données de dflux et météo) et correspond également à un évènement de précipitation extrême (155.3 mm en 24 h, données de la station météorologique de la plantation du CIRAD à environ 5km) qui a réalimenté le sol en eau et de ce fait drastiquement diminué l'effet potentiel d'une forte sécheresse cette année-là. Nous avons espacé de deux jours les périodes de début et de fin de la saison sèche en 2008 car il y a eu un petit épisode pluvieux (37.2 mm en deux jours) qui a aussi, dans une moindre mesure, réalimenté le sol. Ces deux épisodes pluvieux sont intervenus après l'équinoxe de septembre, de ce fait la première période englobe le jour où le Rg est maximum. Il est important de noter que la période 1 en 2007 et 2008 ne commence pas le même jour. En 2008, la mesure a débuté plus tôt ce qui nous permet, contrairement à la période de 2007, d'enregistrer une augmentation de Rg. La séparation entre la fin de la saison sèche 2007 et 2008 et le début de la saison des pluies 2008 et 2009 (période 3) a été identifiée par le retour significatif des pluies qui ont engendré une augmentation de SWC. L'ensemble

2.7 Mesure des flux d'eau

de ces périodes nous permet de tester l'influence des différents paramètres environnementaux sur le dflux journalier.

Pour ce faire nous utilisons ces équations :

- $dflux = a \cdot (Rg / (b + Rg)) \cdot (1 / (1 + (c \cdot VPD)))$ (Granier *et al.* 2000) Equation 3

- résidu_dflux (Eq (3)) = $a \cdot SWC + b$ Equation 4

où dflux est la somme des densités de flux journalier ($kg \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$), Rg est la somme du rayonnement global journalier ($W \cdot m^{-2}$), VPD est la moyenne journalière du déficit de pression de vapeur saturante (hPa) et SWC est la moyenne journalière de la teneur en eau du sol à 80 cm de profondeur.

L'équation (1) nous permet d'analyser simultanément l'effet de Rg et de VPD sur les densités de flux de sève journalier. Ensuite nous utilisons l'équation (2) afin d'analyser l'effet de SWC sur les résidus issus de l'équation (1). Pour les périodes où nous ne pouvons pas appliquer ce modèle (5 périodes comprenant 5 arbres en 2007 et 6 périodes comprenant 6 arbres en 2008), nous appliquons une régression linéaire de dflux j en fonction de Rg. Les résidus seront également extraits afin de les analyser avec SWC.

Standardisation de la densité du flux de sève

Afin de pouvoir comparer la densité de flux de sève entre les saisons, nous avons standardisé les densités de flux de sève. Etant donné que la densité de flux de sève dépend principalement de Rg et du VPD (Granier *et al.* 2000), et que les variations saisonnières de Rg sont importantes au cours de l'année et très proches de celles du VPD, nous avons choisi de standardiser par le Rg. Pour chaque arbre mesuré dans les parcelles, nous avons gardé les données de densité de flux de sève entre 9h et 12h. Nous considérons que durant cette période les arbres ne sont pas sujets à la régulation stomatique et que la densité de flux de sève dépend uniquement de Rg. Nous appliquons alors une relation linéaire entre les valeurs de densité de flux de sève semi-horaire et les valeurs de Rg pour chaque arbre sur l'ensemble des jours de mesure (entre 2 et 4 jours par arbres par saison). Ensuite pour chaque arbre, nous estimons sa densité de flux de sève pour une valeur de Rg de $1000 W \cdot m^{-2}$ à chaque campagne. Nous considérons cette valeur comme la densité maximale de flux de sève (dflux max, $kg \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1} \cdot 1000 W \cdot m^{-2}$).

Critère de sélection des données par arbre

Pour les arbres décidus, nous avons écarté les valeurs de dflux enregistrées avant la chute des feuilles et durant le renouvellement foliaire des espèces décidues de manière à analyser l'influence des conditions environnementales sur le flux de sève pour des houppiers pleinement développés (majorité de feuilles matures). En 2007, seuls le *R. speciosum* (Rs8) et *V. americana* (Va10) ont changé leurs feuillages, alors qu'en 2008, tous les arbres décidus ont renouvelé leurs feuilles avant la saison sèche.

Pour Dg4 (*D. guianensis*) nous avons constaté en 2007 un renouvellement partiel du feuillage, avec une période (novembre) où deux générations de feuilles étaient présentes sur l'arbre. Nous décidons de ne pas le représenter.

Pour 2008, nous avons fixé la date de référence de Va10 au 2 octobre car les feuilles n'étaient pas matures avant.

Pour Dg7 nous n'avons considéré que la fin de la saison sèche 2008. De plus, le renouvellement du houppier a été progressif, nous n'avons pas observé de période où le houppier était totalement dépourvu de feuilles.

2.7.2 Conductance stomatique

Les mesures de conductance stomatique ont été effectuées grâce à un poromètre automatique à diffusion AP4 (delta T Devices, Ltd, Cambridge, UK) (Bragg *et al.* 1991, Monteith *et al.* 1988). La calibration de celui-ci a été effectuée avant chaque session de mesures selon l'humidité présente au moment des mesures. Nous avons réalisé deux séries de mesures, une en fin de saison des pluies (30 juin) et une en saison sèche 2008 (5 novembre). Nous avons mesuré entre 4 et 5 feuilles par arbre accessible depuis la tour à flux, entre 10 h et 13h30.

2.8 Mesure des échanges de CO₂

2.8.1 Photosynthèse nette foliaire

Les échanges gazeux foliaires ont été mesurés à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge en circuit ouvert (CIRAS-1, PP-System, Hitchin, UK) équipé d'une chambre foliaire de type « Parkinson » (surface = 2.5 cm²) (Fig. 13). Les mesures ont toutes été réalisées sur des feuilles d'apparence mature, sans dommage (absence de champignon, de mousse ou d'impact d'herbivorie).

2.8 Mesure des échanges de CO₂

Pour l'ensemble des expérimentations, la température des feuilles et le déficit de pression de vapeur ont été maintenus respectivement autour de $29.08 \pm 0.02^\circ\text{C}$ et 1.06 ± 0.01 KPa. L'assimilation nette de CO₂ en condition de lumière non-limitante, A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a été mesurée sous des concentrations de CO₂ de 380 ± 3.7 ppm et une densité de flux de photons de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Ces consignes offrent des conditions non limitantes pour la machine photosynthétique (Miranda *et al.* 2005, Nepstad *et al.* 2002, Poorter & Bongers 2006, Coste *et al.* 2005). Les mesures de A_{max} ont été réalisées entre 8h30 et 13h.

Malgré l'application que nous avons apportée à mesurer les feuilles ayant le même stade phénologique et se trouvant sur la même branche lors de nos mesures semi-continues, nous ne mesurons qu'une portion (2.5 cm^2) de feuilles, pour 3 à 4 feuilles par arbre et par campagne. De ce fait, nous ne pouvons pas écarter un possible effet du houppier sur les feuilles mesurées. Notre mesure était considérée comme satisfaisante quand nous obtenions la stabilité du flux pendant plusieurs minutes. Mais cette stabilité ne remet pas en cause un éventuel transfert horizontal des flux entre la zone de mesure et la partie de la feuille libre et/ou sous la surface du joint de la pince. Pons & Welschen (2002) ont montré que cette erreur était plus importante pour les flux de respiration car ils sont relativement faibles comparés à l'assimilation.

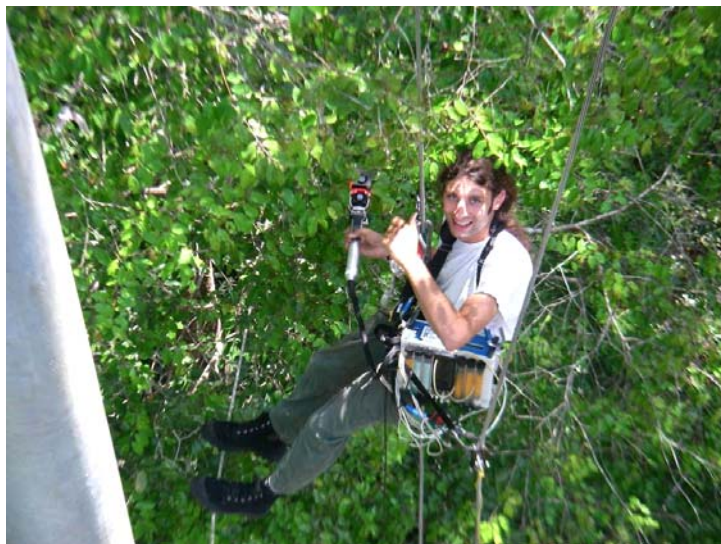


Figure 13 : Mesure de A_{max} avec un CIRAS-1 sur des arbres de la canopée

2.8 Mesure des échanges de CO₂

2.8.1.1 Méthode de mesure sur les arbres de la tour

De manière à pouvoir accéder directement aux houppiers des arbres proches de la tour à flux, un système de cordage entre la tour et les arbres a été mis en place par un professionnel, Lionel Collado, en juin 2007. Ce système de cordage permet l'accès direct de plusieurs branches par arbre depuis la tour, ainsi que de passer d'arbre en arbre. Le départ depuis la tour à flux s'effectue à une hauteur entre 20 et 30 m selon les arbres. L'opérateur, muni d'un baudrier et de l'analyseur de gaz en bandoulière, peut circuler entre les arbres et la tour (Fig. 14). L'opérateur est assuré par deux cordes indépendantes fixées au sommet de la tour et son déplacement est assuré par un deuxième opérateur qui manipule les cordes entre chaque arbre (poulie) et la tour.



Figure 14 : Mesure de Amax sur des feuilles des arbres de la canopée, entre 18 et 31 mètres au dessus du sol.

2.8 Mesure des échanges de CO₂

Tableau 6 : Caractéristiques générales des arbres accessibles depuis la tour à flux. Le statut 1 définit les arbres dominants et le statut 2 les arbres dominés. La phénologie D regroupe les arbres décidus et S les arbres sempervirents. La hauteur totale représente la hauteur totale de l'arbre ; et la hauteur de mesure, la hauteur à laquelle nous avons accès pour la mesure des échanges gazeux depuis les différents paliers de la tour à flux.

espèce	famille	code	statut	Indice de Dawkins	DBH (cm)	phénologie	Hauteur totale (m)	Hauteur mesure (m)
<i>Vantanea sp.</i>	Humiriaceae	V3	1	5	40.7	S	34	30
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	Dg4	1	4	39.9	D	26	23
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	Dg6	1	4	33.0	D	30	28
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	Dg17	1	5	41.1	D	36	31
<i>Vouacapoua americana</i>	Caesalpiniaceae	Va10	1	4	28.3	D	28	27
<i>Goupia glabra</i>	Celastraceae	Gg15	1	4	79.9	S	35	29
<i>Licania heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	Lh12	1	4	22.8	S	24	23
<i>Recordoxylon speciosum</i>	Caesalpiniaceae	Rs8	1	5	45.4	D	33	31
<i>Slonea sp.</i>	Elaeocarpaceae	S9	1	5	47.6	D	32	28
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	Dg7	2	3	23.2	D	29	28
<i>Oxandra asbecki</i>	Annonaceae	Oa5	2	3	16.7	S	20	18
<i>Oxandra asbecki</i>	Annonaceae	Oa11	2	3	10.6	S	19	18
<i>Iryanthera sagotiana</i>	Myristicaceae	Is16	2	2	24.6	S	27	23
<i>Hirtella bicornis</i>	Chrysobalanaceae	Hb14	2	3	14.5	S	25	23
<i>Licania heteromorpha</i>	Chrysobalanaceae	Lh19	2	3	16.8	S	25	23

Les mesures de Amax et de Rf sont réalisées sur 3 - 4 feuilles par arbre. Les mesures ont été réalisées sur la même branche durant les différentes campagnes de mesures, et autant que faire se peut sur les mêmes feuilles. Dans le tableau 6 sont récapitulées les différentes hauteurs auxquelles nous avons fait les mesures. La mesure est considérée comme satisfaisante lorsque le flux est stable sur une période d'environ 2 minutes.

2.8 Mesure des échanges de CO₂

Nous avons fixé la période de référence au 30 juin 2008 (fin de la saison des pluies), le sol est alors très humide sur l'ensemble du profil et le rayonnement commence à augmenter avec la diminution de la couverture nuageuse et la proximité du solstice (1er septembre). La moyenne des jours de la semaine précédant la mesure du 30 juin donne un $R_g = 10218 \text{ W. m}^2$, $VPD(30\text{m}) = 0.45 \text{ kPa}$ et $SWC \text{ surface} = 0.24$ et $0.38 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ à 10 et 260 cm respectivement et $ISWC = 0.676 \text{ m}$. Graphiquement, nous représenterons les valeurs de A_{max} et R_f au cours des différentes saisons en pourcentage de variations par rapport à cette date.

2.8.1.2 Méthode de mesure depuis le sol

Pour prélever les feuilles des arbres des parcelles Guyaflux 1, 9 et 7, nous avons utilisé la méthode du tir au fusil avec des cartouches à plombs de chasse (Fig. 15). Le principe consiste pour un opérateur à tirer sur les branches d'intérêt (à la lumière) et « espérer » que des branches (plus ou moins longues) tombent au sol. Les autres opérateurs repèrent en l'air les branches de l'arbre d'intérêt qui tombent et les suivent afin de les ramasser avant qu'elles ne tombent au sol. Une seule mesure de A_{max} et de R_f a été effectuée par arbre. Nous n'avons prélevé que des feuilles de lumière, exposition en pleine lumière Dawkins 4 - 5 du houppier et de la branche coupée.



Figure 15 : Prélèvement et mesure des échanges gazeux foliaires et potentiels hydriques en sous-bois sur rameaux coupés.

2.8 Mesure des échanges de CO₂

Pour les mesures de Amax, après avoir réceptionné le rameau, nous l'avons immédiatement plongé dans un seau rempli d'eau et avons recoupé la tige sous l'eau, afin d'essayer d'éviter l'induction rapide d'embolie dans la colonne d'eau qui induirait une fermeture stomatique rapide (Santiago & Mulkey 2003) (Fig. 15). La mesure de Amax était considérée comme satisfaisante quand un plateau de stabilité de la valeur de Amax était observé pendant 1-2 min. Quand il est présent, ce plateau est généralement observé après 2-3 min, la réponse de la machine photosynthétique aux conditions dans la chambre étant très rapide. Si l'échantillon ne montrait qu'un « pic » suivi par une chute brutale du flux, une autre tentative de prélèvement d'un rameau au fusil était effectuée. Si un deuxième échec était observé, l'arbre était abandonné. Cette technique a été validée par Jacques Roy et Damien Bonal (pers. comm.) pour des arbres de 20-25 m de haut présents dans une plantation du CIRAD à environ 5 km à l'Est des parcelles de Guyaflux. Santiago & Mulkey (2003) ont estimé que les mesures de Amax devaient être effectuées dans les 3 minutes après la coupe du rameau de manière à avoir la meilleure estimation de la valeur d'assimilation.

2.8.2 Respiration foliaire

Une fois la mesure de Amax effectuée, nous conservions les feuilles dans des sacs hermétiques pour que les feuilles ne dessèchent pas et dans le noir. De retour au laboratoire à Kourou en début d'après-midi, nous effectuions les mesures de Rf sur ces feuilles avec le même IRGA que Amax. Les mesures de Rf étaient effectuées dans le noir de manière à limiter les transferts de flux de CO₂ provenant des parties éclairées de la feuille (Pons & Welschen 2002). Etant donnée la forte relation entre la température et la respiration des feuilles (Atkin *et al.* 2000, Mitchell *et al.* 1999), nous avons standardisé la respiration à 25°C :

$$Rf = \frac{Rf_f}{Q_{10}^{(Tf-25)/10}} \quad \text{Equation 5}$$

où Rf est la respiration foliaire standardisée à 25°C, Rf_f est la respiration foliaire mesurée à la température de la feuille, Q₁₀ est le coefficient d'augmentation de Rf pour une augmentation de température de 10°C, Tf est la température de la feuille au moment de la mesure. Nous avons choisi un Q₁₀ égal à 2.3, comme l'ont défini deux études indépendantes en forêt tropicale (Cavaleri *et al.* 2008, Meir *et al.* 2001). Dans le reste de l'étude, nous utiliserons toujours le terme de Rf pour désigner la respiration foliaire standardisée à 25° C.

2.8 Mesure des échanges de CO₂

L'absence de différence entre la mesure de la respiration sur des feuilles coupées ou non a été plusieurs fois démontrée (Bolstad *et al.* 1999, Mitchell *et al.* 1999, Turnbull *et al.* 2003). Récemment, Cavaleri *et al.* (2008) ont confirmé l'absence de l'effet de la coupe sur la respiration des feuilles pour les espèces tropicales. Nous avons confirmé également l'absence de différence par un test effectué sur 18 feuilles d'arbres accessibles depuis la tour à flux (8 arbres de la tour, feuilles de lumière, 7 espèces). Ce test a été réalisé de jour. Une analyse non-paramétrique de Wilcoxon confirme que la coupe des feuilles n'a pas d'effet sur la valeur de Rf ($p = 0.98$). De plus, nous avons testé si le temps entre le prélèvement des feuilles en forêt le matin et la mesure en laboratoire en début d'après-midi avait un effet sur les valeurs de Rf. Nous avons sectionné 7 rameaux de pleine lumière de 7 arbres différents (accessibles depuis la tour, 5 espèces). Une série de mesures a été réalisée à partir de 9h du matin dans le noir dans le bungalow au pied de la tour et une autre série de mesures a été réalisée dans le noir au laboratoire à Kourou à partir de 15h. Un test non-paramétrique de Wilcoxon confirme qu'il n'y a pas de différence entre les deux séries de mesures ($p = 0.48$). Enfin, nous avons voulu nous assurer du temps nécessaire à l'obtention d'une valeur stable du flux respiratoire. Nous avons mesuré toutes les minutes dans le noir sur des feuilles coupées la valeur du flux de Rf durant environ 16 minutes sur un échantillonnage de 32 feuilles (19 individus, 10 espèces) en mai 2008. La stabilité du flux respiratoire des feuilles a été estimée en moyenne à 5 min et 13 secondes (\pm SE 3.8 secondes). Comme l'avaient précisé Pons & Welschen (2002), le flux respiratoire étant plus faible que le flux photosynthétique, le temps de réponse de la mesure du flux respiratoire aux conditions dans la chambre est plus long, et il est donc impératif de laisser plus de temps à la stabilisation du flux respiratoire.

Meir *et al.* (2001) ont mis en évidence, en forêt tropicale Amazonienne et Africaine, la présence d'un gradient vertical dans la canopée de la respiration foliaire et de LMA (plus faible respiration foliaire et plus faible LMA en-dessous de 20 mètres), qui engendre également une dé-corrélation de la relation entre Rf et N. Ils mettent en garde sur l'utilisation d'une seule relation Amax-N et Rf-N fondée sur des mesures avec des feuilles de pleine lumière. En effet, l'estimation et la modélisation des flux de carbone doivent tenir compte de ce gradient, de manière à ne pas engendrer une surestimation de la photosynthèse et de la respiration pour les arbres de sous-bois en forêt. Dans notre étude, nous nous focaliserons sur les arbres dominants et sur des mesures d'échanges gazeux foliaires sur des feuilles de pleine lumière.

2.8.3 Efflux de CO₂ des troncs

Le flux de CO₂ des troncs a été mesuré à l'aide d'analyseurs de gaz à infra rouge (EGM1 et EGM4, PPSystems, Hitchin, UK) en circuit fermé (Fig. 16). Dans le cadre de ma thèse, Jean-Yves Goret et Benoit Burban, techniciens de l'INRA dans l'UMR Ecofog, m'ont aidé à fabriquer des chambres de respiration du tronc en plexiglas, de deux dimensions afin de pouvoir plus facilement mesurer des arbres de diamètres différents : une grande chambre d'un volume de 1403.2 cm³ qui couvre une surface d'écorce de 145.8 cm² et une petite de 286.8 cm³ pour une surface de 44.8 cm². L'étanchéité entre la chambre et le tronc est réalisée avec du mastic de carrosserie (Terostat-7; Teroson, Ludwisburg, Germany) et les chambres sont maintenues plaquées au tronc pendant la durée de la mesure à l'aide de deux sangles (Fig. 16). Etant donné le fort LAI, quasiment constant toute l'année, et l'absence visuelle de tronc comportant des zones vertes, nous considérons que nous n'enregistrons pas de phénomène de photosynthèse des troncs.



Figure 16 : Mesure de l'efflux de CO₂ des troncs en circuit fermé avec un analyseur de gaz à infra rouge (IRGA, EGM PP-system) et chambre de respiration (fabriqué au laboratoire).

Une semaine avant le début des mesures (fin août 2007 et 2008), nous avons brossé la surface des troncs de manière à enlever les mousses ou lichens et les morceaux d'écorces qui se desquament. L'emplacement de la mesure se trouve à environ 1.50 m ou environ 50 cm au-

2.8 Mesure des échanges de CO₂

dessus des contreforts (jusqu'à environ 3 mètres) à proximité du dendromètre. Afin de pratiquer les mesures au même endroit à chaque campagne, lors de la première mesure, nous avons fait une marque à la bombe de peinture sur le tronc entourant la zone considérée.

L'enregistrement de la concentration en CO₂ dans la chambre a été effectué toutes les 5 s pendant environ 250 s lorsque la concentration initiale en CO₂ était proche de la concentration ambiante (380 – 450 ppm). Durant la mesure, un flux constant est maintenu par la pompe de l'analyseur de gaz ($\approx 10^{-4} \text{ m}^3 \text{ min}^{-1}$) et un ventilateur fixé dans la chambre permet d'homogénéiser l'air dans la chambre. Pour calculer le flux, nous ne considérons que les valeurs entre 100 et 205 s (22 points) (Stéphane Ponton, pers. comm.) car nous observons pour certains arbres de fortes fluctuations de la concentration en CO₂ au début de la mesure.

L'efflux de CO₂ (Es) est exprimé en surface de tronc, d'après les dimensions de la chambre. L'ensemble des mesures a été réalisé entre 9h et 16h.

Nous considérons l'efflux de CO₂ mesuré comme étant le résultat de la respiration locale du tronc, mais ce flux correspond en réalité à un ensemble de processus dans l'arbre. L'efflux de CO₂ peut être :

(i) sur estimé par le CO₂ dissout dans le flux de sève provenant des parties inférieures du tronc et des racines. (ii) sous estimé par le CO₂ transporté dans les parties supérieures de l'arbre toujours via le flux de sève, (iii) et sous estimé par le CO₂ stocké dans le tronc (voir synthèse de Teskey *et al.* 2008) (Fig 2).

Nous avons estimé la respiration de croissance (Eg) des troncs à l'échelle annuelle en utilisant l'équation de Ryan *et al.* (1994) :

$$E_g = \frac{10^6}{12} * CC * \%C * D * VG * \frac{1}{t} \quad \text{Equation 6}$$

où CC est le coût de construction du bois, %C est le pourcentage de carbone dans la matière sèche, D est la densité de l'aubier (g cm^{-3}), VG est le volume de bois nouvellement formé sous la surface de la chambre ($\text{cm}^3 \text{ m}^{-2}$) et $1/t$ est le temps de la période de mesure (s^{-1}). Nous considérons que le coût de construction du bois est constant au cours de l'année et entre les espèces, il a été estimé à 0.25 (Penning de Vries 1975), et que la quantité de carbone présent dans la matière sèche est de 50 % (Edwards *et al.* 1980).

La respiration de maintenance (Em) est calculée en soustrayant Eg à Es.

Effet de la température de l'air sur l'efflux de CO₂ des troncs

La température joue un rôle très important dans la régulation de la respiration des tissus parce qu'elle affecte l'activité des enzymes, la disponibilité des substrats et de l'adénylates et également participe aux processus de respiration de maintenance et de croissance (Atkin & Tjoelker 2003). Levy & Jarvis (1998) montrent que la relation exponentielle entre E_s et la température est observable sur une très large amplitude de température entre 15° et 50 °C sur des arbustes du Sahel. De la même manière Zha *et al.* (2004) observe une relation positive entre E_s et la température du tronc (-15 ° à 22 °C) pour *Pinus sylvestris* en Finland. Cependant, le lien entre la température et l'efflux de CO₂ est sujet à controverse (Saveyn *et al.* 2007b, 2008a, Zach *et al.* 2008, 2010a). Zach *et al.* (2010a) suggèrent que l'absence de relation entre E_s et la température pour des arbres en FTH de montagne, pourrait venir de l'effet plus important d'autres variables climatiques.

De manière à appréhender les variations journalières de l'efflux de CO₂, nous avons pratiqué trois cinétiques sur les arbres proches de la tour Guyaflux. Le but de ces cinétiques était à la fois de tester la relation entre E_s et la température de l'air à 2 m de hauteur et également de caractériser les Q_{10} des arbres. Nous avons donc effectué des cinétiques journalières sur 14 arbres (représentant 10 espèces) et pour certains arbres nous avons réalisé 3 cinétiques, une à chaque date. Au final, nous avons réalisé 30 cinétiques.

Les variations journalières de E_s sont assez faibles, rarement supérieures à $1\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nos résultats montrent que la relation entre T_{air} et E_s est très variable entre les arbres (Tab. 7 et Fig. 17), il n'y a que 30 % (10 sur 30) des cinétiques qui montrent une relation significativement positive. Nous avons comparé le Q_{10} pour 5 arbres durant les 3 cinétiques et nous n'observons pas de différence entre ces 3 dates (ANOVA avec mesures répétées, F value = 1.92 ; p = 0.29). La valeur moyenne du Q_{10} pour ces 3 cinétiques vaut 1.64 (n = 15).

2.8 Mesure des échanges de CO₂

Tableau 7 : Résultats des relations journalières entre l'efflux de CO₂ des troncs et la température à 2 m du sol en forêt pour les différents arbres proches de la tour à flux. Nous ne faisons figurer que les relations positives.

Cinétique 1 : 06/09/2007, Cinétique 2 : 03/10/2007, Cinétique 3 : 23/10/2007 ; n = le nombre de mesures durant la journée. Le code des noms des arbres est dans le tableau 6. Niveau de significativité: * p<0.05, ** p<0.01.

	Cinétique 1			Cinétique 2			Cinétique 3		
	n	F value	R ²	n	F value	R ²	n	F value	R ²
Gg15	16	1.35	0.08				12	9.35*	0.48
V3	14	11.18**	0.48	7	0.18	0.03	11	4.53	0.33
Ox5	7	3.46	0.41	7	8.15*	0.62			
Ox11				7	0.18	0.03			
Dg2	14	13.12**	0.52	7	1.02	0.17	12	10.19**	0.50
Dg4	6	3.44	0.46	7	0.45	0.08	11	3.91	0.30
Dg6	6	4.88	0.55	7	14.04*	0.74	11	49.64**	0.84
Dg17	14	20.99**	0.63	7	7.97*	0.61	12	15.14**	0.60

2.8 Mesure des échanges de CO₂

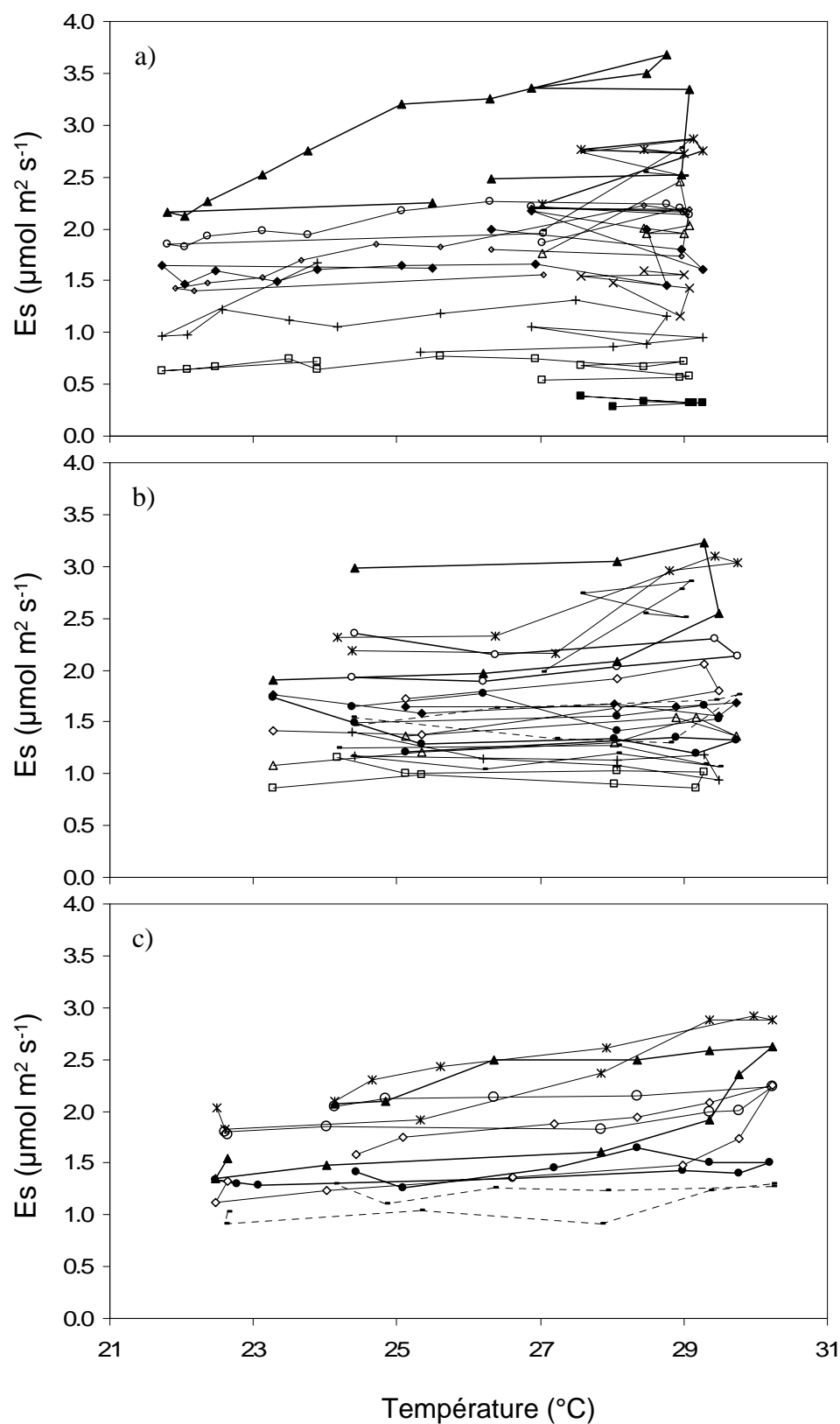


Figure 17 : Relation entre l'efflux de CO₂ des troncs (Es) et la température à 2 m. Les lignes relient les différents points obtenus au cours de cinétiques journalières effectuées le a) 6 septembre 2007, b) 3 octobre 2007, c) 23 octobre 2007 Gg15 (◆), Rs8 (■), Dg17 (◇), Va10 (□), Ox5 (△), S9 (●), Lh12 (×), Ta13 (+), V3 (o), Dg4 (...), Is16 (-), Dg6 (*), Dg2 (▲). Les codes des arbres sont donnés dans le Tab. 6.

2.8 Mesure des échanges de CO₂

L'absence de relation entre T_{air} et Es a été aussi observée sur des arbres en FTH de montagne en Equateur (Zach *et al.* 2008) et de faibles relations ont été trouvées en FTH d'Amazonie et d'Afrique (Chambers *et al.* 2004, Meir & Grace, 2002) pour des amplitudes comparables à la nôtre (≈ 22 à 30 °C).

Différents phénomènes peuvent expliquer la faible, voire l'absence de relation entre la température et l'efflux de CO₂ des troncs :

- la mesure de la température, de l'air ou du tronc (écorce et/ou aubier) en un point n'est pas suffisamment représentative de la température où a lieu les phénomènes biochimiques (Stockfors 2000)
- durant la journée, l'écorce peut fixer le CO₂ respiré par les cellules du tronc ou des branches (Damesin 2003, Sprugel & Benecke 1991, Saveyn *et al.* 2008a, Wittman *et al.* 2006)
- le taux de respiration oxydative peut être plus fort la nuit parce que les cellules sont plus hydratées. La nuit, l'absence du flux de sève provoque une plus forte pression de turgescence dans les cellules vivantes qui induit une forte activité de croissance et de maintenance (Daudet *et al.* 2005, Saveyn *et al.* 2007a)
- le flux de sève peut transporter du CO₂ dissout, et engendrer une diminution de l'efflux de CO₂ mesuré (Hari *et al.* 1991, Martin *et al.* 1994, McGuire *et al.* 2007, Saveyn *et al.* 2008b, Teskey *et al.* 2008), ou une augmentation si le CO₂ mesuré provient du système racinaire et/ou microbien (Levy *et al.* 1999, Moore *et al.* 2008)

Es ne semble pas varier avec T_{air}. Ce résultat suggère que d'autres facteurs influencent Es et expliquent ces variations journalières. De plus, nos mesures sont réalisées durant la journée (entre 9h et 16h), période durant laquelle la température est assez stable. Ce constat nous autorise donc à pouvoir comparer les arbres entre eux et suivant les saisons, en utilisant un Es non standardisé.

En revanche, pour les analyses de corrélation de l'efflux de CO₂ des troncs avec les autres traits physiologiques et structuraux, nous utiliserons, comme pour la respiration foliaire, une valeur standardisée de l'efflux de CO₂ pour une température de 25° C.

$$Es_{25} = \frac{Es}{Q_{10}^{(T_{air}-25)/10}}$$

Equation 7

2.9 Mesure du potentiel hydrique

où $E_{S_{25}}$ est l'efflux de CO_2 standardisé à $25^\circ C$, E_s est l'efflux de CO_2 mesuré à la température ambiante, Q_{10} est le coefficient d'augmentation de E_s pour une augmentation de température de $10^\circ C$, t_{air} est la température de l'air à 2 m de hauteur en sous-bois au moment de la mesure. Nous avons choisi un Q_{10} égal à 2, comme l'ont défini deux études indépendantes en forêt tropicale (Cavaleri *et al.* 2006, Meir & Grace 2002).

2.9 Mesure du potentiel hydrique

Les potentiels hydriques foliaires ont été mesurés à l'aide d'une chambre à pression de type Scholander (PMS Instruments Model 1000, Corvallis, Oregon) (Scholander *et al.* 1965). Le potentiel hydrique du sol a été estimé à partir du potentiel hydrique de base avant le lever du soleil (Ψ_{pd}) (Granier & Colin 1990) entre 5h et 7h du matin. Les potentiels minimum (Ψ_{md}) ont été mesurés entre 12h et 14h, uniquement lors de belles journées bien ensoleillées.

2.10 Mesure des traits structuraux et composés chimiques

2.10.1 Sur les feuilles

A la suite des prélèvements en forêt, les feuilles ont été stockées dans des sachets hermétiques et ramenées au laboratoire. Là, la masse fraîche (g) de chacune des 3 feuilles par arbre a été pesée et la surface a ensuite été mesurée avec un planimètre (LiCor 3000A, LiCor Inc. Lincoln, Nebraska). Ces feuilles ont ensuite été placées 48 h dans une étuve à $60^\circ C$ (suffisant pour obtenir une masse sèche stable), avant de peser leur masse sèche (g). A partir de ces données, la masse surfacique foliaire (LMA, $g\ m^{-2}$) a été calculée par feuille puis moyennée par arbre.

Un indice de concentration en chlorophylle foliaire a été estimé à l'aide d'un « chlorophylle-mètre », le SPAD-502 (MINOLTA, Osaka, Japon) sur les feuilles fraîchement coupées. Le SPAD-502 mesure la transmittance lumineuse de la feuille à deux longueurs d'ondes : 650 nm et 940 nm. Trois mesures ont été réalisées sur chacune des feuilles, en évitant la nervure centrale. A partir de cet indice, la concentration en chlorophylle (Chlo : $\mu g\ cm^{-2}$) a été estimée sur la base des équations obtenues par Coste (2008) et Coste *et al.* in press.

2.10 Mesure des traits structuraux et composés chimiques

Ces auteurs ont établi une relation entre les valeurs issues du SPAD et les concentrations en chlorophylle de 13 espèces d'arbres de forêt tropicale. La formule obtenue est la suivante :

$$\text{Chlo} = \frac{(117.1 * \text{SPAD})}{(148.84 - \text{SPAD})} \quad \text{Equation 8}$$

Les concentrations totales en N (Nm, mg N g⁻¹) et en C (Cm, mg C g⁻¹) ont été obtenues après analyse élémentaire effectuée à la plateforme analytique de l'UMR EEF de Nancy (ThermoQuest NA 1500 NCS, Carlo Erba, Italie) à partir de poudre de feuilles préalablement séchées à l'étuve. La composition isotopique en C foliaire ($\delta^{13}\text{C}$), exprimée comme la différence de teneur en ¹³C / ¹²C par rapport au standard PDBelelemnite, a été estimée sur les mêmes échantillons avec un spectromètre de masse (ΔS , Finnigan Mat, Brême, Allemagne). Les données de $\delta^{13}\text{C}$ nous ont permis de calculer l'efficacité de l'utilisation de l'eau intrinsèque (intrinsic water use efficiency, iWUE), suivant les équations de Farquhar *et al.* (1982). Premièrement, nous calculons la discrimination isotopique du carbone foliaire $\Delta^{13}\text{C}$:

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta_a - \delta^{13}\text{C}}{1 + 0.001 * \delta^{13}\text{C}} \quad \text{Equation 9}$$

où δ_a est la composition isotopique du CO₂ de l'air (= -8.34 ‰, Keeling 2008)

La discrimination isotopique du carbone est reliée, de façon simplifiée, à WUEi par l'équation suivante:

$$\text{WUEi} = \frac{C_a}{1.6} * \left\{ 1 - \frac{\Delta^{13}\text{C} - a}{b - a} \right\} \quad \text{Equation 10}$$

où C_a est la concentration en CO₂ de l'air (385 ppm) et a et b sont les facteurs de diffusion du CO₂ à travers les stomates et durant la carboxylation photosynthétique, 4.4 et 27, respectivement.

2.10.2 Sur les troncs

Nous avons carotté 159 arbres (116 en TFF et 43 en SFF) avec des tarières de Pressler (10-100-1024, Haglöf Sweden AB, Långsele, Sweden) en début de saison sèche (Septembre)

2.10 Mesure des traits structuraux et composés chimiques

2007 et 2008. Le prélèvement était effectué au moins à 50 cm des dendromètres. En moyenne, la longueur des carottes était de 15 cm afin de bien définir l'épaisseur d'aubier. Une fois extraite, chaque carotte était stockée dans des tubes étanches et une fois au laboratoire de Pariacabo, elles étaient pesées et observées à la loupe binoculaire (X 40). Nous avons déterminé la zone de duraménisation grâce à la présence de tylose et également avec le test au Lugol (Jacques Beauchêne, pers. comm.).

Une fois cette zone définie, la longueur de l'aubier était mesurée avec un pied à coulisse (500-181U, Mitutoyo Instruments, Singapore). Enfin, nous avons mesuré le volume de bois frais en submergeant le morceau d'aubier dans un bac placé sur une balance électronique (précision = 0.1 mg), le volume d'eau déplacé correspondant au volume frais du morceau d'aubier (Chave 2006). Tous les morceaux d'aubier ont ensuite été placés deux jours à 105 °C afin d'obtenir la masse sèche. La densité (D , g cm^{-3}) est obtenue suivant l'équation suivante :

$$D = \frac{M_s}{V_f} \quad \text{Equation 11}$$

où M_s est la masse sèche (g) et V_f le volume frais (cm^3). La teneur en eau (WC, g g^{-1}) est obtenue suivant l'équation:

$$\text{WC} = \frac{M_f - M_s}{M_s} \quad \text{Equation 12}$$

où M_f est la masse fraîche et M_s la masse sèche.

L'épaisseur de l'écorce a été mesurée pour tous les arbres équipés de dendromètres. Nous considérons l'écorce dans son ensemble, c'est-à-dire que son épaisseur représente la somme des différents tissus qui la composent. De l'extérieur vers l'intérieur du tronc, il s'agit du rhytidome, du parenchyme, du phloème et du cambium. L'épaisseur d'écorce a été mesurée avec une jauge à mesurer l'écorce (Suunto Oy, Vantaa, Finland) et lorsque l'écorce était trop fine, nous avons utilisé un marteau emporte pièce (Haglöf Sweden AB, Långsele, Sweden) puis un pied à coulisse pour mesurer l'épaisseur prélevée. Ce même marteau a été utilisé pour prélever les morceaux d'écorce de chaque arbre, qui ont ensuite été placés dans des tubes hermétiques. La densité et la teneur en eau de l'écorce ont ensuite été calculées de la même manière que pour l'aubier.

3 Résultats-Discussion

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Dans ce paragraphe, nous souhaitons dresser dans un premier temps un aperçu de l'amplitude de variation des traits physiologiques et structuraux foliaires et ligneux entre les arbres de la canopée en FTH. Dans un deuxième temps, nous souhaitons mettre en évidence les relations existantes entre ces différents traits, au niveau des feuilles, des troncs et de l'ensemble de l'arbre. Enfin, nous souhaitons voir si ces relations dépendent de l'habitat ou de l'appartenance à un groupe successional.

3.1.1 Au niveau des feuilles

Variabilité

Nous constatons une très grande variabilité inter-arbre des traits physiologiques foliaires (Fig. 18). Pour A_{max} et R_f , nous observons une différence d'un facteur 3.5 et 4.7 entre les différents arbres mesurés, alors que les conditions environnementales sont similaires entre les arbres. Pour les traits structuraux, cette variabilité est de l'ordre du simple au quadruple (3.04 pour N_a , 3.40 pour LMA et 3.96 pour la quantité de chlorophylle). La plus grande variabilité est constatée pour l'efficacité de l'utilisation de l'eau, avec un facteur de 8.8. Cette large variabilité fonctionnelle des arbres de FTH a déjà été observée pour le stade plantule en serre (e. g. Baraloto *et al.* 2007, Bonal *et al.* 2007, Coste *et al.* 2005, Coste 2008), pour de jeunes arbres (Poorter & Bongers 2006, Ellis *et al.* 2000), ou pour des arbres de canopée pour quelques traits (Bonal *et al.* 2000b, c, Meir *et al.* 2007, Miranda *et al.* 2005, Roggy *et al.* 2005, Santiago *et al.* 2004a). Nos résultats sont concordants avec ces précédentes études.

Nous observons également des différences significatives de traits structuraux entre les espèces les plus abondantes (≥ 3 arbres) (Fig. 19). Au contraire, l'assimilation de CO_2 et la respiration foliaire ne montrent pas différences significatives entre les espèces ($p = 0.09$ et $p = 0.16$, respectivement), principalement en raison de la forte variabilité intra-espèce de ces traits. Coste *et al.* (2005) ont également montré une très large variabilité intra-spécifique de la

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

respiration foliaire pour des plantules, contrairement à la photosynthèse qui présentait des différences significatives entre les espèces.

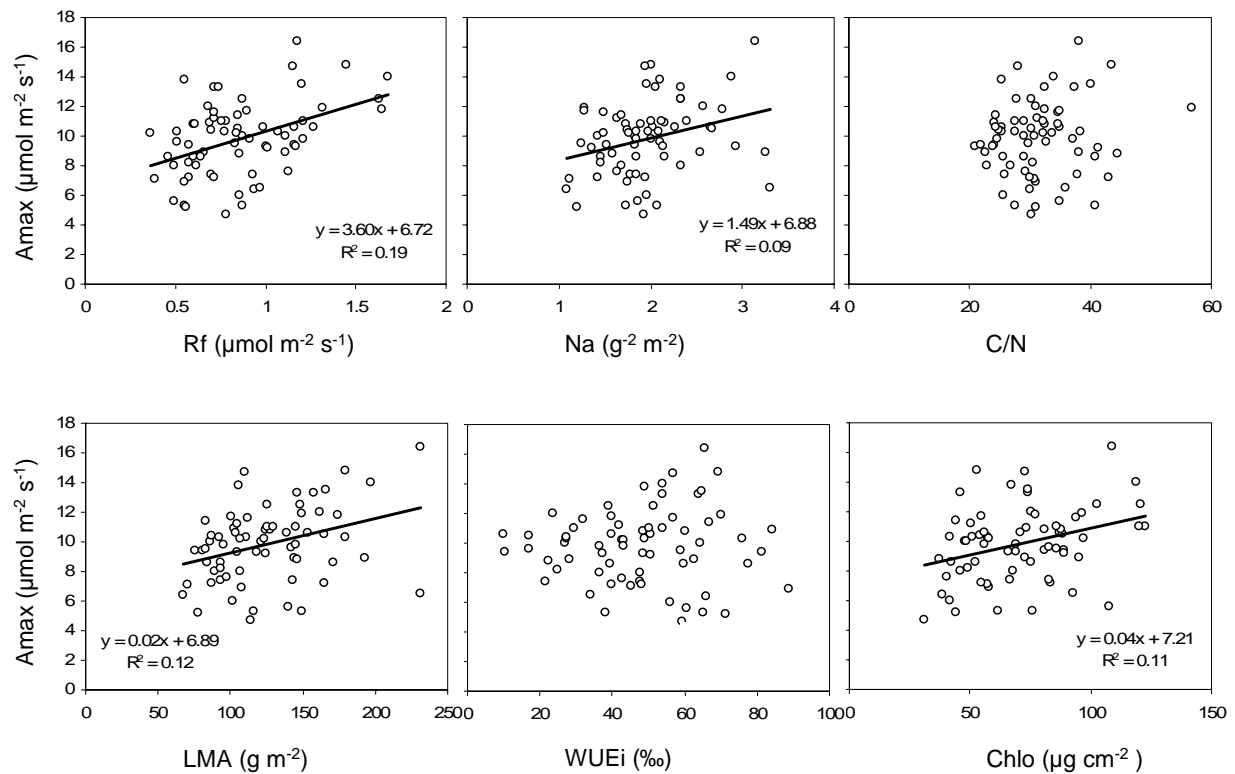


Figure 18 : Relation linéaire entre les valeurs d'assimilation en lumière non limitante (A_{max} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et les 6 traits foliaires : respiration foliaire : Rf ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ; azote surfacique foliaire : Na (g m^{-2}), rapport carbone sur azote : C/N, masse surfacique : LMA (g m^{-2}) ; efficacité d'utilisation de l'eau : WUEi, quantité de chlorophylle : Chlo ($\mu\text{g cm}^{-2}$).

$n = 68$ arbres. Les droites représentent les régressions linéaires.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

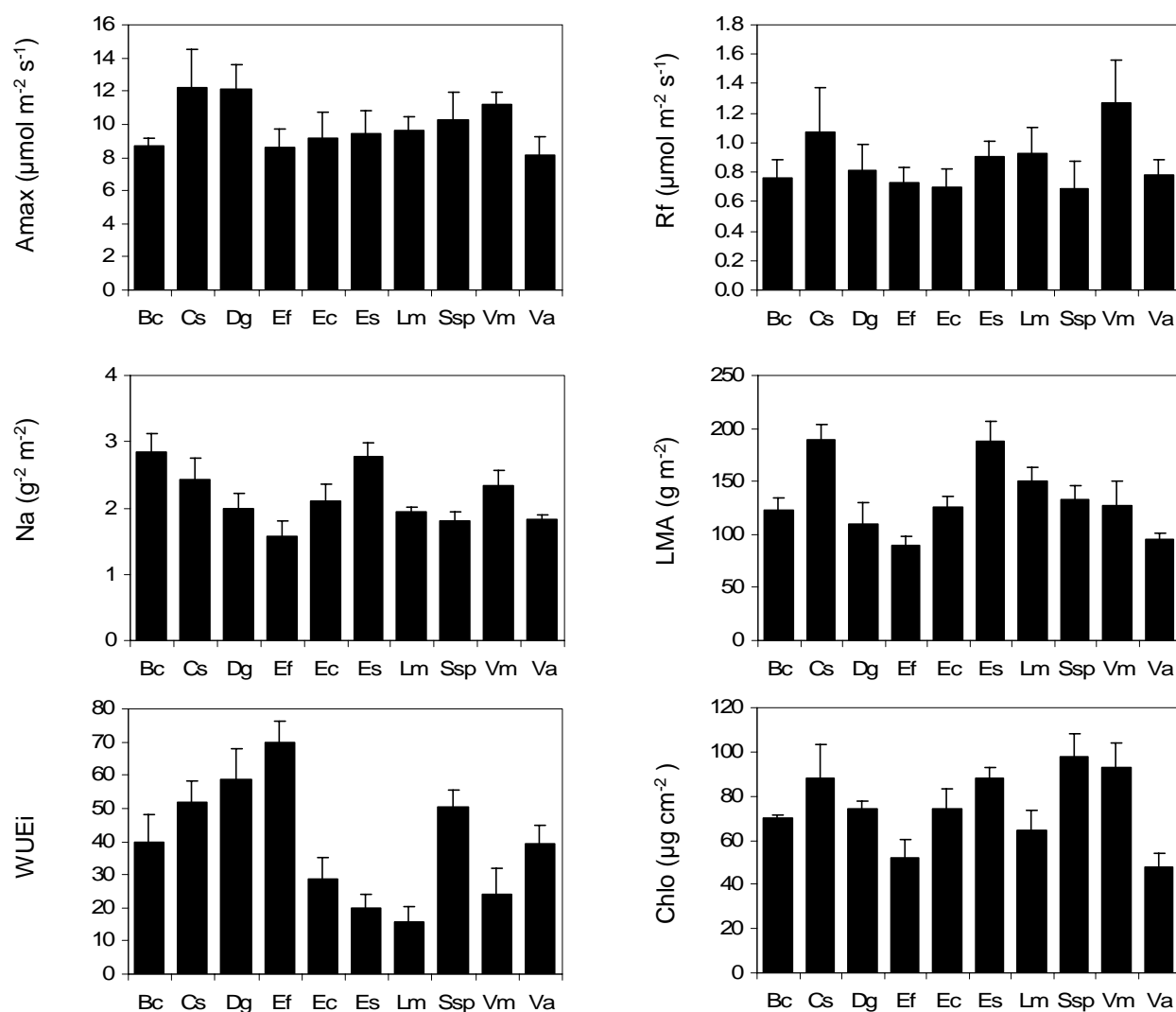


Figure 19 : Moyenne (\pm SE) des traits foliaires pour les espèces abondantes (≥ 3 arbres). Assimilation en lumière non limitante : Amax ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respiration foliaire : Rf ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); l'azote surfacique foliaire : Na (g m^{-2}), la masse surfacique : LMA (g m^{-2}); l'efficacité d'utilisation de l'eau : WUEi, la quantité de chlorophylle : Chlo ($\mu\text{g cm}^{-2}$).

Bc : *Bocoa prouacensis*, Cs : *Chrysophyllum sanguinolentum*, Dg : *Dicorynia guianensis*, Ef : *Eperua falcata*, Es : *Eschweilera coriacea*, Es : *Eschweilera sagotiana*, Lm : *Licania membranacea*, Ssp : *Symphonia sp.*, Vm : *Virola michelii*, Va : *Vouacapoua americana*.

Notre travail a permis de compléter l'acquisition des connaissances sur le fonctionnement des arbres de canopée et d'alimenter, pour de nombreuses espèces, la base de données de traits Mariwenn (Ollivier *et al.* 2007).

Confrontation entre stade plantule et stade arbre de la canopée

Il a été montré que le classement des espèces vis-à-vis de $\delta^{13}\text{C}$ pour des jeunes plants et des arbres de canopée était conservé (Bonal *et al.* 2007). Néanmoins, à notre connaissance, il n'existe pas d'autres exemples dans la littérature de comparaison du classement des espèces au cours de l'ontogénie pour d'autres traits. De plus, nous ne savons pas si les amplitudes des traits foliaires sont les mêmes entre les plantules et les arbres de la canopée. Nous pouvons supposer que la variabilité des traits entre les arbres de canopée (dans un environnement donné) pourrait être plus grande que celle pour des plantules en serre (dans un environnement donné), en raison de différences majeures d'âge entre les arbres ou de leurs antécédents de vie (stress biotiques (compétition), stress abiotiques (sécheresse, rayonnement), perturbation (chablis, herbivorie)). Pour tester cette hypothèse, nous choisissons d'utiliser le coefficient de variation (CV) afin de comparer la distribution des traits entre les valeurs des plantules et des arbres de canopée. Nous disposons des traits foliaires des plantules d'une étude menée en serre au sein du laboratoire ($n = 197$) (Bonal *et al.* 2007) et des arbres de canopée issus de notre étude ($n = 58$).

Les CV des traits physiologiques sont forts aussi bien pour les plantules que pour les arbres de canopée ($\approx 30\%$). Cependant, nous pouvons observer que les CV des traits des plantules sont plus élevés que ceux des arbres de canopée, ce qui signifie que la dispersion des traits des plantules est plus élevée, sauf pour WUE_i , (Tab. 8). Contrairement à notre hypothèse, les plantules montrent donc une plus forte dispersion relative de leurs traits foliaires. Les faibles CV des traits physiologiques, autres que WUE_i , des arbres de canopée pourraient être expliqués par leur simple présence au sein de la canopée. En effet, les arbres présentant de faibles « fitness » au stade plantule n'ont peut-être pas survécu aux différentes contraintes environnementales durant leurs premiers stades de développement (filtrage environnemental). Cependant, il est difficile d'expliquer la plus forte dispersion pour les traits physiologiques et structuraux des plantules.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Tableau 8 : Coefficient de variation (CV, %) des traits foliaires pour les plantules en serre (n = 197) et les arbres de canopée (n = 58 de TFF).

	CV plantule	CV canopée
A	35.8	29.0
% N	29.5	23.5
SLA	35.6	27.1
C/N	33.4	24.9
WUEi	21.8	40.8

Tableau 9 : Résultats des régressions linéaires entre l'assimilation photosynthétique en lumière non limitante : A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et les traits physiologiques et structuraux foliaires. Respiration foliaire : R_f ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ; rapport carbone sur azote : C/N ; l'azote surfacique foliaire : N_a (g m^{-2}) ; la masse surfacique : LMA (g m^{-2}) ; la quantité de chlorophylle : $Chlo$ ($\mu\text{g cm}^{-2}$) ; et l'efficacité d'utilisation de l'eau : WUEi. n = 68 arbres. En gras les relations significatives ($p < 0.05$).

	F value	p value	R ²
Rf	15.35	0.0002	0.19
C/N	1.03	0.31	0.02
N_a	6.38	0.01	0.09
LMA	8.81	0.004	0.12
Chlo	8.24	0.005	0.11
WUEi	0.11	0.74	0.002

Relation entre traits foliaires en conditions non-limitantes en eau

Des relations fortes entre traits physiologiques et structuraux foliaires ont été mises en évidence, en particulier dans le cadre d'une large comparaison inter-biome (Wright *et al.* 2004). Ces relations forment le « leaf economic spectrum » décrit par ces auteurs, et montrent que les arbres qui investissent dans la construction de tissus foliaires peu coûteux ont un retour sur investissement rapide, alors que la formation de tissus foliaires coûteux (permettant par ex. une bonne résistance à l'herbivorie) provoque un retour lent sur investissement. Autrement dit, les feuilles qui ont des durées de vie courtes présentent généralement une forte assimilation nette de CO_2 , alors que les feuilles à longue durée de vie ont une assimilation plus faible. Récemment, ces relations ont été confirmées pour des espèces de FTH sur des jeunes arbres en forêt (Poorter & Bongers 2006) et en serre (Baltzer *et al.* 2009, Coste 2008,

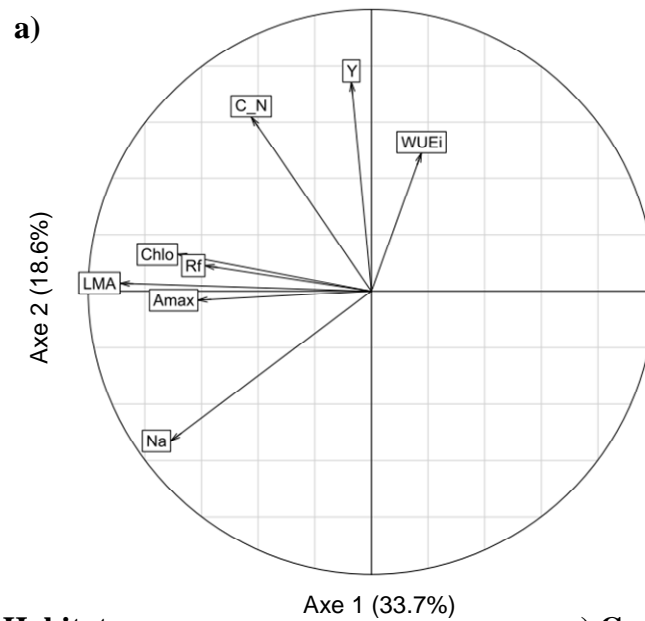
3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Coste *et al.* 2005). Nous faisons l'hypothèse que ces corrélations positives ou négatives (trade-offs) existent également au sein des arbres de canopée en FTH.

Nous avons dans un premier temps représenté les corrélations entre le Amax et les différents traits foliaires (Fig. 18 ; Tab. 9). Les corrélations entre ces traits foliaires sont significatives, sauf pour la relation entre Amax et C/N. Dans le but de clarifier ces différentes relations, et de mettre en évidence d'éventuels compromis, nous appliquons une analyse en composante principale (ACP) sur l'ensemble des traits foliaires pour tous les arbres (68 arbres).

Le premier axe de l'ACP caractérise le fonctionnement de la machinerie photosynthétique. Nos résultats montrent une bonne relation entre l'assimilation et la quantité de chlorophylle ou l'azote surfacique (Fig. 20 ; Axe1 = 33.7 %), confirmant les précédentes relations mises en évidence, notamment sur des plantules en serre en Guyane Française (Coste 2008). Cependant, la relation que nous observons entre Amax et l'azote foliaire surfacique est faible (Tab. 9). Cette faible relation est surprenante car le fonctionnement de la machine photosynthétique dépend largement de la Rubisco (Field & Mooney 1986), protéine riche en azote. Néanmoins, un autre élément peut intervenir dans cette relation, le phosphore. La FTH est très limitée en phosphore (Reich *et al.* 2009a), alors qu'elle ne l'est pas en azote. Le déficit en phosphore peut être un facteur qui contraint l'assimilation, par la limitation de la régénération de la Rubisco (Jacob & Lawlor 1991). L'influence du phosphore sur la relation entre Amax et azote a été mise en évidence sur un large échantillonnage d'arbres comprenant plusieurs niveaux de limitation en phosphore. Dans notre étude, il semble que le déficit en phosphore de la FTH contraigne la relation entre l'assimilation et la teneur en azote, confirmant l'étude de Reich *et al.* (2009a).

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau



b) Habitats

c) Groupes successionnels

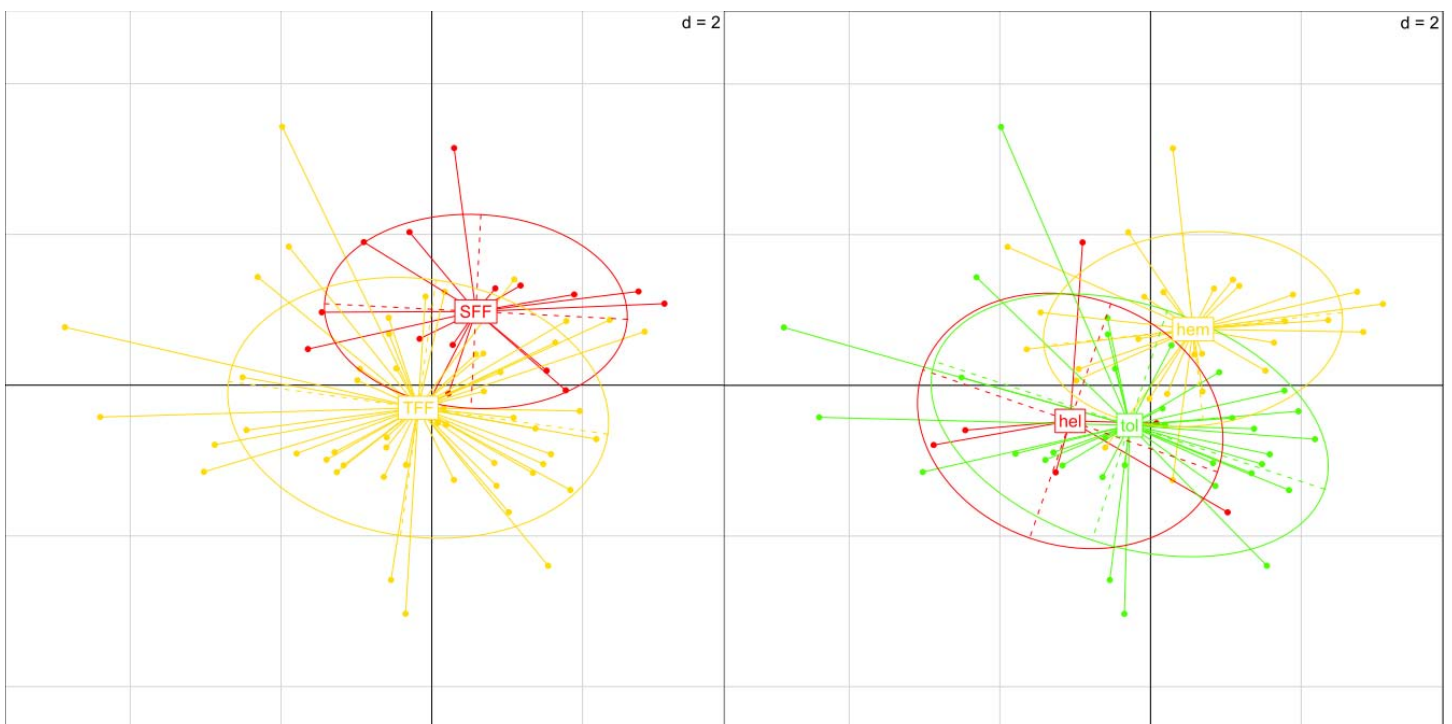


Figure 20 : Représentation des résultats de l'analyse en composante principale (ACP) des traits foliaires des 68 arbres de la canopée. a) cercle des corrélations des 8 traits foliaires sur le plan de l'axe 1 et de l'axe 2 : assimilation en lumière non limitante (A_{max} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respiration foliaire (R_f , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); azote surfacique foliaire (Na , g m^{-2}), masse surfacique (LMA , g m^{-2}); efficacité d'utilisation de l'eau (WUE_i); quantité de chlorophylle ($Chlo$, $\mu\text{g cm}^{-2}$), rapport carbone sur azote (C_N), différence de potentiel hydrique journalier (Ψ), b) projection des arbres sur les deux premiers axes de l'ACP suivant leur appartenance aux deux habitats : haut de colline (TFF) et bas-fond (SFF), c) projection des arbres sur les deux premiers axes de l'ACP suivant leur appartenance aux groupes successionnels : héliophile (hel), hémitolérant (hem) et tolérant (tol).

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

De plus, l'ensemble de l'azote foliaire n'est pas utilisé par la machine photosynthétique, mais peut également être stocké sous forme inactive dans la Rubisco (Stitt & Schulze 1994, Meir *et al.* 2001), ou associée à des mécanismes de défenses contre l'herbivorie (Longman & Jenik 1987), ou servir dans la construction des parois (Takashima *et al.* 2004). L'ensemble des ces fonctions peut contribuer à expliquer la faible relation entre N et Amax.

Nous observons une relation positive entre Amax et LMA pour les 68 arbres. Cette relation pourrait être expliquée indirectement par la relation positive de la quantité d'azote surfacique avec LMA et Amax. Baltzer *et al.* (2009) ont montré que la relation entre Amax et LMA était significativement positive, que l'on prenne en considération ou non la relation phylogénétique entre les espèces de forêt tropicale, pour des espèces appartenant à deux types de forêts contrastées du point de vue du régime hydrique. Ils proposent que l'absence de différence de LMA entre les deux milieux (avec ou sans saison sèche), contrairement à Amax, g_s et Rf, participe à expliquer l'absence de corrélation entre ces traits suivant les milieux.

En revanche, Coste *et al.* (2005) ne constatent pas de relations entre Amax et LMA pour 13 espèces d'arbres tropicales au stade plantule. Ces auteurs suggèrent que la relation positive entre N_a et LMA contribue à expliquer une faible photosynthèse. Ces auteurs concluent que la diversité spécifique de la capacité photosynthétique en FTH serait expliquée par une grande diversité photosynthétique d'efficacité d'utilisation de l'azote (photosynthetic nitrogen-use efficiency, PNUE). Il est donc probable que les arbres de la canopée présentent également une grande diversité de PNUE, qui se traduirait par la faible relation entre l'assimilation et l'azote surfacique. Cependant, cette faible relation ne semble pas être influencée par la corrélation entre N_a et LMA. Il serait intéressant de mener des expérimentations supplémentaires afin de préciser l'influence de la relation entre la densité foliaire et la concentration en azote foliaire sur la capacité photosynthétique.

Le deuxième axe de notre ACP est constitué principalement par la différence de potentiel hydrique entre la valeur de base et le minimum journalier (Ψ) (Axe 2 = 18.6 %). Ce deuxième axe semble donc caractériser les forces à l'origine de la transpiration de l'arbre. Le résultat des corrélations de Pearson (Tab. 10) indique que Ψ est corrélé positivement à la quantité de chlorophylle, mais avec aucun autre trait foliaire. La relation avec la quantité de chlorophylle est difficilement interprétable, mais l'absence de corrélations entre Ψ et les autres traits confirme que les forces à l'origine de la transpiration de l'arbre, ou les contraintes qu'il

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

traduit à la circulation de l'eau dans l'arbre, ne dépendent pas des caractéristiques morphologiques ou fonctionnelles des feuilles, en lien avec le carbone.

Des mesures de conductivité hydraulique foliaire auraient pu nous permettre de préciser la relation entre l'assimilation de carbone et le fonctionnement hydrique des arbres (Santiago *et al.* 2004a), mais nous n'avons pas pu effectuer de telles mesures. Santiago *et al.* (2004a) montrent que la conductivité hydraulique foliaire est à la fois reliée positivement à l'assimilation et à la conductance stomatique en FTH. En Guyane Française, Bonal *et al.* (2000c) ont mis en évidence une relation négative entre le $\delta^{13}\text{C}$ et le potentiel minimum foliaire sur un échantillonnage comprenant 102 espèces. Ces auteurs suggèrent que cela traduit la relation négative entre $\delta^{13}\text{C}$ et la conductivité hydraulique foliaire, comme l'a montré Panek (1996) sur *Pseudotsuga menziesii*. De ce fait, des arbres ayant un fort WUE_i exposeraient une faible conductivité hydraulique. De plus, Sobrado & Ehleringer (1997) ont observé dans une forêt tropicale sèche du Venezuela une relation négative entre $\delta^{13}\text{C}$ et le Ψ_{md} , qu'ils attribuent à une différence de profondeur du système racinaire. Dans notre étude, nous n'avons pas d'information sur la profondeur d'enracinement des arbres mesurés, mais des études antérieures ont montré qu'en FTH, l'enracinement peut être très important (> 10 m, Nepstad *et al.* 1994), ce qui expliquerait l'absence de relation entre WUE_i et Ψ .

Nous n'observons pas non plus de corrélation entre WUE_i et les autres traits fonctionnels (physiologiques et structuraux), ce qui est cohérent avec les précédentes études menées sur des plantules en FTH (Bonal *et al.* 2007, Coste 2008, Poorter & Bongers 2006). Pour les arbres de canopée, la variabilité de $\delta^{13}\text{C}$ observée entre les arbres ne s'explique donc pas par des différences de capacités photosynthétiques. Ce résultat est cohérent avec la définition de WUE_i , qui est le compromis entre flux de CO_2 et flux d' H_2O , et non l'un de ces flux. Ce résultat souligne que la stratégie des espèces concernant le compromis au niveau foliaire vis-à-vis de l'eau et du CO_2 ne dépend pas de leur capacité photosynthétique.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Tableau 10 : Tableau des coefficients de corrélation de Pearson entre les 16 traits foliaires et ligneux et la croissance annuelle des arbres de la canopée.

Croissance annuelle en 2008 standardisée par le diamètre initial de l'arbre (croissance/diam), densité de l'écorce (D écorce), densité de l'aubier (D aubier), épaisseur de l'écorce (E écorce), épaisseur de l'aubier (E aubier), teneur en eau de l'écorce (WC écorce), teneur en eau de l'aubier (WC aubier), assimilation en conditions lumineuses non limitantes (Amax), respiration foliaire (Rf), le rapport (C/N), azote surfacique (Na), masse surfacique (LMA), quantité de chlorophylle (Chlo), différence de potentiel hydrique (base –minimum) (Ψ), efflux de CO₂ des troncs standardisé à 25 °C (Es25) et fréquence des vaisseaux (Fré vais). Les mesures des flux et des traits morphologiques foliaires ont été réalisés en saison des pluies et les caractéristiques du tronc ont été mesurées en début de saison sèche. Les relations significatives ($p < 0.05$) sont en gras. n = 68 arbres.

	D écorce	D aubier	E écorce	E aubier	WC écorce	WC aubier	Amax	Rf	C/N	Na	LMA	Chlo	Ψ	Es25	Fré vais	WUEi
Croissance/diam	-0.045	-0.032	-0.035	0.081	0.042	-0.009	0.201	0.073	0.186	-0.178	-0.029	0.080	0.031	0.167	-0.067	-0.021
D écorce		0.538	-0.374	-0.310	-0.688	-0.466	-0.035	0.031	0.035	-0.003	-0.032	-0.328	-0.407	0.129	0.123	0.087
D aubier			-0.561	-0.384	-0.501	-0.743	-0.202	-0.064	-0.119	0.201	0.012	-0.370	-0.398	0.068	0.046	-0.255
E écorce				0.537	0.509	0.660	0.334	0.137	0.362	-0.108	0.196	0.509	0.320	-0.132	-0.117	0.158
E aubier					0.419	0.247	0.231	0.144	0.107	0.070	0.144	0.452	0.275	-0.098	0.135	0.077
WC écorce						0.500	0.111	0.071	0.133	-0.001	0.137	0.304	0.277	-0.093	-0.013	0.024
WC aubier							0.076	-0.082	0.051	-0.162	-0.038	0.431	0.333	-0.048	-0.297	0.103
Amax								0.434	0.124	0.297	0.343	0.333	-0.063	0.084	0.073	0.043
Rf									0.166	0.307	0.341	0.208	0.080	0.097	0.257	0.039
C/N										-0.155	0.585	0.188	0.201	-0.099	-0.013	0.010
Na											0.683	0.408	-0.206	0.198	0.166	-0.219
LMA												0.482	0.022	0.040	0.056	-0.200
Chlo													0.267	-0.054	-0.062	-0.106
Ψ														-0.269	-0.284	0.165
Es25															-0.124	0.288
Fré vais																0.032

Effet du milieu

Nous souhaitons identifier, dans un deuxième temps, si les corrélations que nous avons établies entre les traits, permettent de différencier les arbres présents dans les deux habitats contrastés du point de vue des contraintes hydriques (TFF et SFF), ou des arbres appartenant à des groupes successionnels distincts (Favrichon 1994, 1998). Si l'universalité des traits fonctionnels est validée, nous ne devrions pas rencontrer de différences entre les deux habitats le long du premier axe. En revanche, nous supposons que la présence des arbres dans un des deux habitats est liée à une adaptation locale au type de drainage du sol. Les arbres en TFF pourraient développer une capacité à tolérer des potentiels hydriques fortement négatifs. En SFF, les conditions anoxiques rencontrées durant cette saison pourraient engendrer un stress hydrique qui aurait comme résultat une diminution de la conductance stomatique (Kozlowski & Pallardy 2002), une chlorose (Parelle *et al.* 2006), et une diminution de l'assimilation (Baraloto *et al.* 2007). Dans des conditions d'inondations saisonnières, des études ont montré que les espèces n'exposaient pas de diminution du Ψ (Fernandez *et al.* 1999, Rengifo *et al.* 2005). Nous pouvons donc supposer que les arbres présents en SFF ne montrent pas de signe de stress hydrique liés à l'anoxie (tolérance à l'inondation). Nous utilisons un test non paramétrique de Kruskal Wallis afin de tester si nos critères définis *a priori* exposent des différences suivant les deux axes de l'ACP.

La distribution des arbres de TFF et SFF suivant le premier axe ne montre pas de différence ($p = 0.14$). Ce résultat est cohérent avec l'idée que cet axe représente des relations « universelles » entre les traits fonctionnels, que ce soit dans une comparaison entre différents biomes (Wright *et al.* 2004), ou au sein d'un biome dans des environnements contrastés vis-à-vis de la disponibilité en eau (Baltzer *et al.* 2009).

En revanche, le long de l'axe 2, les arbres semblent se distinguer en fonction des 2 milieux ($p = 0.0001$). Ce résultat semble cohérent avec l'interprétation des axes faite précédemment et les différences entre les 2 milieux (principalement d'ordre hydrique). Nos résultats suggèrent que les arbres de SFF ont un Ψ plus fort que ceux de TFF. La différence entre les deux habitats selon cet axe pourrait venir des contraintes environnementales auxquelles les arbres peuvent être soumis suivant les saisons. Ces résultats sont concordants avec ceux de Baltzer *et al.* (2009) qui montrent que les traits liés à la résistance à la cavitation (e. g. densité de l'aubier et renforcement des parois) expliquent la distribution des espèces entre deux FTH avec ou sans saison sèche. De plus, Baraloto *et al.* (2007) ont montré que pour des plantules

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

de 3 espèces sur 4, présentes en abondance en SFF, les conditions expérimentales d'anoxie ont provoqué un WUEi plus fort, alors que l'assimilation et la conductance stomatique étaient plus faibles pour ces plantules. Leur analyse montre une association positive entre tolérance à l'inondation et WUEi. Nos résultats sont cohérents avec ces précédentes études et soulignent que les arbres en SFF semblent présenter une bonne adaptation aux conditions hydriques de ce milieu.

En conclusion, nous avons mis en évidence que les capacités photosynthétiques des arbres de canopée ne semblent pas dépendre de leur appartenance à un habitat, malgré les forts contrastes hydriques au niveau du sol. En revanche, les espèces présentent dans les deux habitats se distinguent par leurs caractéristiques hydriques (potentiel journalier et WUEi).

Groupes successionnels

Différentes études en FTH ont mis en évidence une association entre traits fonctionnels et groupes successionnels au stade de plantule (Bonal *et al.* 2007) ou adulte (Bonal *et al.* 2000c, Ellis *et al.* 2000). La classification des arbres en groupes successionnels suivant leur tempérament vis-à-vis de la lumière a été établie sur des arbres (diamètre ≥ 10 cm) en forêt (Favrichon 1994, 1998). Ces groupes de tempéraments sont basés sur des données de croissance, mortalité, et recrutement en réponse à des perturbations, ainsi que sur des traits écologiques (dispersion des graines, taille des graines, proximité des trouées et la densité du bois). Bonal *et al.* (2007) mettent en évidence des différences physiologiques entre ces groupes pour des espèces d'arbres au stade plantule. Ils basent leur analyse sur 3 des 5 groupes de Favrichon (1998) : les espèces à croissance rapide de début de succession, les espèces à croissance rapide de fin de succession et les espèces à croissance lente de fin de succession. La distribution des traits physiologiques s'opère assez bien le long du gradient successional, sauf pour WUE et gs. Ils observent que les espèces de fin de succession à forte croissance exposent une plus forte valeur de WUE et une plus faible valeur de gs que les deux autres groupes. Au contraire, Coste *et al.* (2005) ne montrent pas de lien entre l'appartenance des espèces à ces groupes et leur capacité photosynthétique (mesures de l'activité de la carboxylation de la Rubisco et le taux de transport d'électron), ainsi que leurs caractéristiques morpho-chimiques (LMA et azote surfacique). Selon ces auteurs, l'absence de relation pourrait être expliquée par les critères définissant les groupes. En effet, les groupes ont été définis par des critères écologiques et non physiologiques sur des arbres adultes en forêt.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Dans notre étude, nous cherchons à mettre en évidence si des espèces d'arbres de canopée appartenant à des groupes successionnels distincts présentent des traits différents ou non. Nous faisons l'hypothèse que les espèces héliophiles montreront de fortes valeurs le long de l'axe 1 contrairement aux deux autres groupes. Concernant, l'axe 2, nous supposons que les espèces hémitolérantes montreront de fortes valeurs le long de cet axe, en accord avec les résultats de Bonal *et al.* (2007).

Nous n'observons pas de différences significatives marquées entre les trois groupes successionnels suivant l'axe 1 de l'ACP ($p = 0.049$). Néanmoins, nous constatons que les arbres héliophiles et tolérants à la lumière exposent une activité photosynthétique un peu plus importante que les espèces hémitolérantes. Le long de cet axe, la place des espèces tolérantes est relativement surprenante, avec des caractéristiques très proches des espèces héliophiles. Au stade plantule et de jeune arbre, il a été clairement montré que ces espèces présentaient des caractéristiques photosynthétiques plus faibles que les héliophiles (Bonal *et al.* 2007, Coste 2008, Ellis *et al.* 2000). Ces résultats suggèrent qu'au cours de l'ontogénie, les espèces qualifiées de « tolérantes à l'ombre » présentent une évolution marquée de leur capacité photosynthétique, plus marquée que pour les espèces des autres groupes, en réponse probablement au changement d'environnement lumineux entre les stades jeunes dans le sous-bois et le stade adulte dans la canopée, en pleine lumière. Les espèces tolérantes à l'ombre au stade plantule en sous bois ne seraient pas capables de maximiser la photosynthèse aussi bien que les espèces héliophiles. En revanche, une fois qu'elles ont atteint la canopée, elles montrent une bonne acclimatation à cet environnement lumineux. Des courbes de réponse de l'assimilation en fonction de la lumière à différents stades de l'ontogénie pourraient permettre de préciser cette tendance pour les différents groupes. De plus, des mesures de fluorescence permettraient de définir le degré de photodommage pour chaque groupe successional aux forts rayonnements, au stade de canopée.

Selon l'axe 2, nous observons une différence significative entre les 3 groupes successionnels ($p < 0.0001$), les arbres hémitolérants exposant un WUE_i plus fort que les héliophiles et les tolérants à l'ombre. Nos résultats confirment les résultats de Bonal *et al.* (2000c) pour les arbres de canopée en forêt et également pour les stades plantules (Bonal *et al.* 2007). On peut supposer que la forte valeur de WUE_i pour les arbres hémitolérants pourraient être liée à une

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

meilleure capacité de compétition à de forts VPD (Barbour & Farquhar 2000) rencontrée chez les arbres aux houppiers émergents, mais également dans des conditions de saison sèche en Guyane, caractérisée par une faible teneur en eau (Guehl 1984).

Nous avons donc mis en évidence que la répartition des espèces selon leurs appartenances à un groupe successional était faiblement relié à leur capacité photosynthétique, ceci pouvant venir à la fois des critères définissant les groupes et également au fait que nous sommes attachés à ne mesurer que des feuilles de lumière. De plus, nous confirmons le fort WUE_i des espèces hémitolérantes, sans pour autant pouvoir expliciter son origine.

Conclusion

Nos travaux montrent une large variabilité inter-arbre et inter-spécifique des caractéristiques fonctionnelles foliaires des arbres de canopée de FTH. Ils confirment en partie les relations universelles entre traits, mises en évidence auparavant, hormis la relation entre Amax et la LMA. Celle-ci pourrait être expliquée en partie par une très forte diversité dans l'efficacité d'utilisation de l'azote (Coste *et al.* 2005). En FTH, le retour sur investissement des feuilles semble être plus fortement déterminé par la durée de vie des feuilles que par la LMA. Nos travaux confirment que les corrélations entre traits observées à l'échelle continentale, voire du globe, peuvent « cacher » des relations très différentes entre traits à l'échelle régionale, voire locale. En revanche, au sein de la FTH, la distribution des arbres suivant un gradient de contraintes hydriques (haut de colline, bas-fond) n'est pas systématiquement associée avec des différences concernant ces corrélations. Par ailleurs, nos résultats montrent que le fonctionnement de la machinerie photosynthétique pour les arbres de la canopée est indépendant des forces à l'origine de la transpiration des arbres. Ceci suggère que ces arbres seraient peu sensibles au phénomène de cavitation.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

3.1.2 Au niveau des troncs

Variabilité

Nous observons une forte variabilité des caractéristiques des troncs entre les arbres. Nous constatons une différence d'un facteur 7.3 pour l'efflux de CO₂ pour les 100 arbres mesurés en TFF, ce qui est cohérent avec les études précédentes en FTH (Cavaleri *et al.* 2006, Meir & Grace 2002). Au niveau spécifique, nous observons une amplitude d'un facteur 2.2, avec une forte variabilité intraspécifique (Tab. 11). Les tissus du tronc (écorce, aubier) montrent une grande variabilité inter-arbre de caractéristiques morphologiques. Nous pouvons noter également une différence d'un facteur 10 entre l'épaisseur de l'écorce et de l'aubier absolue ou relative au tronc. La teneur en eau est en moyenne deux fois plus importante pour l'écorce (Tab. 12).

Tableau 11 : Valeur moyenne (\pm SE) du diamètre et de l'efflux de CO₂ des troncs (Es, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) pour les 14 espèces abondantes de TFF. n = nombre d'arbres par espèce. Tableau issu de l'Annexe 2.

Espèce	Famille	Diamètre (cm)	Es ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	n
<i>Bocoa prouacensis</i>	Papilionaceae	38.0 \pm 2.8	1.56 \pm 0.69	3
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	34.8 \pm 4.2	1.00 \pm 0.30	8
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	Sapotaceae	36.0 \pm 8.8	1.00 \pm 0.30	6
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	44.3 \pm 10.6	2.17 \pm 0.43	8
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	47.6 \pm 10.9	2.08 \pm 0.70	6
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae	31.6 \pm 6.8	1.20 \pm 0.34	4
<i>Eschweilera sagotiana</i>	Lecythidaceae	42.3 \pm 7.9	1.26 \pm 0.29	9
<i>Licania alba</i>	Chrysobalanaceae	34.8 \pm 3.7	1.40 \pm 0.50	3
<i>Licania membranacea</i>	Chrysobalanaceae	34.8 \pm 4.0	1.25 \pm 0.44	3
<i>Pradosia cochlearia</i>	Sapotaceae	58.6 \pm 11.3	1.46 \pm 0.52	6
<i>Recordoxylon speciosum</i>	Caesalpiniaceae	44.7 \pm 3.6	1.59 \pm 0.29	7
<i>Symphonia sp.</i>	Clusiaceae	32.0 \pm 1.5	1.50 \pm 0.31	7
<i>Virola michelii</i>	Myristicaceae	34.6 \pm 4.4	1.49 \pm 0.46	5
<i>Vouacapoua americana</i>	Caesalpiniaceae	36.2 \pm 8.8	1.39 \pm 0.24	8

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Tableau 12 : Caractéristiques de l'écorce et de l'aubier des arbres en TFF à hauteur de poitrine, mesurés en début de saison sèche. Le pourcentage radial représente le pourcentage de l'épaisseur de l'écorce ou de l'aubier par rapport au rayon du tronc. Tableau issu de l'Annexe 1.

Tissus	Caractéristiques	moyenne	min - max
Écorce (n = 182)	Épaisseur (mm)	5.4	1.0 - 18.3
	Pourcentage radial (%)	3.5	0.3 - 14.6
	Teneur en eau (g g ⁻¹)	1.17	0.25 - 3.22
	Densité (g cm ⁻³)	0.52	0.21 - 0.83
Aubier (n = 116)	Épaisseur (mm)	53.9	7.5 - 168.0
	Pourcentage radial (%)	29.3	3.9 - 82.6
	Teneur en eau (g g ⁻¹)	0.60	0.24 - 1.96
	Densité (g cm ⁻³)	0.72	0.34 - 0.96

Origines de l'efflux de CO₂ des troncs

La mesure de la respiration des troncs est difficilement appréciable, car l'efflux de CO₂ dépend de plusieurs compartiments du tronc. Récemment, Teskey *et al.* (2008) ont récapitulé les différents problèmes liés à la mesure et à l'interprétation de la respiration au niveau des troncs (Fig. 2). De manière à employer un terme plus approprié, étant donné que nous ne mesurons pas la totalité de la respiration des troncs, nous utiliserons le terme d'efflux de CO₂ des troncs (stem CO₂ efflux, Es). Le principal problème qui est mis en avant est le rôle de la circulation du flux de sève dans les tissus de l'aubier, qui pourrait être responsable du transport d'une partie non négligeable du CO₂ produit en un point donné de l'aubier.

Une autre interrogation demeure sur le tissu qui est majoritairement responsable de l'efflux de CO₂ mesuré. Peu d'études ont clarifié le rôle des différents tissus produisant ou favorisant l'export de CO₂ des troncs et l'influence de leurs propriétés biophysiques sur l'efflux. Dans un premier temps, nous examinerons l'influence de la densité de flux de sève journalière sur les valeurs journalières de Es et dans un deuxième temps, nous étudierons s'il est possible d'expliquer la variabilité inter-arbre de Es par des différences de caractéristiques morphologiques des troncs.

1. Relation entre Es et la densité de flux de sève

L'efflux de CO₂ peut être sous-estimé lorsque le CO₂ est transporté durant la journée dans le circuit xylémien (Hari *et al.* 1991, Martin *et al.* 1994, Teskey & McGuire, 2002, Teskey *et al.* 2008). A l'inverse, des études montrent que l'efflux de CO₂ peut être surestimé par le CO₂ venant des racines (Levy *et al.* 1999) ou des microbes du sol. Ces processus augmentent alors la mesure locale de l'efflux de CO₂ via le transport dans la sève brute (Moore *et al.* 2008, Teskey *et al.* 2008). Il a été observé par exemple pour *P. occidentalis*, sur une période de 24h, que 34 % du CO₂ produit localement par la respiration pouvait être transporté par le flux de sève (Teskey & McGuire 2007). De plus, Nous ne savons pas précisément d'où proviennent le reste du CO₂ (66 %) : vient-il des cellules de l'écorce interne, du cambium ou du xylème ? Il semble probable que les différentes parties contribuent à cet efflux, même s'il a été montré que le cambium était relativement imperméable aux flux de gaz (Hook *et al.* 1972).

Si nous faisons l'hypothèse que le flux de sève transporte quotidiennement une grande quantité de CO₂ sous forme dissoute, alors nous devrions observer une forte diminution de l'efflux de CO₂ au moment où la densité du flux de sève est maximale (entre 11h et 13h). Nous avons effectué 10 cinétiques journalières de Es sur des arbres équipés de capteurs de flux de sève, une première série en début de saison sèche, le 6 septembre 2007 (7 arbres) et une deuxième en milieu de saison sèche, le 23 octobre 2007 (3 arbres). Nous n'observons pas de tendance très nette entre l'efflux de CO₂ et la densité de flux de sève au cours de la journée (Fig. 21a, b). Les amplitudes des variations journalières de Es sont faibles par rapport à celles de dflux, et de ce fait pour de relatives faibles variations de Es nous observons de fortes variations de dflux. De plus, les tendances constatées pour certains arbres (Fig. 21b ; Dg6 et Dg2) suggèrent une relation positive entre les deux flux en début de journée (augmentation) et en fin de journée (diminution). Pour l'arbre Dg6, nous observons une tendance à un même pattern journalier entre la densité de flux de sève et l'efflux de CO₂, mais avec un temps de retard de l'efflux de CO₂ d'au moins trois heures pour leurs valeurs maximales journalières (Fig. 22). Ces résultats réfutent donc l'idée que pour ces arbres, une partie importante du CO₂ est transporté par la sève.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

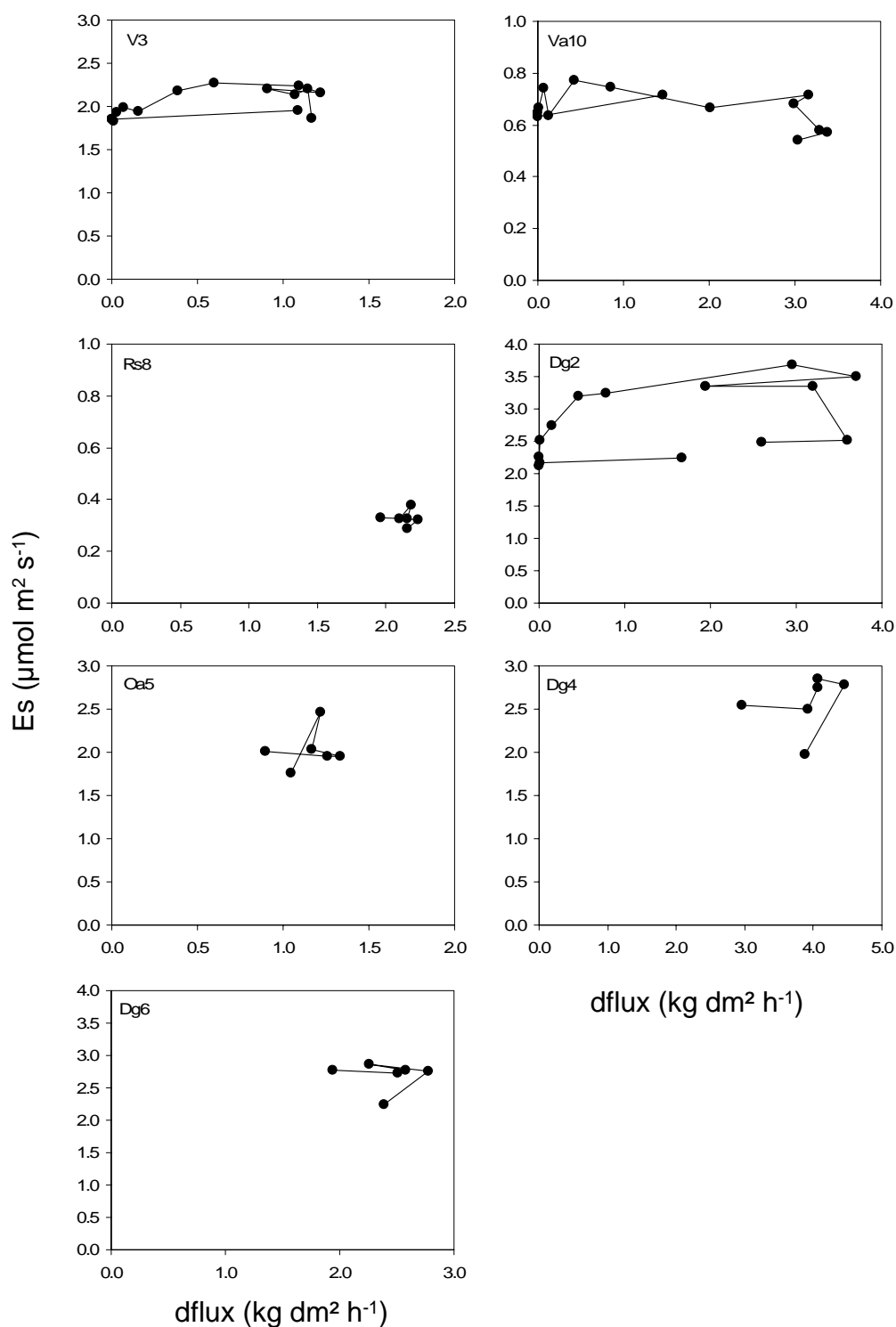


Figure 21 a) : Relation journalière entre l'efflux de CO_2 des troncs (E_s) et la densité de flux de sève semi-horaire ($dlflux$) en condition non limitantes d'eau dans le sol. Mesures effectuées à partir de 10 h du matin le 6 septembre 2007, jusqu'à 10 h du matin le 7 septembre. Le nom des espèces est renseigné dans le tableau 6.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

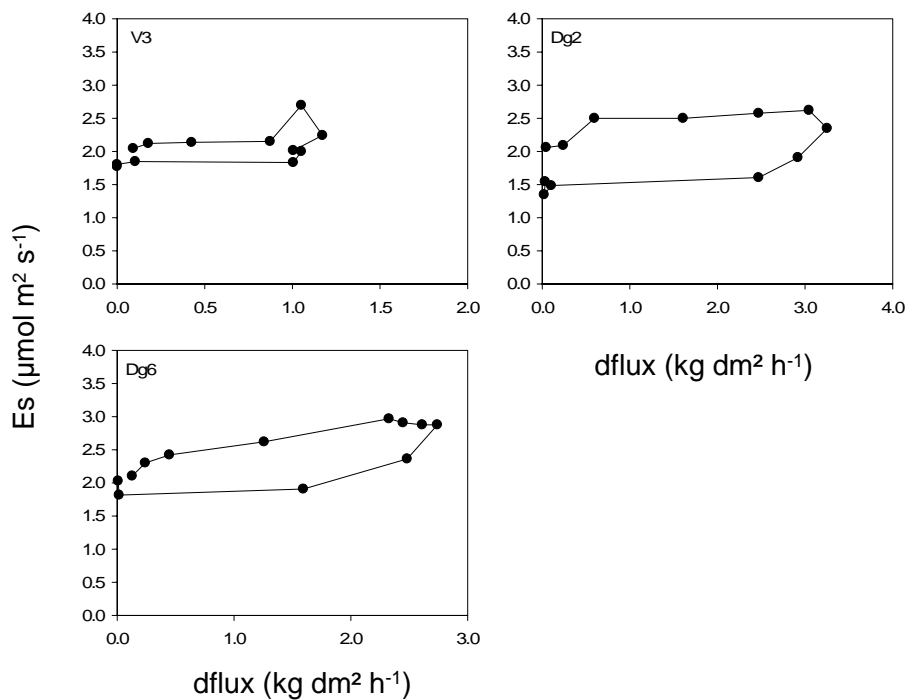


Figure 21 b): Relation journalière entre l'efflux de CO_2 des troncs (Es) et la densité de flux de sève semi-horaire ($dflux$). Mesures effectuées de 6 h du matin à 22 h le 23 octobre 2007

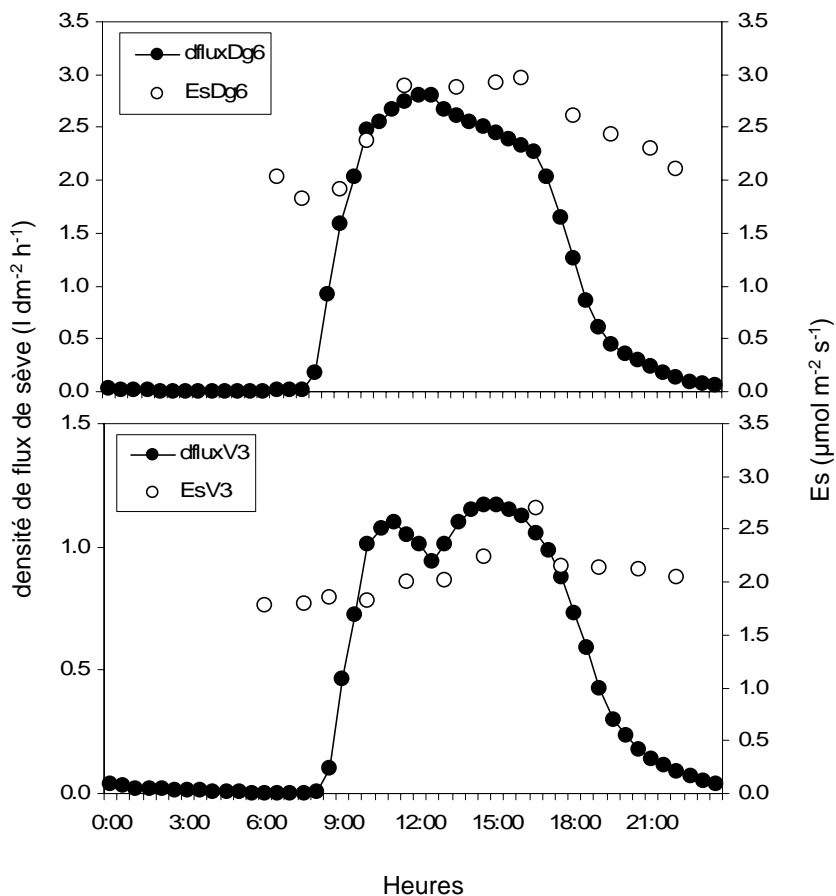


Figure 22 : Cinétique journalière de la densité de flux de sève ($dflux$, $\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) et de l'efflux de CO_2 des troncs (Es , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La figure du haut désigne l'arbre Dg6 (*D. guianensis* n°6) et la figure du bas l'arbre V3 (*Vantanea sp.* n°3). Les deux cinétiques sont effectuées le 23 octobre 2007.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Pour les arbres de FTH, la densité de flux de sève ne semble donc pas avoir une influence notable sur la quantité et la vitesse de l'efflux de CO₂. Nos résultats sont cohérents avec Maeir & Clinton (2006), qui suggèrent que l'efflux de CO₂ des troncs représenterait l'activité du phloème et du cambium. Ce constat confirme que le CO₂ produit localement reflète assez bien la respiration locale des troncs et qu'il n'est pas en majorité transporté par le flux de sève. Il apparaît donc raisonnable de penser que la mesure de l'efflux de CO₂ durant la journée, entre 9h et 16h, alors que le flux de sève est fort, donne une mesure satisfaisante de la respiration locale du tronc. Cependant, nous sommes bien conscients qu'il ne représente pas la totalité du CO₂ exporté par la respiration, mais plutôt un résultat de plusieurs mécanismes liés au transport/stockage/export du CO₂ dans le tronc (Teskey *et al.* 2008). De plus, d'autres paramètres, comme le pH, la température, la présence de latex, de résine, de la densité de l'aubier, peuvent influencer l'entrée et la sortie du CO₂ dans la sève (Bowman *et al.* 2005, Ceschia *et al.* 2002, Teskey *et al.* 2008).

Il pourrait être intéressant de mener une expérimentation sur une large gamme de types d'aubier et d'écorce (densité, anatomie, métabolites secondaire) en mesurant en parallèle la concentration de CO₂ dans la sève, le flux de sève et l'efflux de CO₂, afin de voir si l'une de ces caractéristiques a une influence importante sur le transport/stockage/export de CO₂.

2. Relation entre Es et les caractéristiques anatomiques des troncs

La variabilité de Es entre arbres ne semble pas être facilement expliquée par des différences de propriétés biophysiques des troncs. Bowman *et al.* (2005) ont trouvé une relation positive entre la densité de l'aubier et l'efflux de CO₂ pour *Dacrydium cupressinum*, et suggèrent que la densité de l'aubier influence à la fois le transport de l'eau dans le xylème et le stockage de CO₂. En revanche, Pruyn *et al.* (2002) ont trouvé que la respiration potentielle de l'écorce interne était 2 à 3 fois supérieure que celle de l'aubier pour *Pseudotsuga menziesii*. Plus récemment, Steppe *et al.* (2007) montrent que la résistance à la diffusion radiale du CO₂ peut être très forte et très variable, d'un facteur 6, au sein de différents clones de peuplier. Ils attribuent cette différence intra-spécifique en partie à l'emplacement des clones (branches) dans le houppier-mère et confirment la grande variabilité de la perméabilité des tiges au CO₂ en inter et intra spécifique (Groh *et al.* 2002, Wittman *et al.* 2006). La perméabilité de l'aubier à la diffusion du CO₂ est dépendante de l'agencement des parois des cellules et de leurs structures (Gartner *et al.* 2004). De plus, l'abondance des espaces intercellulaires détermine la

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

perméabilité du cambium (Hook *et al.* 1972), alors que la perméabilité de l'écorce pourrait dépendre de sa composition en éléments chimiques (lignine, subérine, lipides) et de l'abondance de lenticelles et de fissures (Lendzian 2006, Teskey *et al.* 2008).

Nous faisons l'hypothèse que les arbres qui ont un aubier épais et une écorce fine et/ou peu dense, devraient présenter un efflux de CO₂ fort. De même, un aubier dense pourrait engendrer un fort efflux de CO₂. En revanche, une forte respiration de croissance pourrait être liée positivement à un aubier peu dense (Ryan *et al.* 1994). On peut également supposer qu'une grande quantité d'aubier réclame un flux de respiration de maintenance important. En ce qui concerne les tissus les plus externes, une écorce fine et/ou peu dense devrait faciliter l'export des flux de CO₂ vers l'atmosphère (faible barrière physique).

Au pas de temps annuel, nous observons des relations positives entre les efflux de CO₂ des troncs (Es, Em et Eg) et la densité de l'écorce, et des relations négatives entre Es ou Em et la teneur en eau de l'écorce. En revanche, nous n'observons une relation significative qu'entre les efflux de CO₂ des troncs et les caractéristiques de l'aubier (Tab. 13). La relation positive entre Eg et la densité de l'aubier n'est pas en accord avec les précédentes études qui opposaient une forte densité de l'aubier à une forte croissance en FTH (Favrichon 1998, Muller-Landau 2004). Notre estimation de Eg est issue des mesures d'accroissement annuel en circonférence et de la densité de l'aubier de chaque arbre (Ryan *et al.* 1994) ; elle ne reflète donc pas *sensu stricto* la respiration de la croissance cellulaire. La mesure de la croissance cellulaire, par prélèvement de cambium (Gruber *et al.* 2009, Lavigne *et al.* 2004), permettrait de vérifier la relation entre la densité de l'aubier et la respiration de croissance, mais nous n'avons pas pu effectuer ces mesures. Ces études montrent une bonne relation entre la production de cellule du xylème et l'efflux de CO₂, et soulignent le fait que la respiration de maintenance n'est pas constante au cours de l'année : elle serait également dépendante de la croissance. En revanche, l'absence de fortes relations entre les efflux de CO₂ et les caractéristiques de l'aubier dans notre étude suggère que la production de CO₂ dans les troncs

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Tableau 13 : Tableau des coefficients de corrélation de Pearson pour les 9 traits ligneux et le diamètre des arbres de la canopée.

Diamètre en 2008 (DBH), efflux de CO₂ des troncs annuel (Es), respiration de maintenance annuelle (Em), respiration de croissance annuelle (Eg), densité de l'aubier, densité de l'écorce, teneur en eau de l'aubier, teneur en eau de l'écorce, épaisseur de l'aubier, l'épaisseur de l'écorce. Les valeurs de l'efflux de CO₂ des troncs sont des moyennes de 7 campagnes de mesure (du 26 juin 2008 au 12 février 2009) (n = 100 arbres en TFF).

Niveau de significativité: * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001.

	Es	Em	Eg	densité aubier	densité écorce	teneur en eau aubier	teneur en eau écorce	épaisseur aubier	épaisseur écorce
DBH	0.123	0.1615	-0.032	-0.0075	-0.0063	0.039	-0.0871	0.0571	0.272**
Es		0.919***	0.562***	-0.1506	0.3511***	-0.1918	-0.284**	0.0567	0.0021
Em			0.1914	0.0828	0.3155**	-0.158	-0.2708**	-0.0163	-0.0653
Eg				0.2016*	0.2125*	-0.1464	-0.1393	0.1755	0.1318
densité aubier					0.3703***	-0.7755***	-0.4155***	-0.2445*	-0.4477***
densité écorce						-0.3461***	-0.5716***	-0.0059	-0.2462*
teneur en eau aubier							0.3869***	0.124	0.3517***
teneur en eau écorce								0.2127*	0.341***
épaisseur aubier									0.5422***

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

pourrait être localisée principalement au niveau du cambium ou des tissus de l'écorce interne (parenchyme, phloème). Ceci est en accord avec Maier & Clinton (2006) et Maier *et al.* (2010) qui suggèrent que le CO₂ proviendrait majoritairement du cambium et du phloème, et peu de l'aubier, étant donné que le cambium est relativement imperméable à la diffusion du CO₂ depuis les tissus plus internes (Hook *et al.* 1972).

Nous n'observons pas de relation entre le diamètre des arbres et Es et ses deux composantes (Eg et Em), ni avec l'épaisseur de l'aubier. Ce résultat suppose à la fois que la taille de l'arbre ne renseigne pas sur son activité respiratoire (exprimé en μmol par m^2 de tronc par seconde) et que malgré une épaisseur d'aubier assez variable (≈ 5 cm, Tab. 12) entre les arbres, l'énergie allouée à la maintenance et/ou la croissance peut être très différente entre les arbres et pourrait dépendre d'autres critères (densité de l'aubier, nombre de cellules du cambium, épaisseur de l'écorce). Cependant, de précédentes études en FTH ont trouvé une relation positive entre Es et le diamètre des arbres (Cavaleri *et al.* 2006, Meir & Grace 2002), mais l'origine de l'inadéquation entre nos résultats et ces études pourrait éventuellement venir de l'échantillonnage des arbres. Cavaleri *et al.* (2006) ont échantillonné une grande proportion d'arbres avec un diamètre inférieur à 20 cm, alors que notre échantillonnage comprend essentiellement des arbres dominants, ayant un diamètre supérieur à 20 cm, et leur relation semble être tirée par les arbres de petit diamètre. En tout cas, leur relation ne semble pas être expliquée par l'épaisseur de l'écorce. En effet, si la relation positive entre le diamètre et l'épaisseur de l'écorce était maintenu pour les petit arbres, comme l'on montré Paine *et al.* (2010, in press), nous devrions observer un efflux plus fort (barrière à l'efflux plus fine) pour les petits arbres, or ce n'est pas le cas. Nous pouvons alors supposer qu'hormis les critères anatomiques, les petits arbres pourraient avoir une respiration (croissance et maintenance) plus faible que les grands arbres de la canopée. A notre connaissance, il n'existe pas d'étude en FTH qui ait comparé la respiration de croissance des troncs sur une large gamme de diamètre (e. g. DBH = 5-100 cm).

Nous observons une relation positive entre les flux respiratoires et la densité de l'écorce. Or, nous avons fait une hypothèse inverse, avec une écorce dense qui ne laisse pas beaucoup d'espace libre pour la circulation des gaz et/ou de l'eau. De plus, nous observons une relation négative entre Es, Em et la teneur en eau de l'écorce, ce qui peut être expliqué par la plus faible diffusion du CO₂ dans l'eau par rapport à l'air (Nobel 2009). Cependant, l'anatomie de

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

l'écorce est complexe (Gall *et al.* 2002, Landzian 2006, Roth 1981) et il est possible que certains composés secondaires (résines, latex, gommés) (Teskey *et al.* 2008), ainsi que la présence de lenticelles (Groh *et al.* 2002, Landzian 2006), interviennent dans la diffusion des gaz limitant ainsi le rôle de barrière de l'écorce. Dans notre étude, nous n'avons pas effectué de mesures précises des différentes parties de l'écorce : nous l'avons considéré comme regroupant l'écorce externe (le rhytidome, non fonctionnelle), l'écorce interne (le parenchyme et le phloème) et le cambium. Il aurait été intéressant d'avoir des mesures dimensionnelles des différentes parties de « l'écorce » afin d'identifier précisément celles qui seraient les plus impliquées dans l'efflux de CO₂ de celles qui pourraient former une barrière à la diffusion.

Il semble ainsi pertinent de s'intéresser de près à l'influence des caractéristiques de l'écorce sur la respiration des troncs, car elle apparaît comme ayant un rôle dans la diffusion/stockage du CO₂ (Steppe *et al.* 2007, Teskey *et al.* 2008), bien que son épaisseur ne semble pas être un facteur explicatif. Des mesures complémentaires sur différents types d'écorces (épaisseur, présence de métabolite secondaire, lenticelles, perméabilité au gaz, à l'eau) pourraient clarifier son rôle à l'interface atmosphère/cambium. De plus, il serait intéressant de quantifier la teneur en azote des différents compartiments du tronc. Une relation entre teneur en azote du tronc et respiration a été mise en évidence sur un grand nombre d'espèces (Reich *et al.* 2006, 2008, Ryan *et al.* 1996), au niveau des feuilles, des racines et des tiges. A l'échelle des différents tissus du tronc, cette corrélation pourrait permettre de préciser celui qui est le plus actif. Néanmoins, considérant nos résultats, il semble pertinent de suggérer que la majeure partie de l'efflux de CO₂ du tronc est due aux tissus de l'écorce.

Proportion relative de la respiration de croissance (Eg) et de la respiration de maintenance (Em)

Nous observons une proportion de Eg par rapport à Es total de 16.7 % en moyenne (avec une très forte variabilité inter-arbre allant de 0 à 62.8 %, n = 100) sur l'année 2008. Cette proportion est dans le même ordre de grandeur que les autres études menées sur différentes espèces tropicales (Ryan *et al.* 1994, Meir & Grace 2002, Zach *et al.* 2010b, Harris *et al.* 2008). Ryan *et al.* (1994) montrent au Costa Rica un pourcentage de respiration de croissance allant de 18 % à 46 % pour deux espèces ayant une croissance faible et forte, respectivement. Dans une forêt tropicale d'Afrique, Meir & Grace (2002) donnent une respiration de croissance représentant 20 % de l'efflux de CO₂ des troncs (Es). Enfin, des études menées le

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

long de transects altitudinaux en forêt tropicale à Puerto Rico montrent des proportions allant de 10 % à 14 %, pour des sites à 1050 et 3050 m d'altitude en Equateur (Zach *et al.* 2010b) et entre 0 et 27 % pour des sites à 100 et 1075 m d'altitude, respectivement (Harris *et al.* 2008). La conservation de ce ratio entre ces différentes études et la notre confirme que la part de la respiration de croissance dans l'efflux total est faible, et qu'elle est en moyenne assez homogène dans les différentes forêts tropicales. La majeure partie de l'efflux de CO₂ semble donc venir de la respiration de maintenance. A notre connaissance, il n'existe pas d'étude qui ait étudié plus précisément (au niveau cellulaire) la relation entre la respiration de croissance et de maintenance à l'échelle annuelle ou intra annuelle en FTH.

Relations entre les caractéristiques des troncs, Es et les potentiels hydriques en conditions non-limitantes en eau

Plusieurs auteurs ont mis en évidence un compromis entre sécurité hydraulique (résistance à la cavitation) et efficacité hydraulique (investissement dans la conductance hydraulique) (Baltzer *et al.* 2009, Chave *et al.* 2009a, Hacke *et al.* 2006, Ishida *et al.* 2008, Poorter *et al.* 2010, Pratt *et al.* 2007). Une forte résistance mécanique et une forte résistance à la cavitation sont généralement associées à un aubier dense, qui peut former un compromis avec une faible efficacité du transport de l'eau, une faible capacité de stockage de l'eau et une faible croissance.

A l'inverse, un aubier peu dense est généralement corrélé avec une forte conductivité hydraulique (Stratton *et al.* 2000), mais également à un fort risque de cavitation du xylème (Hacke *et al.* 2001, Hacke & Sperry 2001, Pratt *et al.* 2007). La densité du bois apparaît donc comme un trait indicateur des propriétés de transport et de stockage de l'eau (Chave *et al.* 2009, Meinzer 2003). De ce fait, Bucci *et al.* (2004) indiquent qu'il est un bon estimateur du potentiel hydrique minimum foliaire et de la transpiration journalière totale. Récemment, Poorter *et al.* (2010) révèlent que les critères anatomiques des vaisseaux (diamètre) et la densité de l'aubier renseignent sur la performance et les stratégies des espèces de FTH, par leurs relations positive et négative, respectivement, avec la croissance. L'écorce semble également un tissu important, comportant plusieurs fonctions. Elle joue un rôle de protection contre le feu (Hoffman *et al.* 2003), et également un rôle biomécanique (Niklas 1999). Paine *et al.* (2010) estiment que l'écorce peut être responsable de 10 % de la flexibilité du tronc pour des arbres de FTH.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Nous avons voulu tester si de tels compromis pouvaient être mis en évidence également sur des arbres de canopée en FTH en condition non limitantes d'eau.

Nos résultats montrent que deux axes distincts semblent caractériser ces traits (Fig. 23). L'axe 1 expose le compromis entre la résistance à la cavitation (forte densité) et des potentiels hydriques forts (faiblement négatifs) (36.0 % expliqué). Un compromis est également observable entre la teneur en eau (stockage) et la densité de l'aubier (sécurité du transport). Ces résultats sont en accord avec les études précédentes (Bucci *et al.* 2004, Ishida *et al.* 2008, Santiago *et al.* 2004a) menés sur des arbres de FTH. La relation que nous observons entre la densité de l'aubier et le potentiel hydrique pourrait être expliquée par un faible potentiel osmotique qui permet le maintien de la turgescence sous de faibles potentiels hydriques foliaires (Turner & Jones 1980). Concernant les deux tissus (écorce, aubier) sur lesquels nous avons effectué des mesures, nous observons qu'ils présentent les mêmes tendances. Nous ne mettons donc pas en avant un compromis entre l'écorce et l'aubier, où un aubier assez mince et/ou peu dense pourrait être associé à une écorce épaisse et/ou plus dense. Ce résultat n'est pas en accord avec Niklas (1999), qui montre que l'écorce participe à améliorer la flexibilité du tronc, par une rigidité 50 % plus faible que l'aubier. Nous pouvons conclure que pour des arbres de canopée en FTH, il existe un compromis entre l'épaisseur/teneur en eau et la densité sur l'ensemble des tissus du tronc. En revanche, nous n'observons pas de compromis entre anatomie et fonctionnement du tronc.

L'axe 2 oppose l'efflux de CO₂ et la croissance annuelle (standardisée par le diamètre initial) à la densité des vaisseaux du xylème (13.7 % expliqué). Nous pouvons supposer que cette opposition pourrait illustrer une relation avec le transport du CO₂. En effet, une fréquence de vaisseaux élevée pourrait engendrer une forte densité de flux de sève, ce qui se traduirait par un important transport de CO₂ dans la sève et donc un faible export vers l'atmosphère au niveau du tronc. Néanmoins, précédemment, nous n'avons pas mis en évidence de corrélation entre densité de flux de sève et efflux de CO₂ des troncs, contredisant cette hypothèse. L'origine de ce compromis efflux de CO₂ / densité des vaisseaux reste donc non expliquée.

Nos résultats suggèrent que l'agencement des relations entre les critères morpho-anatomiques des troncs des arbres de la canopée est cohérent avec un compromis entre sécurité et efficacité

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

hydraulique. En revanche, l'efflux de CO₂ n'est pas relié aux caractéristiques de l'aubier ni à la différence de potentiel hydrique entre le sol et en milieu de journée en saison des pluies.

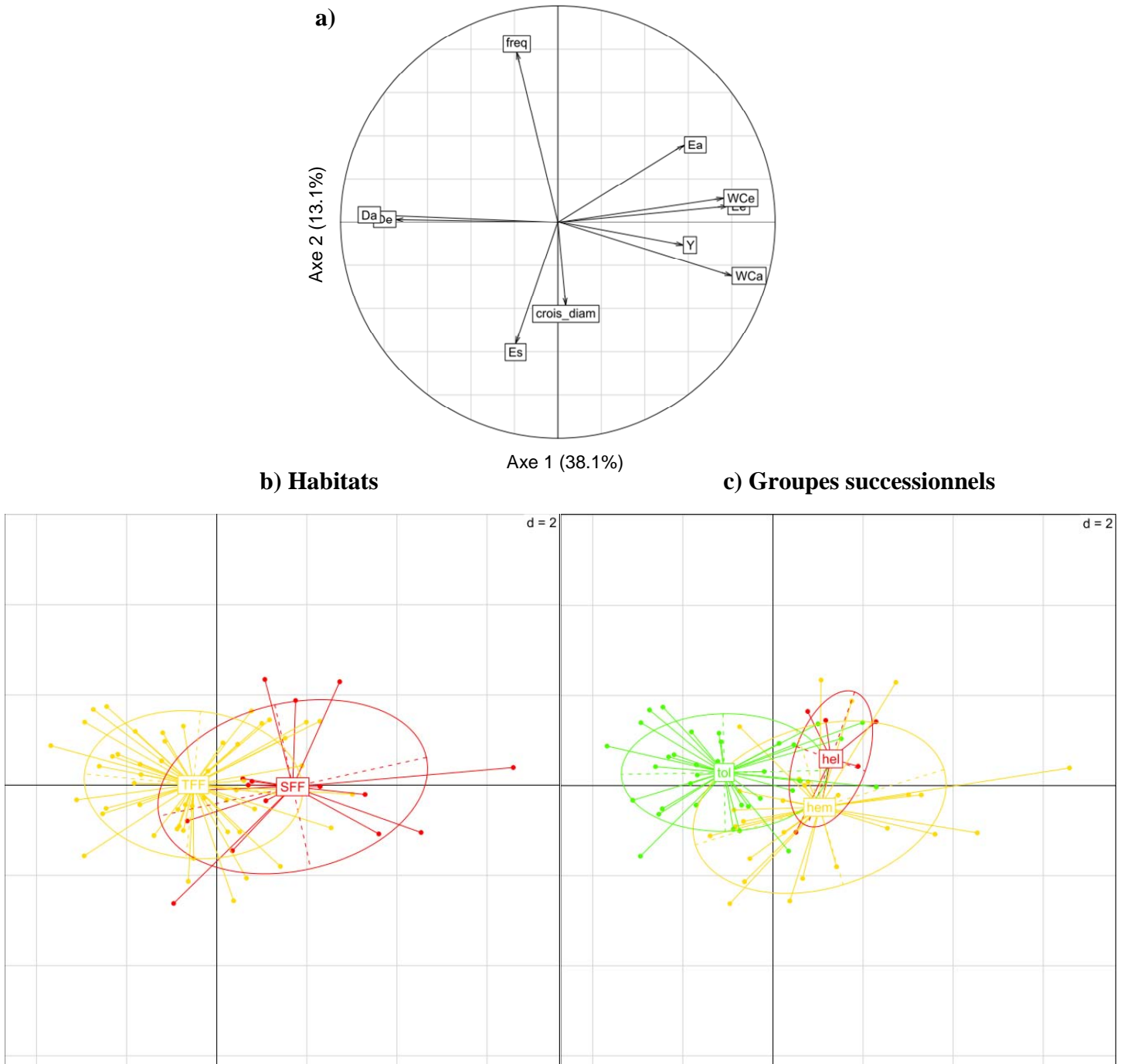


Figure 23 : Représentation des résultats de l'analyse en composante principale (ACP) des traits ligneux des 68 arbres de la canopée. a) cercle des corrélations des 10 traits ligneux sur le plan de l'axe 1 et de l'axe 2 : Croissance annuelle en 2008 standardisée par le diamètre initial de l'arbre (crois_diam), densité de l'écorce (De), densité de l'aubier (Da), épaisseur de l'écorce (Ee), épaisseur de l'aubier (Ea), teneur en eau de l'écorce (WCe), teneur en eau de l'aubier (WCa), efflux de CO₂ des troncs (Es), différence de potentiel hydrique journalier (Ψ) et la fréquence des vaisseaux du xylème (freq).

Effet du milieu

Nous voulons savoir s'il existe des différences marquées des traits fonctionnelles ligneux entre des arbres situés dans des habitats contrastés (TFF vs. SFF). Nous faisons l'hypothèse que les arbres de TFF, plus souvent soumis à des conditions de sécheresse édaphique marquée, pourraient avoir développé une stratégie avec un aubier très dense. En effet, la forte densité de l'aubier semble permettre aux arbres de supporter des potentiels hydriques plus fortement négatifs, leur permettant de mieux résister à la sécheresse édaphique, en particulier par l'évitement de la cavitation (Hacke *et al.* 2001). Concernant l'efflux de CO₂ des troncs, bien que nous ne connaissions pas d'études qui aient mesuré Es en SFF en saison des pluies, nous faisons l'hypothèse que Es pourrait être plus faible en moyenne en SFF qu'en TFF, en relation avec les conditions anoxiques stressantes pour les arbres rencontrées en saison des pluies.

Nous observons une répartition significativement différente entre les arbres de TFF et de SFF le long du premier axe de l'ACP ($p = 0.0003$). En TFF, les arbres semblent présenter des caractéristiques leur permettant d'augmenter la sécurité hydraulique et de réduire les risques de cavitation. Cette tendance est confirmée par la relation négative entre densité de l'aubier et le potentiel hydrique journalier seulement pour les arbres en TFF ($p = 0.02$). Baltzer *et al.* (2009) ont également mis en évidence une association entre les traits anatomiques (densité de l'aubier, taille des vaisseaux) des arbres et leur présence dans deux sites de FTH avec ou sans saison sèche. Ils trouvent également que les arbres présents dans une forêt comportant une saison sèche possèdent des aubiers plus denses et une plus faible densité de vaisseaux. Cependant, d'autres différences anatomiques peuvent être liées aux conditions environnementales. Par exemple, dans les zones de mangroves, avec une inondation d'au moins 8 mois par an, les cellules de l'aubier et de l'écorce sont plus grandes. L'augmentation de la taille des cellules permet d'augmenter le stockage de l'oxygène et des photosynthétats (Kozłowski *et al.* 1991, Yañez-Espinosa *et al.* 2001). Yañez-Espinosa *et al.* (2001) montrent que dans les habitats où l'inondation est moins longue (4 mois contre plus de 8 mois par an), les arbres présentent un plus grand nombre de vaisseaux, ce qui leur permet d'avoir une meilleure conductivité hydraulique. Les conditions environnementales dans les deux habitats étudiés (TFF / SFF) sont moins extrêmes. Néanmoins, malgré la différence de densité de l'aubier moyenne entre TFF et SFF, nous n'observons pas de tendance nette concernant la densité des vaisseaux. Afin de préciser le degré d'adaptation morphologique de l'aubier des

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

différentes espèces entre ces deux habitats, il serait intéressant de mener des expérimentations sur la perte de conductivité hydraulique (PLC50) due à l'embolie.

Selon le deuxième axe, qui caractérise le fonctionnement du tronc, nous n'observons pas de différence entre les arbres de TFF et de SFF ($p = 0.76$). Ceci suggère que les caractéristiques de fonctionnement du tronc ne semblent pas dépendre de l'habitat. Nos résultats confirment également que la respiration de croissance constitue une faible part de E_s pour les arbres en SFF, et que celle-ci est peu différente entre TFF et SFF, avec 16.3 et 17.7 %, respectivement. Récemment, Ferry *et al.* (2010) ont montré que la dynamique forestière était plus forte dans les habitats de SFF, avec une croissance des arbres de SFF plus forte, un taux de recrutement et de chute d'arbres plus élevés qu'en situation de TFF. Notre résultat ne semble pas confirmer cette tendance, mais néanmoins, considérant la faible part de R_g dans E_s , il n'est pas aberrant de ne pas mettre en évidence cette tendance.

En conclusion, nous pouvons souligner que la distribution différente des espèces d'arbres dans les deux habitats est associée à des propriétés anatomiques des troncs différentes, alors que l'efflux de CO_2 des troncs ne semble pas être un critère adaptatif d'un habitat en particulier.

Groupes successionnels

Nous voulons mettre en évidence si des arbres appartenant à des mêmes groupes successionnels présenteraient des valeurs proches de E_s et/ou des traits biophysiques du tronc similaires.

Nous observons selon l'axe 1 de l'ACP ci-dessus que les arbres tolérants ont des troncs principalement plus denses que les arbres hémitolérants et héliophiles ($p < 0.0001$).

De plus, nous observons une différence entre les 3 groupes de tempéraments selon l'axe 2 ($p = 0.009$) : les espèces héliophiles semblent avoir un aubier comportant plus de vaisseaux, alors que les hémitolérants ont un E_s plus fort. Poorter *et al.* (2010) ont observé une relation positive entre la conductivité hydraulique potentielle et la densité des vaisseaux, mais pas avec la densité de l'aubier. Ils trouvent également que les traits hydrauliques sont plus fortement associés au statut de l'arbre qu'à son tempérament vis-à-vis de la lumière, car les grands arbres sont plus soumis à des risques de cavitation et cela quel que soit leur

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

tempérament. Notre étude est axée sur le comportement des arbres dominants, ce qui écarte un fort effet de la taille, bien que la hauteur de la canopée soit assez variable au sein des parcelles. Les caractéristiques de l'aubier des tolérants est consistant avec la définition de ce groupe successional, qui représente des arbres de fin de succession à croissance lente (Favrichon 1998). Ce groupe pourrait également être moins sujet à la cavitation étant donné la forte densité de son aubier, et de ce fait pourrait avoir une distribution plus large que les autres groupes.

Afin de préciser cette tendance, il serait intéressant de mener des mesures de conductivité hydraulique sur les différents groupes successionnels pour des arbres de différentes statures afin de découpler l'effet stature-groupes successionnels.

Conclusions

Pour les arbres de la canopée nous mettons en évidence un compromis entre densité de l'aubier et différence de potentiel hydrique. Ce compromis est responsable de la distribution des arbres entre les deux milieux. En revanche, contrairement aux résultats de la littérature, les arbres qui possèdent un aubier dense n'ont pas nécessairement une croissance plus faible, ce qui suggère que les processus physiologique liés à la croissance sont dépendants d'autres facteurs. De plus, nous avons montré que l'efflux de CO₂ des troncs n'est pas lié aux caractéristiques des troncs ni à l'habitat des arbres, ce qui suggère que Es n'est pas un trait adaptatif de la présence des arbres dans un habitat particulier.

Enfin, nous avons mis en évidence que la densité de flux de sève ne semble pas avoir un rôle déterminant sur la mesure de Es en FTH. Il semble que les caractéristiques de l'écorce participent fortement à l'efflux de CO₂ mesuré, contrairement à l'aubier. De plus, nous avons montré que la distribution des arbres entre les deux habitats pouvait être liée à un compromis entre résistance à la cavitation et investissement dans la conductance hydraulique, sans aucun lien avec Es.

3.1.3 Sur l'ensemble de l'arbre

Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études ont mené des méta-analyses afin de définir les corrélations et les compromis entre les traits foliaires pour différents biomes (Reich *et al.* 1992, Reich *et al.* 1997, Reich *et al.* 1998b, Wright *et al.* 2004, Wright *et al.* 2006). Concernant les traits ligneux, Chave *et al.* (2009a) ont dressé récemment dans une synthèse les compromis qui existent entre les traits au niveau des troncs. Cependant, les études qui s'intéressent à la fois au fonctionnement foliaire et ligneux des arbres en FTH, visant à comprendre le fonctionnement de l'ensemble de l'arbre, ne sont apparues que récemment et sont peu nombreuses (Baltzer *et al.* 2009, Baraloto *et al.* in review, Ishida *et al.* 2008, Santiago *et al.* 2004a). Reich *et al.* (1998a) ont été parmi les premiers à confronter le fonctionnement foliaire avec celui des racines. Ils concluent qu'une forte assimilation est corrélée à une forte respiration des feuilles et des racines, traduisant un fort taux de croissance relatif pour 9 espèces boréales au stade plantules. Plus récemment, des études menées sur des arbres en FTH ont montré des résultats différents concernant les relations entre les traits foliaires et ligneux. Santiago *et al.* (2004a) mettent en évidence une relation négative entre la densité de l'aubier et la photosynthèse en FTH, alors que Ishida *et al.* (2008) ne montrent pas de relation entre ces traits, mais ils montrent cependant que la densité de l'aubier est reliée positivement à la durée de vie des feuilles. Wright *et al.* (2007) montre que les espèces qui ont un long retour sur investissement foliaire (faible Amax, longue durée de vie des feuilles) possèdent généralement de fortes densités de bois. De plus, une faible densité d'aubier implique également un faible coût de construction facilitant la croissance en hauteur et en diamètre (Chave *et al.* 2009a). Enfin, les espèces qui ont une faible densité d'aubier tendent à avoir une forte conductivité hydraulique, qui se traduit par une forte proportion de petits vaisseaux ou par une faible proportion de gros vaisseaux (Ackerly 2004, Bucci *et al.* 2004a, Santiago *et al.* 2004a, Stratton *et al.* 2000). La densité de l'aubier apparaît donc comme un trait central pour comprendre le fonctionnement des arbres en FTH, qui peut être ou non en relation avec les traits foliaires.

La confrontation des traits foliaires et ligneux nous a amené à nous poser les questions suivantes : Ces traits sont-ils corrélés (positivement, ou négativement : apparition de compromis ?) ou non (conservation des axes propres à chacun) ? Nous faisons l'hypothèse que si le compromis sécurité-efficacité est conservé au niveau foliaire et ligneux, nous

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

devrions avoir un axe opposant les traits de sécurité (aubier dense, LMA) à ceux d'efficacité (Amax, WUEi, Es, croissance, Ψ).

Nous disposons de l'ensemble des traits physiologiques et structuraux au niveau foliaire et du tronc (16 traits) ainsi que la croissance annuelle, pour 68 arbres (18 espèces). L'ACP sur l'ensemble des traits montre clairement un axe lié au fonctionnement du tronc et un axe lié au fonctionnement des feuilles (Fig. 24). Ces deux axes expliquent en cumul 41.3 % de la variance.

3.1 Variabilité et relation entre les traits physiologiques et structuraux des feuilles et des troncs en conditions non-limitantes en eau

Le premier axe (25.6 %) illustre le compromis entre sécurité (densité de l'aubier) et investissement dans la conductivité hydraulique (différence de potentiel hydrique journalier). Le deuxième axe (15.6 %) correspond au « leaf economics spectrum » (Wright *et al.* 2007). Ainsi, nous montrons que pour les arbres de la FTH, les caractéristiques au niveau des feuilles ou du tronc sont clairement indépendantes, et il n'existe pas de compromis particulier au sein de l'arbre entre ces deux compartiments, contrairement à notre hypothèse de départ. Le troisième axe (8.9 %) regroupe les variables du tronc (Es et croissance) et le WUEi. Cet axe est difficilement interprétable, mais la relation entre Es et WUEi apporte un lien nouveau entre le fonctionnement carboné et hydrique des arbres, qui mérite de nouvelles investigations.

A notre connaissance, notre étude est la première à tester ces relations en FTH sur un échantillon aussi large d'arbres et de traits. Dans le cadre d'un programme ANR « Bridge » mené par des collègues de l'UMR Ecofog et du CNRS Toulouse, ce type d'analyse a été effectué sur des traits n'incluant pas les flux (Amax, Rf, Es), ni les potentiels hydriques foliaires, mais néanmoins sur un échantillonnage d'arbres plus importants encore. Cette étude confirme nos observations sur l'indépendance de ces 2 « economics spectrum » (Baraloto *et al.* 2010, in review). De plus, nos résultats sont en accord avec l'étude de Ishida *et al.* (2008) qui montre une absence de relation entre la performance photosynthétique et le compromis hydrique au niveau du tronc. Leur étude montre en effet un axe caractérisé par l'assimilation foliaire, qui est orthogonal à un axe lié à la sécurité hydraulique (densité de l'aubier-potential hydrique) pour des arbres et des arbustes sur une île subtropicale de l'Océan Pacifique.

Cette analyse a également permis de montrer que les arbres présents en TFF comportaient plutôt des aubiers denses, pouvant leur permettre une meilleure résistance à la cavitation, mais ne se distinguaient pas des arbres de SFF sur le plan du fonctionnement foliaire.

Une démarche « multi-trait » semble être porteur, dans un écosystème avec une très grande diversité spécifique, afin de clarifier la distribution et l'agencement des différents arbres suivant les contraintes environnementales.

Conclusion

Ces premiers résultats montrent des différences très importantes de fonctionnement au niveau des feuilles et du tronc entre les arbres de la canopée en FTH. L'analyse des traits physiologiques et structuraux foliaires et ligneux nous a permis d'établir une répartition des traits fonctionnels des arbres selon deux axes indépendants, un axe « foliaire » et un axe « ligneux ». Cette simplification fonctionnelle de la diversité du fonctionnement des arbres, qui pourraient trouver un intérêt majeur dans les travaux de modélisation du fonctionnement global des écosystèmes (par exemples les modèles de type « Dynamic Global Vegetation Model »).

Enfin, cette répartition en conditions non limitantes en eau préconise des variations saisonnières différentes des traits en relation avec les variations environnementales. Il est fort probable que les fonctionnements foliaire et ligneux ne montrent pas les mêmes réponses au cours des variations saisonnières des variables environnementales, concernant notamment la diminution de la teneur en eau du sol.

Conclusion du chapitre

Nos travaux confirment en partie, pour les arbres de canopée en FTH, les relations « universelles » entre traits foliaires mises en évidence précédemment pour différents biomes, excepté la relation entre Amax et la LMA. Celle-ci pourrait être expliquée en partie par une très forte diversité entre arbres et espèces dans l'efficacité d'utilisation de l'azote. De plus, nos résultats montrent que le fonctionnement de la machinerie photosynthétique n'est pas corrélé à l'état hydrique général de l'arbre, en tout cas en conditions non limitantes en eau.

En ce qui concerne la partie ligneuse, nous n'observons pas d'effet général du flux de sève sur l'efflux de CO₂ des troncs (Es). Es semble être corrélé aux caractéristiques de l'écorce mais pas à celles de l'aubier, ce qui tend à minimiser encore le rôle potentiel de la densité de flux de sève sur Es. Le compromis entre des traits ligneux potentiellement associés à la résistance à la cavitation et des traits associés à l'investissement dans la conductance hydraulique discrimine les arbres selon les habitats de haut de colline (TFF) ou de bas-fond (SFF). En revanche, cette distribution n'est pas associée à des différences d'efflux de CO₂ des troncs (Es).

Nos travaux suggèrent qu'au sein d'un arbre, les traits fonctionnels au niveau foliaire ou ligneux sont globalement indépendants. La mesure de 16 traits physiologiques et structuraux sur les feuilles et les troncs et la mesure de la croissance ne nous permet d'expliquer qu'un peu moins de la moitié du pourcentage d'inertie par ces corrélations existantes. La très grande diversité spécifique de la FTH se traduit donc également par une très large amplitude des différents traits fonctionnels. Malgré cela, l'approche qui vise à simplifier la complexité fonctionnelle des arbres de la FTH reste pertinente car elle permet d'améliorer le travail de modélisation du fonctionnement des écosystèmes forestiers tropicaux humides.

Les tendances que nous avons mises en évidence ont été obtenues à partir de données récoltées en conditions non-limitantes en eau pour les arbres de canopée. Dans la suite de ce mémoire, nous allons nous intéresser à l'influence de la disponibilité en eau sur leurs traits fonctionnels foliaires et ligneux. Avant d'aborder ces questions, nous allons discuter si les arbres de la canopée en FTH de Paracou semblent subir ou non de fortes contraintes hydriques au cours de l'année.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Sur la base des études pédologiques antérieures (Epron *et al.* 2006, Guehl 1984, Humbel 1978) menées à Paracou au sein des deux habitats (SFF et TFF), ou plus largement en Guyane, nous faisons l'hypothèse (i) que des différences majeures de disponibilité en eau existent entre les deux habitats (TFF vs. SFF), et (ii) qu'il existe des variations saisonnières importantes de la disponibilité en eau dans le sol le long des profils pédologiques, en relation avec les variations saisonnières de la pluviométrie.

Nous allons également analyser les potentiels hydriques de bases des arbres de la canopée afin de mettre en évidence un possible manque d'eau au niveau des racines en saison sèche.

3.2.1 Différences de teneur en eau du sol entre les habitats SFF et TFF

Nous disposons de mesures d'humidité du sol en continu réalisées au pied de la tour à flux (en TFF) sur un profil de 2.60 m, ainsi que de mesures effectuées 1-2 fois par mois sur un transect (1 km) traversant l'empreinte de la tour à flux, comprenant les habitats de TFF et de SFF (Fig. 25).

Les sols de TFF sont assez homogènes et profonds ; Ces sols sont qualifiés de sols à drainage vertical libre (Sabatier *et al.* 1997, Guehl 1984) (Fig. 26). Le profil de teneur en eau (soil water content, SWC) montre des irrégularités qui peuvent être expliquées par la présence de racines qui puisent l'eau et également par le dessèchement du sol qui s'opère d'abord sur les horizons les plus superficielles. En SFF, le sol est plus sableux (Sabatier *et al.* 1997, Epron *et al.* 2006, Ferry *et al.* 2010), et le drainage de l'eau est qualifié d'hydromorphique (sol régulièrement saturé en eau). De plus, nous observons la présence de la nappe phréatique, qui peut monter jusqu'à la proximité de la surface en saison des pluies, et descendre jusqu'à une profondeur d'environ 150 cm en saison sèche. La texture du sol conditionne la circulation de l'eau et influence également la disponibilité en éléments (C, N, P), car ces éléments sont en général plus fortement drainés en profondeur dans les sols sableux (Silver *et al.* 2000). Les sols sableux montrent une plus faible capacité de rétention d'eau et une plus grande disponibilité en phosphore comparés aux sols argileux (Silver *et al.* 2000). A Paracou, la densité des racines fines ($\varnothing < 5\text{mm}$) dans les 60 premiers centimètres n'est pas très différente

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

selon le gradient topographique, excepté dans les zones d'hydromorphie permanente où la densité est plus faible (Epron *et al.* 2006).

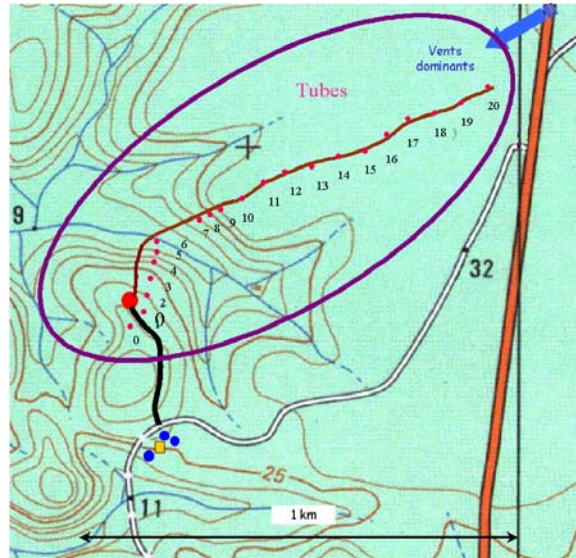


Figure 25 : Transect des mesures de la teneur en eau volumique du sol sur l'empreinte de la tour à flux.

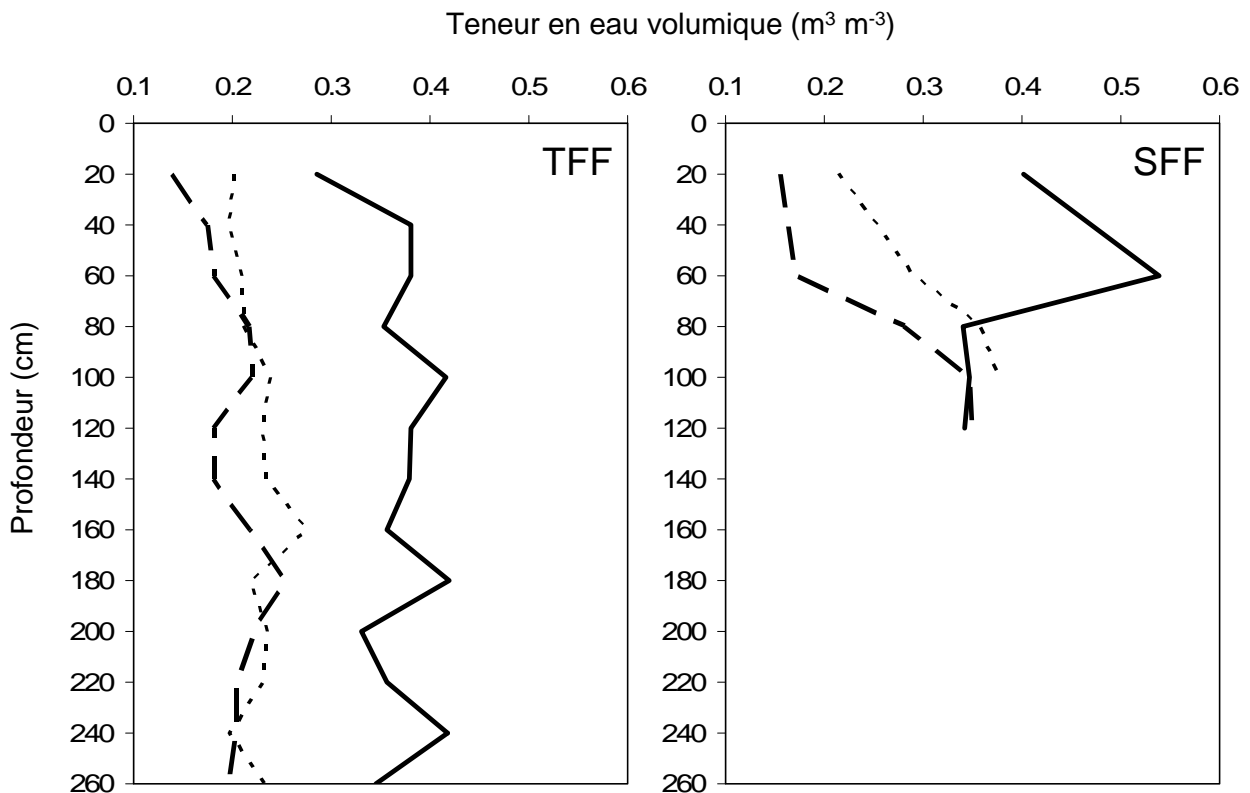


Figure 26 : Profil de la teneur en eau des sols (m³ m⁻³) pour l'habitat de haut de colline (TFF, tube 2) et de bas-fond (SFF, tube 7) pour les différentes saisons : en fin de saison sèche 2007 (courbe pointillée), en saison des pluies (courbe pleine) et en fin de saison sèche 2008 (courbe tiret).

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

3.2.2 Variations temporelles de la teneur en eau du sol entre les habitats SFF et TFF

Nous observons des variations saisonnières importantes de la teneur en eau du sol dans les deux habitats (Fig. 26). En TFF, les variations de l'indice de teneur en eau du sol (ISWC) (de 20 à 260 cm) sont fortes, allant de 0.988 m en saison des pluies 2008 (22 mai 2008) à 0.530 m en fin saison sèche 2008 (20 novembre 2008). Par ailleurs, en surface (20 cm), nous observons une forte diminution de la teneur en eau (60.4 %) entre la saison des pluies et la saison sèche, alors qu'elle diminue de 44.6 % en profondeur (260 cm). Les variations temporelles de SWC en surface sont fortes et répondent rapidement aux épisodes pluvieux. On note une légère augmentation de l'humidité en surface le 5 décembre 2008, suite à un évènement pluvieux de 41.4 mm tombé le 20 novembre, alors que la teneur en eau à 260 cm a continué de diminuer. Le drainage du sol est responsable de ce délai entre les couches superficielles et profondes. Il faut compter environ 15 jours pour que les premières pluies marquant la fin de la saison sèche atteignent l'horizon à 260 cm (Fig. 27). Ce résultat confirme que l'habitat TFF est caractérisé par un sol à drainage vertical rapide, avec environ 0.48 m mois^{-1} .

En SFF, les variations de ISWC (de 20 à 120 cm) sont également fortes, passant de 0.434 m à 0.275 m¹ en saison des pluies 2008 et en fin saison sèche 2008, respectivement. La teneur en eau en surface (20 cm) diminue de 62.3 % alors qu'elle diminue de 1.2 % en profondeur (120 cm). La remontée de la nappe phréatique jusqu'à la surface accompagne les fortes pluies durant les mois d'avril à juin, ce qui engendre des conditions d'anoxie. La proximité de la nappe phréatique, qui ne descend pas en dessous de 140 cm, explique la très faible variation de la teneur en eau à 120 cm. Il est à noter que sur le site de Paracou, la nappe phréatique ne reste que quelques journées consécutives à un niveau proche de la surface du sol par an, avec un maximum de 57 jours à 20 cm de profondeur entre 1991 et 2007 (Ferry *et al.* 2010).

Durant la saison des pluies, les fortes précipitations ainsi que le ruissellement de l'eau venant des pentes adjacentes engendrent une quantité d'eau qui ne peut s'évacuer; il en résulte une montée de la nappe phréatique en surface. L'absence de drainage vertical dans le bas fond (Fig. 26) et la montée de la nappe phréatique en saison des pluies, conduirait à un stock d'eau

¹ Il n'est pas judicieux de comparer les valeurs de ISWC entre les 2 habitats puisque les hauteurs de tube, et donc de sols considérés, sont différentes (120 cm en SFF et 260 cm en TFF). En revanche, pour un milieu donné, la comparaison de cet indice à différentes dates est pertinente.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

important qui submergerait les racines et créeraient un milieu anaérobie dans lequel les racines ne seraient plus à même de puiser l'eau à leur potentiel maximal, malgré l'abondance de l'eau en surface. Ces conditions anoxiques peuvent donc engendrer un stress hydrique pour les arbres qui n'ont pas développé de mécanismes afin d'éviter (pneumatophore) ou de tolérer (passage à un métabolisme anaérobie) ce stress. Cependant, des précédentes études ont montré que la majorité des espèces présentes dans des zones à fortes inondations ne semblaient pas montrer des comportements de stress hydrique durant les périodes d'inondation (Fernandez *et al.* 1999, Renglio *et al.* 2005). Certaines espèces montrent des croissances très similaires dans des conditions avec ou sans ennoiment, sans production de racines adventives et inversement. Lopez & Kursar (2003) proposent que la présence des espèces en bas-fond n'est pas seulement expliquée par leur tolérance à l'ennoiment mais plutôt par leur tolérance à l'ennoiment ET à la sécheresse durant certaines périodes de l'année. En effet, en surface, la teneur en eau du sol en SFF diminue très fortement en fin de saison sèche.

La saison sèche 2008 a été à la fois plus intense et plus longue que la saison sèche 2007. Cette dernière ne fut pas très marquée, principalement à cause d'un épisode pluvieux d'une extrême puissance apparue le 22 septembre 2007, où 155.3 mm d'eau sont tombés en 24 heures. Cet événement a réalimenté en eau tout le profil du sol.

L'impact de la saison sèche 2008 sur la diminution de la teneur en eau est observable sur les deux habitats. En saison sèche 2008, il est tombé seulement 6.6 mm de pluie en plus par rapport la saison sèche très forte de 2005 (Bonal *et al.* 2008).

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

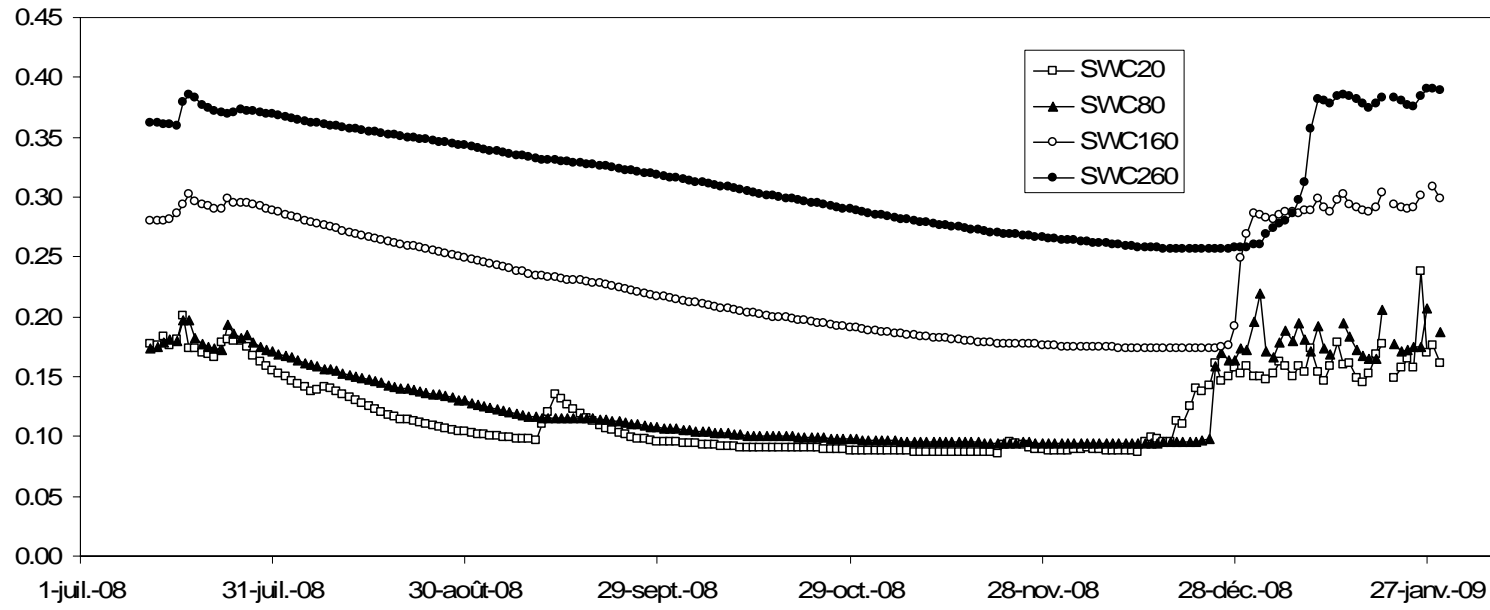


Figure 27 : Evolution saisonnière de la teneur en eau volumique (SWC) pour 4 profondeurs de sol : 20, 80, 160, 260 cm.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Conclusion

Nous observons de fortes variations saisonnières de la teneur en eau dans les deux habitats. En TFF, ces variations soulignent que les arbres sont soumis à de fortes diminutions de la disponibilité en eau au cours de la saison sèche. Selon la sévérité (durée et intensité) de celle-ci, la teneur en eau des horizons en profondeur sera plus ou moins impactée. En SFF, deux contraintes semblent pouvoir influencer le fonctionnement des arbres : une forte diminution de la disponibilité en eau dans les horizons supérieurs (≈ 80 cm) au cours de la saison sèche, et des conditions d'anoxie en surface en saison des pluies. En revanche, en saison sèche, la nappe phréatique ne descend pas très profondément (≈ 150 cm), permettant une bonne disponibilité en eau pour les arbres dont les racines atteignent cette profondeur.

Nous avons pu observer que les contraintes hydriques en saison sèche 2008 étaient plus importantes qu'en 2007. Ces différences conditions hydriques nous ont permis de discuter de l'influence de l'intensité d'une saison sèche très marquée sur le fonctionnement des arbres, et de comparer avec une saison sèche « moyenne ».

Néanmoins, nous ne savons pas si ces variations de disponibilité en eau sont ressenties comme des contraintes hydriques (« stress ») par les différents arbres, par les différentes espèces, qu'ils soient dominants ou dominés, et en fonction de l'habitat. Dans le but de préciser la sensibilité des arbres vis-à-vis de ces changements de teneur en eau du sol, nous avons étudié les variations saisonnières du potentiel hydrique de base (Ψ_{pb}) des arbres dans les deux milieux.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

3.2.3 Variations saisonnières du potentiel hydrique de base des arbres

En TFF

Deux études menées dans le parc national Tapajós au Brésil montrent que durant les saisons sèches, la transpiration totale de l'écosystème (mesures par eddy covariance) varie peu, (Goulden *et al.* 2004, Hutyra *et al.* 2007). Sur ce même site, Nepstad *et al.* (2002) mentionnent l'absence de forte diminution du potentiel hydrique de base (Ψ_{pb}) des arbres de canopée durant une saison sèche. Ils montrent également que les arbres soumis à une exclusion d'eau (suppression de 50 % des précipitations sur 1 ha) ne montrent pas de diminution de leur Ψ_{pb} durant la première année d'expérimentation. En FTH, des études montrent par ailleurs de forts taux de mortalité en saison sèche extrêmes, pouvant être associés ou non avec des phénomènes El Niño (1997, 2005) (Brando *et al.* 2008, Nepstad *et al.* 2007, Phillips *et al.* 2009).

Comme illustré dans la Figure 28 les valeurs de Ψ_{pd} des arbres en fin de saison sèche peuvent en réalité illustrer des situations différentes de disponibilité en eau pour les arbres, en relation avec des différences de profondeur d'enracinement. Nous pouvons supposer que sur notre site d'étude, la majorité des racines est localisée dans le premier mètre de sol, comme dans une grande partie des FTH sempervirentes (Jackson *et al.* 1996), mais néanmoins une partie d'entre elles peut atteindre des profondeurs supérieures allant de 4 à 15 mètres (Carvalho & Nepstad 1996, Nepstad *et al.* 1994, Sternberg *et al.* 1998).

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

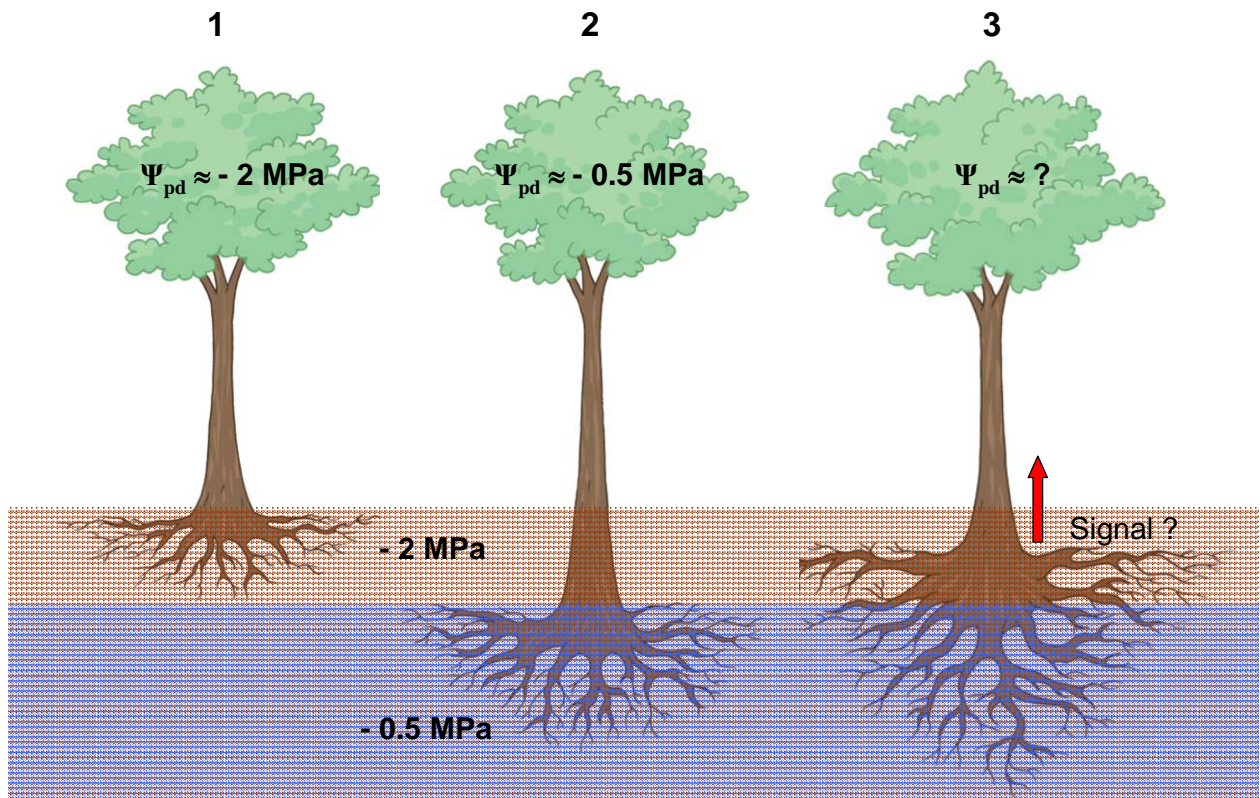


Figure 28 : Illustration de 3 types d'état hydrique des arbres de la canopée le matin en condition de saison sèche. Nous considérons un gradient de potentiel hydrique du sol en fin de saison sèche de -2 MPa en surface à -0.5 MPa en profondeur ($\approx 3\text{m}$).

1. l'arbre possède seulement des racines en surface et de ce fait, montre une diminution de son potentiel hydrique de base ;
2. l'arbre a des racines principalement en profondeur, ce qui lui permet d'être en contact avec les horizons du sol plus humide, il ne montre pas de diminution de son potentiel de base ;
3. l'arbre possède des racines en surface et en profondeur. Son potentiel hydrique de base peut rester fort ou diminuer, mais les racines de surface sont en contact avec le déficit hydrique en surface, ce qui pourrait engendrer un « signal » de stress pour l'ensemble de l'arbre.

N. B. La zone en bleue représente les horizons profond de sol qui conservent une forte humidité toute l'année.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

En FTH, la majorité des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) se trouvent en surface dans les 15 premiers centimètres (Valverde-Barrentes 2007). Récemment, Bréchet (2009) confirme ce résultat pour notre site d'étude, où 72 % des racines fines sont localisés dans les 15 premiers centimètres, pour une extraction du sol jusqu'à 30 cm. Cet horizon est à la fois la plus riche en nutriment (proximité de la décomposition des feuilles) mais également la plus sujette aux variations de la teneur en eau.

Afin d'illustrer les différents comportements des arbres en saison sèche, nous prenons comme exemple une saison sèche en TFF qui engendre une forte diminution de la teneur en eau en surface (sur le premier mètre de sol, -2 MPa) mais conserve un sol humide en profondeur (-0.5 MPa). Suite à ces conditions environnementales, nous pouvons être confrontés à 3 différents types de réponses : (1) les arbres qui possèdent majoritairement des racines en surface auront un potentiel de base fortement négatif, car le sol dans la zone rhizosphérique considérée a subi une forte diminution de la teneur en eau. A long terme, nous pourrions alors nous attendre à observer des variations significatives de leur fonctionnement hydrique et carboné (diminution de la photosynthèse, régulation stomatique, augmentation de WUE_i , ...) au cours de la saison sèche, même si cette réponse dépendra de la tolérance / résistance de ces arbres à une diminution de SWC. (2) les arbres qui possèdent principalement des racines en profondeur ne devraient pas montrer de forte diminution, voire pas de variations de leur potentiel de base. De ce fait, leur fonctionnement hydrique et carboné au cours de la saison sèche pourrait ne pas montrer de variations significatives. (3) les arbres possédant à la fois des racines en surface et en profondeur ne devraient pas montrer non plus de diminution du potentiel de base. Cependant, cette dernière réponse pourrait être modulée par le ratio de la quantité de racines fines en surface par rapport aux racines en profondeur. Ceci pourrait engendrer un autre type de réponse à ces contraintes : malgré le fait que les racines de ces arbres atteignent des horizons profonds (et donc potentiel de base peu négatif en fin de saison sèche), il est possible que la sécheresse rencontrée par les racines en surface engendre un « signal » chimique ou hydraulique (Chaves *et al.* 2003, Tardieu 1993, Tardieu & Simonneau 1998) de stress hydrique pour l'arbre. La propagation du stress hydrique via les messagers chimiques (e. g. ABA) pourrait être déclenchée et arriver jusqu'aux feuilles, engendrant des mécanismes permettant de limiter les pertes en eau (fermeture stomatiques) avant de subir (diminution du potentiel de base) de forts dommages liés à la sécheresse (cavitation, chutes de feuilles).

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Dans le graphique suivant (Fig. 29), nous avons représenté l'évolution de la teneur en eau à 10 et à 260 cm de profondeur ainsi que les potentiels de base des arbres dominants et dominés autour de la tour Guyaflux, sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation (12 septembre 2007 au 5 décembre 2008). Nous observons de faibles variations saisonnières de Ψ_{pd} au cours de l'expérimentation, avec cependant quelques arbres qui montrent une forte diminution durant la saison sèche 2008. Les variations saisonnières de la teneur en eau du sol en profondeur sont également faibles, alors qu'en surface on note une forte augmentation en saison des pluies et une forte diminution en saison sèche. A la fin de la saison sèche 2008, nous notons un petit épisode pluvieux qui engendre une augmentation de la teneur en eau de surface. Parallèlement à cela, on observe une augmentation de Ψ_{pd} des arbres dominants et dominés. Cela suggère une forte sensibilité des racines de surface aux premières pluies qui captent l'eau rapidement à la suite d'une longue période sèche.

Cependant, les variations de Ψ_{pd} et de la teneur en eau de surface ou en profondeur ne permettent pas de définir la répartition verticale des racines (dominant / dominé).

Récemment, Fisher *et al.* (2006) ont mesuré le potentiel hydrique de base de 4 d'arbres de canopée en FTH et de 4 arbres de canopée soumis à une exclusion d'eau en saison des pluies et en saison sèche au Brésil. En moyenne, le potentiel de base n'a diminué que de 0.08 MPa entre la saison des pluies et la saison sèche pour les arbres « contrôle », alors que pour les arbres soumis à l'exclusion des précipitations, la diminution est beaucoup plus forte (0.58 MPa). Ils considèrent que les arbres dans le plateau « contrôle » n'ont pas subi de contraintes hydriques en saison sèche, à la différence des plateaux avec exclusion des précipitations

Afin de mettre en évidence les arbres qui ont montré une diminution importante de leur potentiel de base, nous choisissons le seuil de diminution de 0.25 MPa et de 0.4 MPa pour illustrer des arbres qui subiraient assez peu ou fortement la sécheresse, respectivement. Nous avons suivi l'évolution du potentiel de base de 58 et 64 arbres en saison sèche 2007 et 2008, respectivement. Nous considérons les potentiels de base en saison des pluies égale à 0.23 MPa pour l'ensemble des arbres (moyenne des 9 arbres dominants accessible depuis la tour à flux) (Fig. 29).

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

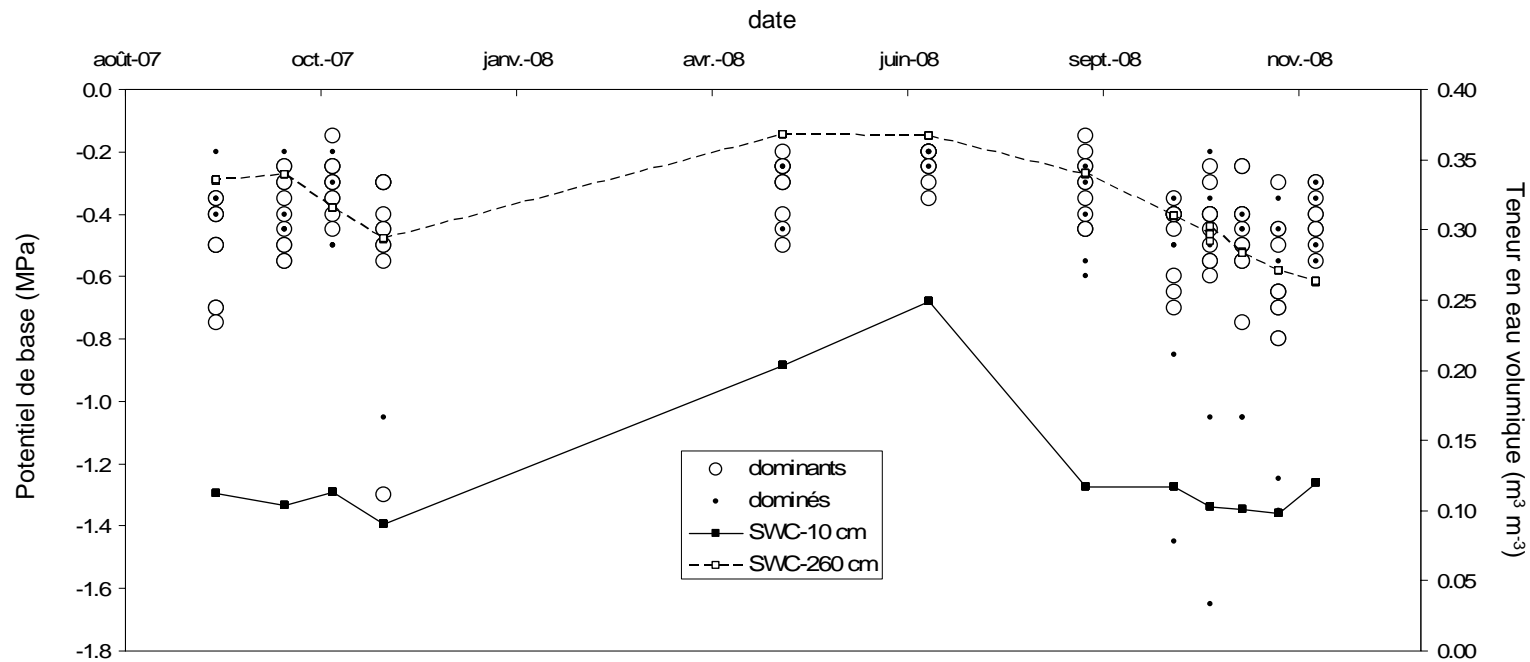


Figure 29 : Suivi du potentiel hydrique de base (MPa) et de la teneur en eau volumique du sol (SWC, m³ m⁻³) à 10 et 260 cm de profondeur. Nous avons échantillonné à 11 arbres dominants et 6 arbres dominés. Les teneurs en eau du sol sont des moyennes journalières des jours de mesure des potentiels de base.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Nous faisons l'hypothèse qu'une diminution Ψ_{pd} en saison sèche par rapport à la saison des pluies signifierait que l'arbre possède des racines dans une partie du sol soumis à la sécheresse, alors que l'absence de diminution de Ψ_{pd} signifierait que l'arbre a un système racinaire qui lui permet d'accéder à un sol suffisamment humide.

Nous observons un potentiel de base moyen pour l'ensemble des arbres un peu plus faible en 2008 par rapport à 2007 (Fig. 30). Pour les 43 arbres en commun pour les deux saisons sèches nous constatons un potentiel plus négatif en 2008, avec -0.61 MPa, contre -0.47 MPa en 2007. Cela est concordant avec les plus faibles valeurs de teneur en eau enregistrées en saison sèche 2008. En 2007, nous observons que 34.5 % des arbres ont eu une diminution de Ψ_{pd} d'au moins 0.25 MPa, contre 68.7 % en 2008. Pour les 43 arbres en commun durant les deux années, nous observons que 14 arbres ont une diminution de leur Ψ_{pd} d'au moins 0.25 MPa (32.5 %) à chaque saison sèche. En moyenne, la diminution du Ψ_{pd} de ces 14 arbres est plus forte en 2008 qu'en 2007, avec 0.62 et 0.5 MPa, respectivement. Si l'on prend comme seuil 0.4 MPa, le pourcentage d'arbres qui montrent une diminution Ψ_{pd} est plus faible, avec 15 % et 42 % en 2007 et 2008, respectivement. Ces résultats montrent qu'un peu moins de la moitié des arbres présentent une forte diminution de Ψ_{pd} au cours de la saison sèche, ce qui suggère que leurs racines se situent dans une zone où la teneur en eau a clairement diminué en saison sèche.

Ainsi, sur la base de ces observations, nous mettons en évidence que les 3 situations décrites dans la Figure 28 sont représentés par les arbres étudiés. Ceux-ci ne semblent donc pas majoritairement posséder des racines en surface, ou en profondeur, mais une grande variabilité de profondeur moyenne de l'enracinement de ces arbres semble exister.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

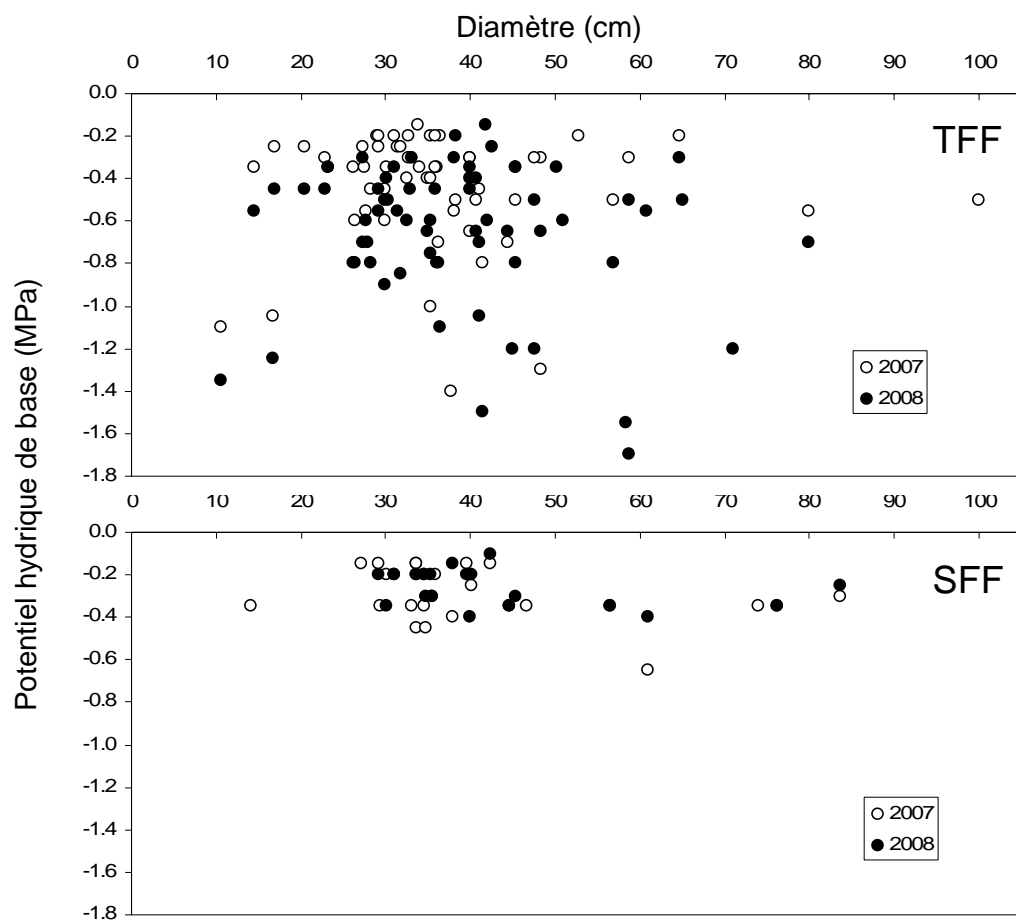


Figure 30 : Relation entre le potentiel de base et le diamètre des arbres pour les habitats de haut de colline (TFF) et de bas-fond (SFF). Les potentiels sont mesurés en fin de saisons sèches 2007 pour TFF et SFF (n = 58 et n = 27, respectivement) et 2008 pour TFF et SFF (n = 64 et n = 20, respectivement).

En SFF

Nous faisons l'hypothèse que durant la saison sèche, les arbres présents dans cet habitat peuvent être impactés par les conditions de sécheresse du sol en surface, mais la présence de la nappe phréatique relativement proche (≈ 150 cm) devrait permettre à un certain nombre d'entre eux de ne pas être contraints du point de vue hydrique.

De la même manière qu'en TFF, nous pouvons prendre comme exemple une saison sèche qui engendrera un dessèchement du sol en surface mais ne provoquera pas la descente de la nappe phréatique en deçà de 150 cm. Suite à ces conditions environnementales, nous pouvons être confrontés également aux 3 mêmes types de réponses : (1) la présence de racines

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

principalement en surface, engendre une diminution du potentiel de base, qui pourrait conduire à une diminution du fonctionnement du métabolisme en absence de processus régulateur, (2) la présence de racines en profondeur, qui permet de ne pas avoir de diminution du potentiel de base et (3) la présence de racines à plusieurs horizons, qui n'engendrera pas de diminution du potentiel de base, mais qui pourrait néanmoins engendrer des mécanismes permettant de limiter les pertes en eau.

Nous avons suivi l'évolution du potentiel de base (Ψ_{pd}) de 27 arbres en 2007 et de 20 arbres en 2008. Nous faisons l'hypothèse que les arbres qui ont une très forte proportion de racines en surface montreront une forte diminution de Ψ_{pd} en saison sèche. En revanche, les arbres qui possèdent des racines suffisamment profondes ne devraient pas montrer de fort changement de leur Ψ_{pd} , car ils pourront accéder au sol proche de la nappe phréatique en saison sèche.

Nous observons un potentiel de base très similaire en 2008 et en 2007 (-0.26 et -0.28, respectivement pour les 18 arbres en commun) (Fig. 30). En 2007, nous observons un seul arbre qui présente une diminution de son Ψ_{pd} supérieur ou égale à 0.25 MPa, et aucun en 2008. Ainsi, nos résultats suggèrent que les arbres de SFF toute l'année accèdent à un sol bien alimenté en eau. De plus, nous ne constatons pas de diminution supérieure à 0.25 MPa pour la saison sèche 2008, ce qui suggère que les conditions plus sèches cette saison là, n'ont pas été suffisamment marquée en SFF pour engendrer une forte diminution de la teneur en eau du sol et/ou la descente de la nappe de phréatique.

Nos résultats suggèrent que les arbres présents en SFF ont développé un système racinaire qui leur permet d'accéder aux zones humides, même en saison sèche, ce qui leur permet de ne pas être soumis à des conditions de sécheresse en saison sèche, hypothèse (2), ou alors, ils possèdent également des racines en surface, hypothèse (3). Néanmoins, il est probable qu'au stade plantule (avec des racines principalement superficielles), ces espèces pourraient être contraintes par une sécheresse du sol en surface (Lopez & Kursar 2003), ce qui engendrerait à un filtre environnemental et privilégierait certaines espèces tolérantes à l'alternance sécheresse/inondation en SFF.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Relation entre le diamètre et le potentiel de base pour les deux habitats

Plusieurs auteurs ont montré que le diamètre était un bon estimateur de la hauteur des arbres en FTH (Chambers *et al.* 2001, Chave *et al.* 2005). Nous supposons que les grands arbres (fort diamètre) ont besoin d'une plus grande quantité d'eau journalière pour la transpiration, étant donné qu'ils ont un large houppier exposé à de forts rayonnements et de forts VPD. Pour alimenter cette demande en eau, ces arbres doivent donc présenter un système racinaire très développé. Cependant, il convient de s'interroger sur le développement de leur système racinaire : s'opère-t-il principalement en profondeur ou en surface ?

Sternberg *et al.* (1998) ont montré en FTH au Brésil que la distribution des racines en profondeur était beaucoup plus hétérogène qu'en surface, car elle regroupait les racines des arbres émergents et des arbres de sous-bois, pouvant prélever l'eau jusqu'à 4 m de profondeur. Nous faisons l'hypothèse que les grands arbres ne devraient pas montrer de potentiel de bases très négatives grâce à un système racinaire important en profondeur permettant d'accéder à des horizons humides.

Dans notre étude, nous n'observons pas de relation entre le diamètre des arbres et le potentiel hydrique de base en fin de saison sèche (Fig. 30). Nos résultats sont en accord avec ceux de Sternberg *et al.* (1998), et confirment que le statut ou le diamètre des arbres n'est pas un bon indicateur de la profondeur d'enracinement des arbres. De ce fait, nous ne pouvons pas conclure sur l'impact que peut avoir la forte sécheresse du sol en surface durant la saison sèche en relation avec le diamètre des arbres en TFF et en SFF.

Constatons-nous la présence du phénomène d'ascenseur hydraulique ?

L'ascenseur hydraulique (AH) est un mécanisme par lequel certaines espèces d'arbre prélèvent de l'eau au cours de la nuit dans les horizons humides profonds et la relarguent dans les horizons superficiels (Dawson 1993, Jackson *et al.* 2000, mais voir Bucci *et al.* 2004b, Dawson *et al.* 2007). Le phénomène qui permet cette ascension est lié à un gradient de potentiel hydrique entre les couches profondes (plus humides) et superficielles du sol (plus sèches).

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Nous avons voulu tester si ce phénomène était observable en Guyane Française, comme il a été observé sur le site de Tapajós au Brésil (da Rocha *et al.* 2004, Oliveira *et al.* 2005). De plus, des études ont montré que certains arbres pouvaient prélever de l'eau à plusieurs horizons, alors que d'autres espèces se contentaient des horizons superficiels (Bonal *et al.* 2000a, Moreira *et al.* 2000).

Afin de tester l'hypothèse du phénomène d'AH à Paracou, nous avons étudié l'évolution de la teneur en eau à plusieurs profondeurs au cours de journées en saison sèche 2008, d'après les données du profil de SWC proche de la tour Guyaflux. Nous constatons en moyenne un gradient de teneur en eau en saison sèche allant de 0.08 à 0.10 m³ m⁻³ en surface (10 cm) à environ 0.25 m³ m⁻³ en profondeur (260 cm). Au cours de la saison sèche 2008, nous suivons le comportement des journées avant et après une précipitation en début (Fig. 31a.) et en fin de saison (Fig. 31b.), de manière à observer le phénomène d'AH en conditions de sécheresse et éventuellement sa diminution après une précipitation.

Le suivi de l'évolution de la teneur en eau ne montre pas de pattern journalier pour les différents horizons avant la précipitation, ni en début, ni en fin de saison sèche (Fig. 31). Nous avons isolé l'horizon à 80 cm (axe de droite de la Fig. 31) étant donné qu'il contient potentiellement une proportion importante de biomasse racinaire (Jackson *et al.* 1996). La teneur en eau de cet horizon diminue progressivement en début de saison sèche et reste stable en fin de saison sèche avant d'augmenter, environ 1.5 jours après l'épisode de pluie. La précipitation provoque une augmentation rapide de l'humidité en surface puis progressivement une légèrement augmentation des différents horizons, sans pattern journalier. Durant les deux périodes, l'humidité à 260 cm n'a presque pas bougé, en revanche on peut noter qu'elle a diminué de 0.07 m³ m⁻³ entre les deux dates (72 jours).

L'ensemble de ces résultats ne nous permettent pas de valider l'hypothèse d'AH à Paracou. Cependant, l'AH est un paramètre important qu'il ne faut pas sous estimer. Il serait intéressant de mener d'autre étude de ce type afin de vérifier s'il on peut généraliser l'absence de ce mécanisme à tout Paracou.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

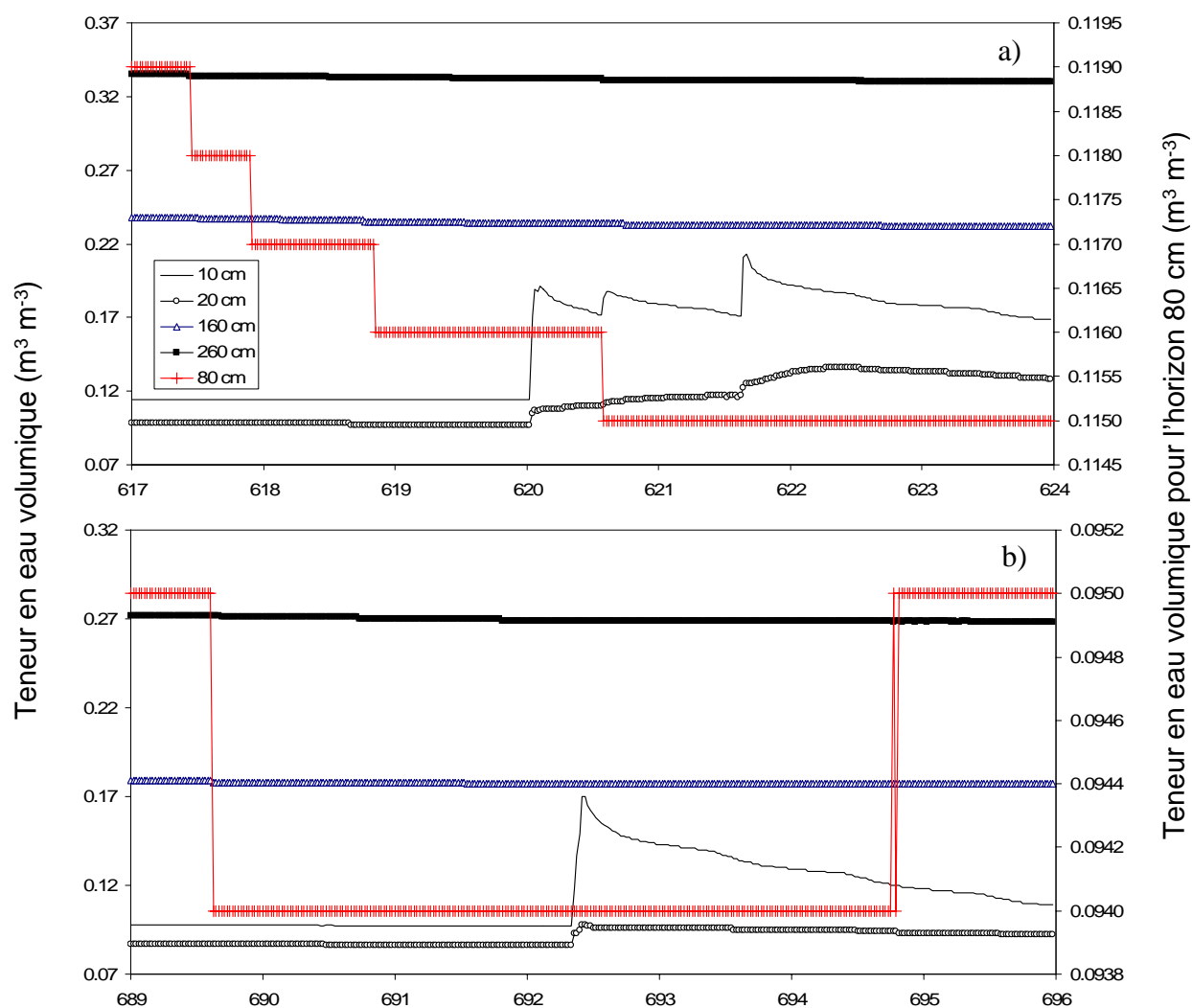


Figure 31 : Suivi de la teneur en eau du sol ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) à 5 profondeurs durant deux jours a) en début de saison sèche 2008 et b) en fin de saison sèche 2008. Les jours sont représentés en jours juliens depuis le 1 janvier 2007.

N. B. La légende de la teneur en eau volumique du sol à 80 cm de profondeur est sur l'axe de droite pour les deux dates.

3.2 Les arbres de FTH sont-ils soumis à des contraintes hydriques ?

Conclusion du chapitre

Au vu de nos résultats sur les variations saisonnières de SWC et Ψ_{pd} en TFF et SFF, nous pouvons conclure à une grande variabilité de l'accès à la ressource hydrique et de l'influence de la disponibilité en eau du sol pour les arbres de la canopée en saison sèche (hypothèses de réponse 2 et 3). En saison sèche, les arbres sont confrontés à une forte diminution de la teneur en eau du sol, principalement en surface. Néanmoins, une faible partie des arbres en TFF semble être sujette à une diminution marquée de leur potentiel hydrique de base, suggérant que l'horizon moyen du sol où se situent les racines a donc subi une diminution marquée de teneur en eau (hypothèse de réponse 1). Cette diminution ne présage pas de l'influence sur le fonctionnement des arbres (cela dépendra de la tolérance / résistance à la sécheresse chez ces arbres), mais suggère des réponses très variées en saison sèche.

En SFF, l'enracinement des arbres de la canopée semble bien adapté à cet habitat et potentiellement, ceux-ci pourraient ne pas être sujets à un manque d'eau en saison sèche, du fait de la présence de la nappe phréatique peu profonde et d'un enracinement qui ne semble pas être uniquement superficiel. Cependant, les conditions d'enneigement en saison des pluies peuvent provoquer des contraintes anoxiques qui pourraient engendrer une réponse fonctionnelle chez ces arbres, sans changement de leur potentiel hydrique de base.

Il semble important d'approfondir les recherches concernant à la fois la distribution verticale des racines et également la profondeur d'absorption réelle des racines, via par exemple des mesures isotopiques en FTH. Récemment, Zapater (2009) n'a pas pu établir de relation entre la distribution racinaire (paramètre structurel) et la profondeur moyenne d'absorption (paramètre fonctionnel) pour 4 espèces d'arbres de forêt tempérée. Ces résultats suggèrent donc qu'il reste encore des incompréhensions concernant le fonctionnement des racines suivant leur profondeur dans le sol.

Dans la suite de ce mémoire, nous allons évaluer si les arbres de FTH de Paracou présentent des variations saisonnières de fonctionnement hydrique et carboné au niveau des feuilles et des troncs, en relation avec les variations saisonnières de la disponibilité en eau. Sur la base des observations présentées dans ce chapitre, nous faisons l'hypothèse que de grandes différences de comportement entre arbres au cours des saisons devraient être mises en évidence.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

Dans ce chapitre, nous souhaitons dans un premier temps décrire les variations saisonnières de circonférence des arbres dominants et dominés. Dans un deuxième temps, nous nous attacherons à discerner quelle(s) variable(s) environnementale(s) explique(nt) le mieux ces variations. Ensuite, nous discuterons du possible effet des caractéristiques biophysiques des troncs sur les mesures des variations de circonférence. Et enfin, nous discuterons de l'importance de ces variations dans la compréhension de la croissance secondaire « vraie » des arbres.

Les variations saisonnières de circonférence sont généralement considérées comme des variations directes de la croissance secondaire. Cependant, nous utiliserons ici le terme de « taux de changement de circonférence » (RCG, Rate of Change in Girth, cf. Matériel et méthodes) afin de désigner les variations observées de circonférence, et non le terme de croissance secondaire.

3.3.1 Variations saisonnières

De nombreuses études ont mis en évidence une forte variation intra annuelle de la circonférence (ou du diamètre) des arbres en FTH (Baker *et al.* 2002, 2003a, b, Bruinen & Zuidema 2005, Clark *et al.* 2010, Daubenmire 1973, Prévost & Puig 1981, Puig & Prévost 1986, Reich & Borchert 1984, Silva *et al.* 2002, Worbes 1999). La tendance générale observée est une diminution de la croissance au cours des saisons sèches, qui peut également être marquée par une réduction de la circonférence, suivie par une forte augmentation au retour des pluies. Nous supposons alors que du fait des fortes variations saisonnières de la disponibilité en eau à Paracou (Chapitre 2.2.), de fortes variations saisonnières de circonférence pourraient être observées chez certains arbres.

Nos résultats confirment la tendance saisonnière observée dans les précédentes études, mais les amplitudes que nous avons constatées pour 182 arbres (59 espèces) sont plus importantes (Fig. 32). On retrouve la même tendance entre les arbres dominants et les arbres dominés, bien que ces derniers montrent une amplitude de variation plus faible.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

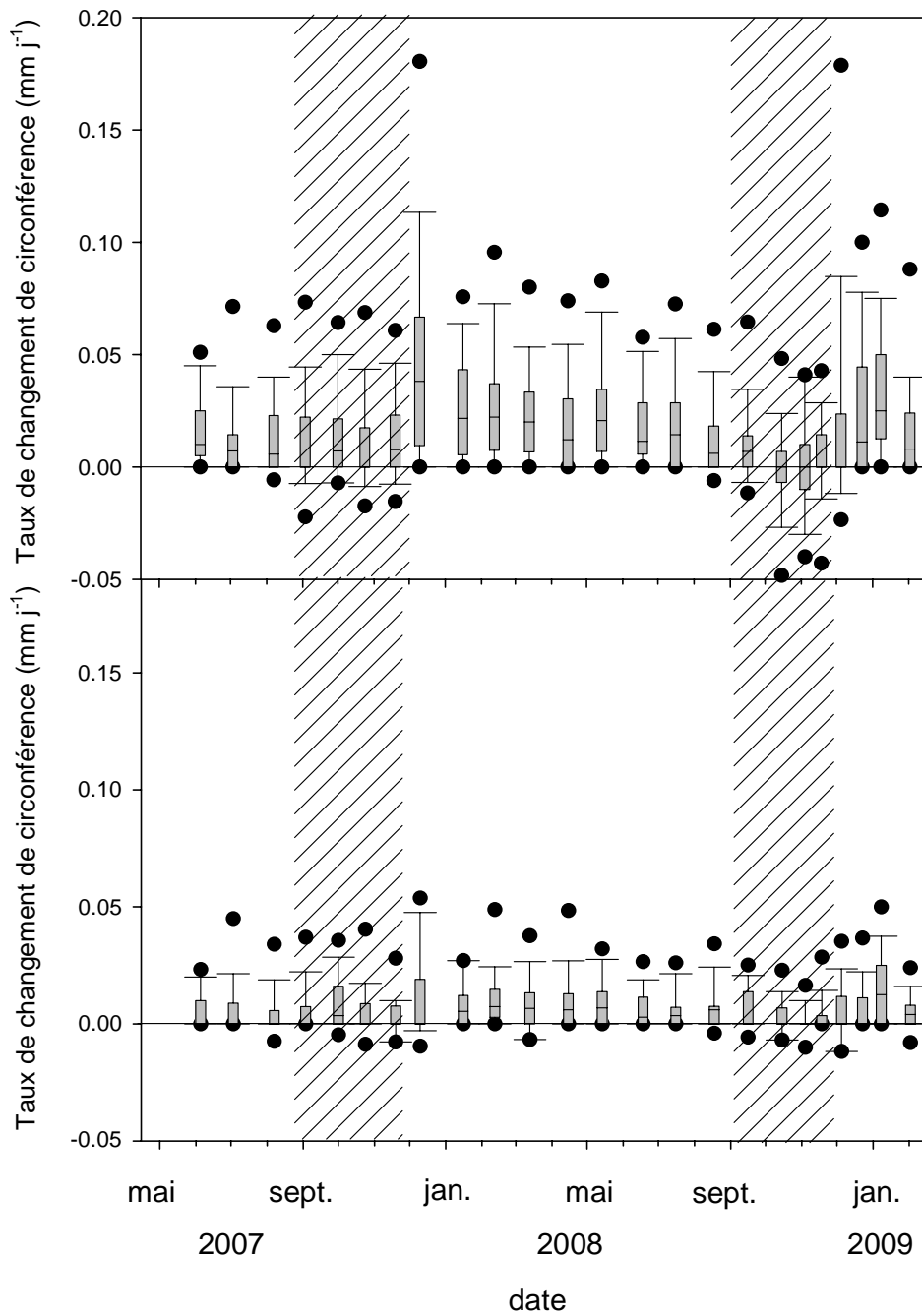


Figure 32 : Evolution du taux de changement en circonférence mensuel (RCG, mm j⁻¹) des arbres a) dominants et b) dominés. Les zones hachurées représentent les saisons sèches 2007 et 2008.

Les boîtes représentent les quartiles et la médiane, les moustaches représentent les 10^{èmes} percentiles et les ● représentent les 5^{èmes} percentiles.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

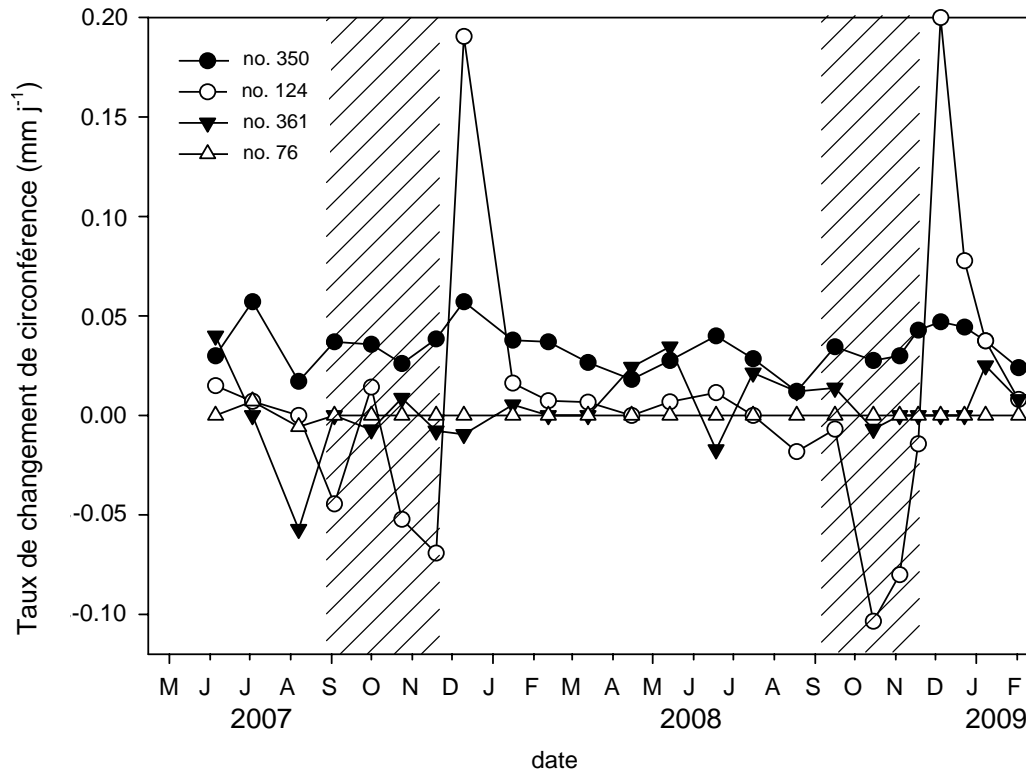


Figure 33 : Evolution du taux de changement de circonférence (RCG, mm j^{-1}) mensuel pour les 4 patterns saisonniers que nous avons constatés. L'arbre no. 350 (●) représente un RCG continu avec un cumul annuel fort. L'arbre no. 124 (○) montre une large variation de RCG avec un fort cumul annuel. L'arbre no. 361 (▼) représente des variations saisonnières mais pas de cumul annuel. L'arbre no. 76 (△) ne montre pas de variations saisonnières ni de cumul annuel. Les zones hachurées représentent les saisons sèches.

Nous avons constaté quatre tendances saisonnières très différentes sur l'ensemble des arbres mesurés (Fig. 33) : les arbres qui montrent à la fois un fort RCG toute l'année et donc un cumul annuel fort (#350, ●) représentent 41.2 % des arbres étudiés; les arbres qui exposent une forte variation saisonnière de RCG et un cumul annuel positif (#124, ○) représentent 25.7 %; les arbres avec une forte variation saisonnière de RCG mais un cumul annuel nul (#361, ▼) représentent 4.4 % et enfin les arbres sans variation saisonnière et un cumul annuel nul (#76, △) représentent 5.9 %.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

En saison sèche 2008, la moitié des arbres dominants affichent une augmentation de circonférence, nous observons également une diminution pour 25 % des arbres et aucune variation pour les 25 % restants. Durant la période de transition entre la saison sèche 2008 et la saison des pluies 2009, nous constatons une augmentation (>0.4 mm) de la circonférence pour 62 % des arbres dominants.

En moyenne, la diminution de la circonférence des arbres qui ont diminué en saison sèche est de -0.014 mm j^{-1} en 2007 et de -0.024 mm j^{-1} en 2008. Ces valeurs sont dans le même ordre de grandeur que la valeur moyenne annuelle d'augmentation de circonférence (0.020 mm j^{-1} et 0.017 mm j^{-1} , en 2007 et 2008, respectivement), qui peut, elle, être considérée comme de la vraie croissance secondaire. Cependant, nous n'observons pas de relation entre la croissance annuelle et les valeurs négatives de RCG en saison sèche ($p = 0.54$), ce qui suggère que ces valeurs négatives n'impactent pas la circonférence de l'arbre sur le long terme. Autrement dit, une forte saison sèche, qui engendre une forte diminution de RCG, n'engendrera pas obligatoirement une faible augmentation annuelle de circonférence.

Ces variations saisonnières pourraient être expliquées par les fortes variations environnementales auxquelles sont soumis les arbres, notamment entre les saisons des pluies et les saisons sèches (Bonal *et al.* 2008 et chapitre 3.2). De plus, des travaux menés sur des espèces de forêts tempérées ont montré que les variations saisonnières de RCG pouvaient également traduire des phénomènes biophysiques liés aux propriétés de l'écorce et de l'aubier (Daudet *et al.* 2005, Gall *et al.* 2002, Holbrook 1995, Zweifel *et al.* 2000). Ainsi, nous pouvons supposer que ces variations reflètent à la fois des variations de la rythmicité de la division et de l'expansion cellulaire du cambium, mais également des variations dans les caractéristiques biophysiques de l'écorce et de l'aubier.

3.3.2 Influence des paramètres environnementaux

Dans cette partie, nous cherchons à mettre en évidence quels paramètres environnementaux seraient à l'origine des variations saisonnières de RCG. Dans la majorité des études sur la variabilité saisonnière de la circonférence des arbres en FTH, les auteurs concluent que les précipitations sont à l'origine de ces variations (Baker *et al.* 2002, 2003a, b, Bruinen & Zuidema 2005, Clark *et al.* 2010, Daubenmire 1973, Prévost & Puig 1981, Puig & Prévost 1986, Reich & Borchert 1984, Silva *et al.* 2002, Worbes 1999). Cependant, étant donné que la

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

plupart des variables environnementales sont fortement corrélées (ex. rayonnement avec pluviométrie, pluviométrie avec teneur en eau du sol, rayonnement avec l'humidité de l'air...), il est difficile de distinguer par une simple analyse statistique l'importance d'une variable environnementale par rapport aux autres sur les variations de circonférence. Ainsi, dans le but de relier les variations saisonnières de circonférence avec les variables environnementales et d'identifier la ou les principales variables explicatives, nous avons utilisé une analyse de régression sur les composantes principales (PCR) (Mevik & Wehrens 2007, Pires *et al.* 2008). Cette méthode tient compte de la colinéarité des variables explicatives comme l'analyse en composante principale (ACP), mais elle donne en plus pour chaque variable sa significativité par rapport à la variable à expliquer. Ainsi, grâce à l'ensemble des données météorologiques disponibles sur le dispositif Guyaflux, nous avons la possibilité de tester en même temps l'effet de plusieurs variables environnementales sur les variations de circonférence. Nous faisons l'hypothèse que les variations saisonnières de RCG ne sont pas seulement expliquées par les précipitations mais que d'autres variables environnementales pourraient décrire également ces variations (Gall *et al.* 2002, Zweifel *et al.* 2000).

Nous choisissons cinq variables ayant potentiellement un rôle important sur RCG :

- Le rayonnement solaire cumulé sur la journée : il est fortement corrélé à l'activité photosynthétique ; Malgré la proximité de l'équateur et les forts rayonnements enregistrés (Fig. 34), la saison des pluies est une période où le rayonnement direct est faible, ce qui peut limiter la fabrication des carbohydrates (Graham *et al.* 2003), et donc la respiration de l'arbre, alors qu'à l'inverse, en saison sèche, le fort rayonnement peut favoriser une forte activité photosynthétique. L'influence de la fréquence et de l'intensité du rayonnement sur RCG pour des FTH sans saisonnalité marquée a été évoquée, mais non réellement testée, par plusieurs auteurs (Breitsprecher & Bethel 1990, Clark & Clark 1994). Les seuls à avoir véritablement testé cet effet en forêt tropicale comportant une forte saison sèche marquée sont Baker *et al.* (2003a) en Afrique. Néanmoins, ils n'ont pas trouvé d'effet significatif du rayonnement solaire sur RCG.
- la température moyenne journalière : certes, les variations saisonnières de la température en FTH sont très faibles par rapport à d'autres biomes, mais on observe néanmoins des tendances saisonnières. La température pourrait influencer l'activité cambiale.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

- le minimum d'humidité relative de l'air journalier : il a été mis en évidence une influence de l'humidité de l'air sur les variations de l'épaisseur de l'écorce, avec de grandes différences entre espèces (Gall *et al.* 2002, Holbrook 1995, Zweifel *et al.* 2000). Ces variations d'épaisseur pourraient expliquer les variations de circonférence observées.
- la pluviométrie journalière : elle est très variable, à la fois en fréquence et en intensité. La fréquence et l'intensité des précipitations sont souvent plus explicatives que la simple quantité pour les processus physiologiques.
- la teneur en eau du sol moyenne journalière : elle précise les conditions d'humidité effectivement disponibles pour les racines des arbres. Etant donné que nous ne connaissons pas la profondeur exacte de l'enracinement des différents arbres, nous choisissons de prendre les valeurs d'humidité moyenne du premier mètre de sol, là où se trouve la majorité des racines (ISWC100).

Notre analyse montre que chacune de ces cinq variables explique significativement RCG (Tab. 14). Nous allons indiquer chaque variable individuellement et comparer nos résultats avec les précédentes études menées en FTH ou en forêt tempérée.

Tableau 14 : Résultats de la régression sur les composantes principales appliquée sur les résidus de l'autorégression temporelle des RCG sur la période de 18 mois. n = 136 arbres dominants.

variables	Estimates	Std Error	Df	t-value	P-value
Rayonnement photosynthétiquement actifs	$-3.47 \cdot 10^{-07}$	$3.37 \cdot 10^{-08}$	2887	-10.281	<0.001
Température de l'air	$-3.52 \cdot 10^{-07}$	$3.42 \cdot 10^{-08}$	2887	-10.285	<0.001
Minimum de l'humidité de l'air relative	$3.53 \cdot 10^{-07}$	$3.43 \cdot 10^{-08}$	2887	10.291	<0.001
Précipitations	$3.28 \cdot 10^{-07}$	$3.19 \cdot 10^{-08}$	2887	10.296	<0.001
Indice de teneur en eau (1 m)	$3.44 \cdot 10^{-07}$	$3.35 \cdot 10^{-08}$	2887	10.275	<0.001

Intéressons nous tout d'abord au rayonnement. Celui-ci est une ressource indispensable à la croissance des végétaux par son rôle direct dans la photosynthèse. Nous constatons une relation négative entre le rayonnement et RCG, ce qui apparaît donc plutôt contradictoire avec une relation intuitive. Nos résultats montrent donc que les variations saisonnières de RCG ne semblent pas refléter une activité métabolique de multiplication cellulaire liée à l'activité

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

photosynthétique et suggèrent l'effet d'autres processus qui seraient responsables des variations saisonnières.

Nous observons également une relation significativement négative entre la température de l'air et RCG. Cet effet est difficilement explicable étant donné la faible amplitude thermique en sous-bois durant l'année (Fig. 34).

En ce qui concerne la relation entre RCG et le minimum de l'humidité relative de l'air, elle est significativement positive. Ce résultat est cohérent à la fois avec un effet potentiel d'une faible humidité de l'air en saison sèche sur le rétrécissement des troncs (RCG négatif), et un effet de la forte humidité de l'air au retour des pluies, et tout au long de la saison des pluies, sur le gonflement des troncs (RCG fortement positif). De précédentes études ont souligné l'importance de l'humidité de l'air sur les fluctuations journalières et saisonnières de l'épicéa (*P. abies*) (Gall *et al.* 2002, Zweifel *et al.* 2000) ou des arbres en savane (Scholz *et al.* 2008). L'effet observé ici semble confirmer la supposition de Baker *et al.* (2003a) sur son rôle non négligeable dans les variations de circonférence.

L'effet significativement positif de la quantité de précipitations entre chaque campagne ou de la teneur en eau du sol sur RCG, est en accord avec les résultats des précédentes études menés en FTH (Baker *et al.* 2002, Brienens & Zuidema 2005, Bullock 1997, Péllisier & Pascal 2000, Puig & Prévost 1986, Worbes 1999). Ces études mettent en avant le rôle direct des précipitations sur la régulation des contraintes hydriques dans l'arbre : en saison sèche, le manque d'eau entraîne un stress hydrique qui stoppe la croissance secondaire, alors qu'en saison des pluies, l'eau est suffisamment disponible pour une croissance forte. Néanmoins, ces auteurs n'ont émis ni d'hypothèses sur les phénomènes de rétrécissement de circonférence en saison sèche, ni sur les fortes augmentations (« sur-gonflements » possibles) au retour des pluies.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

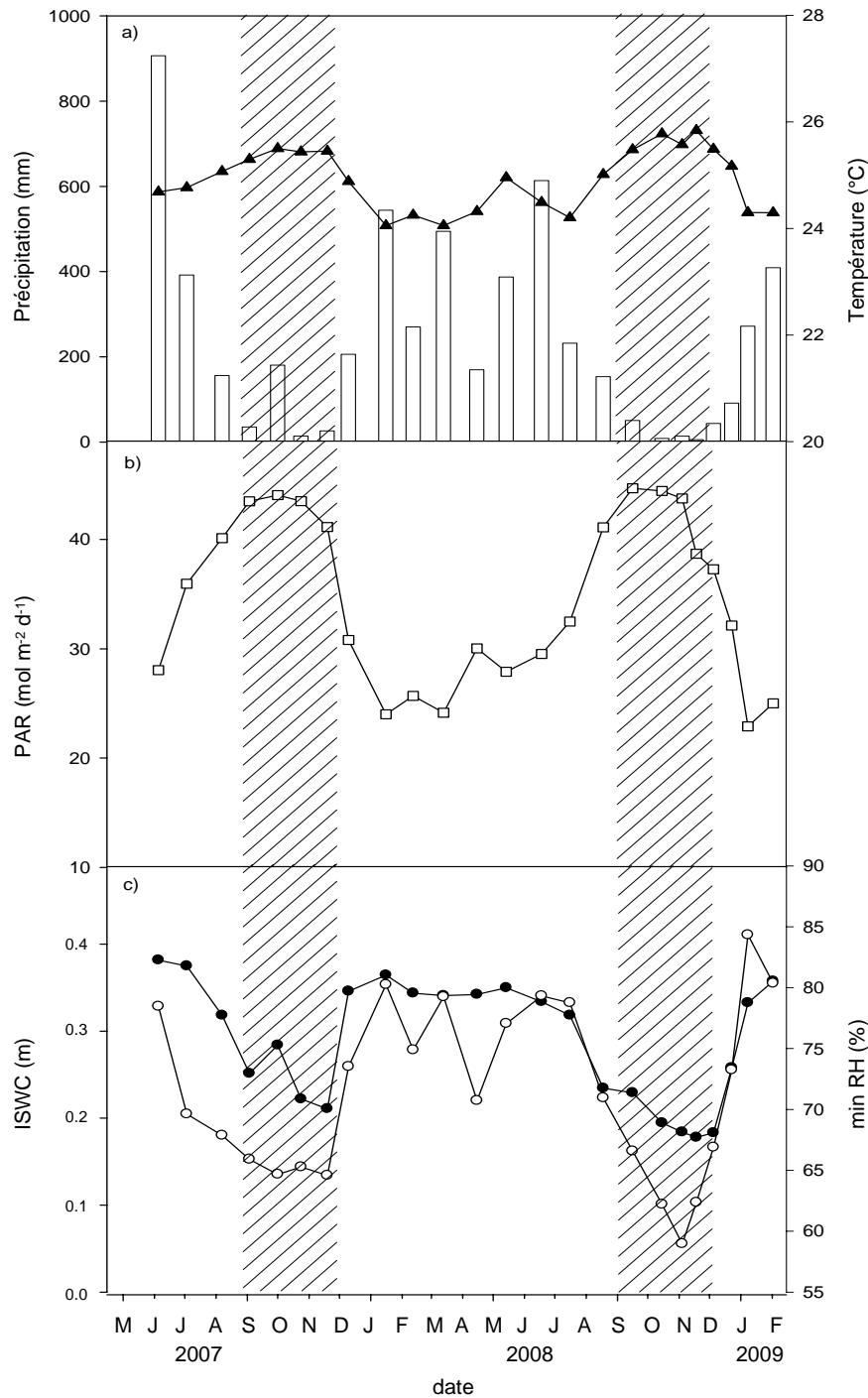


Figure 34 : Variations saisonnières des variables environnementales durant la durée de l'expérimentation. Chaque point correspond à a) la somme des précipitations et la moyenne journalière de la température de l'air à 2 m du sol entre chaque campagne. b) la somme journalière du rayonnement de photons actifs pour la photosynthèse (PAR), c) le minimum journalier de l'humidité relative de l'air (minRH) (O), l'indice de teneur en eau du sol (ISWC) (●). La zone hachurée représente les saisons sèches.

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

La teneur en eau dans les cent premiers centimètres de sol expose également une relation positive avec les variations de RCG. Ce résultat est en accord avec l'étude de Baker *et al.* (2003a). Cependant, la relation entre les conditions de stress hydrique ressenties (potentiel hydrique de base) et RCG n'est pas significative ($p = 0.43$), traduisant un découplage entre les variations de RCG et les contraintes hydriques. Notre étude montre donc que les variations saisonnières de RCG ne seraient pas liées à un stress hydrique mais plutôt, comme le suggèrent Baker *et al.* (2002), à une variation de la teneur en eau des tissus externes.

Conclusion

Nos résultats révèlent que les cinq variables environnementales que nous avons choisies expliquent chacune les variations saisonnières de circonférence. Ces résultats confirment l'effet saisonnier des précipitations et de l'humidité du sol sur RCG, mais soulignent également l'effet potentiel important des variations saisonnières de l'humidité de l'air sur les variations de circonférence. Au vu de ces résultats, il nous a semblé intéressant de poursuivre notre investigation sur l'influence de l'humidité de l'air sur la partie du tronc la plus en contact avec les variations climatiques, c'est-à-dire l'écorce.

3.3.3 Effet de l'humidité de l'air sur les caractéristiques biophysiques de l'écorce en forêt et en conditions contrôlées

La FTH renferme un très grand nombre d'espèces qui montrent une très grande diversité de l'anatomie de l'aubier (Holbrook 1995, Holbrook & Zwieniecki 2005, Poorter *et al.* 2010) ou de l'écorce (Hegde *et al.* 1998, Holbrook 1995, Paine *et al.* in press, Roth 1981). Cette diversité est notable à la fois d'un point de vue structurel, chimique et fonctionnel. Nous supposons qu'en FTH, comme en forêt tempérée (Gall *et al.* 2002, Zweifel *et al.* 2000), les caractéristiques biophysiques des écorces devraient varier en fonction des conditions hydriques de l'air.

Dans le but d'estimer l'influence directe de l'humidité de l'air sur les caractéristiques de l'écorce et son rôle dans les variations saisonnières de RCG, nous avons mené en parallèle des mesures en forêt et en chambre climatique (cf. Matériel et méthodes). La manipulation en chambre climatique nous permet de préciser l'influence de l'humidité de l'air sur les variations de teneur en eau de l'écorce.

Suivi en forêt

Nos résultats montrent un effet significatif de la teneur en eau de l'écorce et de son épaisseur sur RCG : en saison sèche, pour les arbres avec des valeurs négatives de RCG, il existe une relation significativement négative entre RCG et la teneur en eau de l'écorce ou son épaisseur (Fig. 35). A l'inverse, au retour des pluies, les arbres montrent une forte augmentation de RCG. Durant cette période, l'augmentation de RCG est significativement corrélée à l'épaisseur d'écorce (Fig. 35). L'augmentation de RCG semble donc traduire un gonflement de l'écorce. En revanche, nous n'observons pas de relation particulière entre RCG et la densité de l'écorce en saison sèche ou au retour des pluies. Les fortes variations de RCG observées en saison des pluies ou en saison de transition semblent donc être en grande partie liées simplement aux variations des propriétés de l'écorce. Cependant, nous ne pouvons pas non plus exclure un effet lié à la « réactivation » de la croissance cellulaire au retour des pluies (Borchert 1999, Zweifel *et al.* 2006).

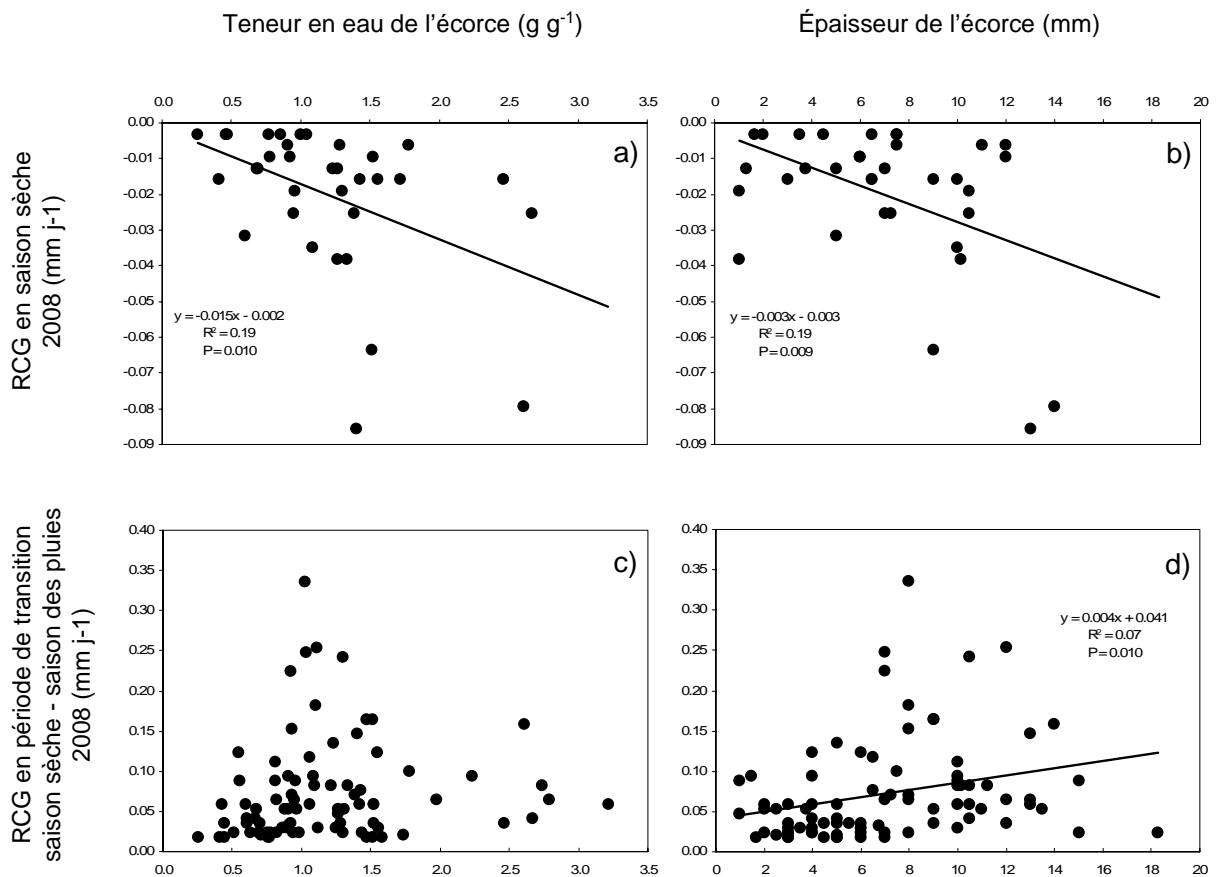


Figure 35 : Relation entre le taux de changement en circonférence (RCG, mm j⁻¹) la teneur en eau de l'écorce ou l'épaisseur de l'écorce pour la saison sèche 2008 (a, b) et la période de transition entre la saison sèche et la saison des pluies 2008 (c, d).

Manipulation au laboratoire

Dans le but de préciser le rôle de l'humidité de l'air sur les variations de teneur en eau de l'écorce, nous avons soumis des billots de troncs d'arbres à une période de faible humidité relative de l'air (40 %). Nous supposons que cette sécheresse de l'air engendrera une dessiccation de l'écorce qui pourrait provoquer une réduction du diamètre du billot.

Nos résultats montrent qu'initialement l'écorce est la partie de l'arbre qui contient le plus d'eau (Fig. 36 a).

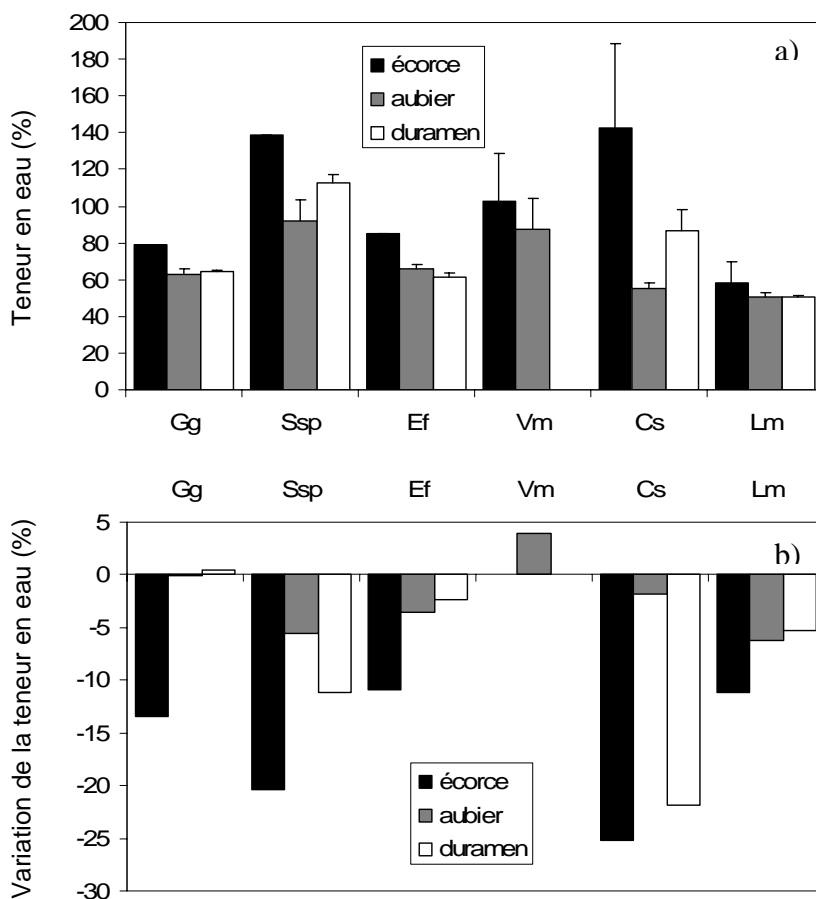


Figure 36 : a) Moyenne de la teneur en eau initiale (%) (n = 3-5, \pm SD) des différents tissus de 6 billots d'arbres, b) variations de la teneur en eau des différents tissus après 4 jours à 40 % d'humidité relative de l'air pour les 6 billots d'arbres. Les codes des espèces : *Goupia glabra* (Gg), *Symphonia* sp. 1 (Ssp), *Eperua falcata* (Ef), *Virola michelii* (Vm), *Chrysophyllum sanguinolentum* (Cs), *Licania membranacea* (Lm).

3.3 Variations saisonnières de la circonférence des arbres

Au cours des quatre jours en chambre climatique à 40 % d'humidité de l'air, les billots ont exposé un net rétrécissement, à l'exception d'un billot (*V. michelii*) (Fig. 37).

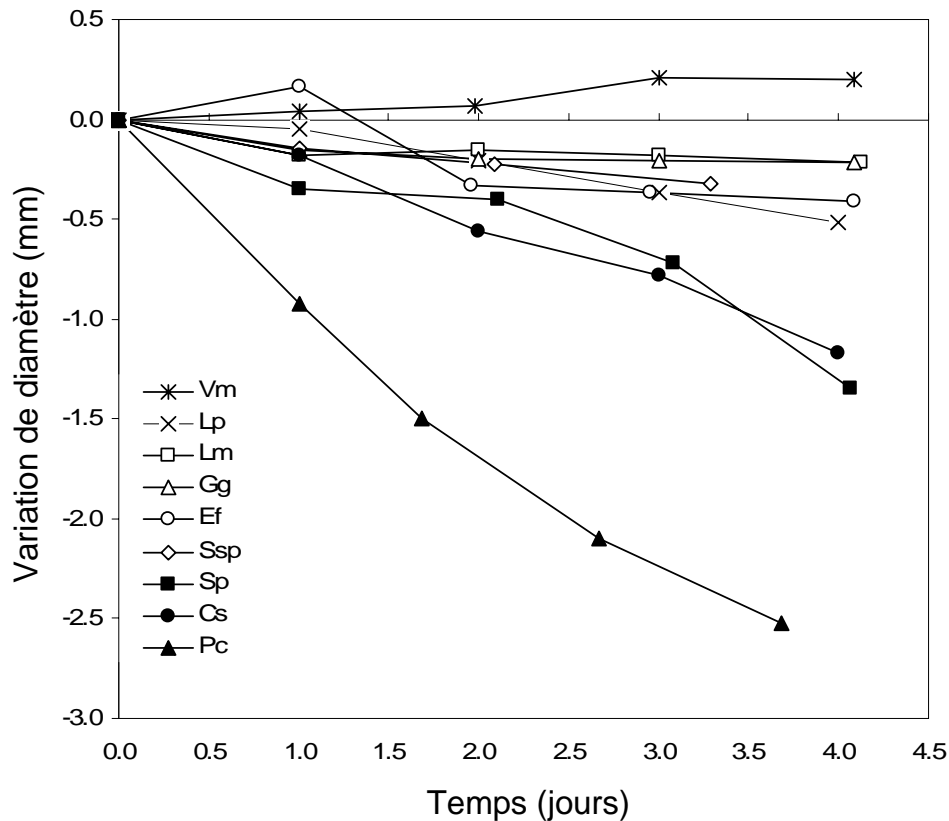


Figure 37 : Variation du diamètre des arbres en chambre climatique. Le jour 0 correspond à la mise en place de l'humidité de l'air relative à 40 %. Les codes des espèces sont les suivants : *Virola michelii* (Vm), *Lecythis persistens* (Lp), *Licania membranacea* (Lm), *Goupia glabra* (Gg), *Eperua falcata* (Ef), *Symphonia* sp. 1 (Ssp), *Sterculia pruriens* (Sp), *Chrysophyllum sanguinolentum* (Cs), *Pradosia cochlearia* (Pc).

L'écorce est également la partie du tronc qui montre la plus grande diminution de teneur en eau à la fin de l'expérimentation (Fig. 36 b). Etant donné que nous mesurons des billots de troncs coupés, nous pouvons écarter le rôle de la « vraie » croissance sur ces variations, bien que nous ne sachions pas combien de temps les cellules du cambium survivent dans de telles conditions. Nous observons une relation positive ($R^2 = 0.56$, $p = 0.02$) entre le rétrécissement des billots et la diminution de la teneur en eau de l'écorce. Cette relation n'est pas significative avec les variations de teneur en eau de l'aubier (Fig. 38). Il convient de noter que la diminution de la teneur en eau de l'écorce est probablement légèrement sous-estimée en raison des variations de la teneur en eau de l'aubier. En effet, l'eau circule dans le sens des

Conclusion

Nous avons pu mettre en évidence l'importance des propriétés biophysiques de l'écorce sur les variations de circonférence saisonnière en FTH. Expérimentalement, nous avons montré que la diminution de la teneur en eau de l'écorce participe fortement à la diminution du diamètre des troncs. Cependant, nous n'avons pas de renseignement concernant le rôle des différents tissus qui constituent l'écorce, sur ces variations. Il semble probable que le rhytidome joue un rôle important à la fois parce qu'il est le tissu le plus externe et également parce qu'il est inerte, donc directement influencé par le climat.

Afin de préciser le rôle de l'écorce, il pourrait être intéressant de mener des études sur la perméabilité des différents tissus constituant l'écorce (rhytidome, parenchyme, phloème et le cambium) et définir lequel est le plus responsable du stockage/déstockage de l'eau sous forme liquide et gazeuse.

Récemment, Clark *et al.* (2010) ont montré les variations mensuelles de circonférence des arbres en FTH sans évoquer le potentiel rôle de l'écorce. Ils concluent que les années à forte saison sèche, engendrent une production annuelle plus faible (20 %) que les autres années. Suite à nos travaux, nous pouvons affirmer que le calcul de leur productivité est largement ininterprétable. De plus, dans la forêt de Tapajós au Brésil, deux études Goulden *et al.* (2004) et Nepstad *et al.* (2002), enregistrent une augmentation de la circonférence des arbres durant la saison des pluies. Ils suggèrent que durant cette période, la forêt séquestre plus de carbone, or il est fort probable que cette forte augmentation soit principalement expliquée par un gonflement de l'écorce et non simplement liée à une forte production de biomasse. Nepstad *et al.* (2002) enregistrent également une diminution des variations de diamètre des arbres pendant la saison sèche. Ils attribuent principalement cette diminution au stress hydrique édaphique, qui à long terme, diminuerait la capacité de croissance et donc de stockage de carbone dans la FTH. Leurs mesures de circonférence sont menées au sein de leur grande étude d'exclusion d'eau en saison des pluies (1 ha avec exclusion d'eau pendant les saisons des pluies et 1 ha témoin). Néanmoins, les raisons de cette diminution ne sont pas clairement imputables à un manque d'eau dans le sol, puisqu'il n'apparaît pas de différence de potentiel hydrique de base entre les arbres soumis au non à cette exclusion. Leurs résultats souligneraient en fait un fort effet des variables climatiques sur les fluctuations de circonférence des arbres.

Conclusion du chapitre

Ces travaux nous ont permis de faire ressortir le rôle très important des variations de la teneur en eau de l'écorce sur les variations de RCG, en relation avec les variations de l'humidité relative de l'air. L'évolution saisonnière de la circonférence des arbres mesurée par l'intermédiaire de dendromètres, ne traduit donc en aucun cas une mesure des variations saisonnières de croissance. Notre étude montre qu'il est important de mener des campagnes de mesures annuelles durant les mêmes périodes, de manière à minimiser l'erreur engendrée par les fluctuations de l'écorce. Les études conduites à grandes échelles doivent tenir compte de cette incertitude dans l'estimation de la productivité et de la biomasse des FTH, et également dans les estimations de la sensibilité des FTH aux saisons sèches (Phillips *et al.* 2009).

Nos travaux suggèrent donc que les mesures de la circonférence sont le reflet des processus de croissance (division cellulaire) et des variations des caractéristiques de l'écorce (épaisseur, teneur en eau). Cependant, il serait intéressant de pouvoir définir la part respective de ces deux processus, afin de discuter de l'influence de la disponibilité en eau sur la « vraie » croissance des arbres en FTH. Afin de pouvoir estimer ces proportions, il semble nécessaire de coupler les mesures de dendromètre avec des mesures de la croissance secondaire par prélèvements de cambium, par exemple (Abe *et al.* 2003, Arend & Fromm 2007). Une thèse de doctorat a débuté en 2009 au sein de l'UMR Ecofog en Guyane Française sous la direction de Bernard Thibaut (LMGC, Montpellier), Jacques Beauchêne (UMR Ecofog, Guyane Française) et Stéphane Ponton (UMR EEF, Nancy). Cette étude consiste à étudier la croissance secondaire des arbres de FTH en mêlant plusieurs techniques : prélèvement de cambium, observations architecturales, mesures isotopiques, dendromètres. Ces résultats permettront de clarifier la croissance secondaire des arbres de FTH.

Le travail qui correspond à ce chapitre a fait l'objet d'un article sous presse dont je suis premier auteur dans la revue « *Journal of Tropical Ecology* » (Annexe 1).

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Dans ce chapitre, nous souhaitons analyser les variations saisonnières de la densité de flux de sève des arbres de la canopée. Dans un premier temps, nous analyserons l'effet des variables atmosphériques et édaphiques. Dans un deuxième temps, nous comparerons la réponse des arbres aux contraintes hydriques édaphiques de la saison des pluies et de la saison sèche dans deux habitats contrastés du point de vue du drainage de l'eau.

3.4.1 Variations saisonnières

A l'échelle de l'écosystème, en FTH, la transpiration du couvert, mesurée via les systèmes d'eddy covariance, présente des variations saisonnières différentes en fonction des sites étudiés. Ainsi au Brésil, il a été enregistré une diminution de la transpiration en saison sèche pour un site proche de Manaus (Malhi *et al.* 2002), et une absence de limitation nette de celle-ci pour un autre site (Goulden *et al.* 2004, Hutyrá *et al.* 2007, da Rocha *et al.* 2004). Ces différences entre site suggèrent des contraintes hydriques potentiellement différentes entre ces sites. Cette valeur de transpiration obtenue à l'échelle de l'écosystème intègre l'ensemble des flux de transpiration, soit l'évaporation au niveau du sol, l'évaporation directe au niveau des feuilles quand la pluie tombe et la transpiration foliaire. Au niveau du sol, il a été montré que du fait du très faible rayonnement arrivant au sol (de l'ordre de 1 à 5 % : Clark *et al.* 1996, Poorter 1999), l'évaporation peut être considérée comme négligeable (Granier *et al.* 1996). Nous pouvons considérer que la transpiration de l'écosystème résulte donc principalement de la transpiration foliaire, mais il existe très peu d'informations sur les variations saisonnières de la transpiration des arbres en FTH. En Guyane Française, des études ont montré une diminution de cette transpiration de l'ordre de 40 % en saison sèche (Bonal *et al.* 2000b, Granier *et al.* 1992). En revanche, au Brésil, Fisher *et al.* (2006) ont enregistré une diminution de 15 % pour des arbres (4 espèces différentes) soumis à une exclusion des précipitations. Ils ont mis également en évidence une augmentation de la transpiration d'environ 44 % en saison sèche, qui prenait en compte l'augmentation du rayonnement et du VPD entre la saison des pluies et la saison sèche. Ces résultats suggèrent des contraintes hydriques différentes entre les sites et également potentiellement une grande variabilité de réponses des espèces aux contraintes hydriques. En Guyane Française, si nous nous basons sur notre discussion concernant les contraintes hydriques de cette zone (chapitre 3.2) et considérant des différences interspécifiques importantes de réponses des plantules à la sécheresse édaphique (Bonal *et al.*

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

2000b, Bonal & Guehl 2001, Engelbrecht *et al.* 2003), nous faisons l'hypothèse que la transpiration des arbres devrait être plus faible en saison sèche.

Autour de la tour Guyaflux, 12 arbres ont été équipés de capteurs « Granier » au cours des saisons sèches 2007 et 2008 (Tab. 4). Nous constatons, pour la majorité d'entre eux, une diminution des sommes journalières de dflux au cours de la saison sèche. Cette diminution est plus marquée en saison sèche 2008 qu'en 2007 (Fig. 39 ; 40). La moyenne du dflux en fin de saison sèche est de 68.6 % par rapport à la période avant la saison sèche 2007 (100 %), et de 56 % pour 2008. Sur les 6 arbres dont la densité de flux de sève a été mesurée les deux années, 5 ont connu une diminution plus forte en saison sèche 2008. Nous observons la plus forte diminution pour l'arbre Dg17, avec un dflux en fin de saison sèche 2008 d'environ 25 % par rapport au début de la saison sèche. Au retour des pluies, pour les deux années, nous observons un pattern très contrasté entre les arbres et de fortes variations inter-journalières. Les arbres peuvent passer d'un jour à l'autre à une valeur de 40 % à 100 % par rapport à la période avant la saison sèche 2007 et 2008. Cependant, le dflux reste plus faible que durant les périodes précédentes les saisons sèche 2007 et 2008, avec en moyen un dflux d'environ 60 %.

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

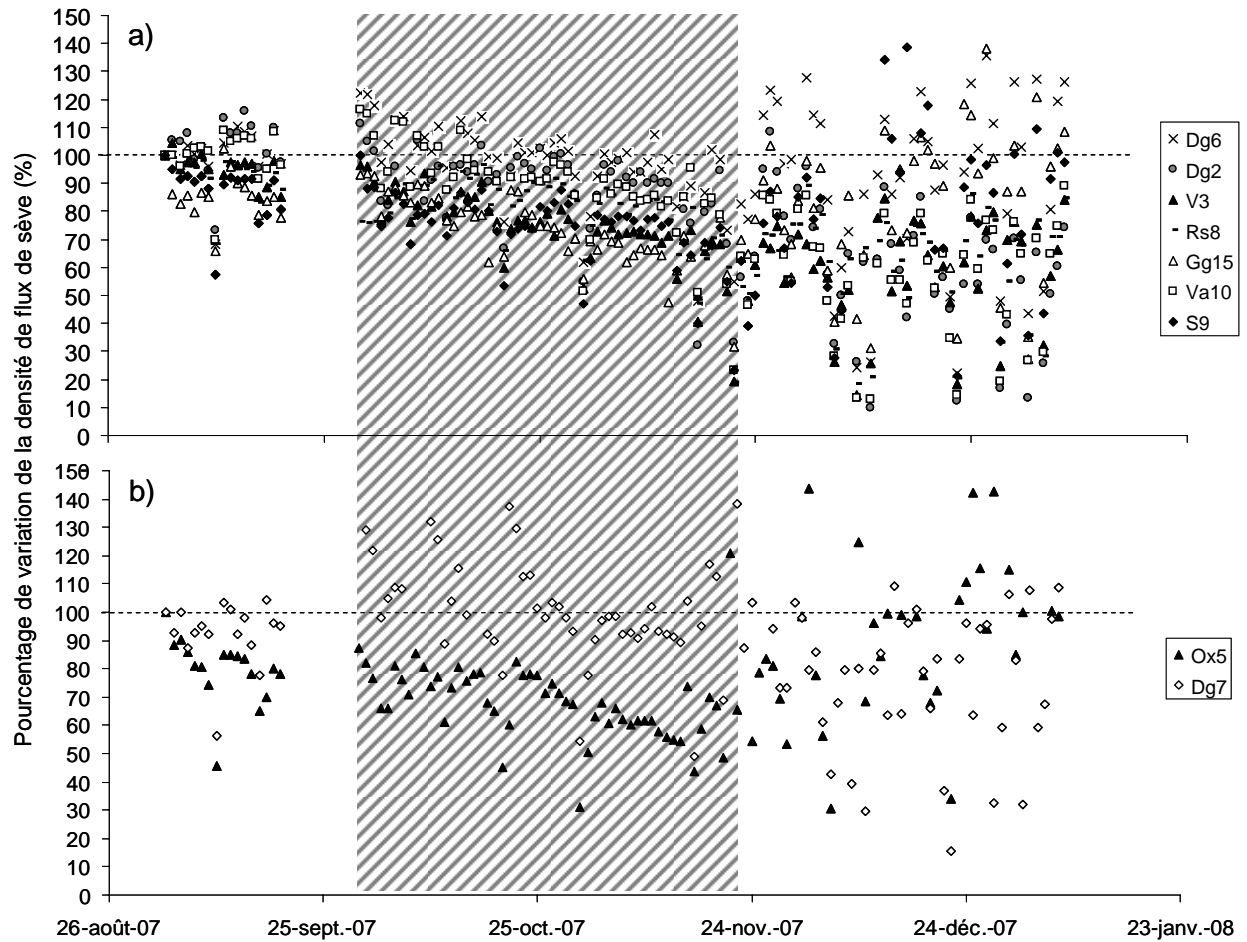


Figure 39 : Evolution du pourcentage de variation de la densité de flux de sève par rapport à la valeur de départ avant la saison sèche en 2007. Chaque point représente le pourcentage de variation de la somme de la densité de flux de sève journalière. a) les arbres dominants, b) les arbres dominés. La zone hachurée représente la saison sèche (période 2, cf tableau 5). Les valeurs supérieures à 100 montrent une augmentation de dflux, alors que les valeurs inférieures à 100 montrent une diminution de dflux.

Les codes espèces sont les suivants : *Vantanea sp.*(V3), *Dicorynia guianensis* (Dg2, Dg6, Dg7), *Vouacapoua americana* (Va10), *Goupia glabra* (Gg15), *Recordoxylon speciosum* (Rs8), *Slonea sp.*(S9), *Oxandra asbecki* (Ox5).

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

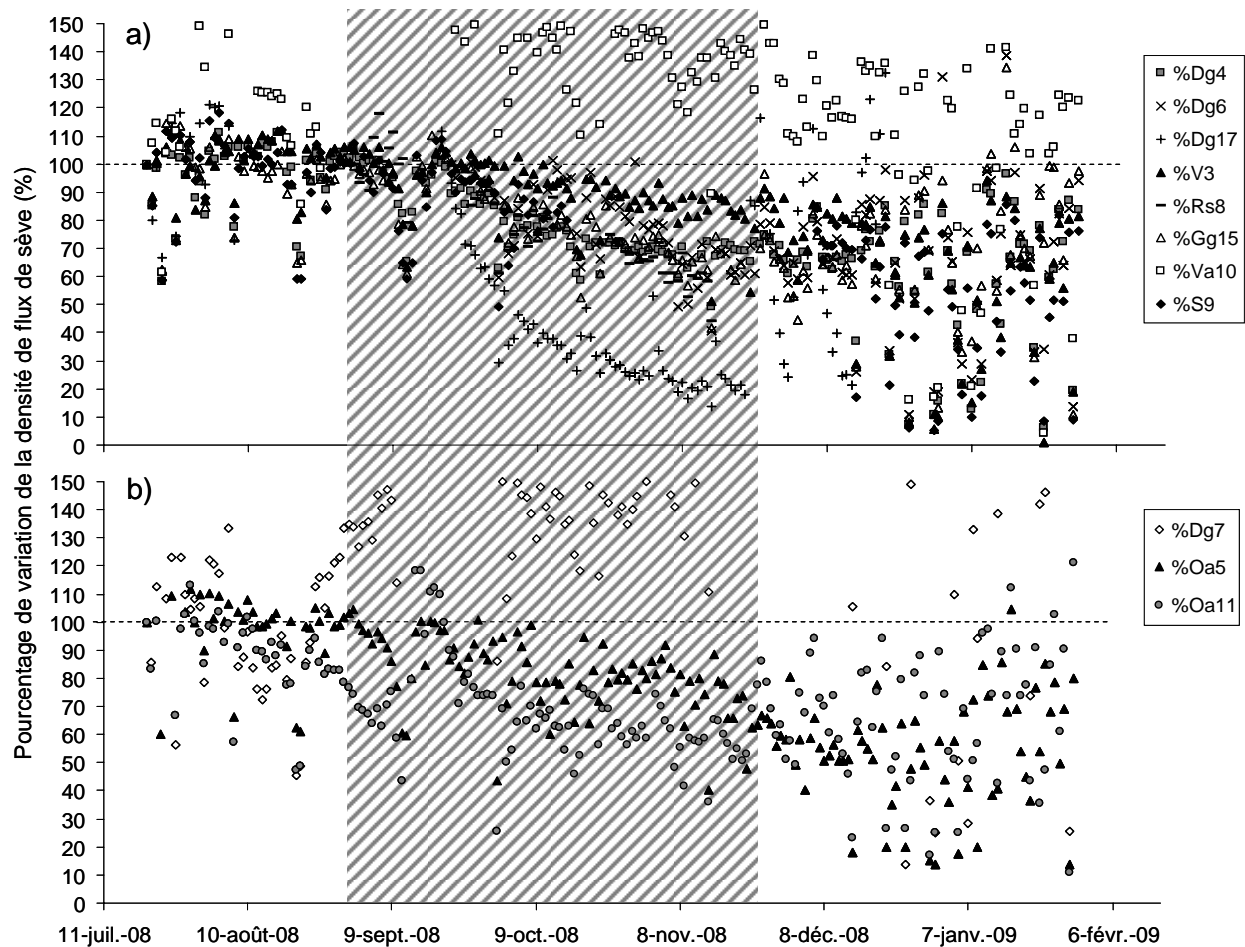


Figure 40 : Evolution du pourcentage de variation de la densité de flux de sève par rapport à la valeur de départ avant la saison sèche en 2008. Chaque point représente le pourcentage de variation de la somme de la densité de flux de sève journalière. a) les arbres dominants, b) les arbres dominés. Les valeurs supérieures à 100 montrent une augmentation de dflux, alors que les valeurs inférieures à 100 montrent une diminution de dflux.

La zone hachurée représente la saison sèche (période 2, cf tableau 5). Les codes espèces sont les suivants : *Vantanea sp.*(V3), *Dicorynia guianensis* (Dg4, Dg6, Dg7, Dg17), *Vouacapoua americana* (Va10), *Goupia glabra* (Gg15), *Recordoxylon speciosum* (Rs8), *Slonea sp.*(S9), *Oxandra asbecki* (Ox11, Ox5).

Si nous considérons l'ensemble des arbres échantillonnés en plus de ceux autour de la tour en TFF (n = 35), nous enregistrons une large proportion d'arbres qui a montré une diminution de la densité de flux de sève (68 %) entre la saison des pluies et la saison sèche 2008. En moyenne, pour les 35 arbres (y compris les arbres de la tour à flux) étudiés, nous enregistrons une diminution de 18.3 % du flux de sève (c'est-à-dire 126.7 et 103.5 litres par jour en saison

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

des pluies et en saison sèche, respectivement) (Fig. 41). Ces résultats suggèrent que les conditions environnementales de la saison sèche provoquent une diminution du flux de sève.

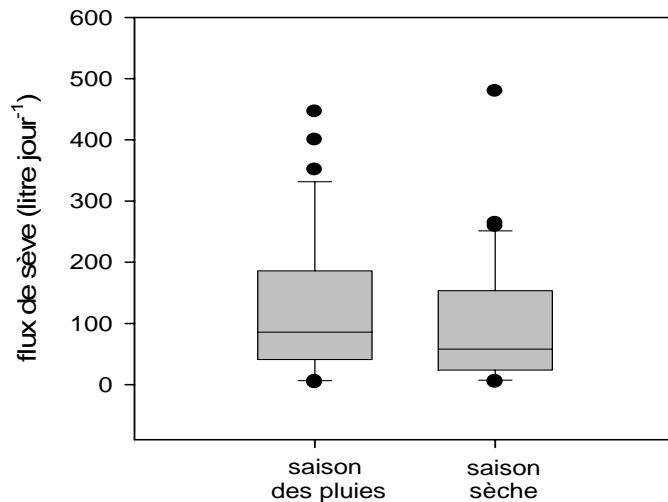


Figure 41 : Boîte à moustache des flux de sève (litres jour⁻¹) pour les 35 arbres de haut de colline (TFF) en saison sèche et en saison des pluies. Le flux de sève est la moyenne des données sur deux jours ensoleillés consécutifs par saison.

3.4.2 Influence des variables environnementales

Dans ce chapitre, nous voulons déterminer quelles variables environnementales sont à l'origine des variations saisonnières des flux de sève pour des arbres de canopée en FTH.

Nous allons analyser les variations saisonnières des sommes des dflux journaliers pour les arbres mesurés en continu autour de la tour à flux ($n = 9$ et 11 en 2007 et 2008, respectivement).

Il a été établi, sur un nombre important d'espèces et dans de nombreux biomes, que la densité de flux de sève (dflux) était fortement positivement liée au rayonnement global et au VPD à l'échelle journalière (e.g. Bonal *et al.* 2000, Fisher *et al.* 2006, 2007, Granier *et al.* 1992, 1996, 2000). Nous faisons l'hypothèse qu'à l'échelle saisonnière, ces deux variables climatiques sont également responsables de variations de la densité de flux de sève sommée à l'échelle journalière (dflux j). Le fort déficit de pression de vapeur, ainsi que le fort rayonnement enregistré en saison sèche, devraient alors contribuer à engendrer une forte

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

transpiration journalière. Cependant, la teneur en eau du sol (soil water content, SWC) peut également influencer les variations de densité de flux de sève à l'échelle journalière lorsque les arbres sont soumis à de fortes saisons sèches (Fisher *et al.* 2006, 2007).

En FTH, contrairement aux forêts tempérées, le pic de sécheresse (fin novembre) ne correspond pas aux journées les plus longues en été, ayant les plus forts rayonnements. En effet, en Guyane Française par exemple, localisée entre 3 et 5° latitude nord, la période de plus fort rayonnement est située au tout début de la saison sèche (septembre) puis le rayonnement diminue jusqu'à la fin de la saison (fin novembre). Les variations saisonnières du VPD sont très similaires à celle du Rg.

L'humidité du sol en surface présente des variations saisonnières différentes, en relation directe avec les précipitations, ainsi on relève une forte diminution à partir de juillet pendant deux mois, puis une diminution plus faible jusqu'à mi-novembre. Nous pouvons donc constater un décalage temporel des pics de Rg ou VPD avec SWC au cours de la saison sèche (Fig. 42). Afin de décorrélérer les effets de ces trois variables, nous avons séparé les saisons sèches en périodes comprenant des tendances bien marquées de Rg et de SWC. Nous avons sélectionné trois périodes permettant de caractériser ces différentes évolutions du rayonnement et de SWC durant les saisons sèches 2007 et 2008 (Tab. 5 ; Fig. 42).

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

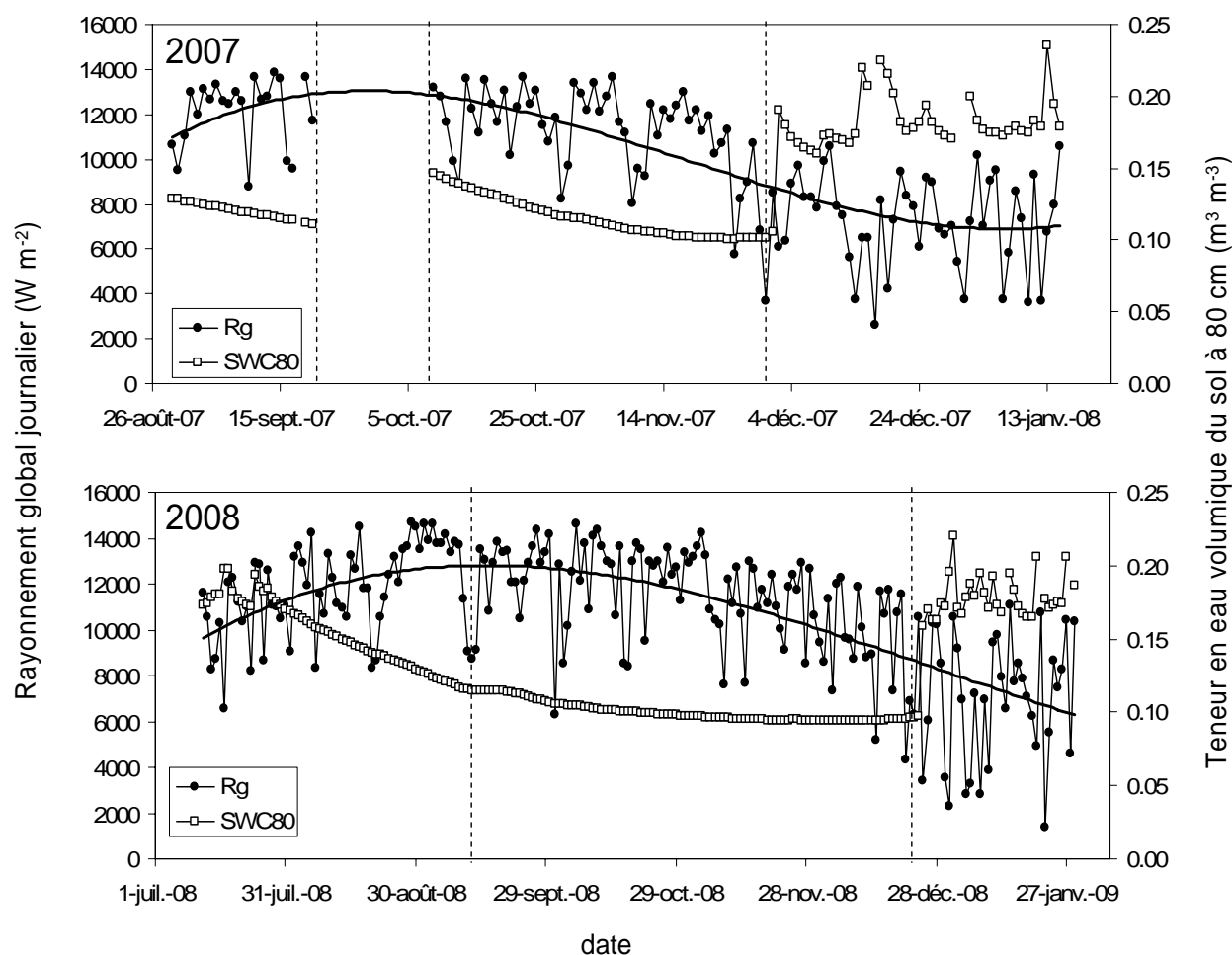


Figure 42 : Evolution saisonnière de la somme journalière du rayonnement global (Rg) et de la moyenne journalière de la teneur en eau volumique du sol à 80 cm de profondeur (SWC 80) pour l'année 2007 et l'année 2008. Les lignes en pointillés verticales représentent les limites des 3 périodes définies dans le tableau 5. La ligne pleine représente la tendance de Rg (une courbe de régression d'ordre 3).

Relation entre dflux journalier et les variables environnementales au cours des trois périodes

Nous allons, dans un premier temps, tenir compte de l'influence des variations saisonnières des variables climatiques explicatives (somme ou moyenne journalière de Rg et VPD) ainsi que celle de la teneur en eau du sol sur les variations de dflux journalier.

Dans un deuxième temps, nous allons mettre en évidence la part explicative des variations de l'humidité du sol sur la variance non encore expliquée du dflux journalier (résidus) issue de la relation avec les variables climatiques. Nous faisons l'hypothèse en particulier que lorsque l'eau disponible dans le sol atteint un seuil limite, les variations de dflux journaliers sont fortement dépendantes des variations d'humidité du sol.

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Tout d'abord, nous choisissons d'illustrer les relations entre les pourcentages de variations de dflux, de Rg et la teneur en eau volumique du sol pour deux arbres *O. asbeckii* (Oa5) et *D. guianensis* (Dg4) qui montrent des réponses caractéristiques de dflux j durant les 3 périodes (Fig. 43). Ensuite, nous analyserons les variations de dflux journalier au cours de chacune des périodes (Tab. 5, Fig. 42) pour 9 arbres en 2007 et 11 arbres en 2008 (Tab. 15a, b).

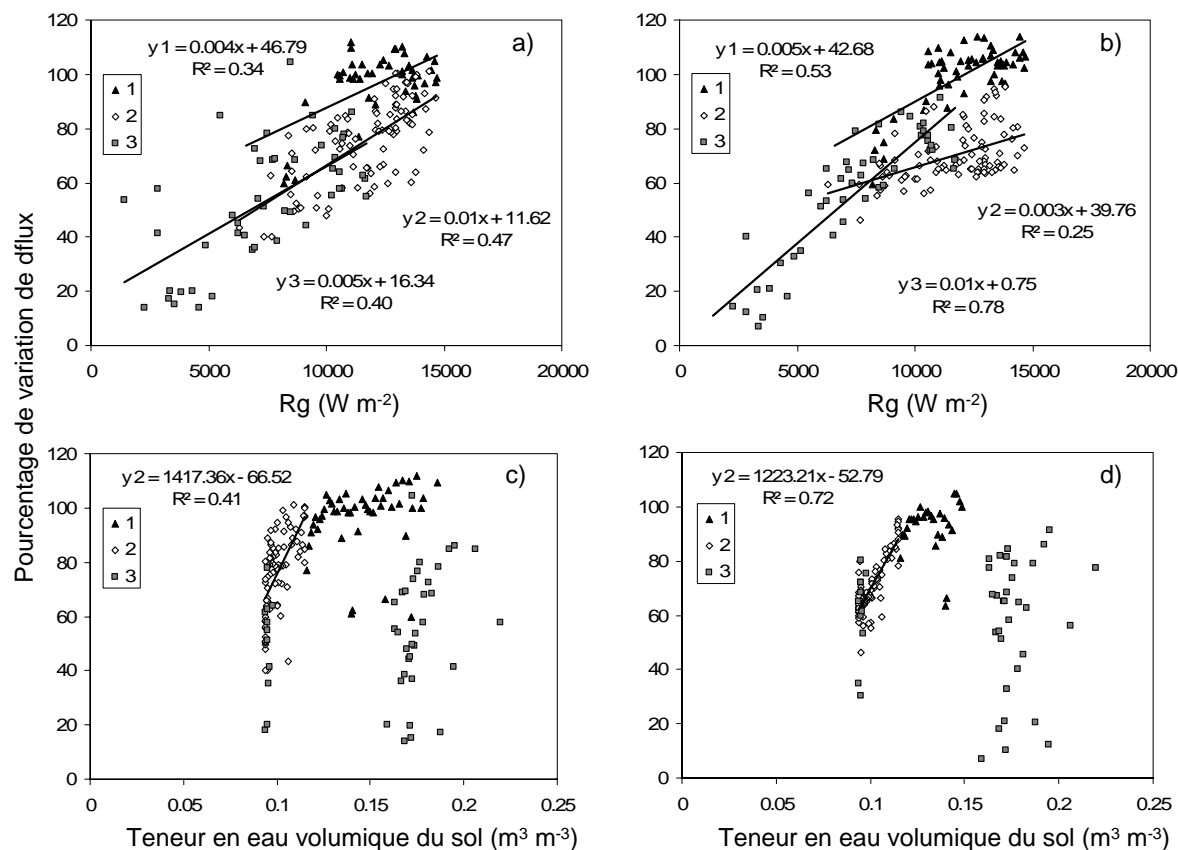


Figure 43 : Relation entre le pourcentage de variation de dflux journalier et le rayonnement global journalier (Rg) (b-d) et la teneur en eau volumique à 80 cm de profondeur (c-d) pour les arbres Oa5 (a-c) et Dg4 (b-d). La période 1 (\blacktriangle) correspond aux jours avant la saison sèche, la période 2 (\diamond) correspond à la saison sèche et la période 3 (\blacksquare) correspond aux jours après la saison sèche (cf Tab. 5).

Nous observons une relation positive entre le pourcentage de dflux journalier et le rayonnement global pour les deux arbres sur l'ensemble des périodes (Fig. 43a, b). Ce résultat confirme que la transpiration saisonnière est principalement sous le contrôle du rayonnement global. Concernant la teneur en eau, la seule relation positive avec le pourcentage de dflux journalier que nous observons a lieu au cours de la saison sèche (période 2) pour les deux arbres (Fig. 43c, d). Durant les périodes 1 et 3, le pourcentage de dflux journalier est largement découplé de la teneur en eau du sol. Ces résultats suggèrent que la transpiration est toujours dépendante du rayonnement, mais qu'en période de sécheresse, le facteur le plus

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

limitant est la teneur en eau du sol et il participe fortement à expliquer les variations de la transpiration.

Pour l'ensemble des arbres, nous calculons les résidus issus du modèle de Granier *et al.* (2000). Etant donné que ce modèle est non-linéaire, la représentation d'un R^2 n'apporte aucun renseignement sur la qualité de la relation (Greene 2005). Nous faisons figurer les R^2 pour le Rg seul (Tab. 15a, b). Concernant la période de pré-saison sèche (période 1), nous observons un effet significatif de Rg pour 8 arbres sur 9 en 2007 et 5 arbres sur 7 en 2008, avec des R^2 compris entre 0.22 et 0.66. De plus, nous observons que 33 % des arbres en 2007 et 57 % des arbres en 2008 montrent un effet significatif de SWC sur les résidus issus de l'effet des variables climatiques. Pour les autres arbres, la teneur en eau du sol n'explique pas les variations de dflux j.

Tableau 15 a): Coefficients de corrélation entre la somme des densités de flux journalières et la somme du rayonnement global journalier (Rg), et entre les résidus du modèle de Granier *et al.* (2000) et la teneur en eau à 80 cm de profondeur (SWC) en 2007. La période 1 désigne le début de la saison sèche, la période 2 la fin de la saison sèche et la période 3 le début de la saison des pluies. Le seuil de significativité est fixé pour $p < 0.01$, les valeurs en gras représentent les $p < 0.05$ et ns = non significatif. Pour les codes arbre voir Fig. 39.

Code arbre	périodes	Rg	SWC-résidus
Dg2	1	0.39	ns
	2	0.63	0.10
	3	0.73	ns
V3	1	0.66	ns
	2	0.29	0.74
	3	0.69	0.14
Oa5	1	0.41	0.46
	2	0.57	0.59
	3	ns	0.14
Dg6	1	0.57	ns
	2	0.47	0.5
	3	0.59	0.19
Dg7	1	0.28	ns
	2	0.11	ns
	3	0.59	ns
Rs8	1	0.46	0.36
	2	0.40	ns
	3	0.31	0.23
S9	1	ns	0.35
	2	0.46	0.28
	3	0.31	0.23
Va10	1	0.55	ns
	2	0.41	0.64
	3	0.86	ns
Gg15	1	0.51	ns
	2	0.11	ns
	3	0.36	0.39

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Tableau 15 b): Coefficients de corrélation entre la somme des densités de flux journalières et la somme du rayonnement global journalier (Rg), et entre les résidus du modèle de Granier *et al.* (2000) et la teneur en eau à 80 cm de profondeur (SWC) en 2008. La période 1 désigne le début de la saison sèche, la période 2 la fin de la saison sèche et la période 3 le début de la saison des pluies.

Le seuil de significativité est fixé pour $p < 0.01$, les valeurs en gras représentent les $p < 0.05$ et ns = non significatif. Les valeurs manquantes (-) sont liées à des périodes où les arbres n'avaient pas de feuille mature.

Pour les codes arbre voir Fig. 39

Code arbre	périodes	Rg	SWC-résidus
V3	1	0.44	ns
	2	0.53	0.36
	3	0.84	0.11
Dg4	1	0.53	0.14
	2	0.25	0.53
	3	0.79	0.10
Oa5	1	0.22	0.26
	2	0.47	0.35
	3	0.42	0.22
Dg6	1	-	-
	2	0.44	0.38
	3	0.78	0.31
Dg7	1	-	-
	2	-	-
	3	0.82	0.07
Rs8	1	ns	0.21
	2	0.35	0.38
	3	-	-
S9	1	0.47	ns
	2	-	-
	3	0.81	0.16
Va10	1	-	-
	2	0.70	0.23
	3	0.77	ns
Oa11	1	ns	ns
	2	0.28	0.29
	3	0.61	0.28
Gg15	1	0.53	0.46
	2	0.43	0.66
	3	0.59	0.28
Dg17	1	-	-
	2	ns	0.11
	3	-	-

Durant cette période, Rg montre des valeurs assez fortes, notamment à la fin de la période à l'approche du solstice (1er septembre). La teneur en eau du sol comporte également de fortes valeurs qui commencent à diminuer en fin de période. L'ensemble de ces conditions participent à de fortes valeurs de dflux j.

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Au cours de la période de forte saison sèche (période 2), nous observons une relation positive entre $dflux_j$ et R_g pour tous les arbres en 2007 et pour 10 arbres sur 11 en 2008. L'effet de SWC80 est significatif pour 78 % des arbres en 2007 et pour tous les arbres en 2008. Au cours de cette période, R_g diminue ainsi que SWC80 (Fig. 42), ce qui peut expliquer les faibles pourcentages de $dflux_j$ par rapport au début de la période 1 (Fig. 39 ; 40). En 2008, la réponse de l'ensemble des arbres aux variations de la teneur en eau du sol suggère qu'un seuil de contrainte hydrique a été franchi durant cette période.

Enfin, pour la période qui suit la saison sèche, avec le retour des pluies (période 3), nous observons également un effet significatif de R_g (pour 8 arbres sur 9 en 2007 et pour l'ensemble des arbres en 2008). Concernant l'effet de SWC, cette période expose un comportement intermédiaire, avec 67 % et 80 % des arbres qui montrent un effet significativement positif de la teneur en eau du sol sur les variations de $dflux_j$ (des résidus du modèle) en 2007 et 2008, respectivement. Durant cette période, les valeurs de R_g restent faibles et nous observons une augmentation de $dflux_j$ qui coïncide avec l'augmentation de SWC. Le retour des pluies semble engendrer une levée rapide de la contrainte hydrique édaphique mais ne provoque qu'une légère augmentation de $dflux_j$. Ceci est probablement lié au fait que R_g et VPD_{min} restent faibles (fort ennuagement et forte humidité de l'air). En effet, l'arrivée de l'épaisse couche nuageuse à partir de fin novembre limite le rayonnement solaire, ce qui se traduit par de faibles valeurs de $dflux_j$. De plus, il faut noter que les variations inter-journalières de $dflux_j$ sont importantes.

Nous montrons que les variations de l'humidité du sol participent fortement aux variations de $dflux_j$ même durant les périodes de transition saisonnière.

Il faut noter que l'effet des variations saisonnières de la teneur en eau du sol sur la densité de flux de sève ne semble pas être particulièrement lié au statut social de l'arbre. Les variations saisonnières des deux *O. asbeckii* (dominés) sont également expliquées par les variations de SWC durant les différentes périodes. En revanche, l'arbre Dg7, qui est également dominé, ne montre pas d'effet de SWC sur $dflux_j$ en 2007 contrairement à 2008 où l'on observe un effet pour la période 3. Cela suggère éventuellement l'influence d'un seuil de SWC atteint durant la période 2 et qui pourrait avoir une répercussion sur le $dflux_j$ des jours suivants pour cette espèce. De plus, nos résultats confirment que la sensibilité de $dflux_j$ aux variables climatiques semble être découplée de la position du houppier au sein de la canopée (Oren &

Pataki 2001a, Phillips *et al.* 1999). Cependant, il convient de rester prudent sur cette conclusion, puisque nous disposons de trois arbres dominés seulement.

Conclusion

La majorité des arbres (56 et 70 % en 2007 et 2008, respectivement) a été sensible aux conditions environnementales de la saison sèche, avec une diminution de leur transpiration d'environ 40 % en fin de saison sèche par rapport à la valeur initiale (fin de la saison des pluies). La réponse des arbres au retour des pluies est très variable, principalement à cause du fort ennuagement. Nos résultats montrent (i) que les variations saisonnières de $dflux_j$ en FTH ne sont pas expliquées exclusivement par R_g et VPD, et (ii) que la teneur en eau du sol participe fortement à l'explication de ces variations. Nous avons pu observer que l'intensité de la saison sèche influence clairement l'intensité de la diminution de la transpiration : plus la saison sèche est forte (2008), plus le nombre d'arbres impactés est fort et plus la diminution de $dflux$ est forte.

Les variations de la densité de flux de sève sont-elles liées à des variations de leur état hydrique ?

Nous allons chercher ici à évaluer si les diminutions de densité de flux de sève observées en saison sèche sont associées à des variations de l'état hydrique des arbres (variations des potentiels de base et minimum entre la saison des pluies et la saison sèche). Pour cette étude, tous les $dflux$ sont standardisés ($dflux_{std}$) pour un rayonnement global de 1000 W m^2 . Ceci nous permet d'écarter l'influence de la diminution de R_g au cours de la saison sèche comme nous avons pu le montrer précédemment. Il a déjà été observé que certains arbres en FTH ont la capacité de maintenir un potentiel hydrique au-dessus d'une valeur critique en conditions de stress hydrique de manière à ne pas être soumis à ce stress (on parle alors de comportement isohydrique) (Bonal *et al.* 2000, Fisher *et al.* 2006), ce phénomène de régulation étant sous le contrôle des stomates. En revanche, d'autres espèces ne semblent pas « programmées » pour ce mode de régulation, et de ce fait montrent de très faibles valeurs de potentiels hydriques minimums quand le potentiel de base (sol) diminue fortement. Par ailleurs, il a été montré que certaines espèces peuvent supporter de très faibles potentiels hydriques grâce à des caractéristiques particulières, comme la formation de parois renforcées ou des aubiers très denses, limitant la cavitation (Hacke *et al.* 2001). De plus, des études ont mis en évidence une forte sensibilité des espèces tropicales à la diminution de la disponibilité en eau, se traduisant

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

par une perte importante de conductivité hydraulique pour des potentiels hydriques faiblement négatifs (Lopez *et al.* 2005, Tyree *et al.* 1991, Tyree *et al.* 1998, Zhu & Cao 2009).

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3.2, 42 % des arbres montrent une diminution de leur potentiel de base d'au moins 0.4 MPa en saison sèche 2008. Nous faisons l'hypothèse que pour ces arbres, la diminution de la densité de flux de sève en saison sèche traduirait un manque d'eau dans la zone rhyzosphérique.

Nous disposons de potentiels de base pour 29 arbres équipés de capteurs de flux de sève.

Nous observons que la diminution de dfluxstd au cours de la saison sèche n'est pas forcément associée à des valeurs fortement négatives de potentiel hydrique de base en saison sèche (Fig. 44).

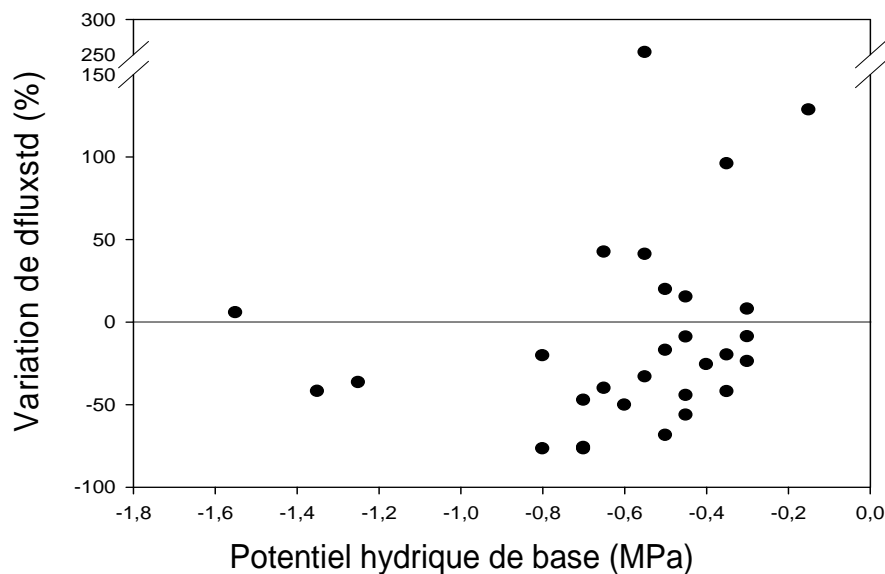


Figure 44 : Relation entre le pourcentage de la variation saisonnière de la densité de flux de sève standardisée (dfluxstd) entre la fin de la saison des pluies et de la saison sèche en relation et le potentiel hydrique de base (MPa) en fin de saison sèche.

Parmi les arbres qui montrent une diminution marquée de dfluxstd en saison sèche, nous constatons plusieurs tendances vis-à-vis de leur état hydrique :

- Un groupe d'arbres (n = 12) présente en saison sèche des potentiels de base faiblement négatifs, compris entre -0.3 et -0.6 MPa. Cela suggère que ces arbres possèdent

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

des racines en profondeur, qui leur permettent de continuer à puiser de l'eau, maintenir un fort Ψ_{pd} et transpirer en saison sèche, mais également des racines en surface qui peuvent détecter la forte sécheresse en surface et qui envoient potentiellement un signal de stress hydrique. Ce signal pourrait se traduire par une diminution de la transpiration. Ce groupe correspondrait donc à notre hypothèse 3 sur le comportement des arbres en saison sèche formulée dans le chapitre 3.2 (Fig. 28).

- Un groupe d'arbres (Oa5, Oa11 et Va169) qui montrent des potentiels de base fortement négatifs en fin de saison sèche, inférieure à -1.2 MPa. Ces arbres possèdent vraisemblablement des racines principalement en surface et subissent donc directement la diminution de la teneur en eau en surface. Ce groupe correspondrait à notre hypothèse 1 sur le comportement des arbres en saison sèche (Fig. 28). Néanmoins, ces arbres ne montrent pas les plus fortes diminutions de $dflux_{std}$, ce qui suggère un mécanisme de régulation permettant le maintien de la transpiration.

Enfin, parmi les arbres qui montrent une augmentation, nous observons deux comportements surprenants :

- un arbre (*Hirtella bicornis*) affiche une forte augmentation de $dflux_{std}$ en saison sèche (+252 %). Cette augmentation semble être plus liée à un $dflux_{std}$ très faible observé en saison des pluies qu'à un fort $dflux_{std}$ en saison sèche (comparativement aux valeurs de $dflux_{std}$ des autres arbres). L'origine de ce comportement surprenant pourrait être due à un mauvais emplacement en saison des pluies des capteurs « Granier », par exemple dans une zone d'aubier faiblement conductrice.

- un arbre (*Vouacapoua americana*) montre une légère augmentation en saison sèche de $dflux_{std}$ alors que son potentiel de base en fin de saison sèche est très négatif (-1.55 MPa). Cet arbre semble donc être en situation de stress hydrique mais maintient un fort $dflux_{std}$ en saison sèche. De plus, cette faible valeur de potentiel de base est accompagnée par une valeur de potentiel hydrique minimal fortement négative en saison sèche (-2.95 MPa), et inférieure de seulement 0.6 MPa à la valeur observée en saison des pluies (-2.3 MPa). Ces résultats suggèrent que cet arbre est capable de supporter de fortes contraintes hydriques sans subir de modifications notables de sa transpiration. Afin d'expliquer un tel comportement, nous pouvons suggérer que cet arbre pourrait utiliser ses réservoirs pour continuer à transpirer alors que la disponibilité en eau diminue (Dunisch & Morais 2002, Goldstein *et al.* 1998), mais il semble en tout cas être très tolérant à la sécheresse.

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Nos résultats indiquent que la diminution du $dflux_{std}$ en saison sèche n'est pas forcément associée à des variations « apparentes » du potentiel hydrique de base. Afin de préciser le comportement des arbres qui ont affiché une diminution de $dflux$, nous avons également étudié leur potentiel minimum de manière à voir si le statut hydrique de l'arbre était impacté en saison sèche. Nous observons 11 arbres sur 19 (58 %) pour lesquels le potentiel de base ET le potentiel minimum ont diminué entre la saison des pluies et la saison sèche. Ces arbres ne semblent donc pas développer de système de régulation afin de limiter la diminution de leurs potentiels hydriques et de leur $dflux_{std}$. Ce comportement pourrait correspondre au type anisohydrique.

Les variations de la densité de flux de sève sont-elles liées à une régulation stomatique ?

Afin de préciser les mécanismes mis en place par certains arbres pour réguler de manière plus ou moins efficace la transpiration en saison sèche, nous avons mesuré la conductance stomatique des arbres accessibles depuis la tour à flux.

Pour 13 arbres nous disposons des valeurs de conductances stomatiques associées aux mesures de densité de flux de sève standardisées pour R_g ($dflux_{std}$) en fin de saison des pluies 2008 et en fin de saison sèche 2008.

Sur cette période, nous observons pour 8 arbres (61 %) une diminution de $dflux_{std}$ et de g_s (Fig. 45). Ce résultat confirme que la régulation stomatique contribue à la limitation des pertes en eau en saison sèche (Bonal *et al.* 2000b, Fisher *et al.* 2006).

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

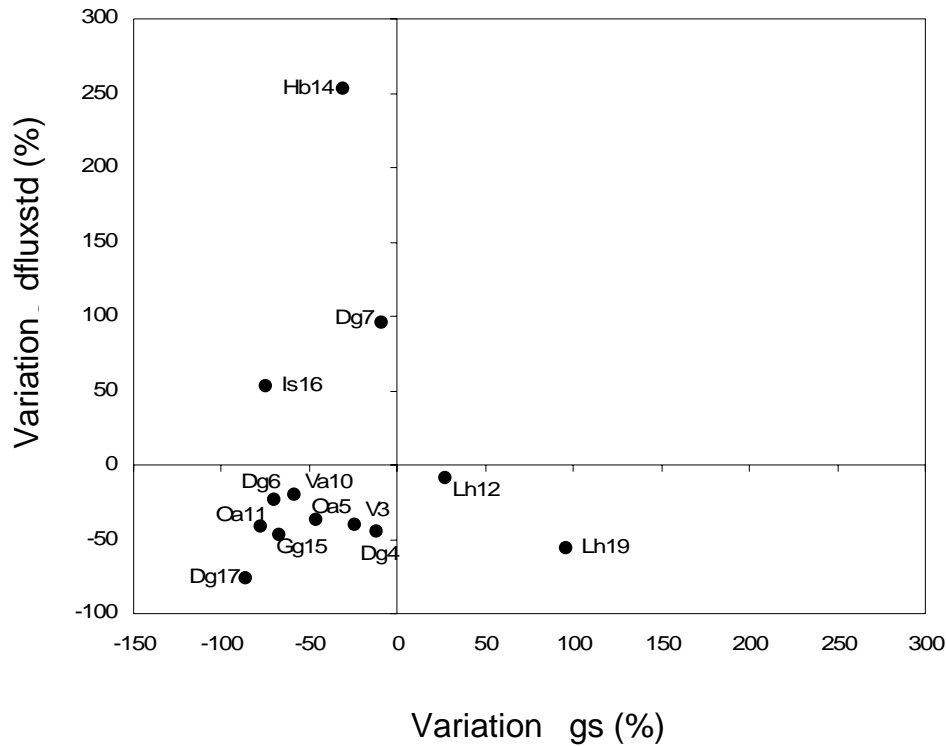


Figure 45 : Relation entre le pourcentage de la variation saisonnière de la densité de flux de sève standardisée (dfluxstd) et le pourcentage de la variation de la conductance stomatique (gs) entre la fin de la saison des pluies et de la saison sèche.

Cependant, pour 5 arbres, nous observons des comportements très différents :

- trois arbres (Dg7, Hb14, Is16) révèlent une diminution de la conductance stomatique alors que le dflux augmente.

- Les deux *L. heteromorpha* (Lh12 et Lh19) montrent une diminution de leur dfluxstd mais une augmentation de leur gs. Comme nous avons pu le voir précédemment pour le *Vouacapoua americana*, ces arbres pourraient utiliser l'eau stockée dans leur tronc afin de maintenir la conductance stomatique. Néanmoins, au vu de leurs caractéristiques biophysiques moyennes (une faible teneur en eau de l'aubier (28 %), forte densité de l'aubier (0.90 g cm^{-3}) et faible diamètre (22.8 et 16.8 cm)), nous pouvons supposer que leur stock d'eau est limité et donc que cette stratégie n'est pas viable à moyen / long terme.

Conclusion

Pour la majorité des arbres, nous pouvons conclure que la diminution de la densité de flux de sève en saison sèche est en grande partie liée à la régulation stomatique. Cependant, une proportion non négligeable d'arbres (Lh12, Lh19) ne semble pas affectée par la diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche, et correspondraient au type d'accès à l'eau décrit dans notre hypothèse 2 (Fig. 28) (éviter de la sécheresse ?). De plus, quelques arbres semblent capables de maintenir un fort dflux alors qu'ils montrent une diminution de gs. Ces résultats suggèrent un décalage temporel dans la mise en place des mécanismes de réponse à la sécheresse, avec une fermeture rapide des stomates qui pourrait être suivie par une diminution de la transpiration. La grande diversité de réponses que nous avons pu mettre en évidence, sur un nombre cependant assez restreint d'arbres, laisse penser qu'il existe au sein de la FTH une très grande variabilité d'enracinement et de mécanismes afin de survivre aux variations saisonnières des contraintes environnementales.

3.4.3 Différence de comportements entre les deux habitats

A notre connaissance, une seule étude s'est intéressée à la réponse saisonnière de la densité de flux de sève à l'inondation pour des arbres en FTH (Herrera *et al.* 2008b). Il s'agit d'une étude réalisée sur une espèce d'arbres en bordure du fleuve « *Mapire river* » au Venezuela. Herrera *et al.* (2008b) ont montré que dès le début de l'inondation, l'absorption de l'eau par les racines est inhibée. Néanmoins, ils ont mis en évidence un phénomène d'acclimatation afin d'expliquer la reprise du flux de sève au bout de deux mois d'inondation (mise en place de racines adventives qui permettent une aération du fonctionnement métabolique notamment). En SFF, notre situation est moins extrême puisque les arbres de SFF ne sont jamais immergés jusqu'au houppier, mais, néanmoins, la nappe phréatique remonte à proximité de la surface du sol en saison des pluies et ne descend pas en-dessous de 150 cm de profondeur en saison sèche (Fig. 26) (Ferry *et al.* 2010). Nous nous sommes donc intéressés à la réponse de la transpiration des arbres aux variations saisonnières de la disponibilité en eau dans les sols de SFF et nous avons confronté ces résultats avec ceux en TFF.

Pour cette étude, tous les dflux sont standardisés (dfluxstd) pour un rayonnement global de 1000 W m² (cf. Matériel et méthodes). Ceci nous permet d'écarter le rôle éventuel de la diminution de Rg au cours de la saison sèche et en saison des pluies.

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Nous faisons l'hypothèse que les conditions d'anoxie rencontrées en saison des pluies en SFF, devraient engendrer une diminution de la densité de flux de sève par rapport aux conditions de forte disponibilité en eau, sans engorgement (août-septembre). De plus, les conditions hydriques du sol en saison sèche pourraient provoquer une diminution de la densité de flux de sève des arbres.

En SFF, nous n'observons pas de différence significative de $dfluxstd$ entre la saison des pluies et la saison sèche 2008, contrairement à TFF ($p = 0.008$) (Fig. 46). De plus, les potentiels hydriques de base des arbres en SFF sont restés très stables entre les saisons, suggérant l'accès possible de ces arbres aux horizons humides durant la saison sèche. L'absence de différence entre les deux saisons pour les arbres de SFF suggère une bonne tolérance aux fortes variations saisonnières des conditions environnementales.

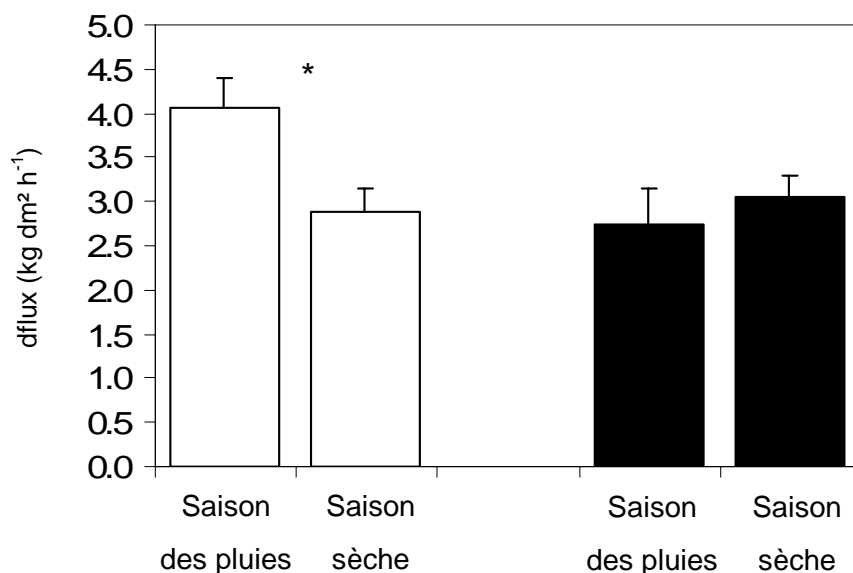


Figure 46 : Moyenne des densités de flux de sève standardisées ($dfluxstd$) par saison pour les arbres de TFF (blanc) et de SFF (noir). Différence significative entre les deux saisons pour TFF ($p = 0.008$). $n = 29$ arbres en TFF et 20 arbres en SFF.

En SFF, les oscillations de la nappe phréatique ne semblent pas avoir d'effet majeur sur la transpiration des arbres. En saison sèche, l'abaissement du niveau de la nappe phréatique diminue fortement l'humidité du sol en surface, mais il semble que les arbres en SFF ne sont pas contraints par les conditions édaphiques, probablement grâce à un enracinement qui leur permet d'atteindre la nappe phréatique. En saison des pluies, malgré un engorgement très

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

présent, la transpiration des arbres n'est pas modifiée, ce qui suggère une bonne adaptation de ces arbres à ces conditions. Nous n'avons pas d'informations précises sur la capacité de ces arbres à développer des pneumatophores, ou à développer des racines adventives en réponse à l'anoxie, ou à la mise en place de lenticelles, mais ces adaptations morphologiques pourraient contribuer également à expliquer l'absence de diminution de dflux. Cependant, au vu de la forte présence de pneumatophore dans cet habitat, nous pouvons supposer que la majorité des arbres en sont pourvu afin de limiter l'effet de l'anoxie.

3.4.4 Les espèces communes aux deux habitats montrent-elles des comportements différents entre les habitats ?

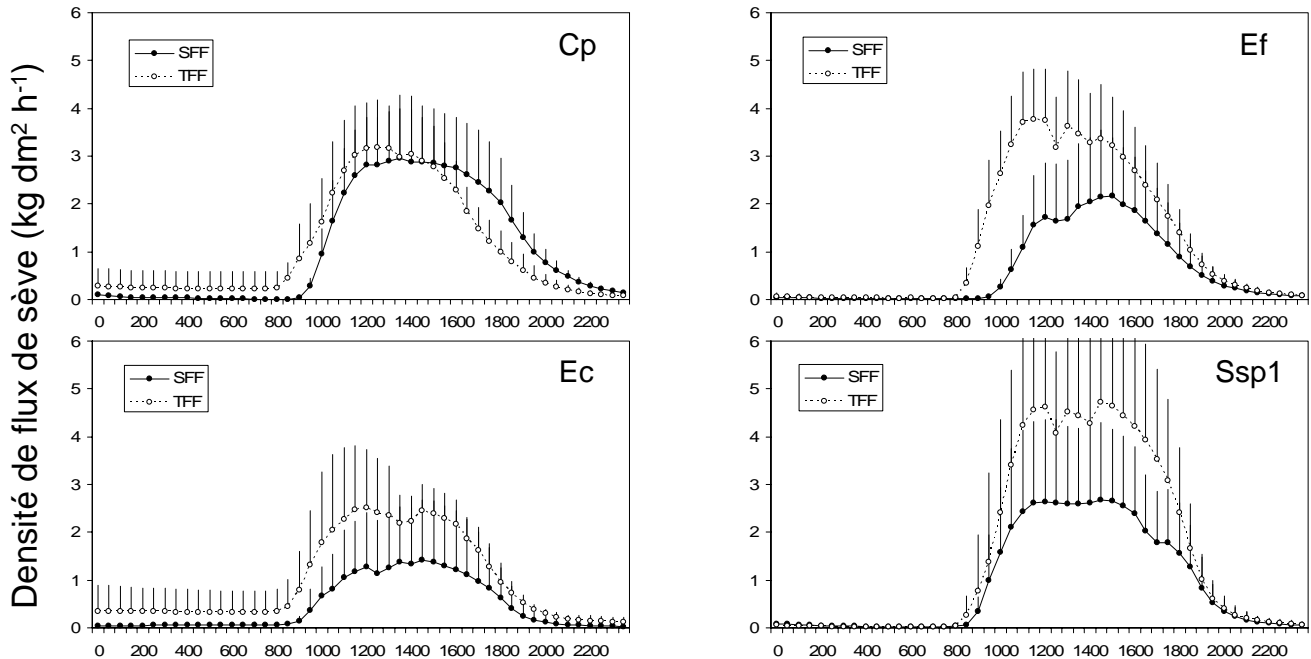
Différence de densité de flux de sève entre les habitats

L'étude menée ci-dessus a consisté à comparer le fonctionnement hydrique de deux communautés (sur deux milieux distincts) composées d'espèces différentes, au cours de la saison sèche. Cependant, certaines espèces ont la capacité de se développer dans les deux habitats. Dans ce chapitre, nous analysons l'influence de l'habitat sur le fonctionnement hydrique des quatre espèces présentes et abondantes dans les deux habitats, afin de préciser les adaptations éventuelles liées aux conditions environnementales. Les quatre espèces communes aux deux habitats sont : *Carapa procera*, *Eperua falcata*, *Eschweileira coriacea*, *Symphonia sp1*.

Les valeurs de dfluxstd sont plus faibles en SFF qu'en TFF, quelque soit le moment de l'année, pour *E. falcata* et *S. sp1*, à la différence de *C. procera* et *E. coriacea* (Fig. 47). Ce résultat suggère que même si ces quatre espèces sont abondantes dans les deux habitats, *C. procera* et *E. coriacea* semblent les mieux adaptées à l'hétérogénéité des conditions hydriques couvertes par ces deux habitats. *E. falcata* et *S. sp1* semblent être mieux adaptées à TFF, même si elles sont également abondantes en SFF.

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Saison des pluies



Saison sèche

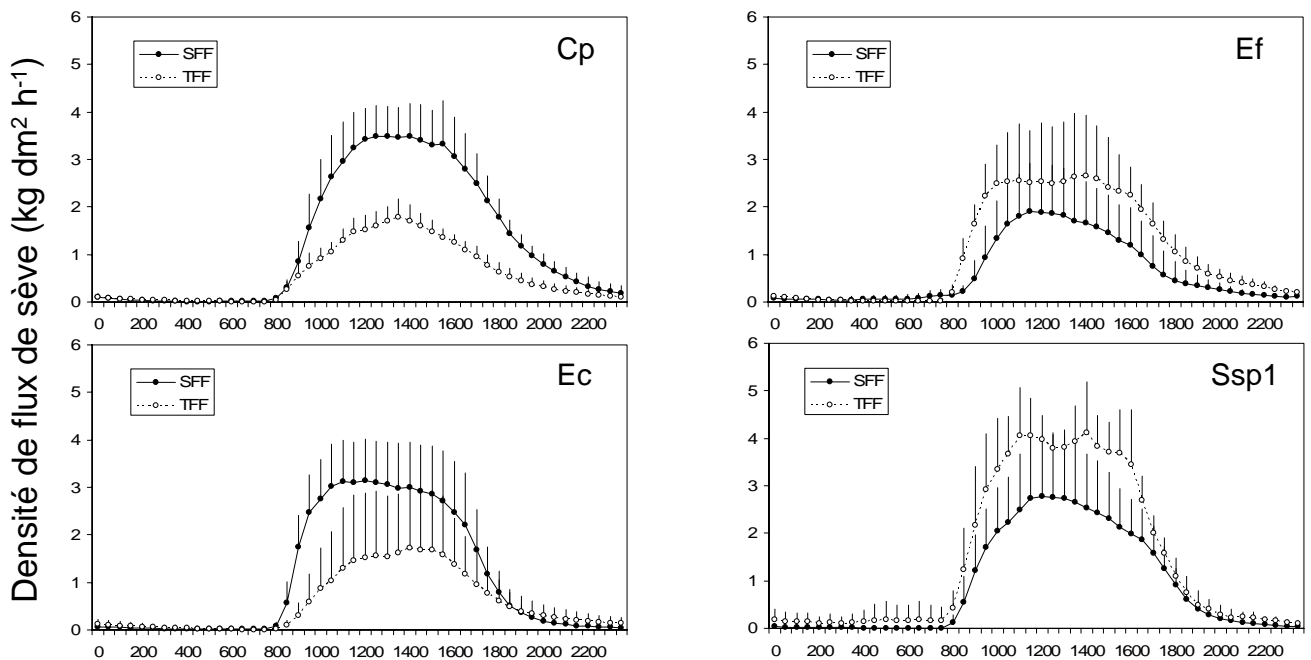


Figure 47 : Cinétique journalière moyenne des densités de flux de sève des quatre espèces communes aux deux habitats, SFF et TFF. Les quatre graphiques du haut représentent les cinétiques en saison des pluies 2008 et les quatre graphiques du bas les cinétiques en fin de saison sèche 2008. Les quatre espèces sont *Carapa procera* (Cp), *Eperua falcata* (Ef), *Eschweilera coriacea* (Ec) et *Symphonia sp1* (Ssp1). Chaque donnée est une moyenne semi horaire de la densité de flux de sève pour les arbres de chaque espèce (\pm SE) (nombre d'arbres cf tableau 16).

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

Durant la saison des pluies, la majorité des espèces montre une densité de flux de sève plus forte en TFF qu'en SFF (Fig. 47), même si cette différence n'est significative que pour *E. falcata* (Tab. 16). Ce résultat confirme donc une influence négative des conditions d'engorgement en SFF pour ces espèces. En saison sèche, nous observons une densité de flux de sève plus forte en SFF qu'en TFF pour *C. procera* et *E. coriacea* (même si non significative), alors que les deux autres espèces montrent une tendance opposée (même si non significative). Le comportement de *C. procera*, et dans une moindre mesure *E. coriacea*, confirme l'effet négatif de l'anoxie sur la transpiration en saison des pluies, et l'effet positif de la levée de l'anoxie en saison sèche sans effet négatif fort de la sécheresse en surface. Pour *E. falcata* et *S. sp1*, nous confirmons l'effet négatif de l'anoxie, mais contrairement aux deux espèces précédentes, nous n'observons pas d'effet positif de la levée de l'anoxie en saison sèche en SFF, puisque $dfluxstd$ n'est pas différent en SFF entre saison des pluies et saison sèche.

L'étude du fonctionnement de ces quatre espèces illustre l'hétérogénéité de la réponse des espèces aux variations des conditions environnementales bien qu'elles soient capables (à la différence de très nombreuses espèces) de s'implanter et se développer dans les deux habitats. Nos résultats confirment la forte contrainte hydrique en SFF en saison des pluies, mais suggèrent que la levée de l'anoxie et le développement d'une sécheresse en surface n'influencent pas de la même façon ces espèces. Cela suggère, de nouveau, des profondeurs d'enracinement différentes entre ces espèces en SFF, avec un enracinement profond pour *C. procera* et dans une moindre mesure pour *E. coriacea*, et un enracinement plutôt superficiel pour *E. falcata* et *S. sp1*. Il faut noter, cependant, que *E. falcata* est pourvu d'un enracinement profond en TFF (Bonal *et al.* 2000a). Nos observations en SFF suggèrent donc que cette espèce présente une stratégie d'enracinement différente en conditions potentiellement anoxiques. Concernant *S. sp1*, nous pouvons conclure que la présence de nombreuses racines adventives ne semble pas lui permettre de conserver un $dfluxstd$ équivalent entre les deux habitats en saison des pluies.

Enfin, il faut noter qu'un débat existe actuellement sur la présence ou non, au sein de l'espèce *Symphonia sp1*, de deux écotypes liés à ces deux habitats. En effet, bien que certaines caractéristiques morphologiques (taille des feuilles) ou reproductives foliaires (couleur des fleurs) permettent à des botanistes éclairés de les différencier (Baraloto *et al.* 2007), des analyses génétiques utilisant des marqueurs neutres ont infirmé la présence de ces deux écotypes (Degen *et al.* 2004). Pour cette espèce, la présence de 2 écotypes potentiels biaise

3.4 Variations saisonnières des flux d'eau à l'échelle de l'arbre

donc notre analyse comparative, mais nous l'avons malgré tout mené puisque ces écotypes ne sont pas encore confirmés par les taxonomistes.

Tableau 16 : Moyenne de la densité de l'aubier (g cm^{-3}) et de la densité de flux de sève standardisée ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) pour un Rg de 1000 W m^{-2} pour les deux saisons pour les quatre espèces communes aux habitats de colline (TFF) et de bas-fond (SFF). n est le nombre d'arbres par espèce. Les moyennes comprenant des lettres différentes signifient une différence significative entre les deux habitats pour la même espèce ($p < 0.05$).

habitats	espèces	n	densité aubier (g cm^{-3})	dfluxstd ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$)	
				saison des pluies	saison sèche
TFF	<i>Carapa procera</i>	3	0.61 ± 0.09	3.5 ± 1.4	$1.6 \pm 0.3 \text{ b}$
SFF	<i>Carapa procera</i>	3	0.54 ± 0.13	3.0 ± 1.1	$3.6 \pm 0.9 \text{ a}$
TFF	<i>Eperua falcata</i>	5	$0.62 \pm 0.03 \text{ b}$	$4.6 \pm 1.4 \text{ a}$	3.4 ± 0.9
SFF	<i>Eperua falcata</i>	8	$0.68 \pm 0.05 \text{ a}$	$1.9 \pm 1.1 \text{ b}$	2.1 ± 1.1
TFF	<i>Eschweilera coriacea</i>	4	0.80 ± 0.04	2.5 ± 1.1	2.6 ± 1.6
SFF	<i>Eschweilera coriacea</i>	3	0.80 ± 0.02	1.3 ± 1.5	3.4 ± 1.1
TFF	<i>Symphonia sp. 1</i>	6	$0.59 \pm 0.04 \text{ a}$	5.6 ± 2.4	4.5 ± 0.7
SFF	<i>Symphonia sp. 1</i>	5	$0.45 \pm 0.01 \text{ b}$	3.1 ± 2.1	2.9 ± 1.3

Conclusion

Pour les quatre espèces abondantes dans les deux habitats, nous observons des comportements différents suivant les contraintes hydriques saisonnières. Néanmoins, en saison des pluies, les conditions d'engorgement semblent être contraignantes pour les quatre espèces.

E. falcata et *S. sp1* semblent avoir des racines de surface en SFF ce qui expliquerait leur faible transpiration en saison sèche, contrairement à *C. procera* et *E. coriacea*.

La capacité de développer des systèmes racinaires différents entre les deux habitats, pourrait expliquer l'abondance de *E. falcata*. Pour *S. sp1*, on peut supposer que la présence de racines adventives puissent être un plus en SFF, mais ne permettrait pas une transpiration aussi forte qu'en TFF. Concernant l'abondance des deux autres espèces, nous faisons l'hypothèse d'un enracinement suffisamment important en saison sèche en SFF permettant de conserver une forte transpiration en ayant accès à la nappe phréatique.

Conclusion du chapitre

Nous avons mis en évidence une forte diminution de la densité de flux de sève en saison sèche pour les arbres en TFF. Cette diminution est expliquée en premier lieu par la diminution du rayonnement solaire incident au cours de la saison sèche, et par la diminution de la teneur en eau du sol. La diminution de la densité de flux de sève en relation avec SWC semble se déclencher indépendamment de l'accès des arbres aux horizons de sol humide (Ψ_{pd}), puisqu'une majorité d'entre eux ne montre pas de potentiels de base fortement négatifs en saison sèche (notre hypothèse 3, Fig. 28).

Nos résultats suggèrent que la diminution de dflux en saison sèche est expliquée largement par la fermeture des stomates, avec des seuils de potentiel hydrique minimum déclenchant cette régulation, très différents entre arbres. Ces résultats suggèrent également l'existence de profondeurs d'enracinement moyen très différentes entre ces arbres, qui permettent à certains de puiser de l'eau dans des horizons profonds quasi-non impactés par la sécheresse.

En SFF, nous observons une tendance à un effet négatif de l'anoxie en saison des pluies sur la transpiration, et un effet positif de la levée de l'anoxie en saison sèche, même si certains arbres subissent alors une deuxième contrainte liée à la sécheresse du sol. Les observations faites sur les espèces communes aux deux habitats illustrent une grande diversité des comportements. Cette diversité contribue en partie à expliquer la richesse spécifique en FTH et tend à confirmer la notion de niche écologique pour expliquer le maintien de cette richesse.

Dans ce travail, nous nous sommes attachés à décrire les variations saisonnières de la transpiration des arbres en réponse aux variations climatiques. Il convient maintenant de s'intéresser plus précisément aux différents processus de réponse et de régulation mis en place par les arbres. Il serait intéressant par exemple de préciser si des différences de production et de libération de ABA dans la sève sont à l'origine des différentes réponses. De plus, des mesures de sensibilité à la cavitation de ces différentes espèces, au niveau des racines ou des branches, permettraient de préciser si ce phénomène est en partie responsable chez certains arbres de la diminution de dflux en saison sèche, sans forcément de lien avec les Ψ_{pd} des arbres.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Après avoir décrit la saisonnalité de la chute des feuilles, nous allons déterminer l'effet de l'âge des feuilles sur la photosynthèse, pour ensuite nous concentrer sur l'analyse de l'influence des facteurs environnementaux sur les échanges gazeux. Enfin, nous comparerons la réponse des arbres aux contraintes hydriques édaphiques de la saison des pluies et de la saison sèche dans deux habitats contrastés du point de vue du drainage de l'eau (TFF vs. SFF).

3.5.1 Périodicité de la chute des feuilles

Une étude regroupant 81 sites de forêt tropicale d'Amérique du sud montre que la chute des feuilles est faiblement corrélée à la saisonnalité des précipitations (Chave *et al.* 2009b). Néanmoins, le rayonnement solaire pourrait être un déclencheur pour la formation de nouvelles feuilles en saison sèche (Myneni *et al.* 2007) ou pour la chute des feuilles en forêt sans saison sèche marquée (Zalamea & Gonzalez 2008). En Guyane Française, Loubry (1994a, b) a étudié la défeuillaison de 92 espèces caducifoliées et observe que le mois de juillet est la période où la défeuillaison est la plus importante (58 espèces), même si certaines espèces peuvent montrer plusieurs épisodes sans feuille par an. Cet auteur a avancé l'hypothèse que la périodicité de la chute des feuilles était liée à la fois à la durée du jour et à un déterminisme endogène, la saison sèche n'aurait quant à elle pas un rôle déterminant sur l'intensité et sur la date de la chute des feuilles.

Depuis la mise en place du suivi de la chute de litière sur le site Guyaflux (2003), nous pouvons constater, sur l'ensemble des parcelles du dispositif, un pic de chute de feuilles au début des saisons sèches (Bonal *et al.* 2008), confirmé en 2007 et 2008 par notre propre suivi (23/08/2007 et 15/09/2008) (Fig. 48). La tendance à une augmentation de la chute des feuilles en début de saison sèche a déjà été évoquée dans d'autres sites Amazoniens (ex. parc national Tapajós) au Brésil (Goulden *et al.* 2004, Hutyria *et al.* 2007). Cependant, nous ne savons pas quelle est la part des feuilles venant des arbres décidus ou sempervirents, ni si la chute des feuilles est suivie par la formation rapide de nouvelles feuilles. Ce comportement annuel de chute de feuilles est cohérent avec les observations de Loubry (1994a) en Guyane Française, où il détermine un intervalle de temps moyen de 12.8 ± 3.7 mois entre deux défeuillaisons.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Nous nous sommes intéressés à évaluer la périodicité du renouvellement des feuilles pour 17 arbres autour de la tour à flux. Grâce à un suivi, toutes les deux semaines, de la phénologie foliaire de ces arbres durant 663 jours (46 observations), nous avons pu observer les chutes et le renouvellement des feuilles des arbres décidus et sempervirents (flushes de nouvelles feuilles). Pour les arbres décidus, nous avons pu calculer que le temps entre le débourrement et la formation des feuilles matures est d'environ 62 ± 12.5 jours ($n = 6$ arbres) (Tab. 17). Cette rapidité de formation des nouvelles feuilles est cohérente avec la courte phase défeuillée qui est en moyenne de 24.5 ± 16 jours sur 330 arbres décidus (Loubry 1994a).

La formation des nouvelles feuilles s'effectue avant la saison sèche pour les espèces décidues (entre 03/04 et le 26/07 en 2007 et entre 29/05 et le 28/08 en 2008) sauf pour un arbre *Sloanea sp.* (18/11). Concernant les espèces sempervirentes ont constaté également un flush de nouvelles feuilles en période de transition (entre le 15/03 et le 07/09 en 2007 et entre 15/05 et le 28/08 en 2008) (Tab. 6, 17). Ce comportement permet aux arbres d'avoir un houppier pleinement développé toute au long de la saison sèche. Cette observation illustre une stratégie originale pour certaines espèces, qui consisterait à tirer profit des bonnes conditions d'ensoleillement durant cette période (fort rayonnement lié à une faible couverture nuageuse) grâce à des feuilles nouvellement matures (Borchert 2002).

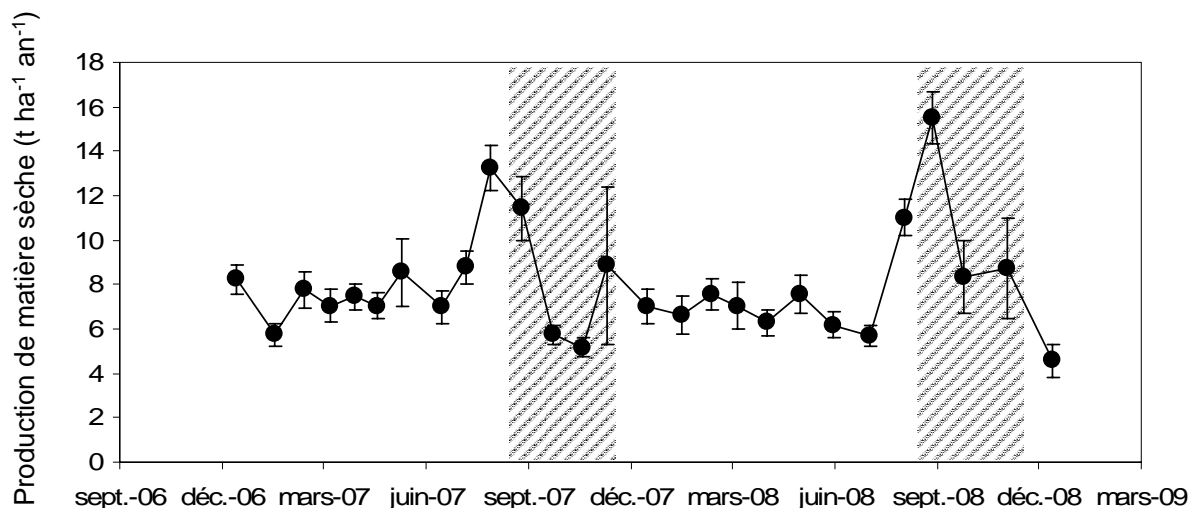


Figure 48 : Evolution de la production de litière ($t\ ha^{-1}\ an^{-1}$) sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation. Chaque point est la moyenne de la production de la litière des 10 parcelles Guyaflux ($\pm SE$). Les zones hachurées représentent les saisons sèches.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Tableau 17 : Périodes des différents événements phénologiques (chute de feuilles, nouvelles feuilles) des arbres accessibles depuis la tour à flux. Le temps de maturation indique le nombre de jours estimé pour la formation de feuilles matures après le débourrement.

N.B. : Gg15, Lh12, Lh19, Oa5, Is16, Hb14 sont des espèces sempervirentes mais avec des flushes de nouvelles feuilles.

Espèce	code	Date de chute de feuilles en		Date de nouvelles pousses		Temps de maturation (jours)
		2008	2007	2008	2007	
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg4	06/06		12/06		63
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg6	20/08	03/04	28/08		42
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg17	20/08	16/04	28/08		29
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dg7	29/05		29/05		118
<i>Goupia glabra</i>	Gg15		15/03	15/05		
<i>Hirtella bicornis</i>	Hb14		07/09	14/08		
<i>Iryanthera sagotiana</i>	Is16		27/06			
<i>Licania heteromorpha</i>	Lh12	11/09	26/07	14/08		41
<i>Licania heteromorpha</i>	Lh19		26/07	28/08		
<i>Oxandra asbecki</i>	Oa5		23/08	15/05		
<i>Oxandra asbecki</i>	Oa11					
<i>Recordoxylon speciosum</i>	Rs8	01/07	13/07	16/07		56
<i>Slonea sp.</i>	S9	18/11		18/11		
<i>Vantaea sp.</i>	V3					
<i>Vouacapoua americana</i>	Va10	28/08	26/07	28/08		68

La distribution de différents écotypes en FTH dépendrait du régime des précipitations et du type de sol (Borchert 1994a, b, 1999). Suivant la classification de Borchert (1994a), la FTH de Guyane Française serait principalement composée par des arbres de type « leaf-exchanging species » qui sont prédominants dans les forêts sempervirentes comportant une saison sèche, comme au Panama (Wright & Cornejo 1990) ou dans l'Est de l'Amazonie (Nepstad *et al.* 1994). La rapidité à renouveler le feuillage des houppiers et la grande variabilité intra et interspécifique de la période de chute des feuilles au cours de l'année (Loubry 1994a b) contribuent à l'absence de saisonnalité de l'indice foliaire (LAI) en Guyane (Bonal *et al.* 2008).

Conclusion

Nous confirmons que le renouvellement des houppiers des espèces décidues et le flush des espèces sempervirentes se déroule principalement avant la saison sèche. En effet, nous observons un pic global de chute de feuilles à l'échelle de la communauté en début de saison sèche, à la fois pour les arbres de TFF et SFF, témoigne que ce phénomène n'est pas simplement une réponse aux conditions hydriques édaphiques. Nous pouvons avancer l'hypothèse d'une rythmicité liée à des facteurs endogènes (déterminisme génétique suggéré par Loubry (1994a)) et/ou à la variation de la durée du jour et de la nuit au cours de l'année, bien que celle-ci soit faible en Guyane Française (environ 35 minutes), ou encore au fort rayonnement du mois de septembre (comme suggéré par Zalamea & Gonzalez 2008).

3.5.2 Variations saisonnières des flux

Afin de pouvoir analyser l'évolution individuelle (par arbre) de Amax et Rf au cours de la saison sèche, nous utilisons le taux relatif de variation de ces traits par rapport à la valeur de la fin de la saison des pluies ($\text{flux}_i\% = (\text{flux}_i/\text{flux}_{30\text{juin}})*100$). La majorité des arbres montre une diminution de Amax entre la saison des pluies et la fin de la saison sèche, en moyenne de l'ordre de 18.8 % et 25.7 % en fin de saison sèche 2007 (pour 8 arbres sur 10) et 2008 (pour 12 arbres sur 14), respectivement (Fig. 49). Ce phénomène touche à la fois les arbres dominants et dominés. De plus, on remarque une augmentation de 29.2 % de l'assimilation pour la majorité des arbres (12 arbres sur 14) au retour des premières pluies début décembre.

La respiration foliaire (Rf) montre également une diminution pour la majorité des arbres (7 arbres sur 10 en 2007 et 9 arbres sur 14 en 2008) (Fig. 50). La diminution de Rf en moyenne est proportionnellement du même ordre de grandeur que l'assimilation, avec 18.4 % en 2007, mais plus faible avec 3.5 % en 2008. Nous constatons également que la moitié des arbres montre une respiration foliaire plus faible au mois de mai par rapport à la valeur de fin juin de l'année 2008.

Sur l'ensemble des arbres que nous avons étudiés en TFF, nous observons en moyenne une diminution de 18.8 % de Amax (n = 63 ; 70 % des arbres qui ont montré une diminution) et une augmentation de 7.3 % pour Rf (n = 63 ; 46 % des arbres qui ont montré une augmentation) entre la saison des pluies et la saison sèche 2008.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Nos résultats mettent également en avant la grande variabilité intra spécifique de la respiration foliaire au cours des saisons, par exemple pour *D. guianensis*. Nous observons deux *D. guianensis* (Dg6 et Dg7) qui exposent des valeurs de Rf toujours supérieures (excepté Dg6 pour la valeur du 10/10/2007 avec 91.8 %) à celles considérées comme maximum (juin). Les deux autres *D. guianensis* (dominants) ont des comportements très différents : Dg4 a des valeurs de Rf toujours inférieures à celles du mois de juin, alors que Dg17 montre une très faible variation saisonnière.

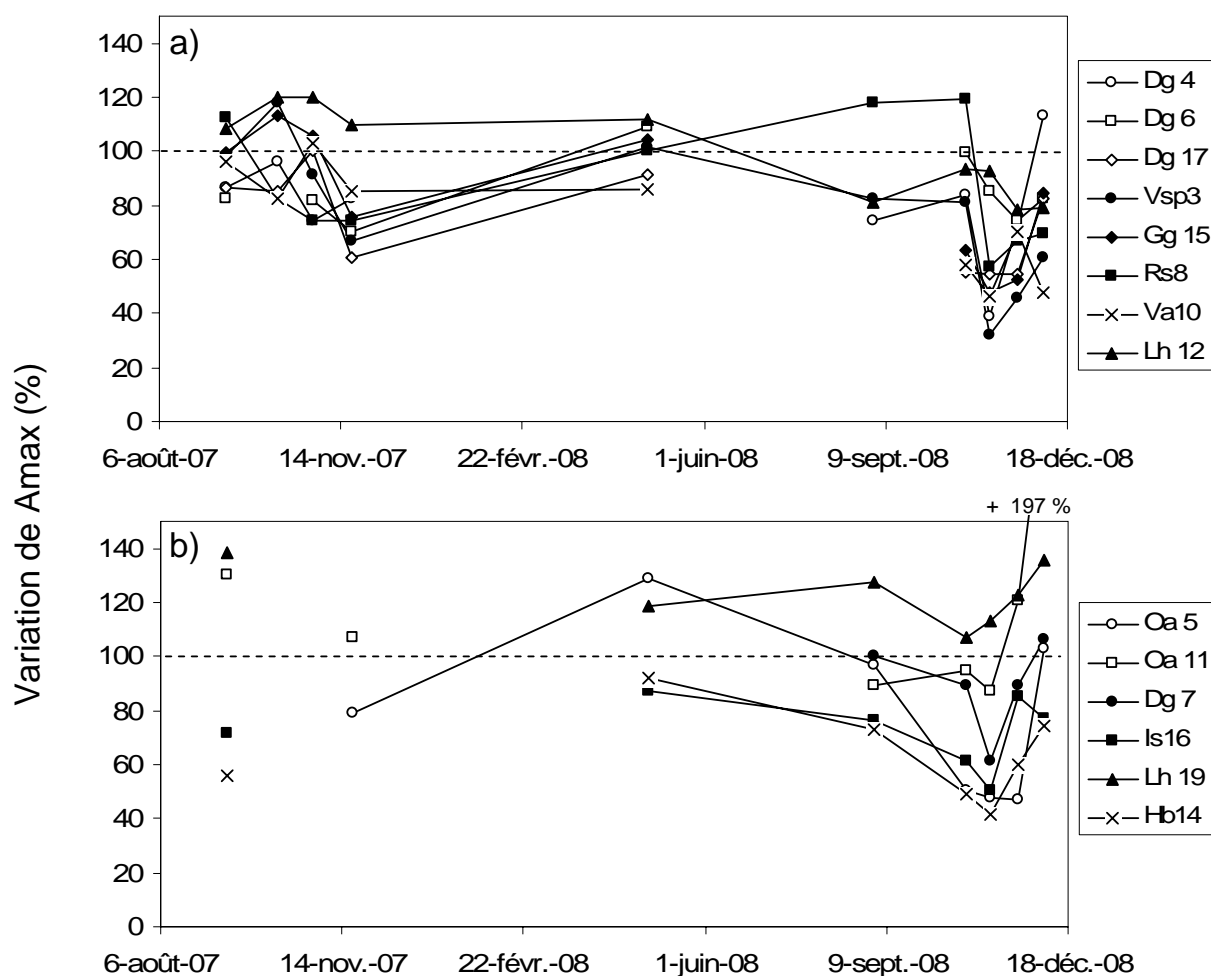


Figure 49 : Pourcentage de variation de l'assimilation non-limitante en lumière (Amax) par rapport aux mesures en fin de saison des pluies (30 juin 2008). A) les arbres dominants, b) les arbres dominés.

N.B. la valeur du 5 décembre 2008 pour Oa 11 n'est pas représentée sur le graphique (+197 %)

Les codes des espèces sont les suivants : *Dicorynia guianensis* (Dg4, Dg6, Dg7, Dg17), *Vantanea sp.* (Vsp3), *Goupia glabra* (Gg15), *Recordoxylon speciosum* (Rs8), *Vouacapoua americana* (Va10), *Iryanthera sagotiana* (Is16), *Licania heteromorpha* (Lh12, Lh19), *Hirtella bicornis* (Hb14), *Oxandra asbecki* (Ox11, Ox5).

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

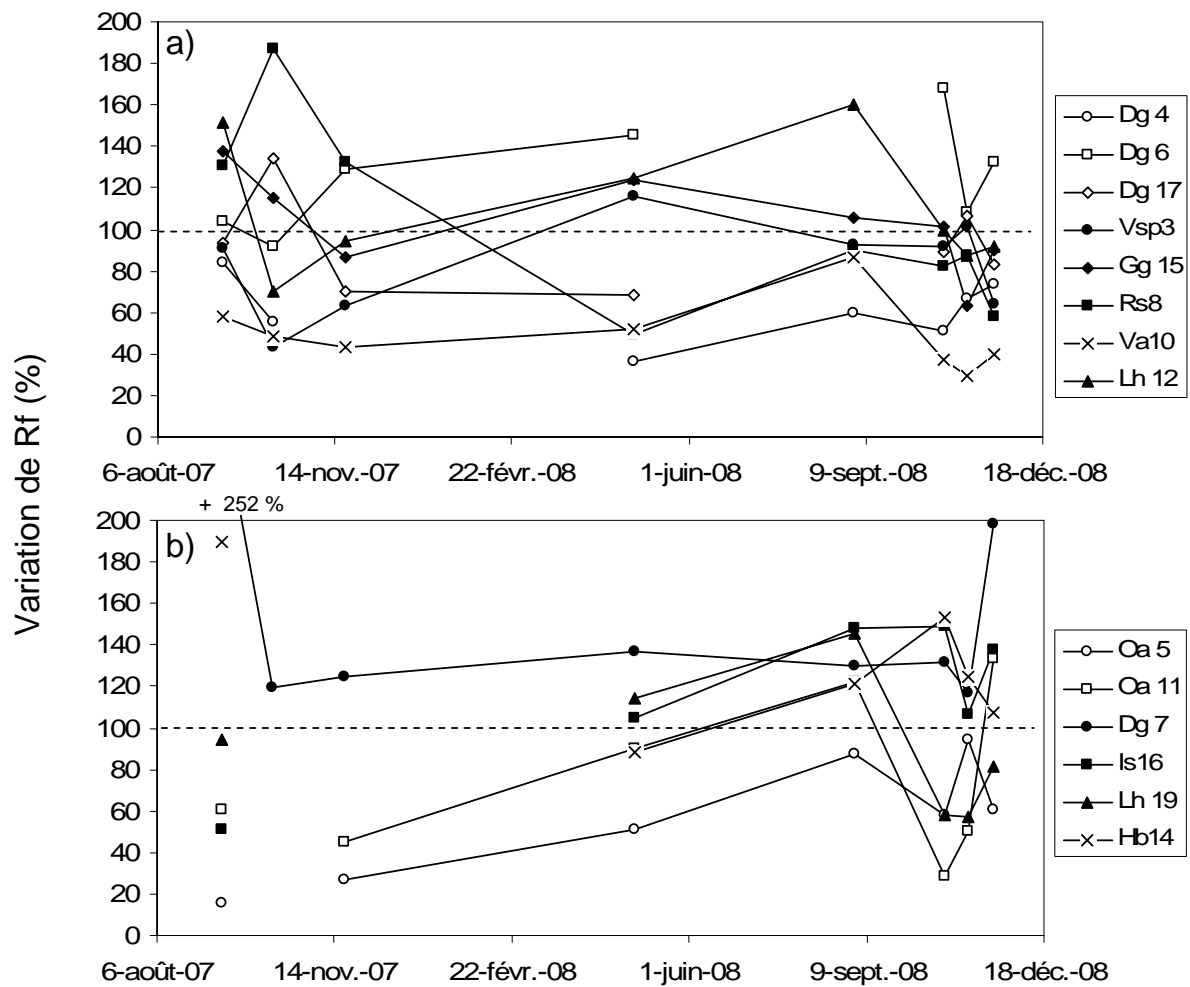


Figure 50 : Pourcentage de variation de la respiration foliaire (Rf) par rapport aux mesures en fin de saison des pluies (30 juin 2008). a) les arbres dominants, b) les arbres dominés. N.B. la valeur du 12 septembre 2007 pour Dg 7 n'est pas représentée sur le graphique (+ 252 %).

Conclusion

Nous avons mis en évidence une large variabilité entre arbres des variations saisonnières de Amax et Rf, même si une majorité semble montrer une diminution de Amax au cours de la saison sèche et une forte augmentation au retour des pluies. Sur l'ensemble des arbres mesurés, Rf montre en moyenne une faible diminution en saison sèche, avec une petite majorité d'arbres qui exposent une diminution. Ce constat est cohérent avec la synthèse de Atkyn & Macherel (2009) qui répertorie que seulement 30 % des espèces (13 sur 40) montrent une diminution de Rf en conditions de sécheresse.

3.5.3 Relation entre la phénologie foliaire et les traits fonctionnels

De nombreuses études ont mis en évidence une diminution de A_{max} avec l'âge des feuilles. Cette relation pouvant être liée également à une diminution de l'azote foliaire (Field & Mooney 1983, Poorter & Bongers 2006, Reich *et al.* 1991b, 2009b). Nous cherchons à tester ici si la photosynthèse en lumière non limitante (A_{max}) et la teneur en azote montrent une grande variabilité au cours des premiers mois du stade « feuille mature ». Etant donné la longue durée de vie des feuilles en FTH (souvent supérieure à deux ans) (Coste 2008, Reich *et al.* 2004), nous pouvons supposer que les mesures d'échanges gazeux durant les premières semaines du stade mature devraient montrer un fonctionnement maximal.

Nos mesures d'échanges gazeux sont effectuées sur les 120 premiers jours du stade « feuilles matures », soit environ 180 jours depuis le débourrement. Nos résultats montrent qu'au stade « feuille mature », les valeurs de A_{max} et de R_f sont variables au cours du temps (Fig. 51), ce qui suggère que les conditions environnementales au cours de la saison sèche ont engendré une modification du fonctionnement foliaire. On observe pour la majorité des arbres (6 sur 7) une inflexion de A_{max} durant la saison sèche 2008, suivie d'une augmentation de A_{max} (Fig. 51a, c). En revanche, le pattern de R_f est moins clair : 4 arbres sur 7 exposent une légère diminution à la fin de la saison sèche (Fig. 51b, d).

En revanche, les variations de la teneur en azote foliaire sont faibles au cours des saisons (Fig. 52), ce qui confirme que nous mesurons des feuilles qui ont à la fois fini leur développement mais qui n'ont pas commencé leur sénescence.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

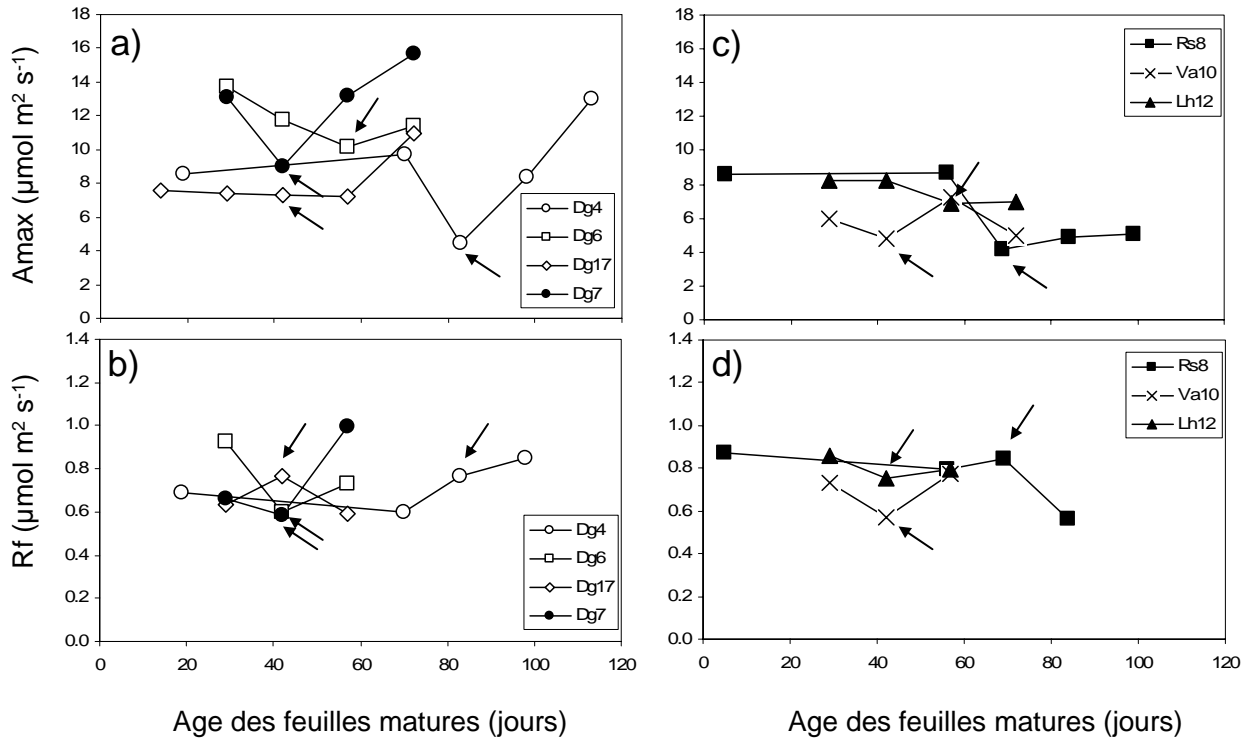


Figure 51 : Suivi de l'assimilation en lumière non limitante (A_{max} ; a – c) et de la respiration foliaire (R_f ; b – c) pour le stade de feuille mature pour les arbres accessibles depuis la tour à flux. Les flèches indiquent la fin de la saison sèche 2008. La maturité des feuilles est apparue à différents moments de la saison sèche.

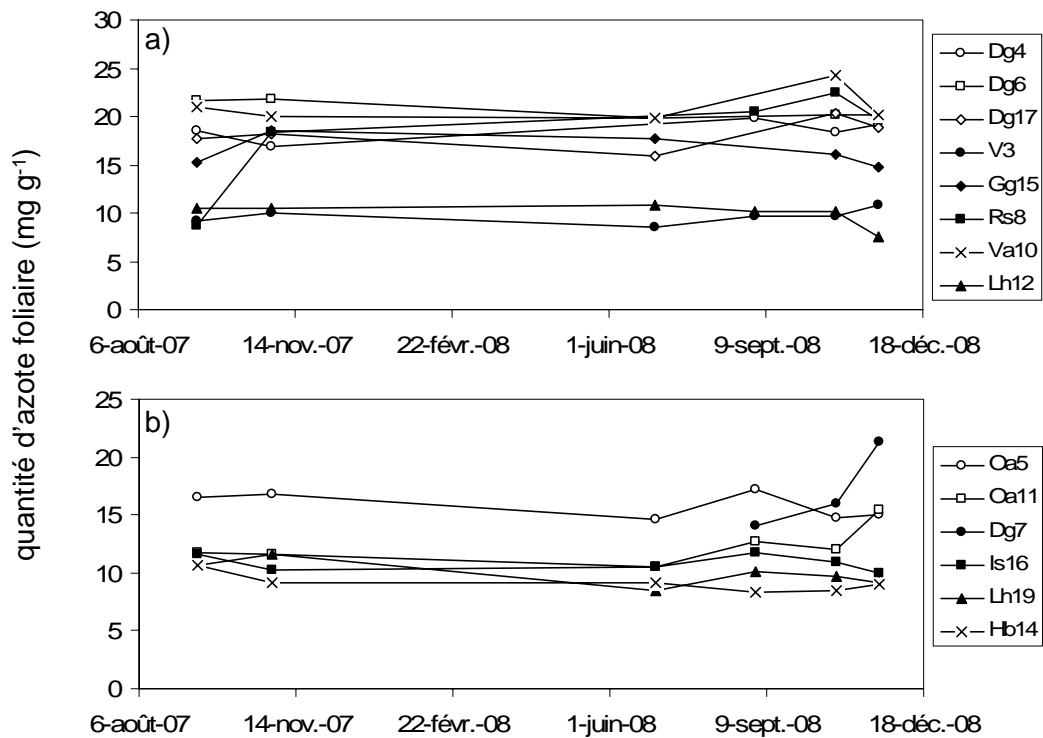


Figure 52 : Evolution de la quantité d'azote foliaire pour les arbres accessibles depuis la tour à flux. a) les arbres dominants, b) les arbres dominés.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Ceci nous amène à supposer que les variations que nous pouvons enregistrer de Amax au cours de la saison sèche sont expliquées principalement par les facteurs environnementaux, et non par un effet lié à l'âge des feuilles. De plus, nos résultats tendent à confirmer que la diminution de la photosynthèse (vitesse de carboxylation) n'est pas reliée à la teneur en azote au cours d'une saison sèche (Wilson *et al.* 2000, Grassi *et al.* 2005).

Enfin, nos résultats montrent que la stratégie de renouvellement du feuillage avant la saison sèche, ne semble pas permettre aux arbres de limiter l'effet de celle-ci sur le fonctionnement photosynthétique foliaire, comme suggéré par Borchert (2002).

Conclusion

Le renouvellement du houppier pour les espèces décidues et le flush pour les espèces sempervirentes au début de la saison sèche ne semblent pas correspondre à un stress hydrique. Néanmoins, cette stratégie ne contribue pas à leur éviter de subir le stress hydrique potentiel provoqué par la saison sèche. Les conditions environnementales de la saison sèche engendrent une diminution de l'assimilation pour la majorité des arbres malgré le potentiel optimum de fonctionnement des jeunes feuilles matures.

En revanche, l'augmentation rapide de l'assimilation au retour des pluies (sauf Dg17, Rs8 et Lh12) peut être facilitée par ce stade phénologique qui pourrait être plus réceptif au retour des pluies. En effet, les arbres montrent une bonne résilience suite aux premières pluies, ce qui suggère que (i) l'appareil photosynthétique n'est pas endommagé et que (ii) le facteur limitant devait être le déficit hydrique du sol. Le comportement de la respiration est beaucoup moins clair, la respiration semble être efficace tout au long de la durée de vie des feuilles au stade mature et être peu sensible aux conditions de la saison sèche.

Nous n'avons pas suivi l'assimilation jusqu'à des stades phénologiques très avancés, mais il semble clair que l'assimilation serait également affectée sur des feuilles vieillissantes, voire sénescents (Reich *et al.* 1991b).

3.5.4 Influence des variables environnementales

Chaves *et al.* (2003) exposent, dans leur synthèse, les différents mécanismes mis en place par les végétaux en réponse à une contrainte hydrique (Fig. 3). Les conditions de sécheresses édaphiques peuvent engendrer rapidement un signal hormonal provenant des racines qui provoque généralement une fermeture des stomates et donc une diminution de l'assimilation de CO₂. A long terme, la contrainte hydrique peut provoquer une diminution de la croissance,

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

une réduction de la surface transpiratoire et une augmentation du ratio racine/tige. La fermeture des stomates, en réponse à cette contrainte hydrique, permet de limiter les pertes en eau, ce qui engendre également une diminution de l'assimilation. Cependant, la régulation stomatique dépend également des variations de VPD (Granier *et al.* 1992, Meinzer *et al.* 1993), cette sensibilité pouvant être accentuée en condition de sol sec (Thomas & Eamus 1999, Kocher *et al.* 2009). La régulation de la conductance stomatique (g_s) est de ce fait à la fois sous le contrôle des signaux chimiques et hydrauliques ; cependant, leur importance relative est encore largement débattue (Chaves *et al.* 2003). Il paraît plus probable que la régulation stomatique soit issue des signaux chimiques en réponse à une diminution de la teneur en eau du sol et à une augmentation du VPD. Néanmoins, la diminution de l'assimilation n'est pas toujours causée par la régulation stomatique (Lawlor & Cornic 2002, Lawlor 2002, Tezara *et al.* 1999) mais peut également l'être par une inhibition de la fabrication des complexes protéiques enzymatiques (ATP synthase) ou par une diminution de l'activité de la Rubisco (Parry *et al.* 2002).

Il existe peu d'informations sur les variations saisonnières de la respiration foliaire. A court terme, la respiration est en général sensible aux variations de température (Atkin *et al.* 2005), mais, à long terme, elle peut montrer une acclimatation (Atkin & Tjoelker 2003, Ow *et al.* 2010). Ow *et al.* (2010) démontrent que les variations saisonnières de R_f pour *Pinus radiata* et *Populus deltoides* sont corrélées aux minimums de la température de l'air des trois jours qui précèdent la mesure. Cependant, les comportements de la respiration foliaire face à des conditions de déficit hydriques sont fortuits (Atkin & Macherel 2009). A notre connaissance, il n'existe que deux études qui aient étudié les variations saisonnières de R_f en FTH (Metcalf *et al.* 2010, Miranda *et al.* 2005). Miranda *et al.* (2005) proposent que l'augmentation de R_f en saison sèche pourrait être expliquée par une augmentation de la photorespiration. De plus, ils suggèrent que le faible potentiel hydrique des feuilles en saison sèche contribue à engendrer cette forte photorespiration. Par ailleurs, Metcalf *et al.* (2010) ne montrent aucune différence de R_f entre les saisons sèches et les saisons des pluies au Brésil.

Nous faisons l'hypothèse que les arbres de la canopée, dont le système racinaire est confronté à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche, devraient montrer une diminution de leur activité photosynthétique. En revanche, la respiration foliaire pourrait répondre différemment suivant les espèces et le niveau de stress (Atkin & Macherel 2009). Comme discuté dans le chapitre 3.2., la proportion des arbres susceptibles d'être impactés par la

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

diminution de la teneur en eau dépend de leur profondeur d'enracinement (surface et/ou profondeur) (Fig. 28).

Nous observons que les fortes variations (diminution, augmentation) de Amax se produisent principalement en fin de saison sèche (Fig. 49). Ces variations peuvent être expliquées à la fois par le fort déficit hydrique du sol et par les premières pluies. L'augmentation rapide début décembre de Amax montre que les premières pluies (41.4 mm) sont en quantité suffisante pour permettre aux arbres de prélever de l'eau avec une tension hydrique plus faible, alors que l'eau n'est pas arrivée en profondeur. Ceci pourrait permettre de stopper les mécanismes régulateurs mis en place durant la sécheresse et permettre un fonctionnement photosynthétique non contraint. Il est possible que ce comportement puisse également expliquer, dans une moindre mesure, la légère augmentation de Amax apparue le 20 novembre, alors qu'il n'est tombé que 4.6 mm de pluie.

Afin d'appréhender l'influence des variations de la teneur en eau du sol sur le Amax et le Rf, nous utilisons un modèle linéaire mixte prenant comme effet fixe l'humidité du sol à 10 cm et également sur l'ensemble du premier mètre de sol (ISWC100), et comme effet aléatoire les arbres.

Nous obtenons un effet significatif des variations des teneurs en eau à 10 cm de profondeur et également sur l'ensemble du premier mètre de sol pour Amax ($p < 0.0001$), mais pas pour Rf ($p = 0.11$ et $p = 0.06$, respectivement), pour les 14 arbres accessibles depuis la tour à flux. Le meilleur modèle pour le Amax est celui comprenant les variations de la teneur en eau sur le premier mètre (AIC = 559.5 contre 572.5). De plus, les arbres dominants et dominés montrent le même comportement de Amax vis-à-vis des variations de ISWC100, ce qui suggère que l'enracinement n'est pas lié à la stature de l'arbre.

Dans un deuxième temps, nous avons confronté les valeurs de Amax avec les valeurs de potentiel de base pour la totalité des campagnes, dans le but de préciser le déficit hydrique ressenti par les arbres (Fig. 53). Nous obtenons 4 groupes de comportement différents : a) deux arbres (les deux *O. asbeckii* : Oa5 et Oa11) montrent une forte diminution de Amax en relation avec une diminution de leurs potentiels de base, b) deux arbres (les deux *L. heteromorpha* : Lh12 et Lh19) ont une assez faible variation de Amax et de leur potentiel de base, c) 3 arbres (Dg4, V3, Dg6) montrent une diminution de Amax sans diminution notable de leur potentiel de base et d) 5 arbres présentent de fortes diminutions de Amax en relation

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

avec une faible diminution de leur potentiel de base. Ces résultats suggèrent des comportements très différents entre les arbres, que l'on peut attribuer à des différences dans la profondeur d'enracinement.

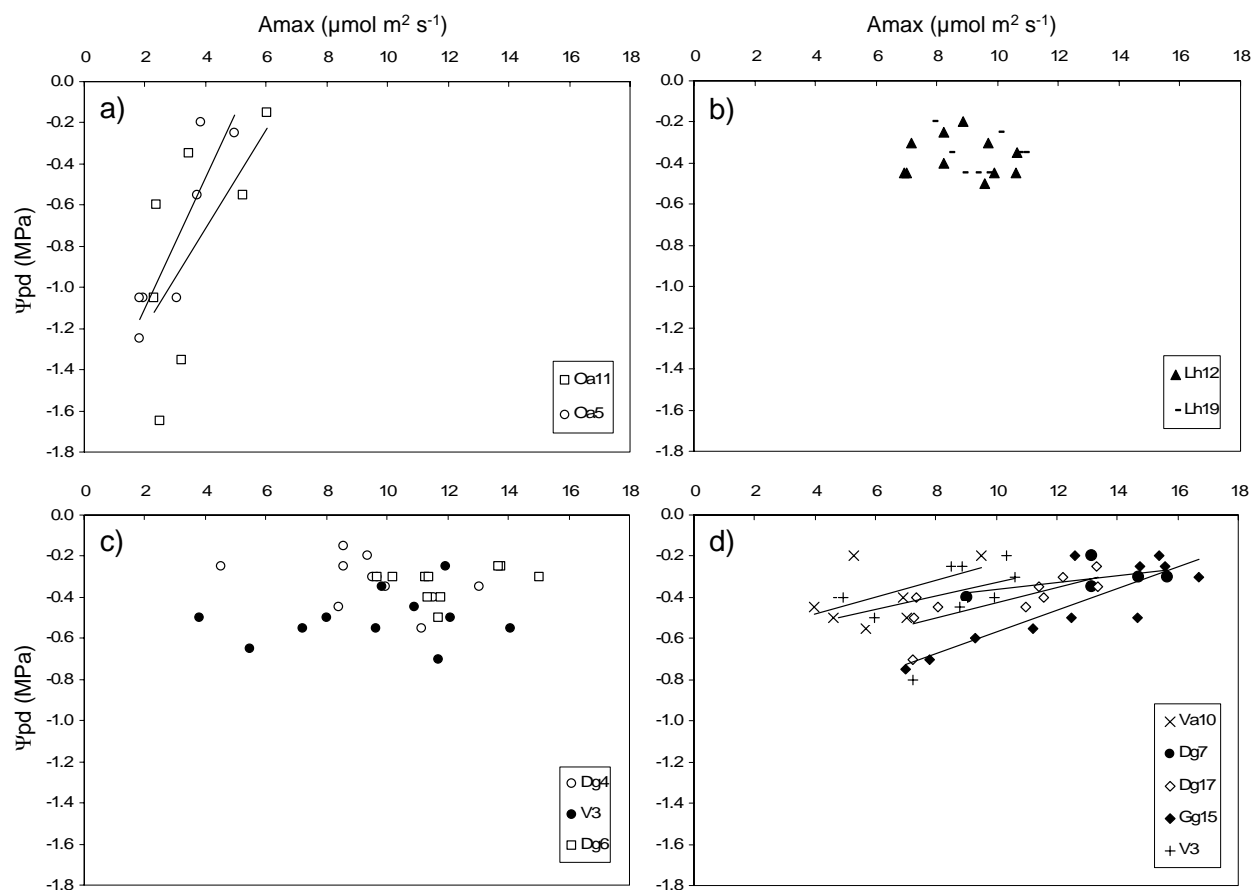


Figure 53 : Relation entre l'assimilation en lumière non limitante (A_{max}) et les potentiels hydriques de base (Ψ_{pd}) au cours de l'année 2007 et 2008 pour différents comportements : a) les arbres qui montrent une forte diminution de A_{max} en fonction de la diminution de Ψ_{pd} , b) les arbres qui montrent de faible variation de A_{max} et de Ψ_{pd} , c) les arbres qui montrent une diminution de A_{max} et une faible variation de Ψ_{pd} , d) les arbres qui montrent une faible diminution de A_{max} en relation avec une faible diminution de Ψ_{pd} .

En effet, les *O. asbeckii* semblent avoir un enracinement superficiel puisqu'ils montrent une forte diminution de leurs potentiels de base. De plus, durant la saison sèche, ils montrent également une diminution de leur photosynthèse ce qui suggère une absence de mécanisme permettant de limiter l'impact de la saison sèche. Ce comportement correspond à notre hypothèse 1 (Fig. 28).

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

En revanche, les *L. heteromorpha* ne semblent pas impactés par la saison sèche, ce qui suggère un enracinement suffisamment profond pour « éviter » les contraintes hydriques. Ces arbres correspondraient à notre hypothèse 2.

Enfin, pour les deux autres groupes d'arbres (Fig. 53c, d), on peut supposer également un enracinement profond étant donné les faibles variations du potentiel de base. Néanmoins, pour ces deux groupes d'arbres, il est possible que les conditions de la saison sèche affectent le fonctionnement des arbres puisque l'on observe une diminution de la photosynthèse en relation avec une faible diminution du potentiel de base (Fig. 53d), ce qui suggère une forte sensibilité de ces arbres à une diminution, même faible, de la teneur en eau du sol. Ces arbres correspondraient à notre hypothèse 3.

Concernant R_f , nous n'observons pas, contrairement à la précédente étude en FTH de Miranda *et al.* (2005), d'augmentation en saison sèche. Miranda *et al.* (2005) ont mesuré la respiration des feuilles à la suite d'une courbe de réponse à la lumière, allant de 2000 à 0 μmol de photons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ce qui pourrait expliquer la présence d'une photorespiration résiduelle qui participerait à produire un fort R_f . Étant donné que nous avons mesuré des feuilles coupées qui ont été stockées dans le noir pendant plusieurs heures, nous pouvons supposer que nous n'enregistrons pas de photorespiration issue directement des forts éclaircissements (Chazdon & Pearcy 1986).

Une fois cet effet lumineux écarté, nous avons voulu analyser si les variations saisonnières de R_f étaient corrélées ou non aux variations saisonnières de Ψ_{pd} . Au cours de l'expérimentation, nous n'observons pas de relation significative entre R_f et les potentiels hydriques de base (Fig. 54). Le regroupement des arbres selon le comportement de A_{max} en saison sèche, ne permet pas de dégager des patterns distincts de la respiration foliaire. Ces résultats suggèrent que la respiration foliaire est peu sensible à la diminution de la disponibilité en eau du sol et nous pouvons supposer un seuil de tolérance à la sécheresse qui serait plus important pour ce flux.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

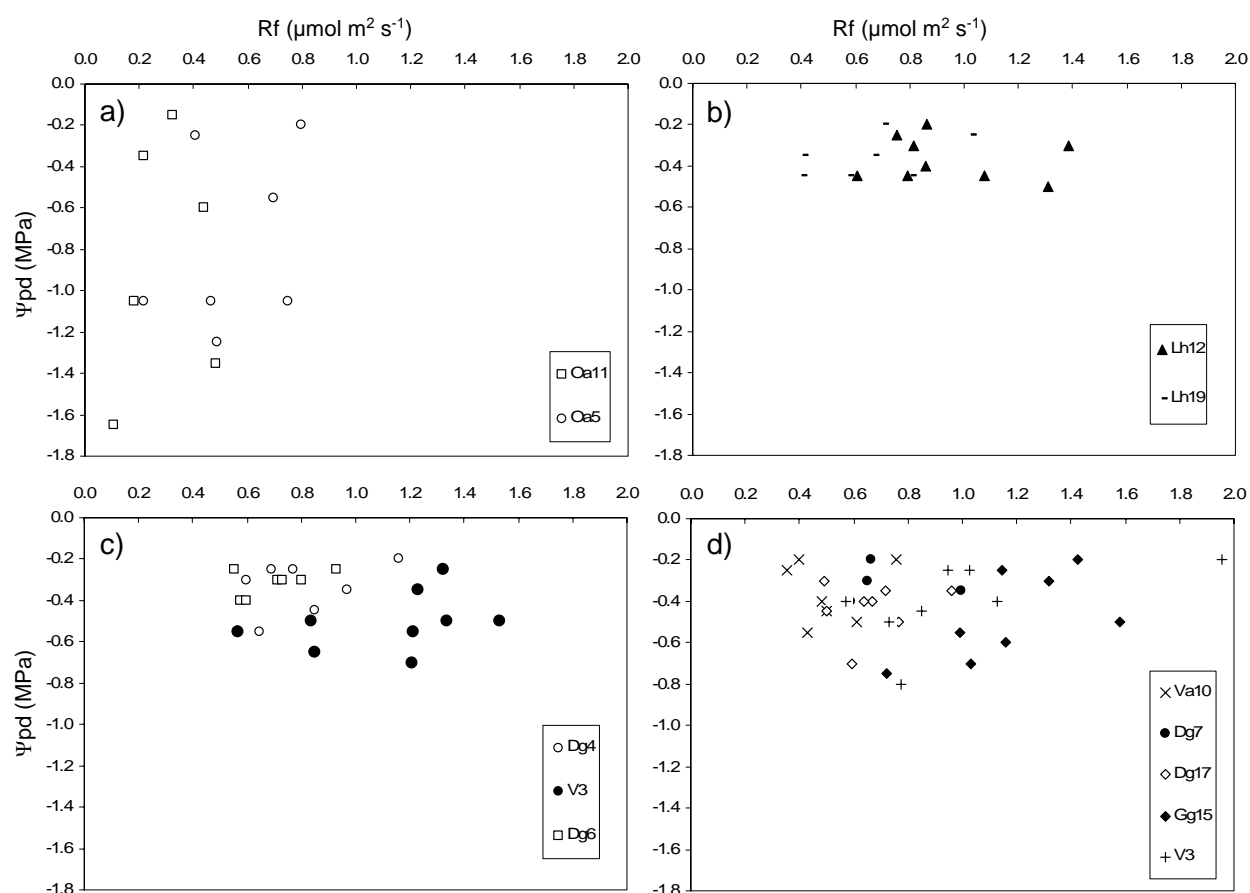


Figure 54: Relation entre la respiration foliaire (R_f) et les potentiels hydriques de base (Ψ_{pd}) au cours de l'année 2007 et 2008. Le regroupement des arbres est le même que celui effectué pour le Amax (Fig. 52).

Influence de la conductance stomatique (g_s) sur les variations saisonnières de Amax

Suite à ces premiers résultats, nous souhaitons préciser la nature du mécanisme qui pourrait expliquer la diminution de Amax en conditions de fortes contraintes hydriques (Fig. 53a) et également en conditions de très faibles contraintes hydriques (Fig. 53d). Pour ces mêmes arbres, nous avons mesuré la conductance stomatique en saison des pluies et en fin de saison sèche. Nous constatons dans un premier temps que la corrélation entre Amax et la conductance stomatique est conservée pour les deux saisons, sur l'ensemble des arbres (Fig. 55). Nous observons une diminution de g_s (de 51 % en moyenne) pour 11 arbres entre la saison des pluies et la saison sèche 2008, et seuls 2 arbres enregistrent une augmentation au cours de cette période (Fig. 56). Ces résultats suggèrent donc que pour la majorité des arbres

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

la diminution de A_{max} est en partie expliquée par la diminution de la conductance stomatique.

Cependant, il faut noter une grande variabilité de la réponse des stomates, avec une régulation plus ou moins efficace, suggérant des sensibilités différentes pour ces arbres. Cette sensibilité pourrait être expliquée par les différents enracinements des arbres comme nous l'avons évoqué dans le chapitre 3.2 (Fig. 28).

Le fait que l'on observe, pour les *O. asbeckii*, une régulation stomatique (diminution de la conductance stomatique) tend à modérer leur stratégie de résistance (hypothèse 1) à la sécheresse et correspondrait plutôt à une « tentative » de limitation de la perte en eau mais qui ne serait pas suffisante étant donné la forte diminution des potentiels minimums (-2.35 et -2.55 MPa). Ces deux arbres pourraient être considérés comme ayant un comportement anisohydrique « modifié » comportant une faible régulation stomatique. De plus, ils possèdent un aubier très dense (0.92 et 0.95 g cm⁻³) ce qui pourrait participer à une bonne résistance à la sécheresse. Cependant, il faut noter que la relation entre la résistance à la cavitation et la densité de l'aubier n'est pas généralisable en FTH (Sandra Patiño, pers. comm.) et pourrait dépendre d'autres facteurs (renforcement des parois, par exemple).

Le comportement des *L. heteromorpha* correspondrait à notre hypothèse 2. Ces arbres ne semblent pas affectés par la saison sèche, nous n'observons pas de fortes diminutions de A_{max} et de leur potentiel de base mais par contre nous constatons une augmentation de leur conductance stomatique (Fig. 56). L'ensemble de ces comportements tendent à supposer un fort enracinement de ces deux arbres leur permettant « d'éviter » les conditions de saison sèche et d'avoir un fonctionnement non limité hydriquement.

Pour les autres arbres (notre hypothèse 3 ; Fig. 53c, d) nous observons une certaine sensibilité à la saison sèche, avec une diminution de A_{max} et de g_s . Nous pouvons faire l'hypothèse que les arbres en d) pourraient développer une plus grande sensibilité que les arbres en c). Cette différence pourrait venir d'une proportion de racines en surface plus importante et/ou une activation plus précoce d'un messenger chimique (e. g. ABA).

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

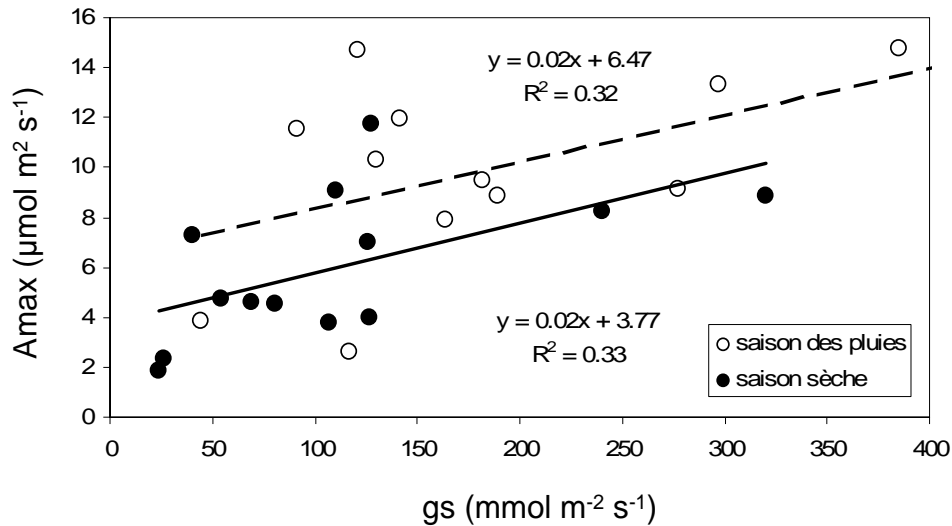


Figure 55 : Relation entre l'assimilation en lumière non limitante (A_{max}) et la conductance stomatique (g_s) pour l'ensemble des arbres accessibles depuis la tour à flux ($n = 13$) en saison des pluies 2008 et en saison sèche 2008.

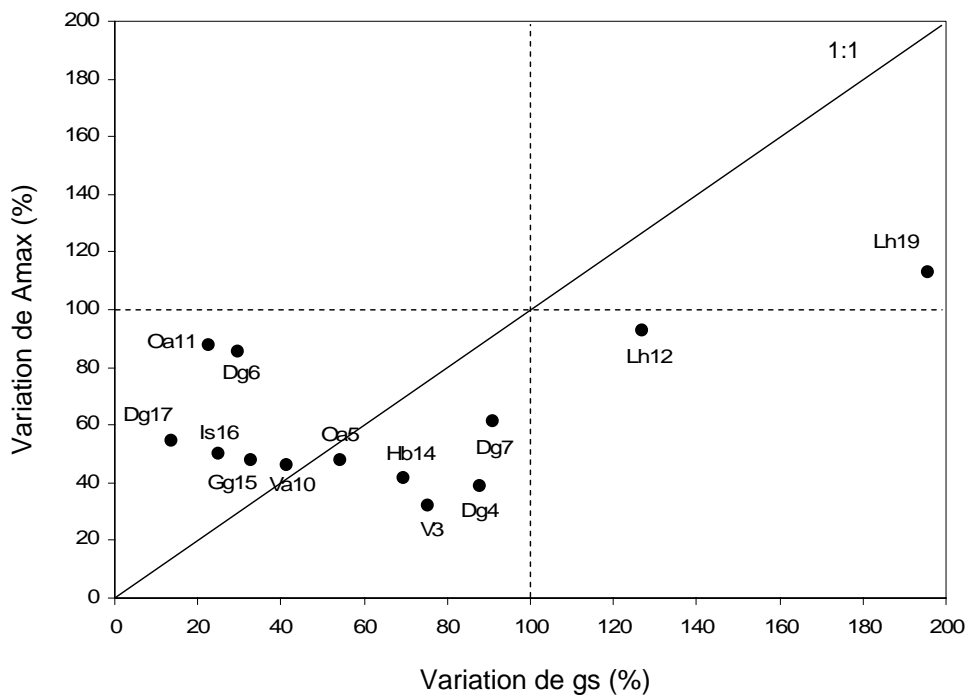


Figure 56 : Relation entre le pourcentage de variation de l'assimilation en lumière non limitante (A_{max}) et le pourcentage de variation de la conductance stomatique (g_s) en saison sèche par rapport à la saison des pluies (%). Les codes des espèces sont indiqués dans la figure 48.

Les arbres inférieurs à 100 % (droite pointillée) montrent des flux plus faibles en saison sèche.

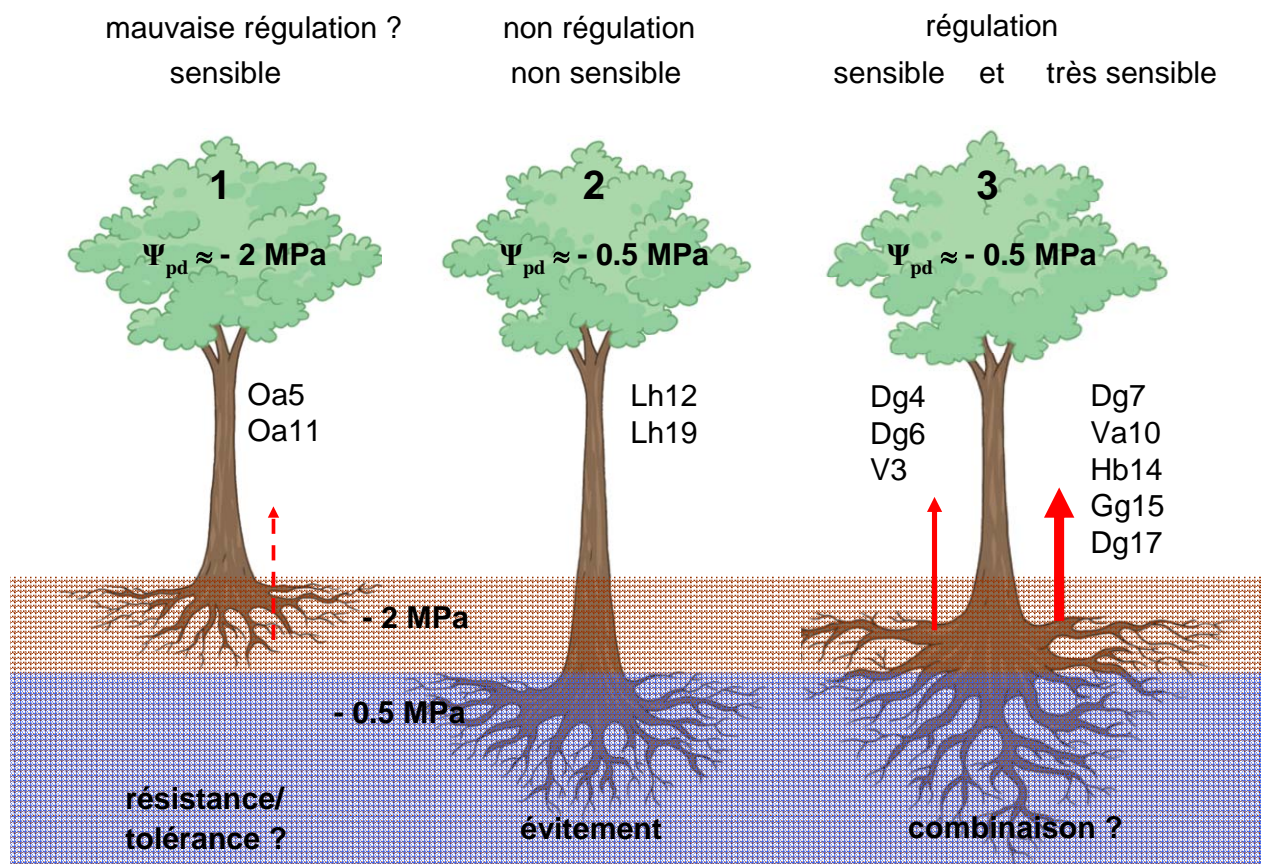


Figure 57 : Les 3 hypothèses de réponses des arbres de la canopée aux conditions de la saison sèche :

1. les arbres possédant principalement des racines en surface, dans l'horizon de sol comprenant de fortes diminutions de la teneur en eau. Ces arbres montrent une diminution de A_{max} , de Ψ_{pd} et de g_s .
2. les arbres possédant des racines profondes leur permettant d'accéder au sol humide. Ces arbres ne sont pas soumis aux conditions de sécheresse.
3. les arbres possédant des racines en surface et en profondeur. Ces arbres exposent une forte sensibilité aux conditions de sécheresse en surface. Ces arbres montrent des diminutions de A_{max} et de g_s en relation avec les diminutions de Ψ_{pd} , même faibles.

Pour chaque arbre nous montrons la mise en place ou non d'une régulation stomatique et également la sensibilité à la saison sèche.

Les flèches rouges indiquent le « signal de sécheresse » (déclenchement de la régulation stomatique) émis par les racines de surface. L'épaisseur des flèches représente l'importance du signal. Les espèces que nous pouvons classer dans ces trois hypothèses sont indiquées par les codes proches du tronc (voir Fig. 48 pour le nom des espèces).

Conclusion

Une proportion importante d'arbres de la canopée est sensible aux variations de la teneur en eau du sol. En saison sèche, nous observons une diminution de la photosynthèse en lumière non limitante pour la plupart de ces arbres. En revanche, les mécanismes respiratoires foliaires ne semblent pas répondre de façon significative aux variations de SWC. Nos résultats suggèrent donc un seuil de sensibilité différent de la photosynthèse et de la respiration à la diminution de la disponibilité en eau du sol. Il est probable que ce seuil de tolérance dépende de processus distincts entre Amax et Rf. Récemment, Metcalfe *et al.* (2010) ont constaté une augmentation de Rf après une longue période de sécheresse imposée (exclusion partielle de l'eau sur une parcelle en FTH pendant 5 ans), suggérant que les processus à l'origine de la respiration foliaire sont peu sensibles à de relativement courtes conditions de sécheresse.

La diminution de Amax en saison sèche semble liée en partie à la régulation stomatique, mais il n'est pas exclu que la sécheresse édaphique impacte également les processus photosynthétiques indépendamment de la régulation stomatique. Par ailleurs, nous avons observé qu'en saison sèche, une partie des arbres de la canopée semble maintenir une valeur relativement constante d'efficacité d'utilisation de l'eau, par une diminution de Amax et de g_s . En revanche, certains arbres (Lh 12 et Lh 19) tendent à montrer une diminution de leur efficacité d'utilisation de l'eau (faible variation de Amax et forte augmentation de g_s). Une étude précédente avait suggéré une forte augmentation de WUE en saison sèche en FTH (Bonal *et al.* 2000b). Nos observations sur les arbres de la canopée modèrent donc ces conclusions et proposent la présence de différents seuils de sensibilité à la sécheresse. Récemment en climat méditerranéen, il a été montré la présence d'un seuil de sécheresse, au-delà duquel la diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau est constatée (Limousin *et al.* 2010), confirmant notre hypothèse. L'origine de ces différents patterns pour les arbres étudiés ici pourrait être liée à leur enracinement. Dans la figure 57, nous avons récapitulé nos trois hypothèses concernant la réponse des arbres de la canopée aux conditions de la saison sèche, ainsi que la place de chaque arbre étudié au sein de ces hypothèses. Si l'on considère les deux arbres, Lh 12 et Lh 19, appartenant à l'hypothèse 2 (Fig. 57), ils ne devraient pas montrer de variation de leur efficacité d'utilisation de l'eau (faibles variations de Ψ_{pd} et de Amax, Fig. 53b). Cependant, nous pouvons faire l'hypothèse qu'en absence de forte contrainte hydrique (fort enracinement), les conditions climatiques de la saison sèche engendrent une augmentation de g_s pour ces arbres.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Nos résultats confirment donc la présence de fortes différences d'enracinement au sein de la FTH, ce qui procure une forte variabilité dans la réponse des arbres à la saison sèche. De plus, au vu de notre étude, nous pouvons supposer que la majorité des arbres correspond à notre hypothèse 3 (Fig. 57), c'est-à-dire à une forte sensibilité à la sécheresse du sol en surface, même si l'on n'observe pas de très faibles potentiels de base (fort enracinement permettant d'atteindre les couches humides du sol) en saison sèche. Sur la base de notre étude, la proportion des arbres présents dans les 2 autres hypothèses de réponses semble réduite, mais notre échantillonnage, n'est pas représentatif de l'ensemble des espèces en FTH guyanaise.

Notre travail montre clairement que le facteur responsable de la régulation stomatique (c'est-à-dire les contraintes hydriques atmosphériques (VPD) et/ou édaphiques (signaux chimiques, ABA)) est la diminution de la teneur en eau du sol étant donné que les valeurs minimums de VPD journaliers au cours de la saison sèche et au cours des journées de mesure en saison des pluies sont similaires. Il serait intéressant d'étudier les variations saisonnières de la photosynthèse et de la respiration foliaire en continu, notamment pendant les périodes de transition, afin d'étudier l'effet direct du VPD, des précipitations et du rayonnement global en parallèle de mesures de statuts hydriques. L'utilisation de « branch bags » permettrait de clarifier l'importance de chaque variable et éventuellement de mettre en avant la présence de seuil de sensibilité. De plus, la mesure de quantité d'ABA au cours de la saison sèche, dans les feuilles ou la sève, permettrait de mettre en évidence le seuil de sécheresse responsable du déclenchement de ce messenger chimique.

Variation saisonnière de la relation entre Amax et Rf

La forte capacité photosynthétique d'un arbre est associée à un fort coût en terme de respiration (Amthor 1989, Amthor & Baldocchi 2001, Dewar *et al.* 1999, Ryan 1991), essentiellement associée à la maintenance de l'appareil photosynthétique. Il a été montré que l'interaction entre les chloroplastes et les mitochondries est complexe et dépend des conditions environnementales (Atkin & Macherel 2009, Flexas *et al.* 2006a, b, Hoefnagel *et al.* 1998, Nogushi & Yoshida, 2008, Nunes-Nesi *et al.* 2008). Cependant, la relation positive entre Amax et Rf est globalement conservée entre les biomes, les espèces (Meir *et al.* 2002, Reich *et al.* 1998, Wright *et al.* 2004), les milieux comportant des contraintes hydriques ou nutritionnelles au sein des mêmes écosystèmes (Wright *et al.* 2005), et entre différents groupes fonctionnels en FTH (Cavaleri *et al.* 2008). Néanmoins, des études ont montré que le ratio A/Rf n'était pas constant au cours des saisons pour des arbustes (Xu *et al.* 2006), des

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Pins (Ow *et al.* 2008, 2010) et des Peupliers (Ow *et al.* 2010). Ces études mettent en avant une acclimatation de la respiration à la température en été, contrairement à la photosynthèse, ce qui contribuerait à maintenir un bilan de carbone relativement positif pour les feuilles. Zaragoza *et al.* (2007) montrent que durant les fortes conditions de sécheresse estivale en Espagne, la respiration foliaire du chêne vert est supérieure à la photosynthèse. Les facteurs environnementaux comme la disponibilité en eau, peuvent altérer la corrélation entre ces deux processus (Atkin *et al.* 2005, Turnbull *et al.* 2001). Néanmoins, nous ne connaissons pas d'étude qui traite de cette relation sur des arbres de forêt tropicale humide soumis à une sécheresse. Ainsi, nous avons voulu étudier la relation entre ces flux durant la saison des pluies et la saison sèche.

Sur l'ensemble des arbres échantillonnés en TFF ($n = 52$), nous observons une relation positive significative entre A et R_f en saison des pluies (Fig. 57 ; chapitre 3.1), et très faiblement significative en saison sèche. Plusieurs causes peuvent expliquer cette différence :

- lors d'un stress hydrique, l'activité de la mitochondrie, via la photorespiration et la dégradation de la proline, joue un rôle essentiel dans la régulation du statut oxido-réducteur, de l'énergie, et des flux métaboliques de la feuille (Atkin & Macherel 2009). Cependant, il est probable que l'activité de la mitochondrie ne soit pas suffisante pour compenser les effets de la sécheresse sur la diminution de A_{max}. De plus, l'induction du signal activant la mitochondrie, afin de faciliter la dissipation de l'excès de réductant face à un stress (e. g. lumineux), reste inconnue (Noguchi & Yoshida 2008). La sur-expression de la mitochondrie en condition de stress pourrait expliquer les tendances à une augmentation de R_f en saison sèche. En revanche, la diminution de R_f pour certains arbres pourrait être expliquée par la diminution de la croissance, de l'expansion cellulaire, ou de la production de carbohydrates issus de la photosynthèse en saison sèche (Amthor & Baldocchi 2001, Dewar *et al.* 1999, Ryan 1991).

- les conditions lumineuses sont très différentes suivant les saisons. En effet, en saison sèche, le rayonnement et la durée journalière d'ensoleillement, sont plus forts que durant la saison des pluies. L'exposition prolongée aux forts rayonnements directs en saison sèche pourrait engendrer une forte activité de la photoprotection de l'appareil photosynthétique, qui serait responsable d'une forte demande en énergie et donc de respiration (Hoefnagel *et al.* 1998, Wright *et al.* 2006) alors que la photosynthèse diminue. La demande en énergie nécessaire à la réparation des cellules (comme la protéine D1) à la suite d'un dommage

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

lumineux peut représenter entre 20 et 60 % de la respiration totale de la feuille (Penning de Vries 1975).

- la fabrication d'ATP, via l'enzyme ATP synthase, dans les deux organites, ne semble pas avoir la même sensibilité à la sécheresse. Dans les chloroplastes, cette enzyme est fortement sensible à la sécheresse (Tezara *et al.* 1999), en revanche elle semble peu ou pas sensible dans la mitochondrie (Atkin & Macherel 2009).

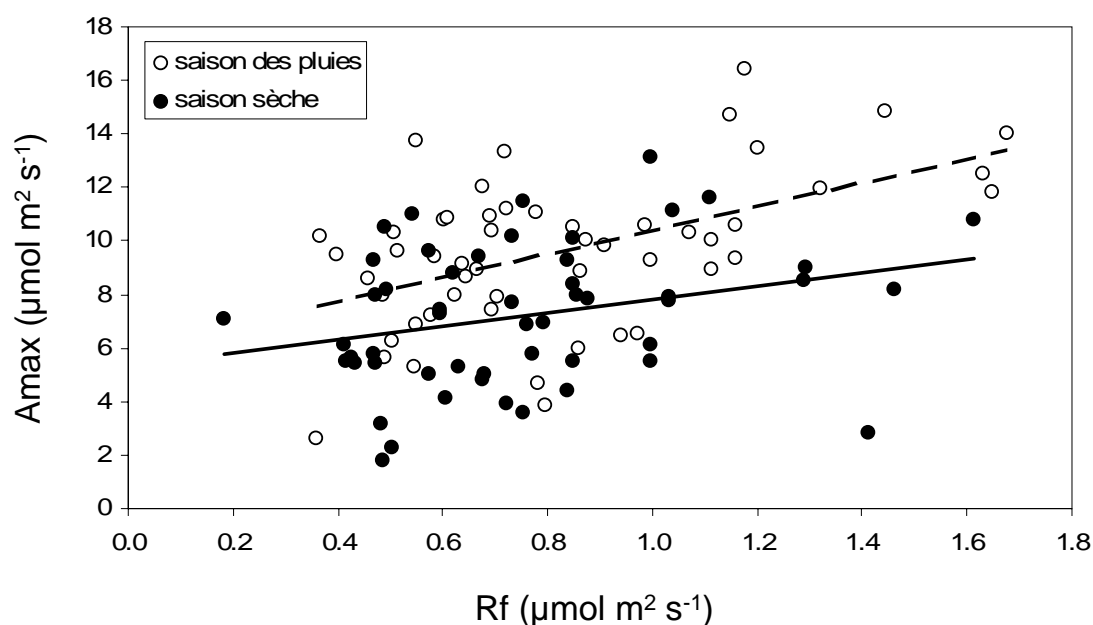


Figure 58 : Relation entre l'assimilation en lumière non limitante (A_{max}) et la respiration foliaire (R_f) pour les arbres en TFF en 2008. La droite en tirets représente la relation en saison des pluies ($R^2 = 0.26$, $p < 0.0001$) et la droite en trait plein représente la relation en saison sèche ($R^2 = 0.08$, $p = 0.04$). $n = 52$ arbres.

Ces observations tendent à confirmer que la photosynthèse et la respiration foliaire ne semblent pas avoir le même seuil de sensibilité à la sécheresse édaphique. Cependant, nous ne sommes pas en mesure d'affirmer si les faibles variations de la respiration foliaire correspondent à une forte tolérance ou à une forte acclimatation face aux contraintes environnementales

L'évolution saisonnière de la relation entre ces flux peut engendrer une modification du bilan carboné de la feuille en condition de stress hydrique. Considérer la relation A_{max}/R_f constante conduirait à une sous-estimation de la production de CO_2 foliaire en saison sèche. Il paraît donc nécessaire d'incorporer la variation saisonnière de ce rapport dans la conception

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

des modèles sur l'évolution du cycle du carbone en relation avec le climat. Ow *et al.* (2010) ont montré que la relation entre la photosynthèse et la respiration foliaire n'était pas corrélée à la température prédite par les modèles de changement climatique. Notre étude montre que les conditions de saison sèche en FTH engendrent également une dérive de cette relation, qui n'est pas forcément couplée aux effets de la température, et qu'il est important de prendre en compte.

3.5.5 Différence de comportement entre les deux habitats ?

L'adaptation du fonctionnement des feuilles aux conditions d'anoxie se traduit principalement par une fermeture des stomates, suivie généralement par une diminution de l'assimilation de CO₂ (Fernandez *et al.* 1999, Kozłowski 1984, Kozłowski & Pallardy 2002, Mielke *et al.* 2003, Rengifo *et al.* 2005). Par ailleurs, l'appareil photosynthétique peut ne pas avoir subi de dommages, bien que des phénomènes de chlorose peuvent être observés pour des plantules soumises à l'anoxie (Parelle *et al.* 2006, 2007). Certaines espèces ne montrent pas de diminution de la photosynthèse, ce qui suggère une forte tolérance à l'anoxie (Fernandez *et al.* 1999). Dans des environnements soumis à l'inondation, les plantes peuvent mettre en place des mécanismes permettant la survie dans ces conditions anoxiques. Par exemple, Laan & Blom (1990) ont montré que le *Rumex* pouvait accumuler de l'amidon dans les racines durant la période précédant l'inondation, afin de compenser le manque d'oxygène et fournir le substrat nécessaire pour la respiration anaérobie.

L'évolution saisonnière de la teneur en eau du sol est la principale différence entre les habitats de TFF et SFF. Nous nous sommes intéressés à étudier si les arbres présents dans ces habitats montraient la même tendance saisonnière de Amax et de Rf. Nous faisons l'hypothèse que les variations saisonnières des conditions hydriques du sol devraient engendrer des différences de fonctionnement photosynthétique de Amax et Rf.

Des mesures de Amax et de Rf ont été réalisées sur des arbres dominants (29 arbres, 14 espèces) en TFF et (10 arbres, 6 espèces) en SFF durant les trois saisons (saison sèche 2007 et 2008 et la saison des pluies 2008). Pour comparer le comportement moyen de la communauté entre SFF et TFF, une ANOVA à mesures répétées a été réalisée par habitat.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Nous constatons une grande variabilité entre les valeurs de la saison des pluies et de la saison sèche 2008 en SFF (Fig. 59). Contrairement à TFF, en SFF, nous observons une augmentation de A_{max} de 15.7 % ($n = 21$, 52.4 % des arbres montrent une augmentation de A_{max}) et une augmentation de R_f de 2.4 % ($n = 20$, 45 % des arbres montrent une augmentation de R_f) entre la saison des pluies et la saison sèche. En SFF, nous n'observons pas de différence de A_{max} entre les 3 saisons ($p > 0.05$), à la différence de TFF ($F = 1.52$; $p < 0.0001$) (Fig. 60). La même tendance est observée pour R_f ($F = 0.26$, $p = 0.045$; $p > 0.05$ pour TFF et SFF, respectivement).

Nos résultats confirment donc notre hypothèse : en SFF, les arbres semblent bien adaptés à la fois aux contraintes hydriques d'anoxie saisonnière en saison des pluies et aux contraintes hydriques de sécheresse édaphique du sol en saison sèche. L'absence de différence de A_{max} et R_f entre les saisons suggère que le système racinaire de ces arbres permet un fonctionnement en conditions de stress hydrique de différentes natures (sécheresse et anoxie). De plus, la faible valeur de R_f obtenue en saison sèche 2008, par rapport à 2007, peut être expliquée par les fortes contraintes hydriques qui engendrent un ralentissement de l'activité métabolique des arbres (Atkin & Macherel 2009). Ce résultat suggère qu'il existe peut-être un seuil de contraintes hydriques au-delà duquel R_f diminue pour les deux habitats.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

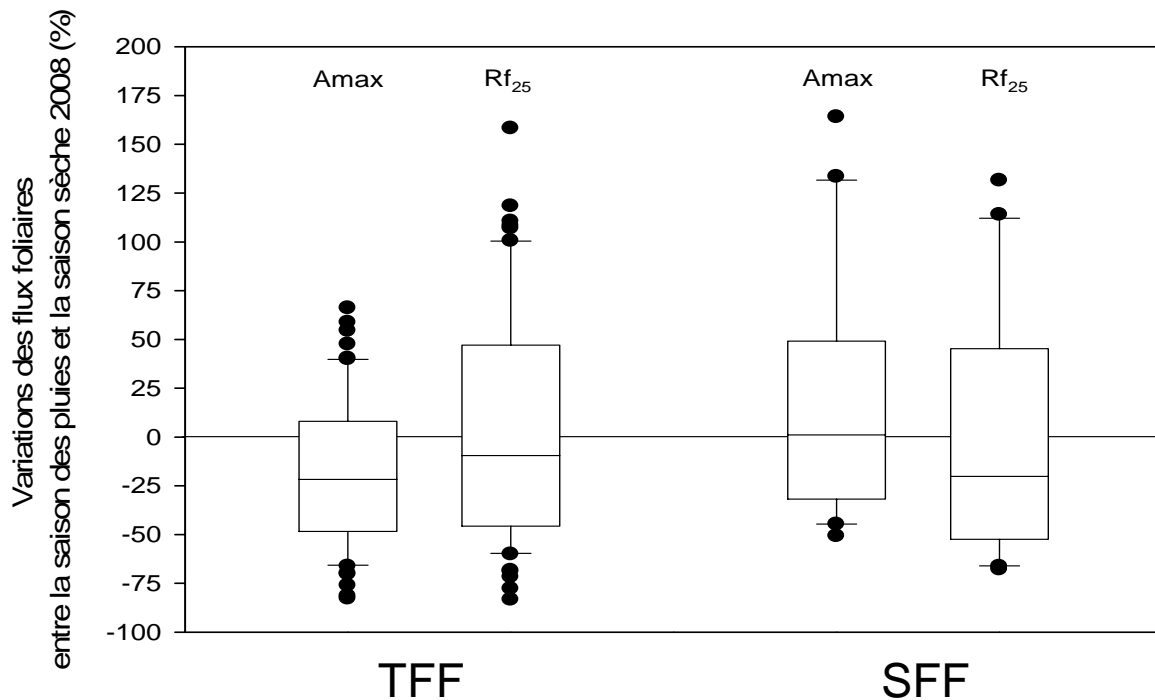


Figure 59 : Boite à moustache des variations de l'assimilation en lumière non limitante (Amax) et de la respiration foliaire (Rf) entre la saison des pluies et la saison sèche 2008. Pour l'habitat de TFF (n = 63) et pour l'habitat de SFF (n = 21 Amax et 20 Rf). Les rectangles indiquent le premier quartile et le troisième quartile, coupé par la médiane. Les segments aux extrémités désignent le premier et neuvième décile et les • désignent valeurs extrêmes

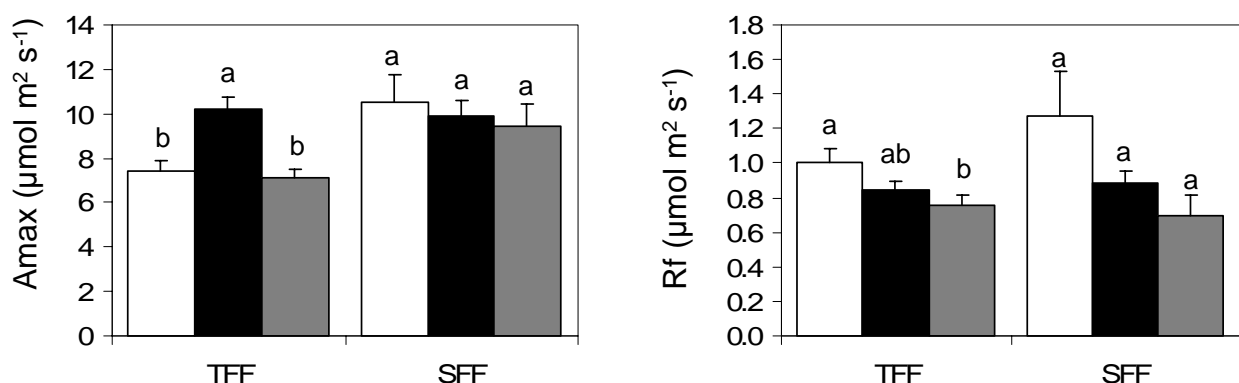


Figure 60 : Moyenne des assimilations en lumière non limitante (Amax) et des respirations foliaires (Rf) (\pm SE) pour les habitats de TFF (29 arbres) et SFF (10 arbres) durant les saisons : la saison sèche 2007 (blanc), la saison des pluies 2008 (noir) et la saison sèche 2008 (gris). A l'intérieur d'un milieu, les valeurs avec une lettre différente sont significativement différentes (ANOVA mesures répétées et Test de Tukey ; $p > 0.05$).

3.5.6 Les espèces communes aux deux habitats montrent-elles des comportements différents entre les habitats ?

Nous avons comparé ci-dessus le comportement de deux communautés différentes au cours de la saison sèche. Nous voulons tester ici l'influence des deux habitats sur des arbres d'espèces présentes dans les deux habitats. Des études précédentes, menées sur des plantules soumises à des conditions d'engorgement, n'ont pas mis en évidence d'adaptations morphologiques foliaires particulières comme la chute des feuilles ou la mise en place de feuilles plus petites et/ou plus épaisses (Baraloto *et al.* 2007, Lopez & Kursar 2003, de Oliveira & Joly 2010, Parolin *et al.* 2004, ter Steege 1994, mais voir Ferreira *et al.* 2009). En revanche, la formation de racines adventives et de lenticelles est souvent rencontrée en conditions d'engorgement (Kozłowski & Pallardy 2002, Lopez & Kursar 2003, Parolin 2001). De plus, des modifications des traits fonctionnels foliaires (diminution de A_{max} et g_s) ont été observés (Baraloto *et al.* 2007, Herrera *et al.* 2008b, Garcia-Sanchez *et al.* 2007, Parolin 2001). Fernandez *et al.* (1999) ont étudié le comportement de cinq espèces d'arbres soumis à une inondation saisonnière en bordure de fleuve. Ils observent deux stratégies en conditions d'inondation : (i) une diminution de la photosynthèse avec une augmentation de la conductance stomatique (4 espèces), qu'ils attribuent à une diminution de la tolérance à l'inondation, et (ii) aucune variation de la photosynthèse et de la conductance stomatique avec l'inondation (une espèce), qu'ils attribuent à une augmentation de la tolérance à l'inondation. A notre connaissance, il n'existe pas d'étude qui ait comparé les traits fonctionnels d'espèces d'arbres de canopée présents à la fois en SFF et en TFF.

Nous faisons l'hypothèse que les espèces qui sont abondantes dans les deux milieux présentent une forte plasticité phénotypique aux conditions hydriques édaphiques et seraient donc capables d'adapter leur fonctionnement aux changements de conditions environnementales saisonnières. Autrement dit, nous supposons que les traits foliaires mesurés pour une espèce donnée seront dissemblables d'un milieu à l'autre du fait de la différence de contrainte environnementale (principalement disponibilité en eau).

Pour trois espèces (*Eperua falcata*, *Eschweileira coriacea*, *Symphonia sp1.*), nous disposons de mesures d'échanges gazeux (A_{max} , R_f) et de traits structuraux (azote foliaire, LMA) en fin de saison des pluies (juillet), en début de saison sèche (septembre) et en fin de saison sèche (novembre) 2008.

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

Nous observons que ces espèces ne montrent pas de différences de fonctionnement au niveau foliaire au cours des saisons (ANOVA à mesures répétées, Tab. 18). En revanche, nous observons des disparités concernant les traits structuraux liées à l'effet « habitat » mais non à l'effet « saison ». Les espèces de colline possèdent une quantité d'azote foliaire plus importante que les mêmes espèces de bas fond, ce qui est concordant avec les différentes teneurs en azote du sol rencontrées dans ces différents habitats (Ferry *et al.* 2010). Cependant, les différences rencontrées au niveau du LMA entre les habitats sont plus surprenantes étant donné que nous faisons nos mesures sur des individus dominants qui possèdent un houppier exposé aux rayonnements du soleil (Dawkins 4-5). De plus, l'absence de différences entre les saisons et les habitats pour Amax, pencherait en faveur d'un LMA non différent. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3.1, la relation entre Amax et LMA n'est pas forcément très forte et dépend du type de biomes et de l'efficacité de l'utilisation de l'azote (Coste *et al.* 2005).

Tableau 18 : Résultats de l'analyse de variance des traits foliaires en fonction de l'habitat, des espèces et de l'effet des saisons, ainsi que leurs intractions. Les traits foliaires sont : la photosynthèse en lumière non limitante (Amax, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la respiration foliaire (Rf, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), le rapport Amax/Rf, l'azote surfacique (Na, g m^{-2}) et la masse surfacique (LMA, g m^{-2}). Nous disposons de trois espèces : *E. falcata*, *E. coriacea* et *S. sp1*. Nous comparons trois dates : la fin de la saison des pluies, le début et la fin de la saison sèche 2008. Les p values représentent la significativité de l'analyse de variance en mesures répétées.

	Amax		Rf		Amax/Rf		Na		LMA		Df
	F test	P value	F test	P value	F test	P value	F test	P value	F test	P value	
Habitat	0.02	0.50	0.01	0.69	0.13	0.13	0.30	0.03	0.31	0.03	1
Espèces	0.35	0.06	0.02	0.78	0.29	0.09	0.35	0.07	1.77	<0.01	2
Habitat*espèces	0.02	0.79	0.00	0.98	0.03	0.76	0.04	0.72	0.09	0.45	2
Time	0.12	0.36	0.17	0.23	0.10	0.43	0.09	0.49	0.06	0.62	2
Time*habitat	0.14	0.31	0.02	0.83	0.23	0.15	0.03	0.75	0.02	0.83	2
Time*espèces	0.85	0.57	0.86	0.58	0.94	0.89	0.75	0.29	0.53	0.03	4
Time*espèces*habitat	0.77	0.29	0.68	0.14	0.91	0.78	0.65	0.11	0.86	0.62	4

L'absence de différence au cours des saisons entre ces deux habitats suggère que ces espèces sont bien adaptées à ces conditions environnementales. Ces espèces peuvent être considérées comme tolérantes aux variations des conditions environnementales dans les deux milieux. Nous pouvons soulever deux hypothèses pour expliquer ce constat, soit les espèces ont développé des mécanismes qui leur permettent de ne pas être contraintes par les différentes variations saisonnières hydriques (pneumatophores, lenticelles, fort enracinement) que nous

3.5 Variations saisonnières des échanges gazeux foliaires

pouvons considérer alors comme « évitantes » à ces conditions (notre hypothèse 2, Fig. 57), soit ces conditions environnementales ne sont pas perçues comme stressantes pour ces espèces, elles peuvent être alors considérées comme tolérantes/résistantes à ces conditions.

Le fait que certaines espèces ne montrent pas de différences de fonctionnement entre les deux habitats participe à la complexité et à la variabilité de la répartition des espèces le long des gradients topographiques et pédologiques en FTH. Cependant, malgré la présence de ces espèces, les deux habitats montrent des conditions environnementales qui tendent à maintenir une diversité spécifique régionale (Baraloto *et al.* 2007, Ferry *et al.* 2010).

Conclusion

Contrairement à notre hypothèse, nous n'observons pas de différences concernant les traits foliaires pour ces espèces entre les deux habitats. Nos résultats suggèrent globalement que les espèces abondantes au stade d'arbre de canopée dans les deux habitats sont bien adaptées aux conditions environnementales dans les deux milieux, sans forcément développer des caractéristiques morphologiques particulières dans l'un ou l'autre des habitats. Par ailleurs, au stade plantule, ces espèces sont fortement sujettes aux variations de la teneur en eau du sol parce qu'elles ont un système racinaire superficiel, ce qui les soumet à la fois à la sécheresse du sol en saison sèche et à l'anoxie en saison des pluies (diminution de Amax et gs) (Baraloto *et al.* 2007). Nous pouvons dresser les hypothèses suivantes afin d'expliquer l'absence de disparité entre les deux habitats, pour Amax :

- un enracinement profond pour les arbres en TFF, comme *E. falcata*, permettant d'atteindre les horizons humides et/ou bénéficier localement de l'eau apportée en surface par ascenseur hydraulique.
- la présence de racines adventives pour *S. sp1* et de lenticelles pour *E. falcata*, *E. coriacea* pourraient permettre de conserver en partie un métabolisme aérobie en SFF pendant la saison des pluies.

Cependant, l'absence de formation de racines adventives ne semble pas être le gage de la tolérance des arbres à l'anoxie en SFF puisque Baraloto *et al.* (2007) n'ont pas mis en évidence de différence concernant le taux de survie et de croissance radiale pour *E. falcata* et *Symphonia sp1* entre les deux habitats au stade d'arbre de canopée. Ces résultats suggèrent la présence d'autres mécanismes qui permettraient un fonctionnement similaire pour les espèces présentes dans les deux habitats.

Conclusion du chapitre

Nous avons montré que la périodicité de la chute des feuilles n'était pas liée à une réponse fonctionnelle à la saison sèche. Cette observation est cohérente avec l'idée que la forêt en Guyane correspond une forêt tropicale humide, et non tropicale sèche comme au Mexique ou au Venezuela, où les espèces perdent largement leurs feuilles en saison sèche.

En TFF, les conditions de sécheresse édaphique en saison sèche, principalement en surface, seraient à l'origine de la régulation stomatique qui engendrerait la diminution de A_{max} , alors que R_f varie peu, même si globalement la contrainte hydrique reste faible puisque les racines semblent pouvoir accéder aux horizons profonds. Nous avons pu mettre en évidence trois différentes réponses des arbres aux conditions de saisons sèches, qui seraient liées à leurs différents enracinements (Fig. 57).

En SFF, il semblerait que le système racinaire de ces arbres soit suffisamment bien développé en profondeur pour parer aux variations de la teneur en eau du sol en saison sèche, puisque ces variations saisonnières n'ont pas affecté significativement le fonctionnement foliaire des arbres. De plus, leur système racinaire doit être fortement tolérant aux conditions anoxiques, puisque les horizons de surface et de profondeur sont également ennoyés plusieurs mois par an. Nos résultats suggèrent donc que pour ces arbres, les fortes sécheresses sont rencontrées essentiellement au stade de plantule, quand le système racinaire est encore principalement superficiel. Seuls les arbres et espèces adaptés à survivre dans ces conditions (c'est-à-dire avec présence de racines présentent jusqu'à 1.5 m de profondeur permettant un accès jusqu'aux horizons très humides (proche de la nappe phréatique) en saison sèche et éventuellement des racines aériennes permettant d'éviter l'anoxie ou en tout cas résistantes à l'anoxie) « passent » ce filtre environnemental et se retrouveront au stade arbre de canopée dans cet habitat

L'absence de fortes variations du fonctionnement foliaire des arbres de canopée en SFF est une information importante pour les études de modélisation des échanges gazeux saisonniers en FTH. Les modélisateurs peuvent, de ce fait, considérer un comportement saisonnier stable pour les habitats de bas-fond alors qu'il sera nécessaire de paramétrer des valeurs par saison en ce qui concerne les traits fonctionnels pour les habitats de colline (TFF) qui pourraient varier suivant l'intensité de la saison sèche.

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs (Es)

Dans ce chapitre, nous souhaitons analyser les variations saisonnières de l'efflux de CO₂ au niveau des troncs (stem efflux, Es). Dans un premier temps, nous voulons identifier l'influence de la phénologie foliaire sur les mesures de l'efflux de CO₂, sur l'ensemble des arbres pour lesquels nous avons observé un événement phénologique, ainsi que pour une espèce en particulier, *D. guianensis*. Dans un deuxième temps, nous voulons comprendre l'origine de ces variations en analysant l'influence des variables environnementales sur Es. Enfin, nous souhaitons voir si les tendances saisonnières de Es sont similaires entre deux milieux comportant des contraintes hydriques différentes (TFF vs. SFF).

3.6.1 La phénologie foliaire influence-t-elle l'efflux de CO₂ des troncs ?

En forêt tempérée, la chute des feuilles des espèces décidues est associée à l'automne, le début de la saison de dormance, et de ce fait, il n'est pas possible de mesurer son effet spécifique sur Es (Damesin 2003, Damesin *et al.* 2002). La chute des feuilles est alors liée à des conditions météorologiques peu favorables et à une absence de croissance. Expérimentalement, Maier & Clinton (2006) ont étudié l'efflux de CO₂ sur de jeunes arbres progressivement défoliés. Ils montrent que la réduction du flux de sève, suite à la défoliation manuelle, n'a pas d'effet sur Es et ne change pas l'hystérésis journalière de la réponse à la température. Il n'existe pas d'informations similaires sur les FTH. Néanmoins, nous faisons l'hypothèse que le renouvellement du houppier (perte de feuilles puis mise en place de nouvelles feuilles jusqu'à maturation) n'aura pas de conséquence sur l'efflux de CO₂ du tronc. Nous avons mené deux types d'analyses afin de tester cette hypothèse.

Effet de la phénologie foliaire sur Es pour l'ensemble des arbres

Tout d'abord, nous analysons l'effet des différents stades phénologiques (majorité de feuilles matures (>70 %), vieilles feuilles (>70 %), absence de feuille, nouvelles feuilles (>70 %)) sur l'ensemble des arbres pour lesquels nous avons observé des stades phénologiques différents lors des campagnes de mesure de Es (35 arbres, 12 espèces décidues et sempervirentes). Au cours de ces campagnes (11 campagnes pour l'ensemble des arbres), nous avons observé 8 arbres sans feuille, 10 arbres avec une majorité de vieilles feuilles, et 28 arbres avec une majorité de nouvelles feuilles.

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

Il faut noter que nous ne pouvons pas savoir si l'effet potentiel des stades phénologiques est appréciable le jour de la mesure de Es, ou si l'effet se répercute sur la campagne suivante. De plus, notre suivi phénologique n'est pas quotidien, et de ce fait le vieillissement du houppier, par exemple, peut avoir commencé plusieurs jours avant notre observation.

Afin de tester ces effets, nous appliquons une régression logistique pour chacune de ces deux éventualités, à savoir si l'effet des stades phénologiques est effectif le jour de la mesure ou lors de la campagne de mesures suivante. La variable indépendante est le statut phénologique et la variable dépendante est la valeur de Es du jour de l'observation, qui peut être plus ou moins grande que la valeur précédente (O'Brien *et al.* 2008). Nous testons alors l'influence de l'évènement phénologique le jour i de la mesure de Es (Es_i), en faisant l'hypothèse que le stade phénologique le jour i influence Es_i par rapport à Es_{i-1}. Nos résultats ne montrent pas d'effet du stade phénologique en i sur Es_i par rapport à l'Es_{i-1} (Tab. 19). Ensuite, nous regardons l'influence de l'évènement phénologique précédent la mesure Es (stade phénologique en i-1) afin de voir si des changements phénologiques ont un impact pouvant être ressenti sur une longue période (environ un mois). Nos résultats ne montrent également aucun effet de la phénologie en i-1 sur Es_i par rapport à Es_{i-1}.

Ces résultats confirment que l'activité phénologique foliaire n'a pas d'effet, à court et à moyen long-terme, sur l'efflux de CO₂. La perte de feuilles ne semble donc pas influencer Es.

Tableau 19 : Résultats de la régression logistique sur l'effet des différents stades phénologiques sur l'efflux de CO₂ des troncs (Es). La colonne période désigne l'effet du stade phénologique sur la campagne de mesures de Es : Effet campagne : le stade phénologique en i influence Es_i par rapport à Es_{i-1} ; Effet campagne suivante : le stade phénologique en i-1 a une influence sur Es_i par rapport au Es_{i-1}.

Période	Stade phénologique	estimates	SE	z value	p value
Effet campagne	Nouvelle feuille	-0.030	0.397	-0.07	0.94
	Vieille feuille	-0.877	0.701	-1.25	0.21
	Sans feuille	-0.541	0.740	-0.73	0.46
Effet campagne suivante	Nouvelle feuille	0.188	0.398	0.47	0.64
	Vieille feuille	0.045	0.644	0.07	0.94
	Sans feuille	0.556	0.740	0.75	0.45

Effet de la phénologie foliaire et reproductive sur Es pour *D. guianensis*

Cette deuxième analyse a consisté à suivre de manière plus précise l'évolution de l'efflux de CO₂ et de la phénologie foliaire sur plusieurs arbres de l'espèce *Dicorynia guianensis*. Nous avons choisi cette espèce car (i) elle est abondante en Guyane et à Paracou, (ii) c'est une espèce décidue, (iii) et elle montre également une grande variabilité dans la date de chute de feuilles (Loubry 1994a, b). En effet, Loubry (1994b) a constaté chez cette espèce (pour un suivi de 46 arbres au total et sur une période de deux ans), que la défoliation totale était possible chaque mois de l'année mais que des arbres pouvaient aussi ne pas perdre leurs feuilles.

Nous avons effectué 35 campagnes d'observations pour 9 arbres de cette espèce à proximité de la tour à flux, du 24 avril 2008 au 12 février 2009, soit environ une mesure par semaine (Fig. 61). Nous avons regroupé les arbres suivant leur comportement phénologique : en a) les arbres qui n'ont pas perdu totalement leurs feuilles et en b) les arbres qui ont eu une défoliation totale au cours de l'expérimentation.

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

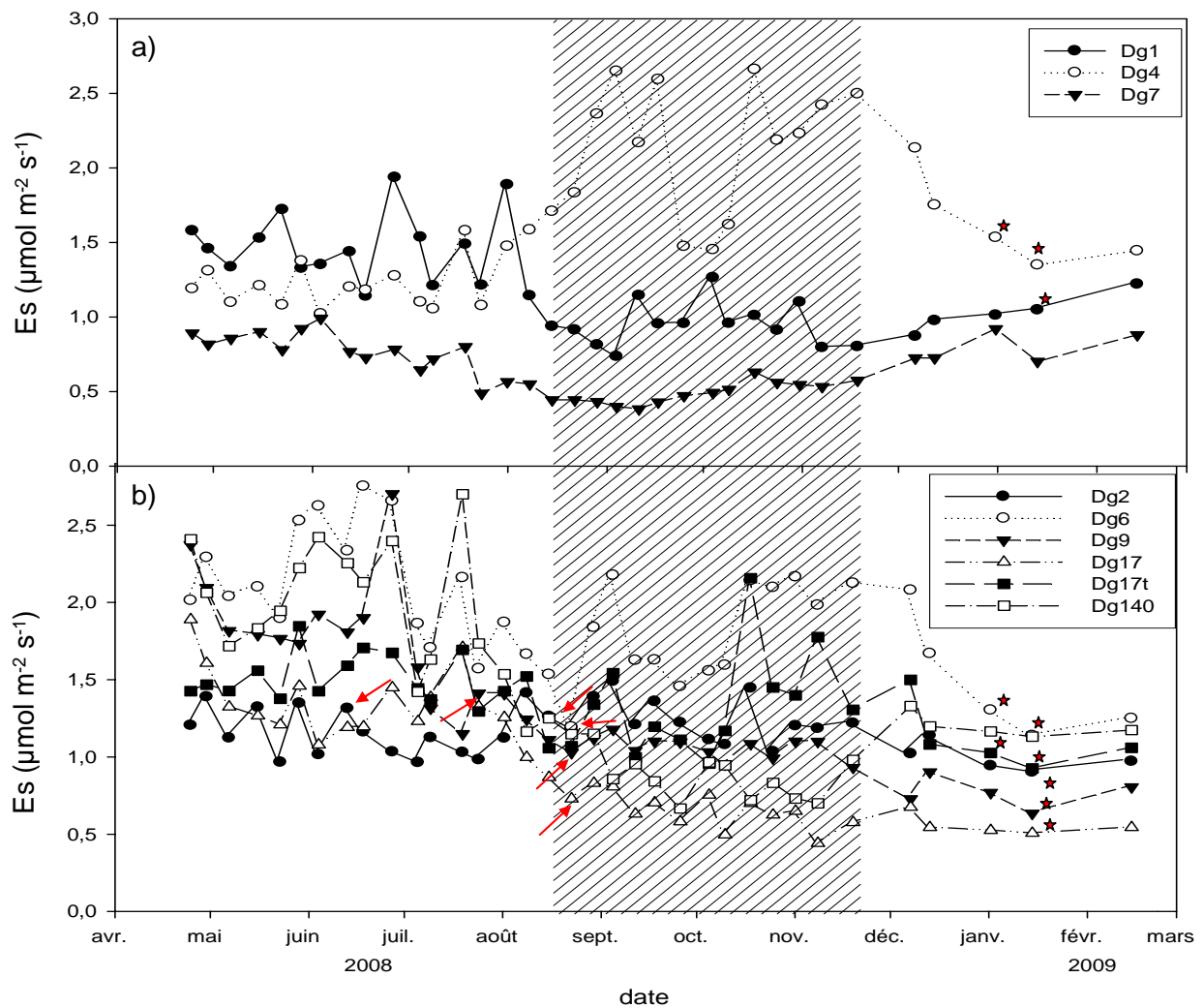


Figure 61 : Evolution saisonnière de l'efflux de CO₂ des troncs (Es) pour les différents arbres de *Dicorynia guianensis* (Dg). En a) les arbres qui n'ont pas montré de défeuillaison complète durant l'ensemble de l'expérimentation, en b) les arbres qui ont montré une défeuillaison totale (flèche rouge). La présence de fleurs et de fruits est représentée par des étoiles rouges. La zone hachurée correspond à la saison sèche.

Entre les mois de juin et de septembre 2008, nous avons observé 6 arbres avec une défoliation totale. Cet événement peut être accompagné ou non par une diminution de Es. Au cours du mois de janvier, 7 arbres ont développé des inflorescences (Tab. 20). Les arbres qui n'avaient pas montré de tendance particulière de Es suite à la perte des feuilles semblent montrer en revanche une diminution de Es au moment de la floraison. Durant cette période, les écarts de Es entre les individus sont moins importants. Cet effet pourrait être expliqué par une forte

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

allocation des ressources vers les organes reproducteurs, limitant de ce fait l'activité métabolique de maintenance et de croissance des troncs des arbres.

L'absence de tendance claire chez cette espèce suite à la chute des feuilles et au renouvellement rapide du houppier (≈ 48 jours) souligne l'absence de relation entre les critères phénologiques foliaires et physiologiques des troncs.

Tableau 20 : Suivi des stades phénologiques de *Dicorynia guianensis* sur la période du 24/04/2008 au 12/02/2009. Sur les neuf Angéliques que nous avons étudiées sur cette période de 294 jours, deux arbres (*) ont eu un renouvellement des feuilles en simultané avec la chute des feuilles. La chute des feuilles s'est étalée sur 85 jours entre le premier et le dernier individu. On note également le renouvellement rapide du feuillage, en moyenne les individus de cette espèce ont mis 48 jours pour avoir des feuilles matures (de 27 à 111 jours).

<i>Dicorynia guianensis</i>	Chute des feuilles	Débourrement	Feuilles matures	Fleurs	Fruits
Dg1				12/01/2009	
Dg4	12/06/2008*	12/06/2008*	18/07/2008	30/12/2008	
Dg7	28/05/2008*	28/05/2008*	16/09/2008		
Dg9	23/07/2008	31/07/2008	03/09/2008	12/01/2009	13/02/2009
Dg17	21/08/2008	10/09/2008	03/10/2008	12/01/2009	13/02/2009
Dg140	14/08/2008	21/08/2008	10/09/2008		13/02/2009
Dg2	12/06/2008	17/06/2008	07/08/2008	12/01/2009	
Dg6	21/08/2008	28/08/2008	24/09/2008	30/12/2008	
Dg17t	21/08/2008	28/08/2008	24/09/2008	30/12/2008	13/02/2009

Conclusion

Nous avons montré que l'activité phénologique foliaire n'influçait pas l'efflux de CO₂ des troncs, à l'échelle inter- et intra-spécifique. Ce résultat suggère une forte déconnection entre les processus fonctionnels au niveau des feuilles et au niveau des troncs, comme nous l'avons évoqué dans le chapitre 3.1.

En FTH, le renouvellement foliaire est très rapide, avec environ 24 jours successifs de stade sans feuille (Loubry 1994b) et 50 jours pour la formation des feuilles matures. Cette rapidité penche en faveur d'une activité métabolique quasi-continue durant toute l'année, ce qui expliquerait en partie l'absence de lien entre la chute des feuilles et Es.

3.6.2 Variations saisonnières de Es

Peu d'études se sont intéressées aux variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs en FTH. Cavaleri *et al.* (2006) ont mené un suivi de Es sur 10 arbres (6 espèces) en FTH au Costa Rica et ont conclu que l'absence de variation saisonnière pourrait être liée au climat très stable rencontré sur leur site (Clark & Clark 1994, O'Brien *et al.* 2004). Au contraire, Nepstad *et al.* (2002) montrent une diminution marquée de Es entre les saisons sèches et la saison des pluies au Brésil, pour 18 espèces d'arbres.

En moyenne, nos valeurs de Es sont du même ordre de grandeur que celles d'autres études menées en FTH (Cavaleri *et al.* 2006, Chambers *et al.* 2004, Meir & Grace 2002, Nepstad *et al.* 2002, Ryan *et al.* 1994). Les périodes de transition entre les saisons sont caractérisées par de fortes variations de Es, alors que celles-ci sont moins marquées au cours des saisons (Fig. 62 et Fig. 63). Durant la période de transition entre la saison des pluies et la saison sèche 2008, Es montre une diminution pour 85 % des arbres. Alors que au cours des périodes de transition entre la saison sèche et la saison des pluies, nous observons une forte augmentation de Es, qui est significativement différente de zéro pour les deux habitats en 2008 et 2009 (df = 490; F = 14.7; p < 0.001). Pour TFF, 63 et 70 % des arbres ont montré une augmentation de Es en période de transition entre la saison sèche et la saison des pluies 2008 et 2009, respectivement. La rapidité de la réponse de Es au retour des pluies est cohérente avec l'expérimentation de Saveyn *et al.* (2007b), qui montre une forte augmentation de Es suite à la levée de la contrainte hydrique. En revanche, les variations de Es entre le début et la fin de la saison sèche 2007 et 2008 ne sont pas différentes de 0, avec 64 et 48 % des arbres qui ont montré une diminution de Es en 2007 et 2008, respectivement.

3.6.3 Influence des variables environnementales

Les processus liés à la respiration sont principalement sous le contrôle de la température (Amthor *et al.* 1989). Cependant, plusieurs études ont montré que la relation entre Es et la température était très variable suivant les espèces et les biomes (Saveyn *et al.* 2008b, Steppe *et al.* 2007, Zach *et al.* 2008, 2010a, b, Fig. 17). Par exemple, en climat tempéré, Damesin *et al.* (2002) calculent un Q₁₀ assez stable au cours de l'année, alors que l'efflux de CO₂ des troncs montre une forte augmentation autour du mois de juin, confirmant le rôle secondaire de la température sur les variations saisonnières de Es. A notre connaissance, une seule étude,

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

menée sur le chêne, traite expérimentalement de l'influence de la contrainte hydrique du sol sur Es (Saveyn *et al.* 2007b). Ces auteurs constatent une diminution de Es liée à une diminution de la teneur en eau du sol. Ils montrent que la contrainte hydrique du sol a un effet négatif direct sur les processus de croissance et de maintenance, ce qui engendrerait une diminution de la respiration des tiges. Dans une forêt en Israël comportant de fortes sécheresses, Maseyk *et al.* (2008) montrent que la diminution de l'efflux de CO₂ de *Pinus halepensis* serait liée à la sécheresse du sol et aux fortes températures. Dans ce sous-chapitre, nous souhaitons déterminer la ou les variable(s) environnementale(s) qui sont responsables des variations saisonnières de Es.

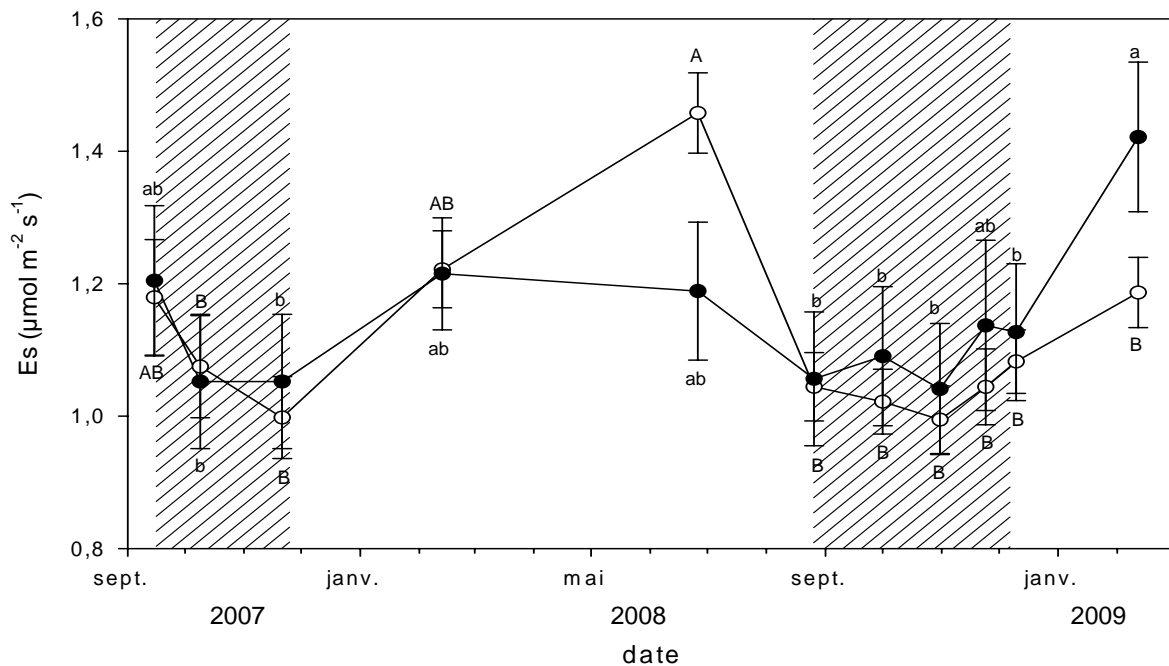


Figure 62 : Evolution saisonnière de l'efflux de CO₂ des troncs (Es, µmol m⁻² s⁻¹) à l'échelle de la communauté pour les habitats de TFF (○) et SFF (●). Moyenne ±SE. Les différentes lettres indiquent les différences significatives entre les campagnes de mesures, en capitales pour TFF et en minuscules pour SFF (Test de Tuckey, p>0.05).

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

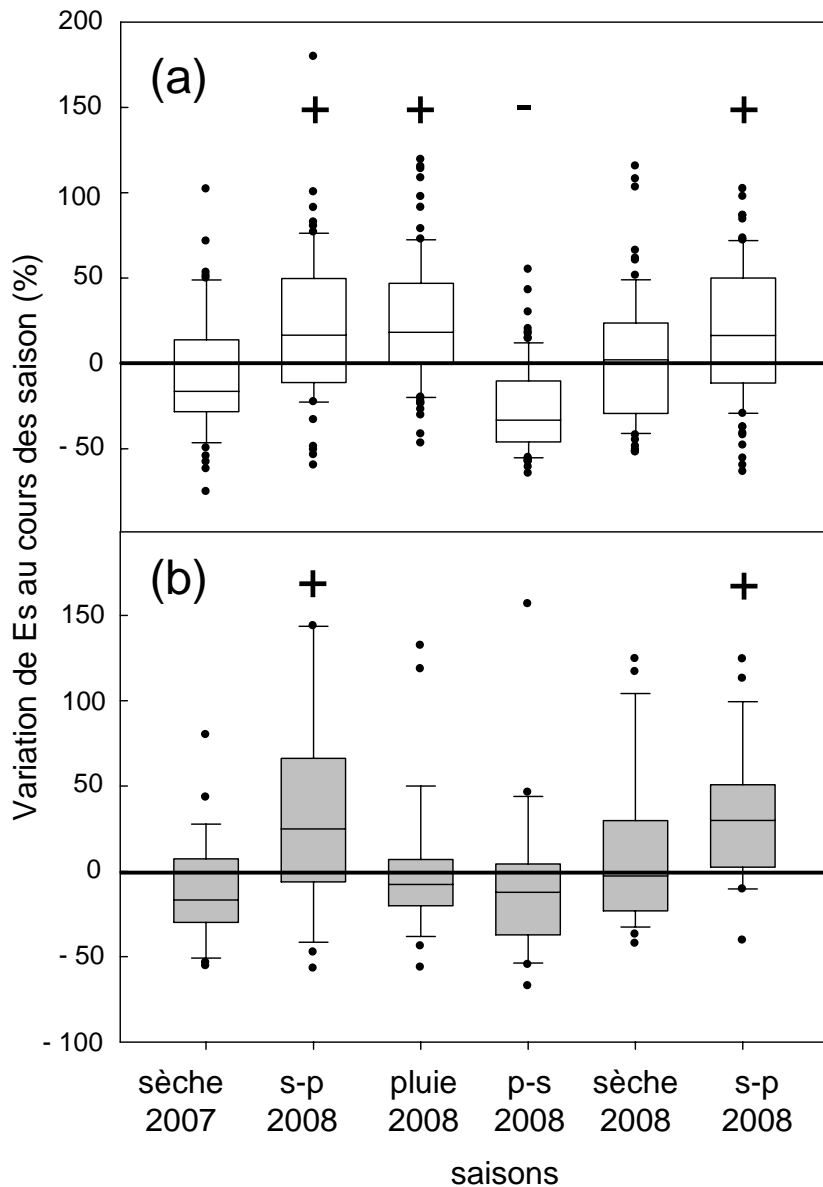


Figure 63 : Variation saisonnière de l'efflux de CO₂ des troncs (Es) au cours des différentes saisons en a) TFF et en b) SFF.

sèche 2007 signifie la saison sèche 2007 ; s-p 2008 signifie la période de transition entre la saison sèche et la saison des pluies 2008 ; pluie 2008 signifie la saison des pluies 2008 ; p-s 2008 signifie la période de transition entre la saison des pluies et la saison sèche 2008 ; sèche 2008 signifie la saison sèche 2008 et s-p 2008 signifie la période de transition entre la saison sèche 2008 et la saison des pluies 2009. Les signes + indiquent que les variations sont significativement supérieures à zéro et les - significativement inférieures à zéro.

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

Comme nous l'avons évoqué précédemment (chapitre 3.3), les variables environnementales dont nous disposons sont fortement corrélées entre elles. Afin de tenir compte de ces corrélations dans les tests statistiques, nous avons utilisé une analyse en composante principale (ACP) sur les variables environnementales, afin d'extraire un ou plusieurs axes « environnementaux ». Ensuite, nous appliquons un modèle mixte (Proc MIXED, SAS) dans lequel nous considérons chaque campagne comme une mesure répétée de Es (effet fixe) et la variable « arbre » est considérée individuellement (effet aléatoire).

Nous avons choisi 5 variables environnementales qui caractérisent les conditions environnementales, et pour chacune d'elles nous dressons les hypothèses suivantes :

- la température moyenne journalière : elle varie peu dans notre site mais elle est considérée comme le facteur explicatif majeur des variations journalières ou saisonnières de la respiration (Amthor 2000, mais voir aussi Negisi 1982, Saveyn *et al.* 2008a, Teskey & McGuire 2002, Zach *et al.* 2008, 2010a).
- le minimum d'humidité relative de l'air : L'humidité de l'air joue un rôle très important sur la teneur en eau de l'écorce (chapitre 3.3). Une écorce gorgée d'eau, en saison des pluies, pourrait augmenter la résistance à la diffusion du CO₂ (Lendzian 2006, Saveyn *et al.* 2007b, Sorz & Hietz 2006, Teskey *et al.* 2008), alors qu'une écorce plus sèche pourrait faciliter cette diffusion.
- moyenne des sommes journalières de rayonnement : il est fortement corrélé à l'activité photosynthétique. Des travaux ont montré le lien possible entre la photosynthèse et l'efflux de CO₂ des troncs (Maier *et al.* 2010, Maseyk *et al.* 2008, Zach *et al.* 2010b). De plus, le rayonnement est l'un des principaux facteurs climatiques qui détermine les variations du flux de sève (chapitre 3.4) et donc renseigne indirectement sur le potentiel effet des flux de sève sur la mesure de Es, via le transport du CO₂ dans la sève (Levy *et al.* 1999, Teskey & McGuire 2002, Teskey *et al.* 2008).
- la somme des pluies : elle caractérise les saisons sèches. Une période de faible pluviosité pourrait engendrer une faible activité du métabolisme de l'arbre et donc de faible valeur de respiration de croissance et/ou de maintenance (Saveyn *et al.* 2007b).
- l'humidité du sol journalière en surface (20 cm) : renseigne sur l'eau disponible en surface. Cet horizon a été choisi car il correspond à la zone où l'on trouve la majorité des racines fines (Bréchet 2009). L'augmentation de la teneur en eau en surface peut

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

engendrer une réponse rapide des arbres à la suite de saisons sèches (chapitre 3.4 et 3.5).

Les résultats de l'ACP définissent clairement deux axes qui expliquent 80.5 % de la variance (Tab. 21). Le premier axe caractérise les facteurs atmosphériques ; il oppose rayonnement+température à humidité de l'air+précipitations. Le deuxième axe caractérise le facteur édaphique, avec l'humidité du sol. L'axe « atmosphérique » explique nullement les variations saisonnières de Es (F value = 0.41, p value = 0.52), alors que l'axe « édaphique » explique fortement ces variations (F value = 56.31, p value <0.001). Ce résultat suggère que les variations saisonnières de Es sont largement expliquées par les variations de la teneur en eau de surface (20 cm).

Tableau 21 : Pourcentage de variance expliquée par les deux premiers axes de l'analyse en composante principale (a), et part explicative de chaque variable environnementale sur les deux premiers axes (b).

a)

	Axe 1	Axe 2
Eigenvalue	3.31	0.71
variance expliquée (%)	66.24	14.3
Cumul variance expliquée (%)	66.24	80.53

b)

Variables	Axe 1	Axe 2
température air (2 m, °C)	-0.46	0.03
minimum de l'humidité de l'air (%)	0.51	-0.19
rayonnement (MJ m ⁻² j ⁻¹)	-0.48	0.33
précipitations (mm)	0.43	-0.10
teneur en eau du sol de surface (20 cm, m ³ m ⁻³)	0.34	0.92

Néanmoins, la compréhension de l'origine de l'effet de SWC sur Es n'est pas aisée. L'influence de la disponibilité en eau sur Es pourrait être liée à un effet direct de SWC sur la respiration de croissance (Eg), ou de maintenance (Em), ou sur ces deux composantes, comme le suggèrent Saveyn *et al.* (2007a, b).

Bien que la part de la respiration de croissance sur Es soit faible en FTH (chapitre 3.1.2), nous pouvons supposer que l'augmentation de l'humidité du sol permet un rechargement en eau de

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

l'ensemble de l'arbre, qui se traduirait à la fois par un gonflement des tissus de stockage et également par l'expansion et la division des cellules du cambium (Borchert 1999, Zweifel *et al.* 2006, chapitre 3.3) et une augmentation de E_s (Saveyn *et al.* 2007b). Néanmoins, il a été montré un possible décalage temporel entre E_s et E_g , qui pourrait traduire le temps nécessaire entre la synthèse des cellules, leurs expansions et l'exportation de l'efflux de CO₂ des troncs (Edwards & Hanson 1996, Maseyk *et al.* 2008) et expliquerait en partie leur faible relation.

Ensuite, grâce à la mesure Ψ_{pd} , nous souhaitons savoir si les valeurs E_s en saison sèche sont influencé par un manque d'eau au niveau des racines. Nous n'avons pas mis en évidence de lien entre Ψ_{pd} et E_s à la fin des deux saisons sèches (Fig. 64), malgré le fait que le statut hydrique de l'arbre puisse être un important déterminant de E_s , influençant les processus de croissance et de maintenance (Daudet *et al.* 2005, Saveyn *et al.* 2007a), Cela suggère que les variations de E_s ne sont pas liées à un stress hydrique des arbres en saison sèche.

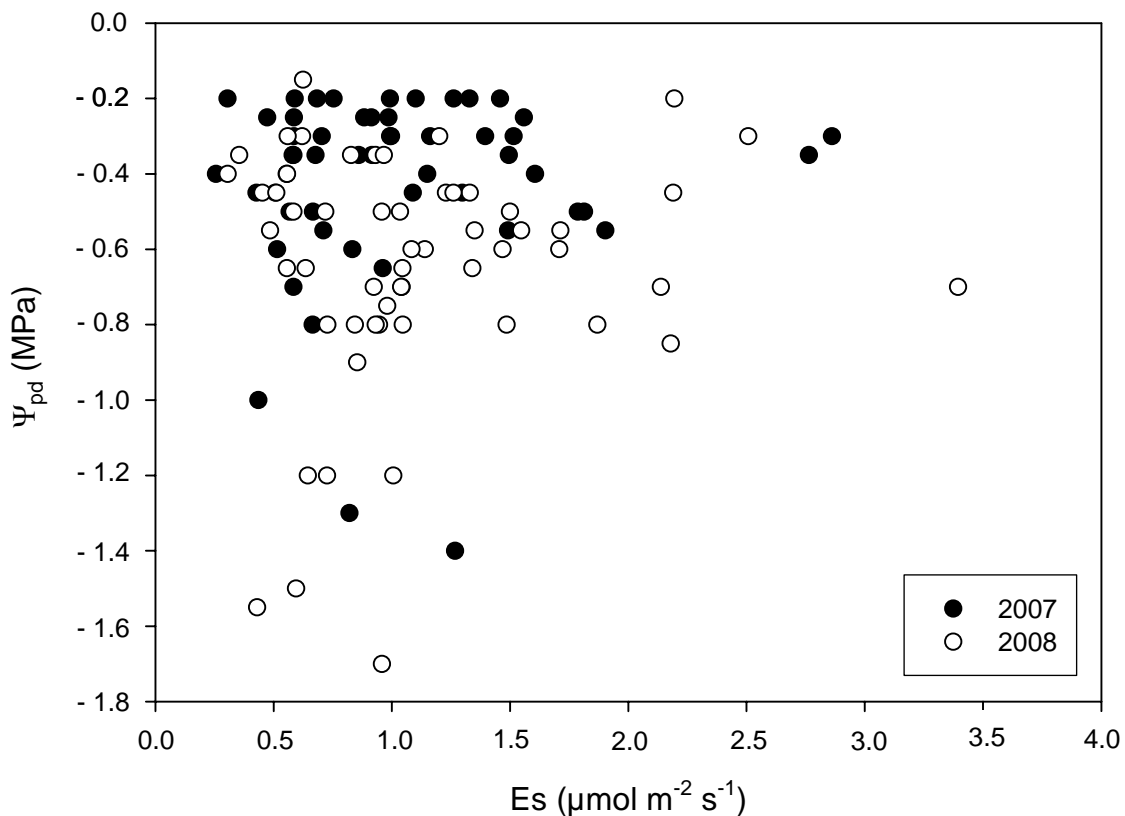


Figure 64 : Relation entre le potentiel hydrique de base (Ψ_{pd}) et l'efflux de CO₂ des troncs (E_s) pour la saison sèche 2007 (n = 52) et pour la saison sèche 2008 (n = 57).

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

Récemment, une étude menée en FTH de montagne suggère que les variables climatiques (faible rayonnement, forte humidité de l'air) en saison des pluies pourraient avoir un effet négatif sur E_s , alors que les conditions rencontrées en saison sèche seraient favorables à E_s et à la photosynthèse (Zach *et al.* 2010b). Il est probable que les contraintes hydriques rencontrées en saison sèche dans cette étude ne soient pas aussi fortes que celles rencontrées à Paracou, ce qui expliquerait que nous n'observons pas les patterns. Cependant, l'absence de relation entre E_s et Ψ_{pd} ne permet pas de confirmer qu'un manque d'eau soit à l'origine des faibles valeurs de E_s . Nous pouvons supposer que certains arbres exposent une réponse à la sécheresse du sol en surface du même type que notre hypothèse de réponse 3 (Fig. 57), ce qui provoquerait une diminution de E_s , malgré la présence de racines en profondeur. Néanmoins, le processus responsable de cette diminution reste à définir.

Saveyn *et al.* (2007b) ont montré que des conditions imposées de sécheresse affectaient les relations de E_s avec la température et la concentration en CO₂ de la sève. Ils ont montré également sur des plantules que la diminution synchrone des potentiels hydriques (base et minimum) et de E_s durant la mise en place de la sécheresse devraient affecter E_g et E_m . De plus, suite à l'arrêt de la sécheresse, l'ensemble de ces traits augmente, ce qui souligne la réactivation de l'ensemble de l'arbre. Ils suggèrent que l'augmentation rapide de E_s , suite au retour de l'irrigation, est due à une réhydratation de l'arbre permettant une reprise de l'activité métabolique (E_g et E_m).

Cependant, dans notre étude, nous ne pouvons pas directement attribuer les variations saisonnières de E_s à des variations de croissance secondaire, étant donné que les fluctuations de la teneur en eau de l'écorce faussent très largement les possibles variations temporelles de la croissance cellulaire du cambium (chapitre 3.3). Les conditions de sécheresse peuvent cependant engendrer un ralentissement, voire un arrêt, de la croissance en FTH (Borchert 1999, Worbes 1999). Bien que nous n'ayons pas d'informations sur la croissance cellulaire des arbres en forêt, nous pouvons supposer que durant la saison sèche les processus de maintenance et de croissance sont affectés.

Concernant la respiration de maintenance, nous pouvons faire l'hypothèse, étant donné qu'elle caractérise la maintenance de la biomasse (remplacement des enzymes, réparation des membranes) (Amthor *et al.* 1984), qu'elle pourrait soit diminuer si les conditions entraînent un stress extrême irréversible, soit augmenter afin de réparer les dommages occasionnés par les conditions de contraintes hydriques.

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

Afin de vérifier la part respective de ces deux composantes dans les variations de Es, il serait intéressant de mener des expérimentations complémentaires. Des prélèvements réguliers de cambium couplés à des mesures de Es permettraient de définir les saisons de croissance et de ce fait, mettre en avant l'impact de la diminution de SWC sur Eg et Em.

En conclusion, nous pouvons dire que nous avons montré que les variations saisonnières de Es étaient principalement expliquées par la teneur en eau du sol, sans pour autant être lié à un manque d'eau pour les arbres.

3.6.4 Différences de comportement entre les deux habitats

Variations saisonnières

A notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à l'influence des conditions particulières en SFF sur les variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs. En SFF, les conditions saisonnières d'anoxie impactent les traits physiologiques des arbres : diminution de la densité de flux de sève (Herrera *et al.* 2008b), de la photosynthèse (Fernandez *et al.* 1999) et de la conductance stomatique (Kozlowski 1984, Kozlowski & Pallardy 2002). En revanche, l'influence de ces conditions sur Es reste méconnue. Nous faisons l'hypothèse que les conditions de stress hydrique en saison des pluies en SFF (anoxie) pourraient engendrer une diminution de Es. A l'inverse, en saison sèche, il est possible que la présence de la nappe phréatique à une faible profondeur permette aux arbres d'être bien alimentés en eau et n'engendre pas de stress hydrique, et de ce fait peu de variations de Es.

Nos résultats montrent que les variations saisonnières sont importantes, principalement durant les périodes de transition avant et après la saison sèche. Au cours de la période de transition entre la saison des pluies et la saison sèche 2008, on enregistre une diminution de Es pour 59 % des arbres. Durant les périodes de transition entre la saison sèche et la saison des pluies, nous observons une forte augmentation de Es, avec 69 % et 84 % des arbres qui montrent une augmentation. En revanche, les variations de Es entre le début et la fin de la saison sèche 2007 et 2008 ne sont pas différentes de 0 (Fig. 63), avec 68 et 53 % des arbres ont montré une diminution de Es en 2007 et 2008, respectivement.

Nous montrons que le comportement saisonnier des arbres en SFF est plus stable que celui de TFF durant les saisons des pluies et sèches, mais nous observons une forte augmentation durant la période de transition entre la saison sèche 2008 et la saison des pluies 2009 (Fig. 62,

63). La principale différence de pattern entre TFF et SFF est observée en saison des pluies, avec des valeurs stables de Es en SFF alors que l'on observe une forte augmentation en TFF. Ces résultats semblent confirmer nos hypothèses et nous allons tester l'origine des variations de Es.

Relation entre Es et SWC

Nos résultats montrent qu'en SFF, Es et la teneur en eau du sol sont corrélés positivement, mais seulement sur une partie de l'année, alors que cette relation est positive sur l'ensemble de l'expérimentation pour TFF (Fig. 65). Nous mettons en évidence en SFF, une diminution de Es entre février et mai 2008 (carré rouge, Fig. 65), alors que SWC augmente légèrement. Il semblerait donc qu'à partir d'un certain seuil de SWC, les processus de respiration soient impactés par les conditions hydriques du sol (seuil de tolérance ?), et le cumul de plusieurs mois avec une forte teneur en eau pourrait engendrer une diminution de Es. Cette tendance suggère que dans ce milieu, deux contraintes hydriques édaphiques influencent le fonctionnement des arbres avec des effets antagonistes sur Es. Au début de la saison des pluies, l'augmentation de la teneur en eau dans le sol annule les contraintes hydriques en surface et engendre une augmentation de Es, qui pourrait être également liée à une reprise de la croissance secondaire et à une forte assimilation foliaire. Cependant, la période de saison des pluies qui suit, avec des conditions anoxiques fortes, pourrait engendrer une diminution de Es, qui serait la résultante d'une diminution de l'activité métabolique (croissance, maintenance) des arbres, en relation avec les conditions d'anoxie. Nous suggérons donc que sur une longue période (plusieurs mois) de conditions anoxiques dans le sol, le seuil de tolérance de la plupart des arbres en SFF serait dépassé et des mécanismes régulateurs seraient mis en place. Par exemple, la production d'hormones par les racines (éthylène) a été suggérée comme pouvant engendrer un signal de réduction de la respiration (Wang *et al.* 1990). La présence d'un seuil de tolérance a été également observée pour la relation reliant la respiration du sol (activité bactérienne, fongique et respiration racinaire) à la teneur en eau du sol dans une forêt boréale (Gaumont-Guay *et al.* 2006) ou en forêt tropicale d'Amazonie (Chambers *et al.* 2004, Sotta *et al.* 2007), confirmant notre hypothèse sur la présence de seuil.

La mise en place d'une expérimentation d'ennoiement sur des jeunes plants permettrait de préciser la valeur critique d'anoxie (durée, intensité) engendrant une forte diminution de Es. De plus, la sélection d'espèces ayant plusieurs types de troncs (présence de lenticelles, racines

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

aériennes, épaisseur d'écorce) le long d'un gradient d'enneigement, permettrait de définir les caractéristiques des troncs qui serait liées ou non aux variations de Es.

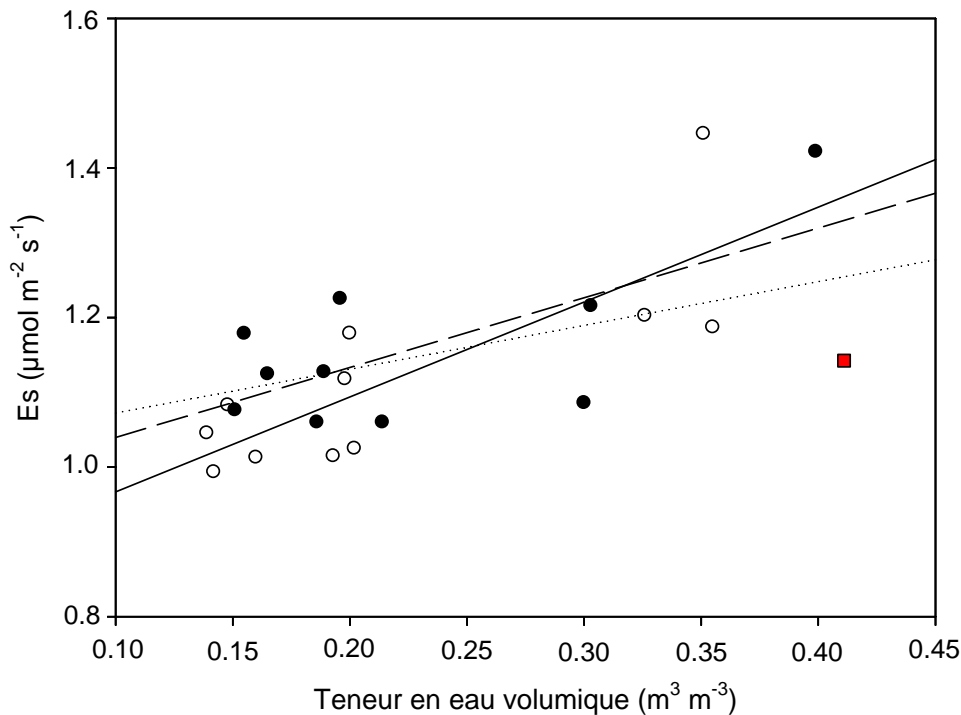


Figure 65 : Relation entre la moyenne de l'efflux de CO₂ des troncs (E_s , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) des arbres de TFF ou SFF et la teneur en eau volumique en surface ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) pour les habitats de TFF (o) et de SFF (•). Le carré rouge représente la mesure en saison des pluies 2008 pour SFF. La droite en continu représente la corrélation pour TFF ($R^2 = 0.64$, $p = 0.003$), la droite en tirets représente la corrélation pour SFF sans la mesure en saison des pluies ($R^2 = 0.47$, $p = 0.03$) et la droite en pointillés représente la corrélation pour toutes les mesures de SFF ($R^2 = 0.28$, $p = 0.09$).

Variations de l'efflux de CO₂ des troncs pour les espèces communes aux deux milieux

L'étude menée ci-dessus a consisté à comparer les variations de l'efflux de CO₂ de deux communautés (sur deux milieux différents) composées d'espèces différentes, au cours de saisons sèches et de pluies. Afin de tester plus précisément l'influence du milieu sur le comportement des arbres, nous avons comparé les valeurs de E_s pour des espèces abondantes dans les deux milieux. Nous disposons de quatre espèces communes aux deux habitats : *Carapa procera*, *Eperua falcata*, *Eschweileira coriacea*, *Symphonia spl*. Nous faisons l'hypothèse que ces espèces présentent une forte acclimatation qui se traduira par des réponses différentes au niveau de E_s .

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

Nous n'observons pas de différence significative de Es liée à l'habitat, que se soit en saison des pluies ou en saison sèche, pour les quatre espèces (Fig. 66). Ces résultats suggèrent que ces espèces sont bien adaptées aux deux habitats et que les contraintes saisonnières n'ont pas d'influence marquée pour ces espèces.

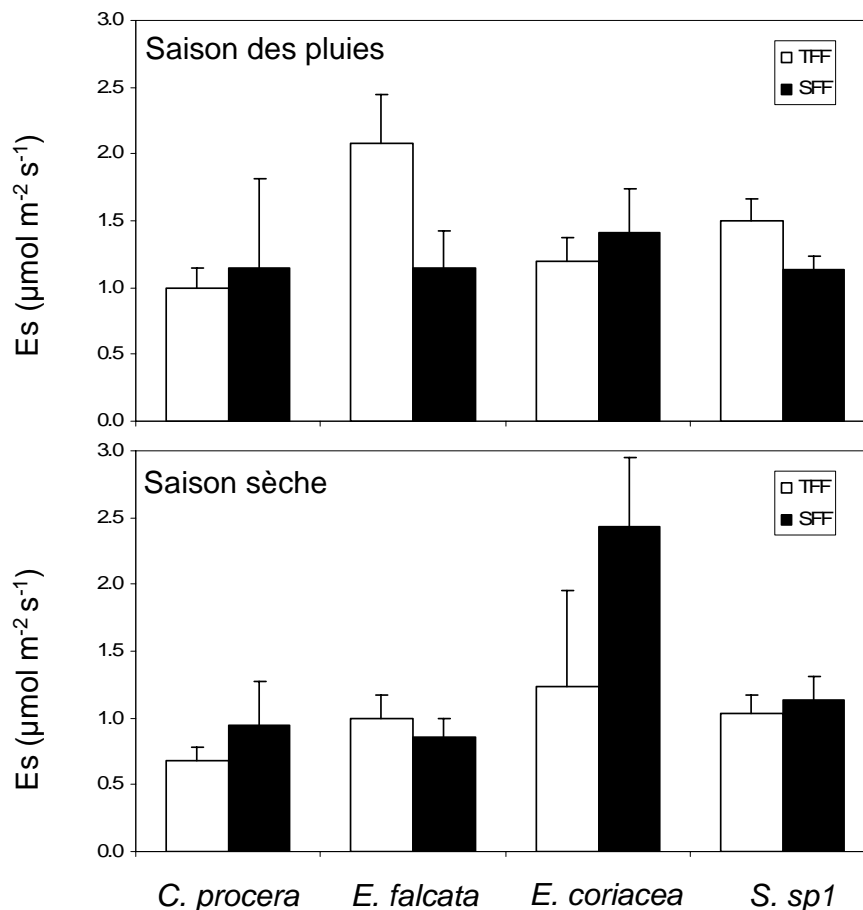


Figure 66 : Moyenne (\pm SE) des efflux de CO₂ des troncs (Es, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) des espèces communes aux deux habitats (TFF et SFF), en saison des pluies et en saison sèche. Différences non significatives de l'habitat sur Es par espèces par saison ($p > 0.05$).

Il est possible que des adaptations morphologiques puissent permettre un fonctionnement identique entre les deux habitats. Nous n'avons pas quantifié les lenticelles pour les différentes espèces, mais la présence de celles-ci a été observée chez *E. falcata* (Pulle 1976) et chez *E. coriacea* (USAID http://pdf.usaid.gov/pdf_docs/PNACX699.pdf). Cependant, la capacité à développer des lenticelles ne semble pas être déterminante pour le mécanisme de la

3.6 Variations saisonnières de l'efflux de CO₂ des troncs

tolérance aux conditions environnementales des deux habitats. En effet, *E. falcata* aurait plutôt un comportement inverse, avec une tendance à avoir un Es plus fort en TFF durant la saison des pluies. En revanche, nous avons observé la présence de racines adventives à la base du tronc chez *Symphonia Sp1*, qui pourrait permettre de limiter l'effet de l'anoxie en saison des pluies et permettre un fonctionnement identique dans les deux habitats en saison des pluies. Néanmoins, les racines adventives sont également présentes sur les arbres en TFF, ce qui signifie que ce caractère morphologique est conservé quelque soit l'habitat.

Au stade de plantule, de précédentes études ont montré que l'enneigement produisait la formation de racines adventives et de lenticelles (Kozłowski & Pallardy 2002, Lopez & Kursar 2003, Parolin 2001). A ce stade, les plants peuvent être facilement submergés par la montée de la nappe phréatique ou de la rivière, d'où la nécessité de ces adaptations. Il serait intéressant de savoir si la présence de lenticelle est un caractère adaptatif lié au milieu et s'il est conservé au cours de l'ontogénie.

Ces quatre espèces semblent présenter une acclimatation particulière aux conditions de SFF et TFF, et contrairement à notre hypothèse, nous ne pouvons pas conclure à un pattern identique d'acclimatation pour ces espèces qui ont une large distribution. De plus, la présence de lenticelles ne semble pas être un critère d'acclimatation lié à Es, qui limiterait l'effet de l'anoxie. Il semble nécessaire de poursuivre les investigations sur la morphologie des troncs afin d'identifier les possibles adaptations des arbres en SFF et également de pouvoir déterminer l'impact de l'enneigement sur l'efflux de CO₂ des troncs.

Conclusion du chapitre

Nos résultats montrent que la phénologie foliaire n'influence pas l'efflux de CO₂ des troncs, ce qui confirme l'absence de relation entre le fonctionnement foliaire et ligneux.

Nous avons mis en évidence que l'efflux de CO₂ des troncs montre de fortes variations saisonnières en TFF, en rapidité et en amplitude durant les périodes de transition, soulignant en particulier une importante capacité de résilience en fin de saison sèche. La diminution en début de saison sèche et l'augmentation en début de saison des pluies sont principalement liées à la teneur en eau du sol, alors que les variations saisonnières des variables climatiques atmosphériques ne semblent pas avoir d'effet direct sur Es. De plus, il ne semble pas que la diminution de Es soit liée à un stress hydrique, ce qui suggère un mécanisme proche de notre hypothèse de réponse 3 aux conditions de saison sèche (Fig. 57).

En SFF, nous observons une diminution de Es en fin de saison des pluies qui pourrait être expliquée par la succession de plusieurs mois comportant une forte teneur en eau du sol, supérieure à un seuil à partir duquel le pouvoir de tolérance des arbres aux conditions d'anoxie serait nul. Néanmoins, nous n'avons pas pu mettre en évidence le critère morphologique responsable de cette tolérance « limité » à l'anoxie.

Ce travail sur les variations saisonnières de Es a fait l'objet d'un article, dont je suis premier auteur, qui a été soumis en 2009 à « *New Phytologist* » mais rejeté, puis soumis à « *Annals of Forest Science* » mais encore rejeté (Annexe 2). Nous le retravaillons pour le soumettre à nouveau à « *Annals of Forest Science* ».

4 Discussion générale

Variabilité fonctionnelle en FTH

Notre étude a permis de mettre en évidence une très large variabilité des échanges gazeux (CO_2 et H_2O) au niveau foliaire et ligneux des arbres de la canopée en FTH. Les précédentes études sur les arbres de la canopée s'étaient principalement intéressées aux traits chimiques ou structuraux des feuilles (*e. g.* Baraloto *et al.* 2010, Hättenschwiler *et al.* 2008), ou à la composition isotopique du carbone (*e. g.* Bonal *et al.* 2000c). Pour des arbres de canopée dans un environnement homogène donné, cette variabilité est au moins aussi importante que celle déjà mise en évidence par de précédentes études pour les stades de plantules en serre. Pour la majorité des traits, nous constatons une très forte variabilité intra-spécifique, et de ce fait, nous avons préféré discuter des variations au niveau de l'arbre, plutôt qu'au niveau interspécifique.

Comme suggéré par les écologistes des communautés, cette grande variabilité fonctionnelle contribue en partie à expliquer la grande richesse spécifique des FTH et son maintien par la multiplication des niches écologiques qui permet à ces espèces d'être compétitives le long des différents gradients environnementaux (lumière, eau).

Nous avons également pu mettre en évidence que l'ensemble de ces traits permet de dégager deux axes indépendants représentant les traits foliaires d'une part, et les traits ligneux d'autre part. Les compromis entre les traits foliaires confirment le « leaf economics spectrum », par l'investissement différent des espèces de la canopée entre des feuilles à turnover rapide à bas « coût » carboné et des feuilles à turnover lent à fort « coût » carboné. La mise en évidence d'un axe de compromis entre traits ligneux est également cohérente avec des travaux très récents (Chave *et al.* 2009a). L'originalité de nos résultats réside dans la mise en évidence de l'organisation indépendante de ces compromis foliaires et ligneux : il ne semble pas y avoir de « stratégie » globale particulière à l'échelle de l'arbre chez ces espèces pour les traits foliaires et ligneux. Ces résultats devraient trouver des applications intéressantes dans la simplification et la modélisation du fonctionnement des communautés en FTH.

Au niveau des traits ligneux, nous avons pu mettre en avant l'importance des critères de l'écorce, contrairement à l'aubier, afin d'expliquer la large amplitude de valeurs de E_s . Il semble important de confirmer cette tendance en menant des expérimentations permettant de

préciser les critères biophysiques de l'écorce pouvant influencer Es. De plus, il est possible que la composition chimique et la perméabilité des différents tissus à la diffusion des gaz, participent à la variabilité de Es. Il serait notamment intéressant de préciser le rôle des métabolites secondaires très abondants en FTH (Hedge *et al.* 1998, Roth 1981) et des différents tissus de l'écorce plus ou moins hydrophiles (pectine, hemicellulose).

Enfin, nous avons montré que l'agencement des traits foliaires n'est pas différent entre les habitats étudiés, confirmant la notion « d'universalité » de ces corrélations. En revanche, on note une différenciation des deux habitats selon l'axe ligneux. Néanmoins, l'efflux de CO₂ ne semble pas intervenir sur la distribution des arbres entre les deux milieux. Les arbres de TFF semblent avoir des caractéristiques plus favorables à une meilleure résistance à la sécheresse, ce qui est cohérent avec les contraintes hydriques rencontrées dans cet habitat. De plus, cet habitat semble être composé d'une majorité d'espèces de fin de succession (tolérantes à l'ombre) qui pourraient présenter par ailleurs une plus forte résistance à la sécheresse.

La saison sèche est-elle ressentie par la majorité des arbres ?

Nos résultats montrent clairement que la majorité des arbres ne subissent pas de façon marquée la sécheresse. En effet, durant la saison sèche, la forte diminution de la teneur en eau du sol, principalement en surface, n'a pas engendré de fortes diminutions de potentiel hydrique de base des arbres au sein des deux habitats. Il est probable que la majorité des arbres aient développé un système racinaire important (Nepstad *et al.* 1994, Sternberg *et al.* 1998) afin « d'éviter » la sécheresse (nos hypothèses de réponse 2 et 3). Cependant, nous avons également mis en évidence des arbres qui montrent une forte diminution de leur potentiel de base (hypothèse 1).

L'absence de fortes contraintes hydriques pour les arbres de la canopée est également illustrée par le décalage temporel de la chute des feuilles des espèces décidues par rapport à la saison sèche. En effet, une partie importante de ces arbres perd ses feuilles en début de saison sèche, alors que la teneur en eau du sol est encore élevée. L'hypothèse d'un effet lié à l'ensoleillement, plutôt qu'à un effet de la pluviométrie et de la disponibilité en eau, peut donc être évoquée. Cette particularité permettrait aux arbres de profiter des fortes conditions d'ensoleillement durant la saison sèche et de maximiser la photosynthèse avec des feuilles jeunes matures. Néanmoins, notre suivi sur des arbres de canopée suggère que même les nouvelles feuilles, qui deviennent rapidement matures, présentent une diminution de leur

fonctionnement en saison sèche (diminution de l'assimilation photosynthétique mais pas de la respiration foliaire).

Notre étude a montré que la sensibilité des arbres à la sécheresse du sol en surface avait un impact négatif sur leur fonctionnement carboné et hydrique. Les racines fines localisées en surface semblent donc être très sensibles à la sécheresse et participer fortement au « signal » de sécheresse. De plus, nous avons également montré que cette sensibilité était bien marquée durant les courtes périodes de transition saisonnière, entre la saison des pluies et la saison sèche ou entre la saison sèche et la saison des pluies, ce qui est cohérent avec les fortes variations saisonnières des flux de CO₂ à l'échelle de l'écosystème observées lors de ces périodes de transition (Bonal *et al.* 2008). Cette forte sensibilité à la sécheresse en surface peut être considérée comme une stratégie précoce de limitation de la perte en eau. Celle-ci permettrait d'atténuer les effets négatifs des fortes saisons sèches, illustrés notamment par une forte mortalité des arbres (Nepstad *et al.* 2007, Phillips *et al.* 2009).

Enfin, notre étude suggère une grande variabilité entre arbres concernant la profondeur de prospection racinaire, avec cependant une majorité d'arbres en FTH qui correspondraient à notre hypothèse de réponse 3, à savoir la présence de racines en surface ET en profondeur.

A la suite de ces résultats, il semble intéressant de préciser la profondeur d'absorption des racines notamment grâce à la méthode isotopique (Bonal *et al.* 2000a, Moreira *et al.* 2000, Scholz *et al.* 2008, Zapater 2009) et non simplement la profondeur d'enracinement (Cavalheiro & Nepstad 1996, Nepstad *et al.* 1994) qui ne renseigne pas forcément sur la fonctionnalité des racines.

Variations saisonnières des échanges gazeux des arbres de la canopée

Nous avons mis en évidence une large variabilité saisonnière des traits physiologiques foliaires et ligneux des arbres de la canopée entre la saison des pluies et la saison sèche. Nos résultats montrent que les variations saisonnières de l'assimilation en lumière non limitante (majorité de diminution) ne sont corrélées ni aux traits foliaires structuraux, ni aux variations de la respiration foliaire de ces arbres, ce qui est concordant avec l'hypothèse d'une contrainte hydrique qui ne provoquerait pas de dommage irréversible au niveau de l'appareil photosynthétique (dégradation de la protéine D1, collapse des cellules, chlorose). La diminution de la photosynthèse serait néanmoins principalement sous le contrôle stomatique. Il serait intéressant de mener des expérimentations supplémentaires afin de préciser les processus photosynthétiques les plus impactés par les conditions de saison sèche, notamment la vitesse de carboxylation de la Rubisco et le taux de transport des électrons. De plus, des mesures de fluorescence pourraient permettre de définir le taux de dommage infligé en saison sèche et, de ce fait, d'apprécier l'importance de la respiration foliaire de maintenance au cours des saisons.

Nous avons aussi fait ressortir une diminution de la densité de flux de sève au cours des saisons sèches qui serait à la fois expliquée par la diminution du rayonnement et par la diminution de la teneur en eau du sol. Ces résultats suggèrent que les variations saisonnières de la transpiration sont en partie sous le contrôle des variables climatiques (R_g , VPD) mais également sous le contrôle des variables environnementales. Ainsi, la teneur en eau du sol, qui serait la principale responsable du déclenchement de la régulation stomatique en saison sèche.

Les variations saisonnières de ces deux flux (A_{max} et $dflux_{std}$) forment une hystérésis (Fig. 67), ce qui suggère un seuil de sensibilité différent pour ces deux flux, tout en étant majoritairement sous le contrôle stomatique. Ce décalage temporel pourrait traduire une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau au début de la saison sèche, puis une diminution en fin de saison sèche. En effet, le fort déficit hydrique en fin de saison sèche, principalement en surface, pourrait donc être la cause de la diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ce pattern souligne à la fois la forte sensibilité des flux carbonés et hydriques des arbres aux premiers signes de la saison sèche mais également leur forte capacité de résilience après le retour des premières pluies du mois de décembre.

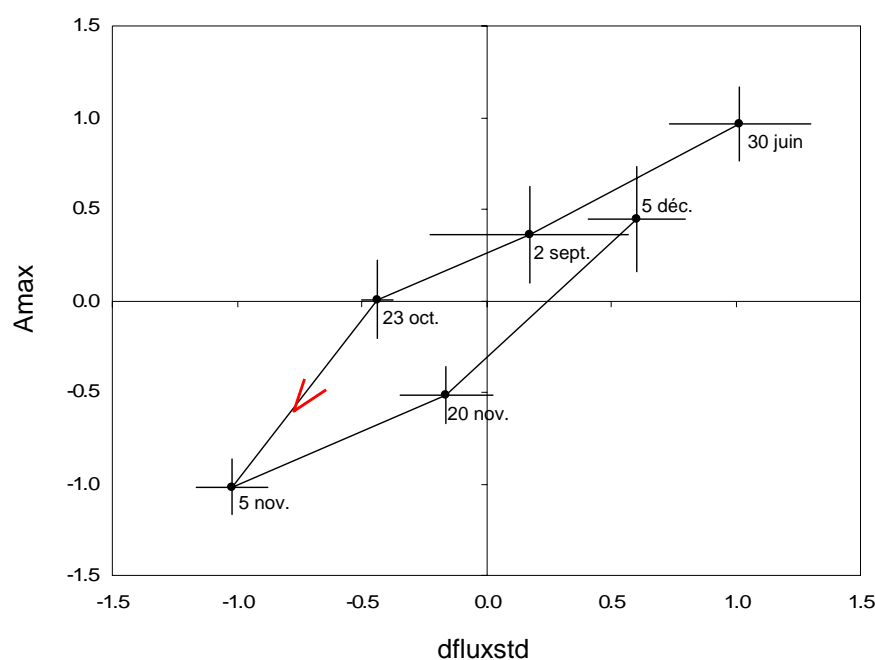


Figure 67 : Relation saisonnière entre l'assimilation en lumière non limitante (A_{max}) et la densité de flux de sève standardisée pour 1000 W m^{-2} ($d_{fluxstd}$) pour les arbres de la tour en 2008. Les valeurs des flux sont centrées et réduites afin de faciliter le suivi du pattern saisonnier. Les valeurs négatives de A_{max} et $d_{fluxstd}$ indiquent des valeurs plus faibles que la moyenne saisonnière. La flèche en rouge indique le sens des variations saisonnières. Le 30 juin la valeur correspond à la moyenne des flux de 9 arbres, le 2 septembre de 6 arbres et les autres dates de 10 arbres ($\pm SE$).

Néanmoins, malgré le rôle majeur de la régulation stomatique, il est fort probable que d'autres processus participent également à ces diminutions : la diminution de la synthèse de la Rubisco (Parry *et al.* 2002, Tezara *et al.* 1999) pour A_{max} et des phénomènes de cavitation (Lopez *et al.* 2005, Zhu & Cao 2009) pour d_{flux} et A_{max} . Nous n'avons pas effectué de telles mesures mais elles semblent pertinentes à réaliser à l'avenir pour vérifier ces hypothèses.

Les variations saisonnières de E_s (majorité de diminution), particulièrement marquées en période de transition saisonnière, ne sont pas totalement synchrones avec celles de A_{max} ou de d_{flux} . Ce résultat suggère que la sensibilité à la sécheresse de E_s ne serait pas sous l'influence des mêmes processus, en particulier de la régulation stomatique sous contrainte hydrique. De plus, nos résultats montrent une absence de relation entre la phénologie foliaire et E_s ; la rythmicité de la chute des feuilles ne correspond pas au pattern saisonnier de E_s , ce qui tend à confirmer l'absence de relation entre E_s et l'activité foliaire en FTH.

Enfin, les variations de Es semblent faiblement influencées par la densité de flux de sève. Le CO₂ dégagé par les troncs semble donc principalement expliqué par le fonctionnement du cambium et dans une moindre mesure par l'aubier (faible effet du flux de sève) ou par le phloème (faible effet de la phénologie foliaire).

Nous avons mis en évidence également qu'il n'était pas possible d'estimer les variations saisonnières de la croissance secondaire des arbres en FTH par l'utilisation de dendromètres. Seules des mesures fines (prélèvements) sur l'activité cambiale semblent pouvoir nous renseigner sur ces variations. Ces observations nous conduisent également à souligner que sur la base de mesures de circonférence, il n'est pas possible d'estimer correctement la part respective de la respiration de croissance et de maintenance des troncs au cours du temps. Les variations saisonnières de circonférence sont principalement expliquées par la capacité de stockage/déstockage de l'eau dans l'écorce en lien notamment avec l'humidité de l'air.

Comportements entre les habitats TFF et SFF : de la communauté aux espèces

A l'échelle de la communauté, nous constatons une forte sensibilité de Es à la succession de plusieurs mois d'anoxie en SFF. A long terme, le manque d'oxygène lié à ces conditions, pourrait dépasser le seuil de tolérance des arbres et causer une asphyxie des cellules du cambium, qui serait responsable de la diminution de Es, sans mise en place de mécanisme de régulation. Néanmoins, au niveau des flux foliaires dans des conditions d'alternance « classique » de saison sèche / saison des pluies, voire plus sévère avec la saison sèche 2008, nous n'observons pas de fortes variations saisonnières dans cet habitat par rapport à TFF. Afin d'expliquer ce comportement, nous pouvons supposer la présence de racines en profondeur pouvant accéder aux horizons plus humides (proches de la nappe phréatiques) en saison sèche, alors que la présence de racines aériennes permettrait de limiter l'anoxie en saison des pluies.

A l'échelle des espèces, nos résultats montrent que le fonctionnement saisonnier (principalement carboné) des espèces présentes dans ces deux habitats n'expose pas de différences majeures. Ces comportements, même s'ils varient entre espèces, suggèrent donc une forte tolérance à ces différentes conditions environnementales, soulignant la grande adaptabilité de ces espèces. Il semblerait qu'au stade d'arbres de canopée, ces espèces, que l'on peut caractériser de « généralistes », tolèrent les contraintes hydriques associées à cet habitat. La forte sensibilité aux contraintes hydriques à ce stade pourrait avoir une influence

sur la composition floristique de cet habitat (Baraloto *et al.* 2007, Lopez & Kursar 2003). Même s'il a été mis en évidence un lien entre la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle, avec des espèces présentes principalement dans un habitat (Baraloto *et al.* 2007), notre étude montre que des espèces sont, par ailleurs, capables de se développer dans les deux habitats, pouvant diminuer ainsi la diversité spécifique locale.

Nous pouvons faire l'hypothèse d'une adaptation morphologique de ces espèces au stade d'arbre de canopée, avec le développement d'une structure et d'une profondeur d'enracinement spécifique à chaque habitat. En effet, nous avons montré que *E. falcata* et *S. sp1* pourraient avoir un enracinement plutôt superficiel en SFF, de manière à limiter les contraintes de l'anoxie, alors que ces espèces auraient un enracinement plutôt profond en TFF, afin d'accéder aux horizons plus humides. Le fait que peu d'espèces, par rapport à la très grande richesse spécifique de la FTH guyanaise, soient capables de s'installer et se développer dans des habitats aussi contrastés, suggère potentiellement l'implication de processus évolutifs particuliers à l'origine de la création de ces espèces.

Il serait intéressant de préciser les mécanismes mis en place par les espèces pour supporter ces conditions d'anoxie. La mesure de l'activité enzymatique des racines fines (comme la pyruvate décarboxylase et l'alcool-déshydrogénase) permettrait de quantifier la fermentation alcoolique et de ce fait, d'avoir une idée de la capacité des espèces à utiliser ce métabolisme (Ferreira *et al.* 2009, Parelle *et al.* 2006) en condition d'anoxie. De plus, la détermination de la quantité d'éthylène produite par les plantes serait un bon indicateur de leur capacité à la formation des racines adventives et de lenticelles en condition anaérobie (Kozłowski 1984). Enfin, il serait pertinent de déterminer la capacité de ces espèces à stocker l'amidon (Laan & Blom 1990) afin de compenser le manque d'oxygène en saison des pluies.

Evolution saisonnière de la respiration foliaire et de l'efflux de CO₂ des troncs à l'échelle de l'écosystème

Nous avons voulu confronter les variations saisonnières de Rf et de Es, intégrées à l'échelle de l'écosystème, avec les variations saisonnières de la respiration de l'écosystème (Réco). La respiration totale de l'écosystème est la somme de quatre composantes : la respiration du sol (respiration racinaire et dégagement de CO₂ associé à l'activité des micro-organismes décomposeurs), la respiration des troncs et branches, la respiration des feuilles, et la respiration (décomposition) des débris ligneux au sol. Néanmoins, nous nous sommes limités à la respiration des feuilles et des troncs, étant donné la difficulté de mesurer correctement la

respiration des branches. Sur la base des mesures individuelles de Rf ou Es des arbres à un instant donné, nous avons calculé la respiration foliaire de l'écosystème et l'efflux de CO₂ des troncs de l'écosystème en faisant un ensemble d'hypothèses pour ce changement d'échelle (Annexe 4).

Pour l'année 2008, la respiration foliaire intégrée à l'échelle de l'écosystème représente en moyenne un peu plus de la moitié de la respiration totale de l'écosystème ($\approx 60\%$), alors que l'efflux de CO₂ des troncs à l'échelle de l'écosystème représente une part minime ($\approx 9\%$).

La confrontation des variations saisonnières de ces trois flux respiratoires confirme que les fortes variations observées pour la respiration totale de l'écosystème (Bonal *et al.* 2008) sont principalement expliquées par celles de la respiration du sol. En effet, la faible variabilité saisonnière de la respiration foliaire et la faible part relative de la respiration des troncs, ne participent que faiblement aux variations saisonnières de l'écosystème (Fig. 68).

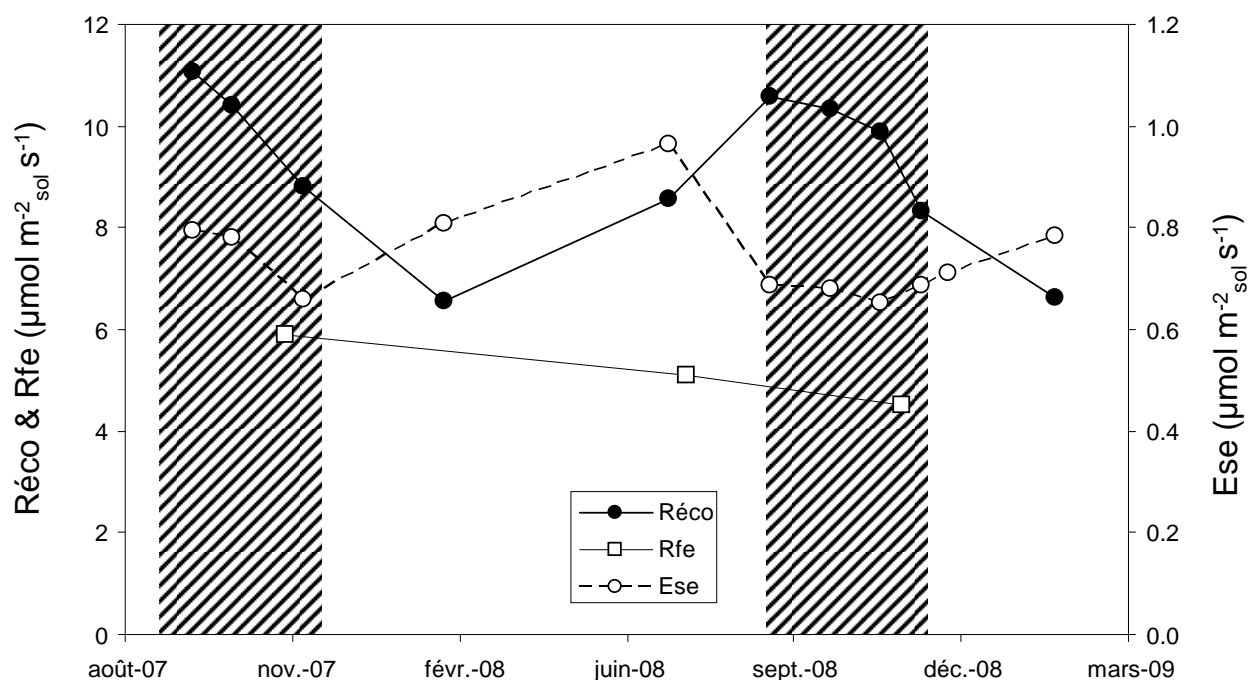


Figure 68 : Variations saisonnières de la respiration de l'écosystème (Réco), de la respiration foliaire à l'échelle de l'écosystème (Rfe) et de l'efflux de CO₂ des troncs à l'échelle de l'écosystème (Ese). Les zones hachurées représentent les saisons sèches.

N. B. Les unités de Ese sont inférieures d'un facteur dix par rapport aux unités de Réco et Rfe.

L'accentuation de la durée et de l'intensité des saisons sèches, prédite par les modèles climatiques, conduira-t-elle à une modification potentielle des échanges gazeux foliaires et ligneux des arbres de la FTH guyanaise ?

Nos travaux nous laissent penser que les échanges de CO₂ et d'H₂O entre les feuilles ou les troncs des arbres de la canopée en FTH guyanaise et l'atmosphère pourraient être modifiés par des changements climatiques sévères. L'accentuation des périodes de sécheresse (*i. e.* plus forte que celle observée en 2008) pourrait tendre à influencer fortement le statut hydrique des arbres, par une diminution de la teneur en eau du sol jusqu'à une profondeur incluant l'ensemble des systèmes racinaires. Dans ce cas de figure, la grande majorité des arbres (nos hypothèses de réponse 1, 2 et 3) serait confrontée aux conditions de sécheresse édaphique. De telles conditions de sécheresse pourraient engendrer alors une diminution de la photosynthèse et de la transpiration, et donc impacter la croissance et la survie de certaines espèces d'arbres. Sur le long terme, de telles conditions pourraient engendrer une modification de la composition floristique des communautés. Au contraire, si les changements climatiques se traduisent par des saisons sèches pas nécessairement plus marquées, mais malgré tout un peu plus longues, nos travaux suggèrent que ces conditions influenceraient peu le fonctionnement des arbres de la canopée.

5 Références bibliographiques

- Abe H, Nakai T, Utsumi Y, Kagawa A. 2003.** Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiology* **23**(12): 859-863.
- Ackerly DD. 2004.** Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**: 25-44.
- Amthor JS. 1989.** *Respiration and Crop Productivity*. Berlin.
- Amthor JS. 2000.** The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany* **86**(1): 1-20.
- Amthor JS, Baldocchi DD 2001.** Terrestrial higher plant respiration and net primary productivity. In: J. Roy, B. Saugier, H. A. Mooney eds. *Terrestrial Global Productivity*. San Diego: Academic Press, 33-59.
- Anderson JM, Park YI, Chow WS. 1997.** Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiologia Plantarum* **100**: 214-223.
- Araujo AC, Nobre AD, Kruijt BJ, Elbers A, Dallarosa R, Stefani P, von Randow C, Manzi AO, Culf AD, Gash JHC, Valentini R, Kabat P. 2002.** Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *Journal of geophysical Research - Atmosphere* **107**(D20, 8090).
- Arend M, Fromm J. 2007.** Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. *Tree Physiology* **27**(7): 985-992.
- Atkin OK, Bruhn D, Hurry VM, Tjoelker MG. 2005.** Evans Review No. 2: The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology* **32**(2): 87-105.
- Atkin OK, Holly C, Ball MC. 2000.** Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration *Plant, Cell & Environment* **23**(1): 15-26.
- Atkin OK, Macherel D. 2009.** The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Annals of Botany* **103**: 581-597.
- Atkin OK, Tjoelker MG. 2003.** Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* **8**(7): 343-351.
- Baker PA, Seltzer GO, Fritz SC, Dunbar RB, Grove MJ, Tapia PM, Cross SL, Rowe HD, Broda JP. 2001.** The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science* **291**: 640-643.
- Baker TR, Affum-Baffoe K, Burslem DFRP, Swaine MD. 2002.** Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* **171**: 261-274.
- Baker TR, Burslem DFRP, Swaine MD. 2003a.** Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 109-125.
- Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, Almeida S, Arroyo L, Di Fiore A, Erwin T, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance SG, Laurance WF, Lewis SL, Monteagudo A, Neill DA, Vargas P, N., Pitman NCA, Silva JNM, Martinez RV. 2004.** Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**(1443): 353-365.
- Baker TR, Swaine MD, Burslem DFRP. 2003b.** Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability.

- Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 21-36.
- Baltzer JL, Gregoire DM, Bunyavejchewin S, Noor NSM, Davies SJ. 2009.** Coordination of foliar and wood anatomical traits contributes to tropical tree distributions and productivity along the Malay-Thai Peninsula. *American Journal of Botany* **96**(12): 2214-2223.
- Baraloto C, Morneau F, Bonal D, Blanc L, Ferry B. 2007.** Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four Neotropical tree genera. *Ecology* **88**(2): 478-489.
- Baraloto C, Paine CET, Patiño S, Bonal D, Hérault B, Chave J. 2010.** Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology* **24**(1): 208-216.
- Baraloto C, Paine CET, Poorter L, Beauchene J, Bonal D, Domenach A-M, Hérault B, Patiño S, Roggy J-C, Chave J. in review.** Decoupled leaf and stem economics in rainforest trees. *Ecology Letters*.
- Barbault R. 1998.** Conserver et gérer la biodiversité en Guyane. *JATBA* **40**: 207-217.
- Barbour MM, Farquhar GD. 2000.** Relative humidity and ABA induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves. *Plant, Cell & Environment* **23**: 473-485.
- Batjes NH. 2005.** Organic carbon stocks in the soils of Brazil. *Soil Use and Management* **21**: 22-24.
- Bazzaz FA. 1998.** Tropical forests in a future climate change: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle. *Climatic Change* **39**: 317-336.
- Becker P. 1996.** Sap flow in Bornean heath and dipterocarp forest trees during wet and dry periods. *Tree Physiology* **16**: 295-299.
- Blanc L, Echard M, Hérault B, Bonal D, Marcon E, Chave J, Baraloto C. 2009.** Dynamics of aboveground carbon stocks in a selectively logged tropical forest. *Ecological Applications* **19**(6): 1397-1404.
- Bolstad PV, Mitchell KA, Vose JM. 1999.** Foliar temperature–respiration response functions for broad-leaved tree species in the southern Appalachians. *Tree Physiology* **19**: 871-878.
- Bonal D, Atger C, Barigah TS, Ferhi A, Guehl J-M, Ferry B. 2000a.** Water acquisition patterns of two wet tropical canopy tree species of French Guiana as inferred from H₂¹⁸O extraction profiles. *Annals of Forest Science* **57**(7): 717-724.
- Bonal D, Barigah TS, Granier A, Guehl J-M. 2000b.** Late-stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant, Cell & Environment* **23**(5): 445-459.
- Bonal D, Born C, Brechet C, Coste S, Marcon E, Roggy JC, Guehl J-M. 2007.** The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits. *Annals of Forest Science* **64**: 169-176.
- Bonal D, Bosc A, Ponton S, Goret J-Y, Burban B, Gross P, Bonnefond J-M, Elbers JAN, Longdoz B, Epron D, Guehl J-M, Granier A. 2008.** Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change Biology* **14**(8): 1917-1933.
- 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**: 490-496.
- Bonal D, Sabatier D, Montpied P, Tremeaux D, Guehl J-M. 2000c.** Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforest of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* **124**: 454-468.

- Borchert R. 1994a.** Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**(5): 1437-1449.
- Borchert R. 1994b.** Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees - Structure and Function* **8**: 115-125.
- Borchert R. 1999.** Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* **20**(3): 239-247.
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W. 2002.** Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain'. *Biotropica* **34**(1): 27-39.
- Bosc A, De Grandcourt A, Loustau D. 2003.** Variability of stem and branch maintenance respiration in a Pinus pinaster tree. *Tree Physiology* **23**: 227-236.
- Boulet R, Brugière JM, Humbel F-X. 1979a.** Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale: conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Science du Sol* **1**: 3-18.
- Boulet R, Fritsch E, Humbel FX 1979b.** Les sols des terres hautes et de la plaine cotière ancienne en Guyane française septentrionale. Organisation en systèmes et dynamique actuelle de l'eau. In. Cayenne: Orstom. 170.
- Bowman WP, Barbour MM, Turnbull MH, Tissue DT, Whitehead D, Griffin KL. 2005.** Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO₂ efflux from stems of mature Dacrydium cupressinum trees. *New Phytologist* **167**(3): 815-828.
- Bragg T, Webb N, Spencer R, Wood J, Nicholl C, Potter E 1991.** AP4 Porometer user manual In D.-T. D. Ltd. 197.
- Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P. 2008.** Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**: 1839-1848.
- Bréchet L. 2009.** Contribution à l'étude de la variabilité spatiale des composantes du bilan de carbone d'un sol de forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). Thèse de doctorat, Henri Poincaré Nancy.
- Bréda N, Soudani K, Bergonzini J-C. 2003.** Mesure de l'indice foliaire en forêt Edition ECOFOR.
- Breitsprecher A, Bethel JS. 1990.** Stem-growth periodicity of trees in a Tropical Wet Forest of Costa Rica. *Ecology* **71**(3): 1156-1164.
- Brenes-Arguedas T, Ríos M, Rivas-Torres G, Blundo C, Coley PD, Kursar TA. 2008.** The effect of soil on the growth performance of tropical species with contrasting distributions. *Oikos* **117**(10): 1453-1460.
- Brienen R, Zuidema P. 2005.** Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* **146**(1): 1-12.
- Brodribb TJ, Feild TS. 2000.** Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment* **23**(12): 1381-1388.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Gutiérrez MV. 2002.** Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell & Environment* **25**(11): 1435-1444.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004a.** Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* **24**(8): 891-899.

- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Hinojosa JA, Hoffmann WA, Franco AC. 2004b.** Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology* **24**: 1119-1127.
- Bullock SH. 1997.** Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* **41**(1): 13-16.
- Burton D, Beauchamps E. 1994.** Profile nitrous oxide and carbon dioxide concentrations in a soil subject to freezing. *Soil Science Society of America Journal* **58**: 115-122.
- Carswell FE, Costa AL, Palheta M, Malhi Y, Meir P, Costa JdPR, Ruivo ML, Leal LSM, Costa JMN, Clement RJ, Grace J. 2002.** Seasonality in CO₂ and H₂O flux at an eastern Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research* **107**, D20, 8076: doi:10.1029/2000JD000284.
- Carvalho KdO, Nepstad DC. 1996.** Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forests and pastures of eastern Amazonia. *Plant and Soil* **182**(2): 279-285.
- Cattellino PJ, Becker CA, Fuller LG. 1986.** Construction and installation of homemade dendrometer bands. *NJAF* **3**: 73-75.
- Cavaleri MA, Oberbauer SF, Ryan MG. 2006.** Wood CO₂ efflux in a primary tropical rain forest. *Global Change Biology* **12**(12): 2442-2458.
- Cavaleri MA, Oberbauer SF, Ryan MG. 2008.** Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. *Plant, Cell & Environment* **31**(4): 473-483.
- Ceschia E, Damesin C, Lebaube S, Pontailler JY, Dufrene E. 2002.** Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science* **59**(8): 801-812.
- Chambers JQ, Higuchi N, Schimel JP, Ferreira LV, Melack JM. 2000.** Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* **122**(3): 380-388.
- Chambers JQ, Santos Jd, Ribeiro RJ, Higuchi N. 2001.** Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management* **152**(1-3): 73-84.
- Chambers JQ, Tribuzy ES, Toledo LC, Crispim BF, Higuchi N, dos Santos J, Araujo AC, Kruijt B, Nobre AD, Trumbore SE. 2004.** Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications* **14**(4): S72-S88.
- Charles-Dominique P, Blanc P, Larpin D, Ledru MP, Riéra B, Sarthou C, Servant M, Tardy C. 1998.** Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica* **19**: 295-302.
- Chave J. 2006.** Measuring wood density for tropical forest trees: A field manual. In S. F. P. (2002-2006): Project for the advancement of Network Science in Amazonia. 6.
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns M, Chambers J, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure JP, Nelson B, Ogawa H, Puig H, Riéra B, Yamakura T. 2005.** Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* **145**(1): 87-99.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009a.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**(4): 351-366.
- Chave J, Navarrete D, Almeida S, Alvarez E, Aragão LEOC, Bonal D, Châtelet P, Silva Espejo J, Goret JY, von Hildebrand P, Jiménez E, Patiño S, Peñuela MC, Phillips OL, Stevenson P, Malhi Y. 2009b.** Regional and temporal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences Discuss.* **6**(4): 7565-7597.
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003.** Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* **30**: 239-264.

- Chazdon RL, Pearcy RW. 1986.** Photosynthetic response to light variations in rain forest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. *Oecologia* **69**: 524-531.
- Ciais P, Tans PP, Trolier M, White JWC, Francey RJ. 1995.** A large northern hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the 13C/12C ratio of atmospheric CO₂. *Science* **269**(1098-1102).
- Clark DA. 2007.** Detecting tropical forests' responses to global climatic and atmospheric change: current challenges and a way forward. *Biotropica* **39**(1): 4-19.
- Clark DA, Clark DB. 1994.** Climate-induced variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology* **82**: 865-872.
- Clark DB, Clark DA, Oberbauer SF. 2010.** Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* **16**(2): 747-759.
- Clark DB, Clark DA, Rich PM, Weiss S, Oberbauer SF. 1996.** Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a Neotropical lowland rainforest. *Canadian Journal Forest Research* **26**: 747-757.
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA. 1999.** Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* **80**(8): 2662-2675.
- Cochard H, Breda N, Granier A. 1996.** Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annals of Forest Science* **53**: 197-206.
- Cochard H, Bréda N, Granier A, Aussenac G. 1992.** Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L.). *Annals of Forest Science* **49**: 225-233.
- Coste S. 2008.** *Diversité et plasticité des traits foliaires en forêt tropicale humide*. Thèse de doctorat, l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement Nancy.
- Coste S, Baraloto C, Leroy C, Marcon E, Renaud A, Richardson AD, Roggy J-C, Schimann H, Uddling J, Hérault B. in press.** Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science*.
- Coste S, Roggy J-C, Imbert P, Born C, Bonal D, Dreyer E. 2005.** Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiology* **25**(9): 1127-1137.
- Cowling SA, Betts RA, Cox PM, Ettwein VJ, Jones CD, Maslin MA, Spall SA. 2004.** Contrasting simulated past and future responses of the Amazonian forest to atmospheric change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**(1443): 539-547.
- Cox PM, Betts RA, Collins M, Harris P, Huntingford C, Jones CD. 2004.** Amazon dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century *Theoretical and Applied Climatology* **78**: 137-156.
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ. 2000.** Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* **408**(6809): 184-187.
- da Rocha HR, Goulden ML, Miller SD, Menton MC, Pinto LDVO, de Freitas HC, e Silva Figueira AM. 2004.** Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. *Ecological Applications* **14**(sp4): 22-32.
- da Silva RP, dos Santos J, Tribuzy ES, Chambers JQ, Nakamura S, Higuchi N. 2002.** Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* **166**: 295-301.

- Damesin C. 2003.** Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist* **158**: 465-475.
- Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, Ottorini J-M, Dufrene E. 2002.** Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist* **153**: 159-172.
- Daubenmire R. 1973.** Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* **60**: 147-171.
- Daudet FA, Ameglio T, Cochard H, Archilla O, Lacoïnte A. 2005.** Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* **56**(409): 135-144.
- Davidson EA, Nepstad DC, Ishida FY, Brando PM. 2008.** Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology* **14**(11): 2582-2590.
- Davies WJ, Zhang J. 1991.** Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**: 55-76.
- Dawson TE. 1993.** Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* **95**(4): 565-574.
- Dawson TE, Burgess SSO, Tu KP, Oliveira RS, Santiago LS, Fisher JB, Simonin KA, Ambrose AR. 2007.** Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology* **27**(4): 561-575.
- de Oliveira V, Joly C. 2010.** Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Trees - Structure and Function* **24**(1): 185-193.
- Degen B, Bandou E, Caron H. 2004.** Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana *Heredity* **93**: 585-591.
- Delzon S, Sartore M, Burlett R, Dewar RC, Loustau D. 2004.** Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant, Cell & Environment* **27**: 1077-1087.
- Détienne P, Mariaux A. 1977.** The nature and periodicity of tree-rings in african redwood *Meleaceae*. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* **175**: 52-61.
- Dewar RC, Medlyn BE, Mcmurtrie RE. 1999.** Acclimation of the respiration/photosynthesis ratio to temperature: insights from a model. *Global Change Biology* **5**(5): 615-622.
- Do F, Rocheteau A. 2002a.** Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 1. Field observations and possible remedies. *Tree Physiology* **22**: 641-648.
- Do F, Rocheteau A. 2002b.** Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 2. Advantages and calibration of a noncontinuous heating system. *Tree Physiology* **22**: 649-654.
- Dunisch O, Morais RR. 2002.** Regulation of xylem sap flow in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous *Meliaceae* species from the Amazon. *Trees - Structure and Function* **16**(6): 404-416.
- Edwards NT, Hanson PJ. 1996.** Stem respiration in a closed canopy upland oak forest. *Tree Physiology* **16**: 433-439.
- Edwards NT, Shugart HHJ, McLaughlin SB, Harris WF, Reichle DE 1980.** Carbon metabolism in terrestrial ecosystems. In: D. E. Reichle ed. *Dynamic properties of forest ecosystems* New York: Cambridge University Press

- Ellis AR, Hubbell SP, Potvin C. 2000.** In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1336-1347.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA. 2003.** Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**: 383-393.
- Epron D, Bosc A, Bonal D, Freycon V. 2006.** Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 1-10.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA. 1982.** On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**: 121-137.
- Favrichon V. 1994.** Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt Guyanaise. *Revue Ecologique (Terre et Vie)* **49**: 379-403.
- Favrichon V. 1998.** Apports d'un modèle démographique plurispécifique pour l'étude des relations diversité / dynamique en forêt tropicale guyanaise. *Annals of Forest Science* **55**: 655-669.
- Fearnside PM. 2000.** Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Climate Change* **46**: 115-158.
- Fernandez MD, Pieters A, Donoso C, Herrera C, Tezara W, Rengifo E, Herrera A. 1999.** Seasonal changes in photosynthesis of trees in the flooded forest of the Mapire River. **19**: 79-85.
- Ferreira CS, Piedade MTF, Franco AC, Gonçalves JFC, Junk WJ. 2009.** Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany* **90**(3): 246-252.
- Ferry B, Morneau F, Bontemps J-D, Blanc L, Freycon V. 2010.** Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* **98**(1): 106-116.
- Field C, Mooney HA. 1983.** Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia* **56**: 348-355.
- Field C, Mooney HA 1986.** The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. In: T. Givnish ed. *On the economy of plant form and function*. London: Cambridge University Press, 25-55.
- Fisher RA, Williams M, da Costa AL, Malhi Y, da Costa RF, Almeida S, Meir P. 2007.** The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought stress: results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology* **13**(11): 2361-2378.
- Fisher RA, Williams M, Do Vale RL, Da Costa AL, Meir P. 2006.** Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant, Cell & Environment* **29**(2): 151-165.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbo M. 2006a.** Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* **127**: 343-352.
- Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD. 2004.** Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 Plants. *Plant Biology* **6**(3): 269-279.
- Flexas J, Ribas-Carbó M, Bota J, Galmés J, Henkle M, Martínez-Cañellas S, Medrano H. 2006b.** Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased

- relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist* **172**(1): 73-82.
- Gall R, Landolt W, Schleppi P, Michellod V, Bucher JB. 2002.** Water content and bark thickness of Norway spruce (*Picea abies*) stems: phloem water capacitance and xylem sap flow. *Tree Physiology* **22**: 613-623.
- García-Sánchez F, Syvertsen JP, Gimeno V, Botía P, Perez-Perez JG. 2007.** Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. *Physiologia Plantarum* **130**(4): 532-542.
- Gartner BL, Moore JR, Gardiner BA. 2004.** Gas in stems: abundance and potential consequences for tree biomechanics. *Tree Physiology* **24**: 1239-1250.
- Gaumont-Guay D, Black TA, Griffis TJ, Barr AG, Morgenstern K, Jassal RS, Nescic Z. 2006.** Influence of temperature and drought on seasonal and interannual variations of soil, bole and ecosystem respiration in a boreal aspen stand. *Agricultural and Forest Meteorology* **140**(1-4): 203-219.
- Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier 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.
- Goulden ML, Miller SD, Da Rocha HR, Menton MC, De Freitas HC, Silva Figueira AME, De Sousa CAD. 2004.** Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. *Ecological Applications* **14**(4): 42-54.
- Gourlet-Fleury S, Ferry B, Molino JF, Petronelli P, Schmitt L 2004.** Experimental plots: key features. In: S. Gourlet-Fleury, J. M. GuehlO. Laroussinie eds. *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Paris: Elsevier, 3-60.
- Grace J. 2004.** Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology* **92**: 189-202.
- Grace J, Malhi Y, Lloyd J, Mc Intyre J, Miranda AC, Meir P, Miranda HS. 1996.** The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rainforest. *Global Change Biology* **2**: 209-217.
- Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright SJ. 2003.** Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons 10.1073/pnas.0133045100. *PNAS* **100**(2): 572-576.
- Granier A. 1985.** A new method of sap flow measurements in tree stems. *Annales des Sciences Forestières* **42**: 193-200.
- Granier A. 1987.** Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* **3**: 309-319.
- Granier A, Biron P, Breda N, Pontailier J-Y, Saugier B. 1996.** Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biology* **2**(3): 265-274.
- Granier A, Colin F. 1990.** Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles *Annales des Sciences Forestières* **47**: 189-200.
- Granier A, Huc R, Colin F. 1992.** Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Annales des Sciences Forestières* **49**: 17-24.
- Granier A, Loustau D, Bréda N. 2000.** A generic model of forest canopy conductance dependent on climatic, soil water availability and leaf area index. *Annals of Forest Science* **57**: 755-765.

- Granville de JJ 1982.** Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In: G. T. Prance ed. *Biological diversification in the tropics*. New-York: Columbia University Press, 159-181.
- Grassi G, Magnani F. 2005.** Stomatal, mesophyll and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell & Environment* **28**: 834-849.
- Greene WH. 2005.** *Econométrie, 5ème édition*. Paris. 943 pp.
- Groh B, Hübner C, Lenzian KJ. 2002.** Water and oxygen permeance of phellements isolated from trees: the role of waxes and lenticels. *Planta* **215**: 794-801.
- Gruber A, Wieser G, Oberhuber W. 2009.** Intra-annual dynamics of stem CO₂ efflux in relation to cambial activity and xylem development in *Pinus cembra*. *Tree Physiology* **29**: 641-649.
- Guehl J-M. 1984.** Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise. Influence de la couverture pédologique. *Annals of Forest Science* **41**(2): 195-236.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **4**(2): 97-115.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001.** Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**(4): 457-461.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. 2006.** Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* **26**: 689-701.
- Hari P, Nygren P, Korpilahti E. 1991.** Internal circulation of carbon within a tree. *Canadian Journal Forest Research* **21**: 514-515.
- Harris NL, Hall CAS, Lugo AE. 2008.** Estimates of species- and ecosystem-level respiration of woody stems along an elevational gradient in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Ecological Modelling* **216**(3-4): 253-264.
- Hasler N, Avissar R. 2007.** What controls evapotranspiration in the Amazon basin? *Journal of Hydrometeorology* **8**(3): 380-395.
- Hättenschwiler S, Aeschlimann B, Coûteaux M-M, Roy J, Bonal D. 2008.** High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a Neotropical rainforest community. *New Phytologist* **179**(1): 165-175.
- Hegde V, Chandran MDS, Gadgil M. 1998.** Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India. *Functional Ecology* **12**(2): 313-318.
- Herrera A, Tezara W, Marín O, Rengifo E. 2008a.** Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. *Physiologia Plantarum* **134**(1): 41-48.
- Herrera A, Tezara W, Rengifo E, Flores S. 2008b.** Changes with seasonal flooding in sap flow of the tropical flood-tolerant tree species, *Campsiandra laurifolia*. *Trees - Structure and Function* **22**(4): 551-558.
- Hoefnagel MHN, Atkin OK, Wiskich JT. 1998.** Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* **1366**(3): 235-255.
- Holbrook NM. 1995.** Stem water storage. Pp. 151–174 in Gartner, B.L. (ed.). *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego. 461 pp.
- Holbrook NM, Zwieniecki MA. 2005.** *Vascular Transport in Plants*. Stanford: Elsevier Academic Press. 597 pp.
- Hook DD, Brown CL, Wetmore RH. 1972.** Aeration in trees. *Botanical Gazette* **133**(4): 443-454.
- Houghton RA. 1999.** The annual net flux of carbon of the atmosphere from changes in land use, 1850-1990. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology* **51**: 298-313.

- Houghton RA, Lawrence KT, Hackler JL, Brown S. 2001.** The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* **7**(731-746).
- Hubbell SP. 1979.** Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* **203**: 1299-1309.
- Huc R, Guehl JM. 1989.** Environmental control of CO₂ assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guiana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua falcata* Aubl.). *Annals of Forest Science* **46**: 443-447.
- Huete AR, Didan K, Shimabukuro YE, Ratana P, Saleska SR, Hutyrá LR, Yang W, Nemani RR, Myneni R. 2006.** Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letter* **33**(doi:10.1029/2005GL025583).
- Humbel FX. 1978.** Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane Française à dynamique de l'eau superficielle. *Bulletin de l'Association Française pour l'étude des sols*: 83-94.
- Huntingford C, Harris PP, Gedney N, Cox PM, Betts RA, Marengo JA, Gash JHC. 2004.** Using a GCM analogue model to investigate the potential for Amazonian forest dieback. *Theoretical and Applied Climatology* **78**(1): 177-185.
- Hutyrá LR, Munger JW, Saleska S, Gottlieb E, Daube BC, Dunn AL, Amaral DF, de Camargo PB, Wofsy SC. 2007.** Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research* **112**, G03008: doi:10.1029/2006JG000365.
- IPCC 2007.** Summary for policymakers: climate change In T. P. S. Basis. *Fourth Assesment Report*
- Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstien DL, Shimizu M, Yamashita N. 2008.** Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia* **156**: 193-202.
- Islam MA, MacDonald SE, Zwiazek JJ. 2003.** Responses of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) to flooding and ethylene. *Tree Physiology* **23**(8): 545-552.
- Jackson RB, Canadell JE, J. R., Mooney HAS, O. E., Schulze ED. 1996.** A global analysis of root distributions for terrestrial biomes *Oecologia* **108**: 389-411.
- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE. 2000.** Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* **5**(11): 482-488.
- Jacob J, Lawlor DW. 1991.** Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. *Journal of Experimental Botany* **42**: 1003-1011.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Davis SD, Ewers FW. 2008.** Comparative community physiology: nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. *New Phytologist* **180**(100-113).
- Jesel S. 2005.** *Ecologie et dynamique de la régénération de Dicorynia guianensis (Caesalpinaceae) dans une forêt guyanaise.* Thèse de doctorat INAPG Paris.
- Katul G, Leuning R, Oren R. 2003.** Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant, Cell & Environment* **26**: 339-350.
- Keeland BD, Sharitz RR. 1993.** Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. *Canadian Journal Forest Research* **23**: 2454-2457.
- Keeling RF. 2008.** Recording earth's vital signs. *Science* **319**: 1771-1772.
- Köcher P, Gebauer T, Horna V, Leuschner C. 2009.** Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies. *Annals of Forest Science* **66**(1): 101.

- Kozlowski TT 1984.** Responses of woody plants to flooding. In: T. T. Kozlowski ed. *Flooding and plant growth*. Orlando: Academic Press, 129-163.
- Kozlowski TT, Kramer PJ, Pallardy SG. 1991.** *The physiological ecology of woody plants*. London: Academic Press.
- Kozlowski TT, Pallardy SG. 2002.** Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review* **68**(2): 270-334.
- Laan P, Blom CWPM. 1990.** Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* **41**: 775-783.
- Laurance WF, Oliveira AA, Laurance SG, Condit R, Nascimento HEM, Sanchez-Thorin AC, Lovejoy TE, Andrade A, D'Angelo S, Dick C. 2004.** Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* **428**: 171-175.
- Lavigne MB, Little CHA, Riding RT. 2004.** Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration. *New Phytologist* **162**(1): 81-93.
- Lawlor DW. 2002.** Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of Botany* **89**(7): 871-885.
- Lawlor DW, Cornic G. 2002.** Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment* **25**(2): 275-294.
- Lendzian KJ. 2006.** Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellements and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *Journal of Experimental Botany* **57**(11): 2535-2546.
- Lenssen JPM, Menting FBJ, Van der Putten WH. 2003.** Plant responses to simultaneous stress of waterlogging and shade: amplified or hierarchical effects? *New Phytologist* **157**(2): 281-290.
- Lescure JP, Boulet R. 1985.** Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana *Biotropica* **17**: 155-164.
- Levy PE, Jarvis PG. 1998.** Stem CO₂ fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). *Functional Ecology* **12**(1): 107-116.
- Levy PE, Meir P, Allen SJ, Jarvis PG. 1999.** The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiology* **19**(1): 53-58.
- Limousin J-M, Misson L, Lavoie A-V, Martin NK, Rambal S. 2010.** Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? *Plant, Cell & Environment* **33**(5): 863-875.
- Longman KA, Jenik J. 1987.** *Tropical forest and its environment*. London: Longman group limited.
- Lopez OR, Kursar TA. 1999.** Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* **19**: 925-932.
- Lopez OR, Kursar TA. 2003.** Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia* **136**: 193-204.
- Lopez OR, Kursar TA. 2007.** Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* **154**: 35-43.
- Lopez OR, Kursar TA, Cochard H, Tyree MT. 2005.** Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree Physiology* **25**(12): 1553-1562.

- Loubry D. 1994a.** *Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N.)*. Thèse de doctorat. Biologie Végétale Tropicale thesis, Paris 6 Paris.
- Loubry D. 1994b.** La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord) : illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. *Canadian Journal of Botany* **72**: 1843–1857.
- Maier CA, Clinton BD. 2006.** Relationship between stem CO₂ efflux, stem sap velocity and xylem CO₂ concentration in young loblolly pine trees. *Plant, Cell & Environment* **29**(8): 1471-1483.
- Maier CA, Johnsen KH, Clinton BD, Ludovici KH. 2010.** Relationships between stem CO₂ efflux, substrate supply, and growth in young loblolly pine trees. *New Phytologist* **185**(2): 502-513.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D, Huntingford C, Fisher R, Zelazowski P, Sitch S, McSweeney C, Meir P. 2009.** Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**(49): 20610-20615.
- Malhi Y, Baldocchi DD, Jarvis PG. 1999.** The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell & Environment* **22**(6): 715-740.
- Malhi Y, Pegoraro E, Nobre AD, Pereira MGP, Grace J, Culf AD, Clement R. 2002.** Energy and water dynamics of a central Amazonian rainforest. *Journal of geophysical Research - Atmosphere* **107**: D20, 8061.
- Malhi Y, Wood D, Baker TR, Wright J, Phillips OL, Cochrane T, Meir P, Chave J, Almeida S, Arroyo L, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance SG, Laurance WF, Lewis SL, Monteagudo A, Neill DA, Vargas PN, Pitman NCA, Quesada CA, Salomão R, Silva JNM, Lezama AT, Terborgh J, Martínez RV, Vinceti B. 2006.** The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* **12**(7): 1107-1138.
- 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.
- Marengo JA, Nobre CA, Tomasella J, Cardoso MF, Oyama MD. 2008a.** Hydro-climatic and ecological behaviour of the drought of Amazonia in 2005. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**(1498): 1773-1778.
- Marengo JA, Nobre CA, Tomasella J, Oyama MD, de Oliveira GS, de Oliveira R, Camargo H, Alves LM, Brown IF. 2008b.** The drought of Amazonia in 2005. *Journal of Climate* **21**: 495-516.
- Mariaux A. 1967.** Tree-rings in tropical woods - Periodicity, method of study and initial results. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* **114**: 23-37.
- Martin TA, Teskey RO, Dougherty PM. 1994.** Movement of respiratory CO₂ in stems of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings. *Tree Physiology* **14**: 481-495.
- Maseyk K, Grünzweig JM, Rotenberg E, Yakir D. 2008.** Respiration acclimation contributes to high carbon-use efficiency in a seasonally dry pine forest. *Global Change Biology* **14**(7): 1553-1567.
- Maunoury F, Berveiller D, Lelarge C, Pontailier JY, Vanbostal L, Damesin C. 2007.** Seasonal, daily and diurnal variations in the stable carbon isotope composition of carbon dioxide respired by tree trunks in a deciduous oak forest. *Oecologia* **151**: 268-279.
- Mayle FE, Power MJ. 2008.** Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**: 1829-1838.

- McGuire MA, Cerasoli S, Teskey RO. 2007.** CO₂ fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters, and temperatures. *Journal of Experimental Botany*: 1-10.
- Mediavilla S, Escudero A. 2003.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist* **159**(1): 203-211.
- Meinzer FC. 2003.** Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* **134**: 1-11.
- Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P. 1997.** Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell and Environment* **20**: 1242-1252.
- Meinzer FC, Goldstein G, Andrade JL. 2001.** Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: do universal rules apply. *Tree Physiology* **21**: 19-26.
- Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Jackson P, Cavelier J. 1993.** Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell & Environment* **16**: 429-436.
- Meir P, Grace J. 2002.** Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests. *Plant, Cell & Environment* **25**(8): 963-973.
- Meir P, Grace J. 2005.** The effects of drought on tropical forest ecosystems. In: Y. Malhi O. L. Phillips eds. *Tropical forests and global atmospheric change* Oxford: Oxford university press, 75-84.
- Meir P, Grace J, Miranda AC. 2001.** Leaf respiration in two tropical rainforests: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. *Functional Ecology* **15**(3): 378-387.
- Meir P, Levy P, Grace J, Jarvis P. 2007.** Photosynthetic parameters from two contrasting woody vegetation types in West Africa. *Plant Ecology* **192**(2): 277-287.
- Metcalf DB, Lobo-do-Vale R, Chaves MM, Maroco JP, Aragão LEOC, Malhi Y, Da Costa AL, Braga AP, Gonçalves PL, Athaydes JD, Da Costa M, Almeida SS, Campbell C, Hurry V, Williams M, Meir P. 2010.** Impacts of experimentally imposed drought on leaf respiration and morphology in an Amazon rain forest. *Functional Ecology* **24**(3): 524-533.
- Mevik B-H, Wehrens R. 2007.** The pls Package: principal component and partial least squares regression in R. *Journal of Statistical Software* **18**(2): 1-24.
- Mielke MS, de Almeida A-AF, Gomes FP, Aguilar MAG, Mangabeira PAO. 2003.** Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* **50**(3): 221-231.
- Miranda EJ, Vourlitis GL, Priante Filho N, Priante PC, Campelo JH, Suli GS, Fritzen CL, de Almeida Lobo F, Shiraiwa S. 2005.** Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the rain forest-savanna transition of the southern Amazon Basin. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 451-460.
- Mitchell KA, Bolstad PV, Vose JM. 1999.** Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. *Tree Physiology* **19**: 861-870.
- Monteith JL, Campbell GS, Potter EA. 1988.** Theory and performance of a dynamic diffusion porometer. *Agricultural and Forest Meteorology* **44**: 27-38.
- Moore D, Gonzalez-Meler M, Taneva L, Phippen J, Kim H-S, DeLucia E. 2008.** The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide. *Oecologia* **158**(1): 1-10.

- Moreira M, Sternberg L, Nepstad D. 2000.** Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant and Soil* **222**(1): 95-107.
- Morneau F. 2007.** *Effet d'un gradient d'engorgement hydrique sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française)*. Thèse de doctorat thesis, Henri Poincaré Nancy.
- Muller-Landau HC. 2004.** Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. *Biotropica* **36**(1): 20-32.
- Myneni RB, Yang W, Nemani RR, Huete AR, Dickinson RE, Knyazikhin Y, Didan K, Fu R, Negrão J, Juarez RI, Saatchi SS, Hashimoto H, Ichii K, Shabanov NV, Tan B, Ratana P, Privette JL, Morisette JT, Vermote EF, Roy DP, Wolfe RE, Friedl MA, Running SW, Votava P, El-Saleous N, Devadiga S, Su Y, Salomonson VV. 2007.** Large seasonal swings in leaf area of Amazon rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**(12): 4820-4823.
- Negisi K. 1982.** Diurnal fluctuation of the stem bark respiration in relationship to the wood temperature in standing young *Pinus densiflora*, *Chamaecyparis obtusa* and *Quercus myrsinaefolia* trees. *Journal of Japanese Forest Society* **64**(8): 315-319.
- Nepstad D, Lefebvre P, da Silva LU, Tomasella J, Schlesinger P, Solórzano L, Moutinho P, Ray D, Benito JG. 2004.** Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Global Change Biology* **10**(5): 704-717.
- Nepstad DC, Carvalho De CR, Davidson EA, Jipp PH, Lefebvre PA, Negreiros GH, Silva Da ED, Stone TA, Trumbore SE, Vieira S. 1994.** The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* **372**: 666-669.
- Nepstad DC, Moutinho P, Dias-Filho MB, Davidson E, Cardinot G, Markewitz D, Figueiredo RO, Vianna N, Chambers J, Ray D, Guerreiros JB, Lefebvre P, Sternberg L, Moreira M, Barros L, Ishida FY, Tohver I, Belk E, Kalif K, Schwalbe K. 2002.** The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research* **107 D20**: 8085, doi:8010.1029/2001JD000360.
- Nepstad DC, Tohver IM, 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. 2002.** Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology* **22**: 515-535.
- Niinemets U, O. Kull O. 1995.** Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies* - Variation in needle morphology. *Tree Physiology* **15**(307-315).
- Niklas KJ. 1999.** The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* **86**(4): 465-469.
- NOAA 2009.** www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml, .In.
- Nobel PS. 2009.** *Plant physiology*: Academic Press. 582 pp.
- Noguchi K, Yoshida K. 2008.** Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves. *Mitochondrion* **8**(1): 87-99.
- Nunes-Nesi A, Sulpice R, Gibon Y, Fernie AR. 2008.** The enigmatic contribution of mitochondrial function in photosynthesis. *Journal of Experimental Biology* **59**(7): 1675-1684.

- O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB. 2004.** Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell & Environment* **27**(5): 551-567.
- O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB, Clark DA. 2008.** Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet Tropical forest. *Biotropica* **40**(2): 151-159.
- Oliveira R, Dawson T, Burgess S, Nepstad D. 2005.** Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* **145**(3): 354-363.
- Ollivier M, Baraloto C, Marcon E. 2007.** A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Annals of Forest Science* **64**(7): 781-786.
- Ometto J, Nobre A, Rocha H, Artaxo P, Martinelli L. 2005.** Amazonia and the modern carbon cycle: lessons learned. *Oecologia* **143**(4): 483-500.
- Oren R, Pataki DE. 2001a.** Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forest. *Oecologia* **127**: 549-559.
- Oren R, Sperry JS, Ewers BE, Pataki DE, Phillips N, Megonigal JP. 2001b.** Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia* **126**(1): 21-29.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schäfer KVR. 1999.** Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment* **22**(12): 1515-1526.
- Ow LF, Griffin KL, Whitehead D, Walcroft AS, Turnbull MH. 2008.** Thermal acclimation of leaf respiration but not photosynthesis in *Populus deltoids x nigra*. *New Phytologist* **178**(1): 123-134.
- Ow LF, Whitehead D, Walcroft AS, Turnbull MH. 2010.** Seasonal variation in foliar carbon exchange in *Pinus radiata* and *Populus deltoides*: respiration acclimates fully to changes in temperature but photosynthesis does not. *Global Change Biology* **16**: 288-302.
- Paine CET, Stahl C, Courtois EA, Patiño S, Sarmiento C, Baraloto C. in press.** Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology*.
- Panek JA. 1996.** Correlations between stable carbon-isotope abundance and hydraulic conductivity in Douglas-fir across a climate gradient in Oregon, USA. *Tree Physiology* **16**(9): 747-755.
- Pankovic D, Sakac Z, Kevresan S, Plesnicar M. 1999.** Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany* **50**: 127-138.
- Parelle J, Brendel O, Bodénès C, Berveiller D, Dizengremel P, Jolivet Y, Dreyer E. 2006.** Differences in morphological and physiological responses to water-logging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Quercus robur* L.). *Annals of Forest Science* **63**(8): 849-859.
- Parelle J, Brendel O, Jolivet Y, Dreyer E. 2007.** Intra- and interspecific diversity in the response to waterlogging of two co-occurring white oak species (*Quercus robur* and *Q. petraea*). *Tree Physiology* **27**(7): 1027-1034.
- Parolin P. 2001.** Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees *Oecologia* **128**: 326-335.
- Parolin P, De Simone O, Haase K, Waldhoff D, Rottenberger S, Kuhn U, Kesselmeier J, Kleiss B, Schmidt W, Pledade M, Junk W. 2004.** Central Amazonian floodplain forests: Tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review* **70**(3): 357-380.
- Parry MAJ, Andralojc PJ, Khan S, Lea PJ, Keys AJ. 2002.** Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of Botany* **89**: 833-839.

- Patiño S, Lloyd J, Paiva R, Quesada CA, Baker TR, Santos AJB, Mercado LM, Malhi Y, Phillips OL, Aguilar A, Alvarez E, Arroyo L, Bonal D, Costa ACL, Czimczik CI, Gallo J, Herrera R, Higuchi N, Horna V, Hoyos EJ, Jimenez EM, Killeen T, Leal E, Luizão F, Meir P, Monteagudo A, Neill D, Nuñez-Vargas P, Palomino W, Peacock J, Peña-Cruz A, Peñuela MC, Pitman N, Priante Filho N, Prieto A, Panfil SN, Rudas A, Salomão R, Silva N, Silveira M, Soares de Almeida S, Torres-Lezama A, Turriago JD, Vasquez-Martinez R, Schwarz M, Sota A, Schmerler J, Vieira I, Villanueva B, Vitzthum P. 2008.** Branch xylem density variations across Amazonia. *Biogeosciences Discuss.* 5(3): 2003-2047.
- Pélissier R, Pascal J-P. 2000.** Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 16(03): 429-446.
- Penning de Vries FWT 1975.** Use of assimilates in higher plants. In: J. P. Cooper ed. *Photosynthesis and productivity in different environments*. New York: Cambridge University Press.
- Phillips N, Oren R, Zimmermann R, Wright SJ. 1999.** Temporal patterns of water flux in trees and lianas in a Panamanian moist forest. *Trees - Structure and Function* 14(3): 116-123.
- Phillips OL, Aragao LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, van der Heijden G, Almeida S, Amaral I, Arroyo L, Aymard G, Baker TR, Banki O, Blanc L, Bonal D, Brando P, Chave J, de Oliveira ACA, Cardozo ND, Czimczik CI, Feldpausch TR, Freitas MA, Gloor E, Higuchi N, Jimenez E, Lloyd G, Meir P, Mendoza C, Morel A, Neill DA, Nepstad D, Patino S, Penuela MC, Prieto A, Ramirez F, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Thomas AS, Steege Ht, Stropp J, Vasquez R, Zelazowski P, Davila EA, Andelman S, Andrade A, Chao K-J, Erwin T, Di Fiore A, C EH, Keeling H, Killeen TJ, Laurance WF, Cruz AP, Pitman NCA, Vargas PN, Ramirez-Angulo H, Rudas A, Salamao R, Silva N, Terborgh J, Torres-Lezama A. 2009.** Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323(5919): 1344-1347.
- Phillips OL, Malhi Y, Higuchi N, Laurance WF, Nunez PV, Vasquez RM, Laurance SG, Ferreira LV, Stern M, Brown S, Grace J. 1998.** Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science* 282: 439-442.
- Piao SL, Ciais P, Friedlingstein P, de Noblet-Ducoudre N, Cadule P, Viovy N, Wang T. 2009.** Spatiotemporal patterns of terrestrial carbon cycle during the 20th century. *Global Biogeochemical Cycles* 23: GB4026.
- Pires JCM, Martins FG, Sousa SIV, Alvim-Ferraz MCM, Pereira MC. 2008.** Selection and validation of parameters in multiple linear and principal component regressions. *Environmental Modelling & Software* 23(1): 50-55.
- Pons TL, Welschen RAM. 2002.** Overestimation of respiration rates in commercially available clamp-on leaf chambers. Complications with measurement of net photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 25(10): 1367-1372.
- Poorter H. 1989.** Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* 75: 237-244.
- Poorter L. 1999.** Growth responses of 15 rainforest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410.
- Poorter L, Bongers F. 2006.** Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87(7): 1733-1743.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J-C, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010.** The importance of wood traits and hydraulic

- conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**(2): 481-492.
- Pratt RB, Jacobsen AL, Ewers FW, Davis SD. 2007.** Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* **174**: 787-798.
- Prévost M-F, Puig H. 1981.** Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* **3**(2): 147-171.
- Pruyn ML, Gartner BL, Harmon ME. 2002.** Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *New Phytologist* **154**(2): 359-372.
- Puig H. 2001.** *La forêt tropicale humide*. Belin, Paris. 447 pp.
- Puig H, Prévost M-F. 1986.** Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* **132**(A): 159-171.
- Pulle AA. 1976.** *Flora of Surinam*. Amsterdam: Royal Tropical Institute.
- Reich P, Oleksyn J, Wright I. 2009a.** Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia* **160**(2): 207-212.
- Reich PB, Borchert R. 1984.** Water stress and tree phenology in a Tropical Dry Forest in the owlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**(1): 61-74.
- Reich PB, Ellsworth DS, Uhl C. 1995.** Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* **9**: 65-76.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB. 1998a.** Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**(6): 948-958.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999.** Generality of Leaf Trait Relationships: a Test across six biomes. *Ecology* **80**(6): 1955-1969.
- Reich PB, Falster DS, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD. 2009b.** Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die? *New Phytologist* **183**(1): 153-166.
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado J, Oleksyn J. 2006.** Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature* **439**: 457-461.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS. 1991a.** Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* **86**: 16-24.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Prugh L, Ellsworth DS. 2004.** Leaf demography and phenology in amazonian rain Forest : A census of 40000 leaves of 23 trees species *Ecological Monographs* **74**: 3-23.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1991b.** Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell & Environment* **14**(3): 251-259.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**: 365-392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997.** From tropics to tundra: global convergence in plant functioning *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* **94**: 13730-13734.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD. 1998b.** Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* **114**: 471-482.

- Rengifo E, Tezara W, Herrera A. 2005.** Water relations, chlorophyll a fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica* **43**(2): 203-210.
- Richards PW. 1996.** *The tropical rainforest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Riéra B, Puig H, Lescure JP. 1989.** La dynamique de la forêt naturelle. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* **219**: 69-78.
- Rijkers T, Pons TL, Bongers F. 2000.** The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four Neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* **14**(1): 77-86.
- Roggy JC, Nicolini E, Imbert P, Caraglio Y, Bosc A, Heuret P. 2005.** Links between tree structure and functional leaf traits in the tropical forest tree *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpiniaceae). *Annals of Forest Science* **62**(6): 553-564.
- Roth I. 1981.** *Structural patterns of tropical barks*. Berlin: Gebruder Borntraeger. 609 pp.
- Roy J, Salager JL. 1992.** Midday depression of net CO₂ exchange of leaves of an emergent rain forest tree in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **8**: 499-504.
- Rutishauser E, Wagner F, Herault B, Nicolini E-A, Blanc L. in press** Contrasting above-ground biomass balance in a Neotropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*.
- Ryan MG. 1991.** The effect of climate change on plant respiration. *Ecological Applications* **1**: 157-167.
- Ryan MG, Hubbard RM, Clark DA, Sanford RLJ. 1994.** Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia* **100**: 213-220.
- Ryan MG, Hubbard RM, Pongracic S, Raison RJ, McMurtrie RE. 1996.** Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology* **16**: 333-343.
- Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M, Guillaume J, Godron M, Doso M, Curmi P. 1997.** The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**: 81-108.
- Sabatier D, Prévost MF. 1990.** Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois For. Trop.* **219**:31-55. *Bois des Forêt Tropicale* **219**: 31-55.
- Saleska SR, Didan K, Huete AR, da Rocha HR. 2007.** Amazon Forests Green-Up During 2005 Drought. *Science* **318**(5850): 612-.
- Saleska SR, Miller SD, Matross DM, Goulden ML, Wofsy SC, da Rocha HR, de Camargo PB, Crill P, Daube BC, de Freitas HC, Hutyrá L, Keller M, Kirchhoff V, Menton M, Munger JW, Pyle EH, Rice AH, Silva H. 2003.** Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science* **302**: 1554-1557.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T. 2004a.** Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**(4): 543-550.
- Santiago LS, Kitajima K, Wright SJ, Mulkey SS. 2004b.** 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 LS, Mulkey SS. 2003.** A test of gas exchange measurements on excised canopy branches of ten tropical tree species. *Photosynthetica* **41**(3): 343-347.
- Saveyn A, Steppe K, Lemeur R. 2007a.** Daytime depression in tree stem CO₂ efflux rates: is it caused by low stem turgor pressure? *Annals of Botany* **99**(3): 477-485.

- Saveyn A, Steppe K, Lemeur R. 2007b.** Drought and the diurnal patterns of stem CO₂ efflux and xylem CO₂ concentration in young oak (*Quercus robur*). *Tree Physiology* **27**: 365-374.
- Saveyn A, Steppe K, Lemeur R. 2008a.** Report on non-temperature related variations in CO₂ efflux rates from young tree stems in the dormant season. *Trees - Structure and Function* **22**: 165-174.
- Saveyn A, Steppe K, McGuire M, Lemeur R, Teskey R. 2008b.** Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoides* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia* **154**: 637-649.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA. 1965.** Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**: 339-346.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Moreira MZ, Meinzer FC, Domec JC, Villalobos-Vega R, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2008.** Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees. *Functional Ecology* **22**(5): 773-786.
- Servant M, Maley J, Turcq B, Absy ML, Brenac P, Fournier M, Ledru MP. 1993.** Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global Planet. Change* **7**: 25-40.
- Silver WL, Neff J, McGroddy M, Veldkamp E, Keller M, Cosme R. 2000.** Effects of Soil Texture on Belowground Carbon and Nutrient Storage in a Lowland Amazonian Forest Ecosystem. *Ecosystems* **3**(2): 193-209.
- Sobrado MA, Ehleringer JR. 1997.** Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora* **192**: 121-124.
- Solomon S, Plattner G-K, Knutti R, Friedlingstein P. 2009.** Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**(6): 1704-1709.
- Sorz J, Hietz P. 2006.** Gas diffusion through wood: implications for oxygen supply. *Trees - Structure and Function* **20**: 34-41.
- Sotta ED, Veldkamp E, Schwendenmann L, Guimaraes BR, Paixaõ RK, Ruivo MdL, Costa ACLd, Meir P. 2007.** Effects of an induced drought on soil CO₂ efflux and soil CO₂ production in an eastern Amazonian rainforest, Brazil. *Global Change Biology* **13**: 2218-2229.
- Sprugel DG, Benecke U 1991.** Measuring woody-tissue respiration and photosynthesis. In: J. P. Lassoie T. M. Hinckley eds. *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. Florida: CRC Press, 329-355.
- Steppe K, Saveyn A, McGuire MA, Lemeur R, Teskey RO. 2007.** Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems. *Functional Plant Biology* **34**: 785-792.
- Sternberg LSL, Green L, Moreira MZ, Nepstad D, Martinelli LA, Victoria R. 1998.** Root distribution in a Amazonian seasonal forest as derived from delta13C profiles. *Plant and Soil* **205**: 45-50.
- Stewart JD, Zine El Abidine A, Bernier PY. 1994.** Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in black spruce seedlings during multiple cycles of drought. *Tree Physiology* **15**: 57-64.
- Stitt M, Schulze D. 1994.** Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth - an exercise in molecular ecophysiology. *Plant, Cell & Environment* **17**: 465-487.
- Stockfors J. 2000.** Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration and scaling up. *Tree Physiology* **20**: 1057-1062.

- Stratton L, Goldstein G, Meinzer FC. 2000.** Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment* **23**: 99-106.
- Takashima T, Hikosaka. K, Hirose. T. 2004.** Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment* **27**: 1047-1054.
- Tardieu F. 1993.** Will increases in our understanding of soil-root relations and root signaling substantially alter water flux models? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **341**: 57-66.
- Tardieu F. 2005.** Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus Geosciences* **337**(1-2): 57-67.
- Tardieu F, Simonneau T. 1998.** Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany* **49s**: 419-432.
- ter Steege H. 1994.** Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* **100**: 356-367.
- ter Steege H, Hammond DS. 2001.** Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* **82**: 3197-3212.
- ter Steege H, Pitman NCA, Phillips OL, Chave J, Sabatier D, Duque A, Molino J-F, Prévost M-F, Spichiger R, Castellanos H, von Hildebrand P, Vázquez R. 2006.** Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**: 444-447.
- Teskey RO, McGuire MA. 2002.** Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant, Cell & Environment* **25**(11): 1571-1577.
- Teskey RO, McGuire MA. 2007.** Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. *Plant, Cell & Environment* **30** (5): 570-579.
- Teskey RO, Saveyn A, Steppe K, McGuire MA. 2008.** Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytologist* **177**(1): 17-32.
- Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD, Lawlor DW. 1999.** Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* **401**(6756): 914-917.
- Thomas D, Eamus D. 1999.** The influence of predawn leaf water potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant C_i and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. *Journal of Experimental Botany* **50**(331): 243-251.
- Trenberth KE, Hoar TJ. 1997.** El Niño and climate change. *Geophysical Research Letters* **24**: 3057-3060.
- Tudhope AW, Chilcott CP, McCulloch MT, Cook ER, Chappell J, Ellam RM, Lea DW, Lough JM, Shimmield GB. 2001.** Variability in the El Niño-Southern Oscillation through a glacial-interglacial cycle. *Science* **291**: 1511-1517.
- Turnbull MH, Whitehead D, Tissue DT, Schuster WSF, Brown KJ, Griffin KL. 2001.** Responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics in three deciduous tree species vary with site water availability. *Tree Physiology* **21**(9): 571-578.
- Turnbull MH, Whitehead D, Tissue DT, Schuster WSF, Brown KJ, Griffin KL. 2003.** Scaling foliar respiration in two contrasting forest canopies. *Functional Ecology* **17**(1): 101-114.

- Turner NC, Jones MM 1980.** Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: N. C. Turner P. J. Kramer eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York: Wiley, 87-103.
- Tyree MT, Patino S, Becker P. 1998.** Vulnerability to drought-induced embolism of Bornean heath and dipterocarp forest trees. *Tree Physiology* **18**(8-9): 583-588.
- Tyree MT, Snyderman DA, Wilmot TR, Machado J-L. 1991.** Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*) : data, models, and a comparison with two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiology* **96**(4): 1105-1113.
- Tyree MT, Sperry JS. 1988.** Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiology* **88**: 574-580.
- USAID** Illustrated booklet of 25 forest species of Putumayo, Colombia. In: Forest and wood products program No. CAD-022-04-02.
- Valverde-Barrantes OJ. 2007.** Relationships among litterfall, fine-root growth, and soil respiration for five tropical tree species. *Canadian Journal Forest Research* **37**: 1954-1965.
- Van der Hammen T, Hooghiemstra H. 2000.** Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* **19**: 725-742.
- Wang SY, Wang CY, Wellburn AR 1990.** Role of ethylene under stress conditions. In: R. G. Alscher J. R. Cumming eds. *Stress responses in plants: Adaptation and acclimation mechanisms*: Wiley-Liss, Inc., 147-173.
- Werth D, Avissar R. 2004.** The regional evapotranspiration of the Amazon. *Journal of Hydrometeorology* **5**: 100-109.
- Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ. 2000.** Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* **20**: 565-578.
- Wittmann C, Pfanz H, Loreto F, Centritto M, Pietrini F, Alessio G. 2006.** Stem CO₂ release under illumination: cuticular photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? *Plant, Cell & Environment* **29**(6): 1149-1158.
- 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.
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ. 2007.** Relationships among Ecologically important dimensions of plant trait variation in even Neotropical forests. *Annals of Botany* **99**(5): 1003-1015.
- Wright IJ, Reich PB, Atkin OK, Lusk CH, Tjoelker MG, Westoby M. 2006.** Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparisons across 20 sites. *New Phytologist* **169**(2): 309-319.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M. 2005.** Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* **166**(2): 485-496.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI,**

- Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827.
- Wright IJ, Westoby M. 2002.** Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist* **155**(3): 403-416.
- Wright SJ, Cornejo FH. 1990.** Seasonal drought and leaf fall in tropical forest. *Ecology* **71**(3): 1165-1175.
- Xu CY, Griffin KL. 2006.** Seasonal variation in the temperature response of leaf respiration in *Quercus rubra*: foliage respiration and leaf properties. *Functional Ecology* **20**(5): 778-789.
- Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, López-Mata L. 2001.** Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees - Structure and Function* **15**(2): 91-97.
- Zach A, Horna V, Leuschner C. 2008.** Elevational change in woody tissue CO₂ efflux in a tropical mountain rain forest in southern Ecuador. *Tree Physiology* **28**: 67-74
- Zach A, Horna V, Leuschner C. 2010a.** Diverging temperature response of tree stem CO₂ release under dry and wet season conditions in a tropical montane moist forest. *Trees - Structure and Function*.
- Zach A, Horna V, Leuschner C, Zimmermann R. 2010b.** Patterns of wood carbon dioxide efflux across a 2,000-m elevation transect in an Andean moist forest. *Oecologia* **162**(1): 127-137.
- Zalamea M, González G. 2008.** Leaf fall Phenology in a Subtropical Wet Forest in Puerto Rico: From Species to Community Patterns. *Biotropica* **40**(3): 295-304.
- Zapater M. 2009.** *Diversité fonctionnelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement mélangé : approches écophysiological et isotopique.* Thèse de doctorat, Henri Poincaré Nancy.
- Zaragoza-Castells J, Sánchez-Gomez D, Valladares F, Hurry V, Atkin OK. 2007.** Does growth irradiance affect temperature dependence and thermal acclimation of leaf respiration? Insights from a Mediterranean tree with long-lived leaves. *Plant, Cell & Environment* **30**(7): 820-833.
- Zha T, Kellomaki S, Wang K-Y, Ryyppö A, Niinisto S. 2004.** Seasonal and annual stem respiration of scots pine trees under boreal condition. *Annals of Botany* **94**: 889-896.
- Zhu S-D, Cao K-F. 2009.** Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in southwestern China. *Plant Ecology* **204**(2): 295-304.
- Zweifel R, Item H, Häsler R. 2000.** Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees - Structure and Function* **15**(1): 50-57.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM. 2006.** Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Biology* **57**: 1445-1459.

6 Annexes

Annexe 1

Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana

Clément Stahl*, Benoit Burban*, Félix Bompy*, Zachari B. Jolin*, Juliette Sermage* and Damien Bonal*,†,1

* INRA, UMR 745 'Ecologie des Forêts de Guyane', Campus Agronomique, BP 709, 97387 Kourou Cedex, French Guiana

† INRA, UMR INRA-UHP 1137 'Ecologie et Ecophysiologie Forestière', 54280 Champenoux, France

(Accepted 24 March 2010)

Abstract: Large seasonal variation in the rate of change in girth of tropical rain-forest tree species has been described, but its origin is still under debate. We tested whether this variation might be related to variation in atmospheric relative humidity through its influence on bark water content and thickness. Variation in trunk circumference of 182 adult trees was measured about twice a month in an undisturbed tropical rain forest over 18 mo using dendrometers. Furthermore, a laboratory experiment was conducted to test the direct influence of relative air humidity on bark water content and thickness. In the field, most trees displayed highly positive rates of change in girth at the onset of the wet season, while a quarter of the trees displayed negative changes during long dry seasons, whatever their total annual growth. This variation was correlated with environmental conditions, particularly with atmospheric relative humidity. Trees with high bark water content and thickness displayed a stronger decrease in girth during the dry season. In the chamber experiment, desiccation induced a decrease in the diameter of the trunk sections in tandem with a decrease in bark water content. As a result, seasonal variation in the rate of change in girth of tropical rain-forest trees reflects variation in trunk biophysical properties, through the influence of relative humidity on bark properties, but not directly variation in secondary growth.

Key Words: bark, drought, secondary growth, seasonality, tropical rain forest, water

INTRODUCTION

Variation in trunk circumference is commonly used to evaluate tree secondary growth, with the basic assumption that secondary growth is the main factor leading to variation in circumference. However, variation in girth increment is the algebraic sum of secondary growth produced by cell division in cambial tissues and biophysical processes such as the change in turgidity of cells in the cambial zone or variation in bark water content (Holbrook 1995, Scholz *et al.* 2008, Zweifel *et al.* 2000, 2006), which can lead to shrinkage or swelling of the trunk (Daudet *et al.* 2005, Zweifel & Häslér 2000). As a result, seasonal variation in circumference does not necessarily emphasize seasonal variation in secondary growth.

Despite high annual rainfall, tropical rain forests are subject to a large seasonal variation in soil water availability (Malhi & Phillips 2005) that influences carbon and water cycles (Bonal *et al.* 2008, Hutrya *et al.* 2007) and tree secondary growth (Borchert 1999, Worbes 1999). In these ecosystems, large seasonal variation in the rate of change in girth has been found. Negative rates were usually observed during seasonal dry periods, followed by highly positive ones during the following wet periods (Baker *et al.* 2002, 2003a, 2003b, Brienen & Zuidema 2005, da Silva *et al.* 2002, Daubenmire 1973, Détienne & Mariaux 1977, Prévost & Puig 1981, Puig & Prévost 1986, Reich & Borchert 1984, Worbes 1999). The range of variation during dry periods even exceeded annual secondary growth for some trees (Breitsprecher & Bethel 1990, Pérez *et al.* 2009).

This variation has been associated with variation in climatic factors. The direct influence of incident solar radiation levels is still under debate. A possible negative

¹ Corresponding author. Email: bonal@nancy.inra.fr

effect of cloudiness on tree growth was discussed by Clark & Clark (1994) in a tropical rain forest in Costa Rica while no influence of solar radiation was observed in Ghana (Baker *et al.* 2003a). Several studies emphasized a positive relationship between rainfall and the rate of change in girth (Brienen & Zuidema 2005, Bullock 1997, Puig & Prévost 1986, Worbes 1999), but none of these studies clearly explained the physiological mechanisms leading to this relationship. One possible explanation could lie in the negative impact of decreased soil water availability induced by variation in rainfall on leaf phenology and tree secondary growth (Baker *et al.* 2002, Borchert 1999). Furthermore, for temperate conifers, Zweifel *et al.* (2006) suggested a positive effect of rainfall on secondary growth through a release of the highly negative pressure conditions in the cambium during drier soil conditions. Finally, Baker *et al.* (2003a) concluded that the influence of variation in atmospheric relative humidity should be explored. Indeed, stem volume of temperate coniferous trees varied with the amount of water stored in wood and bark tissues, in association with relative humidity (Gall *et al.* 2002, Zweifel & Häslér 2001, Zweifel *et al.* 2000). Furthermore, bark chemical composition and morphological characteristics may modulate water exchange between wood tissues and atmosphere (Steppe *et al.* 2007). Thus, since large interspecific differences in sapwood and bark thickness and water content do exist among tropical rain-forest species (Hegde *et al.* 1998, Roth 1981), seasonal variation in atmospheric relative humidity might influence bark and sapwood water storage and then tree circumference. To our knowledge, no comprehensive study to test this direct effect has yet been conducted in tropical rain forests.

In this study, we took advantage of variable seasonal atmospheric conditions in the Neotropical rain forest in French Guiana (Bonal *et al.* 2008) to analyse the origin of the seasonal variation in the rate of change in girth of a large set of trees ($n = 182$). We hypothesized that seasonal variation in relative humidity would affect bark water content and thickness and then influence measured trunk circumference. Furthermore, we conducted a desiccation experiment in the laboratory to test the direct effect of chamber relative humidity on bark water content and thickness.

STUDY SITE

This study was conducted at Paracou, French Guiana, South America ($5^{\circ}16'54''N$, $52^{\circ}54'44''W$), where the climate is influenced by the north/south movements of the Inter-Tropical Convergence Zone that causes large seasonal variation in rainfall and atmospheric relative humidity (Figures 1, 2). For more information on climatic conditions at this site, refer to Bonal *et al.* (2008). This

study lasted almost 2 y, beginning in March 2007. It covered two long dry seasons (from September to mid-November 2007 and 2008), two transition periods between the dry and the wet season (from mid-November to the end of January), here further referred to the 'dry-to-wet transition period', two long wet seasons from February to June, and two transition periods between the wet and the dry season (from July to August). A long dry season is characterized by 3–4 mo with less than 100 mm mo^{-1} precipitation.

Measurements were conducted in one plot (1 ha) set up in 2003 in the footprint of the flux tower at the Guyaflux experimental unit (Bonal *et al.* 2008) and located on terra firme forest. In this plot, tree density averages 647 trees ha^{-1} (dbh >10 cm) and tree species richness is about 110 species ha^{-1} . In terra firme forest, trees experience no periods of flooding even during the rainy season and have no access to the riparian water table.

METHODS

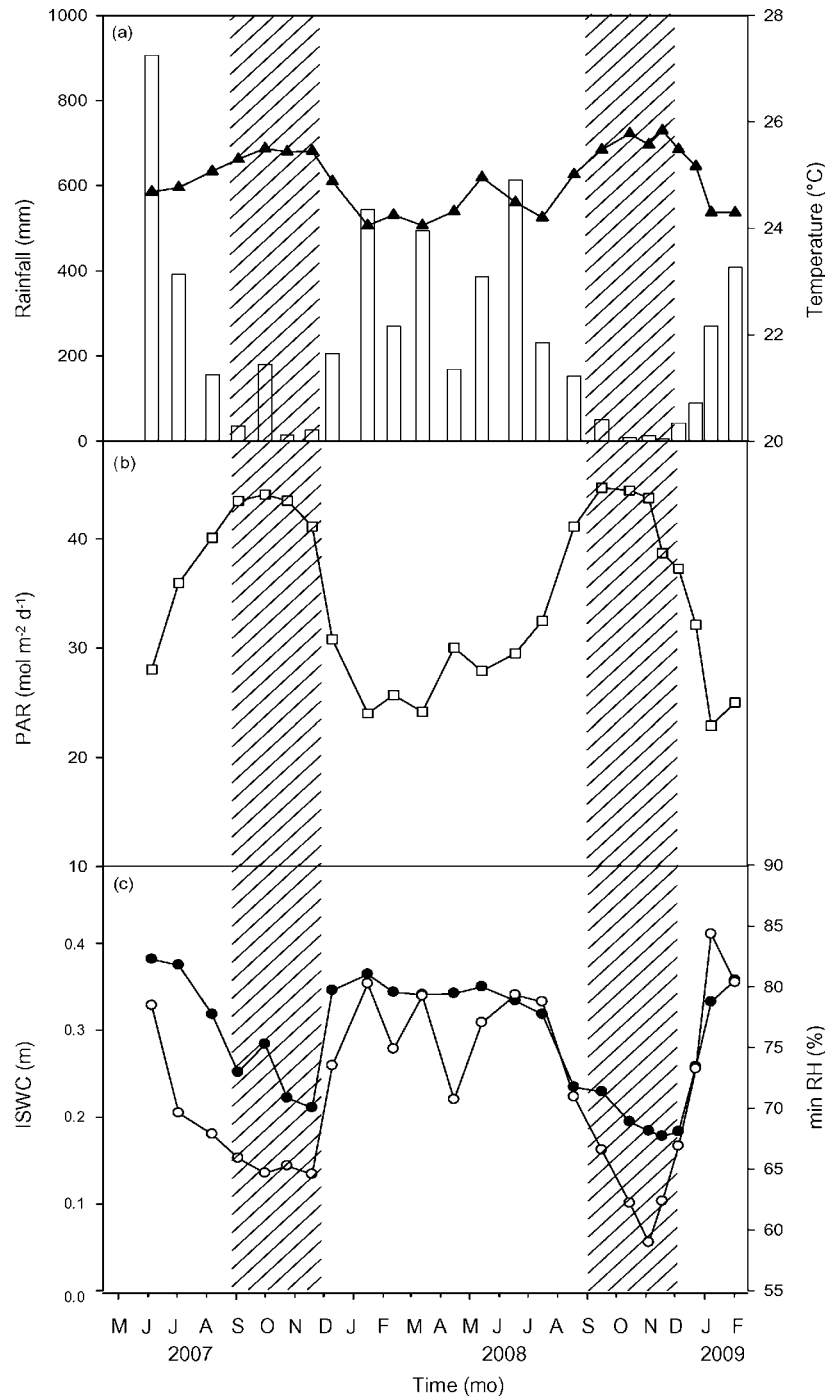
Tree selection

We selected 147 dominant trees whose crowns received direct light or at least some direct side light, i.e. Dawkins crown classification (Dawkins 1958) of 4 or 5, and 46 suppressed trees whose crowns were overtopped, i.e. Dawkins crown classification of 1 to 3. Our sampling then covered 59 species, with 1 to 12 individuals per species, with a large range of growth and dynamic characteristics (Favrichon 1998). Tree dbh ranged between 9.8 and 100.0 cm.

In order to illustrate different seasonal patterns among trees, trees were split into five groups representing the main patterns based on total annual growth (presence or absence) and seasonal variation in the rate of change in girth (intra-annual variation related to seasons, no seasonality, complex intra-annual variation not related to seasons).

Stem growth measurements

Seasonal changes in trunk circumference were monitored using home-made steel dendrometer bands (Cattellino *et al.* 1986) with a precision of 0.2 mm. Dendrometers were installed between January and February 2007. Before installing the bands, each trunk was gently scrubbed in order to remove algae, lichens and cork (outer dead bark) and to facilitate the initial contact between the trunk and the band. Bands were placed at 1.3 m height or 0.5 m above the top of any buttress, up to 6.0 m. In order to control for potential vertical movement of the band, a mark of paint was made on the band and the tree. Data



Q1 **Figure 1.** Seasonal variation in climatic variables over the study period. Each data point corresponds to the daily mean, minimum, or sum of each variable between two measurement dates: sum of rainfall (bars) and mean of air temperature (▲) (a), sum of photosynthetic active radiation (PAR) (□) (b), and minimum atmospheric relative humidity (minRH) (○), and index of soil water content (ISWC) (●) (c). Hatched areas correspond to the long dry seasons in 2007 and 2008.

were recorded twice a month during long dry seasons and once a month the rest of the year. An adjustment period of the dendrometers to the trunk during which data are not reliable is usually observed (Baker *et al.* 2003a, Keeland & Sharitz 1993). On 15 trees, we duplicated

dendrometers after 1 y of measurements and observed that after 2 mo readings were not significantly different. Thus, the first 2 mo of measurements were discarded. Over the study period, 11 of the selected dominant trees died, either from natural death or following the fall of

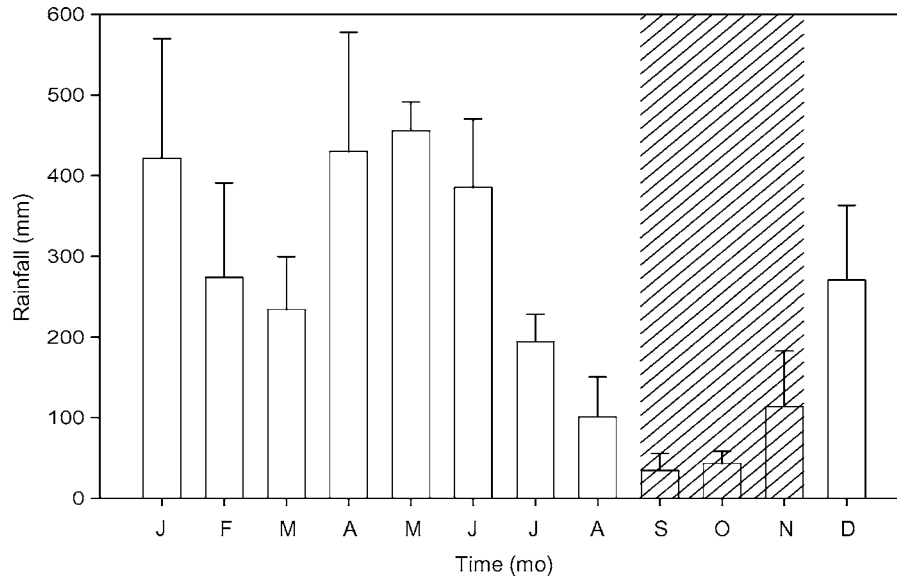


Figure 2. Average monthly rainfall over the past decade (1996–2005) (+1 SE). Hatched areas correspond to the long dry season.

surrounding trees. These trees were discarded from the analysis. Furthermore, 21 trees shed their leaves. In order to avoid any confounding effect with the influence of changing environmental conditions, circumference data were discarded from the analyses when the trees were leafless.

Based on circumference data (C), we calculated the rate of change in girth across the interval t_1 to t_2 (mm d^{-1}) following this equation:

$$\text{Rate of change in girth} = \frac{C_{t_2} - C_{t_1}}{t_2 - t_1}.$$

Leaf water status

On a subsample of the trees ($n = 56$ and 62 in the long dry season in 2007 and 2008, respectively), predawn and midday leaf water potentials were determined on one branch per tree on similarly sunny days in each season using a Scholander-type pressure chamber (model 1000, PMS Instruments, Corvallis, OR, USA). These measurements were conducted at the end of the dry season (mid-November) following a long dry spell. Predawn and midday measurements were conducted on the same day. Midday leaf water measurements were also performed during the 2008 wet season, on the same trees than during the long dry seasons.

Wood properties

On a subsample of the trees ($n = 119$), wood cores were extracted with an increment borer (model 10-100-1024, Haglöf Sweden AB, Långsele, Sweden) at the beginning of

the long dry season (September) with a 5.15-mm diameter borer about 0.5 m away from the dendrometer bands or between the buttresses when they were higher than 1.5 m. The length of the cores depended on tree diameter and on sapwood thickness (mean = 0.15 m). The thickness of the bark (rhytidome, parenchyma, phloem and cambial tissues) was determined directly in the forest using a bark thickness gauge (Suunto Oy, Vantaa, Finland) and a piece of bark was collected with an increment hammer (Haglöf Sweden AB, Långsele, Sweden) for further water content and specific gravity estimations. After extraction, wood cores and bark pieces were put immediately in a hermetic tube to avoid desiccation. In the laboratory, sapwood thickness was measured using a digital micrometer (500–181U, Mitutoyo Instruments, Singapore). The different types of tissue were obtained based on their colour differentiation (heartwood is generally darker) and the presence of tyloses. After determining each tissue type, its fresh mass and fresh volume were measured. Volume was estimated by submerging the sample in a container with water. Dry mass was determined after wood samples were oven-dried for 48 h at 105°C . Sapwood and bark specific gravity were calculated as the ratio of dry mass to fresh volume. Water content of sapwood and bark were calculated as the ratio of the difference between fresh mass and dry mass to the dry mass.

Climatic variables

We used climatic data (air temperature at 2.0 m high, atmospheric relative humidity at 2.0 m high, photosynthetic active radiation above canopy, and

Table 1. Characteristics of the nine trees selected for the desiccation experiment in the laboratory. B corresponds to bark and S corresponds to sapwood. Species abbreviations are in parentheses. Wood specific gravity and water content are given on a dry-mass basis.

	Diameter (cm)	Thickness (mm)		Wood specific gravity (g cm ⁻³)		Water content (g g ⁻¹)	
		B	S	B	S	B	S
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Cs)	24.2	10.0	42.7	0.42	0.65	1.53	0.55
<i>Eperua falcata</i> (Ef)	22.2	9.0	46.4	0.62	0.73	0.83	0.66
<i>Goupia glabra</i> (Gg)	25.1	4.4	76.1	0.57	0.73	0.74	0.63
<i>Lecythis persistens</i> (Lp)	22.9	3.4	66.3	0.42	0.75	0.99	0.61
<i>Licania membranacea</i> (Lm)	25.4	12.4	20.5	0.77	0.91	0.57	0.51
<i>Pradosia cochlearia</i> (Pc)	23.3	8.9	42.0	0.53	0.82	1.08	0.51
<i>Sterculia pruriens</i> (Sp)	20.4	13.5	73.7	0.48	0.48	1.19	1.09
<i>Symphonia</i> sp. 1 (Ssp)	21.5	6.2	66.5	0.59	0.38	1.70	0.92
<i>Virola michelii</i> (Vm)	22.1	9.4	101.2	0.47	0.49	1.16	0.87

rainfall above canopy) from a complete automatic weather station installed on the Guyaflux tower (see Bonal *et al.* 2008 for details) in order to test their influence on seasonal variation in the rate of change in girth. These data were automatically recorded every minute with a CR23X datalogger (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) and averaged or summed each day, except for relative humidity for which the minimum daily value was considered. Daily mean soil water content in the plot was estimated using a time domain reflectometry probe (TRIME FM3, Imko, Ettlingen, Germany) inserted every 0.2 m in a 2.6-m-long tube that was located near the middle of the plot and that was set up in 2003 in the framework of a comprehensive estimation of soil water content in the footprint of the flux tower (Bonal *et al.* 2008). Soil water content data were recorded at a frequency of about 2–3 wk over the study period. Based on these data, we calculated an index of soil water content (between 0.2 and 1.0 m) based on the model proposed by Bonal *et al.* (2008). We restricted the calculations of this index to this layer because roots of Neotropical rain-forest trees mainly colonize the upper soil layers (Cairns *et al.* 1997, but see Nepstad *et al.* 1994) and about 80% of root biomass is located in the first 1.0 m depth (Jackson *et al.* 1996).

Chamber experiment

In the laboratory, in March 2009, we tested in a desiccation experiment whether variation in chamber relative humidity would influence the circumference of a trunk section. We were able to test only one piece at once, and the experiment was conducted on nine different trees representing nine species. These species were chosen among the one sampled in the forest experiment. They covered a large range of sapwood and bark characteristics found at the Paracou site (Ollivier *et al.* 2007) (Table 1) and the different seasonal patterns in the rate of change in girth previously observed during the long dry seasons

in 2007 and 2008. Each test lasted about 1 wk. The trees were cut near the Paracou forest and two consecutive sections of about 0.7 m long each were sampled near the base of the trunk. These sections were immediately put in plastic bags and transported to the laboratory. Initial trunk diameter was between 15.8 and 25.7 cm. One trunk section was used to calculate bark and sapwood water content before the experiment. The other trunk section was installed in a climatic chamber that allows controlling for air temperature and relative humidity. Air temperature was maintained constant at 30 °C during the experiment and two levels of desiccation were used: 90% over the first day and 40% over the four following days. The first day was used to standardize the external humidity of the trunk section. At both ends of the trunk section, we used grease to avoid any water loss (Zweifel *et al.* 2000). Two pairs of displacement gauges (Mitutoyo absolute digimatic, Mitutoyo Instruments, Singapore) were placed in two opposite radial positions in the middle of the trunk section, after slightly scrubbing on the contact point, in order to measure variation in trunk radial dimensions. Measurements were recorded each day. The daily variation in diameter was then calculated based on the averaged gauge variation. At the end of the experiment, water content of bark, sapwood and heartwood was estimated.

Statistical analyses

As classically done in plant growth analysis studies (Poorter 1989), we conducted all statistical analyses on the relative rate of change in girth across the interval t_1 to t_2 calculated as follows:

$$\text{Relative rate of change in girth} = \frac{\ln(Ct_2) - \ln(Ct_1)}{t_2 - t_1}$$

In order to remove the temporal dependency of the relative rate of change in girth for a given tree, we conducted an autoregressive time series analysis using the 'stats' package (Brockwell & Davis 1991) from the R project

software (<http://www.r-project.org>). Using the residuals from this analysis, we then conducted a repeated-measures analysis of variance using the JUMP 5.0.1 software (SAS Institute) to test any tree status (dominant vs. suppressed trees) or date of measurement effect on the relative rate of change in girth. These analyses were performed on all trees irrespective of their intra-annual pattern (i.e. including all five groups).

The influence of environmental variables on the relative rate of change in girth was analysed using a principal component regression (PCR) method using the PLS package (Mevik & Wehrens 2007) from the R project software (<http://www.r-project.org>). This analysis was performed because it allows disentangling the effect of each tested environmental variable, even though these variables are highly significantly correlated with each other. In order to disentangle these effects, the PCR analysis makes complex regressions of the relative rate of change in girth on the projection of the environmental variables on the axes of a principal components analysis between these variables. This analysis was performed on the residuals from the autoregressive time-series analysis. We used the daily mean, minimum, or sum of each variable between two measurement dates to test these effects.

We used linear regression models (1) to analyse the relationship between tissue properties and the rate of change in girth during the long dry season in 2008 and the dry-to-wet transition period in 2009; (2) to test the relationship between total annual circumference increment and negative values of the rate of change in girth during the long dry season in 2008; and (3) to test the relationship between predawn and midday leaf water potential and the rate of change in girth during the long dry season in 2008. Furthermore, we clumped trees into two groups depending on whether they displayed positive or negative rates of change in girth values during the 2008 long dry season. Then, we tested any group effect on predawn or midday leaf water potential using an ANOVA. Finally, we tested the relationship between variation in the diameter of trunk sections between 90% and 40% relative humidity and variation in sapwood and bark water content.

RESULTS

As expected, our study period covered large seasonal variation in climatic conditions (Figure 1). The long dry seasons were characterized by a strong decrease in soil water content and by lower averaged daily minimum atmospheric relative humidity as compared to wet-season periods. Seasonal variation in solar radiation was observed, in association with variation in extraterrestrial solar radiation (peaks in April and September) and cloud cover related to the presence of

Table 2. Bark and sapwood properties at breast height at the beginning of the long dry seasons.

Properties	Mean	Range
Bark (n = 182)		
Thickness (mm)	5.4	1.0–18.3
Percentage of trunk radius (%)	3.5	0.3–14.6
Water content (g g ⁻¹)	1.17	0.25–3.22
Wood specific gravity (g cm ⁻³)	0.52	0.21–0.83
Sapwood (n = 116)		
Thickness (mm)	53.9	7.5–168.0
Percentage of trunk radius (%)	29.3	3.9–82.6
Water content (g g ⁻¹)	0.60	0.24–1.96
Wood specific gravity (g cm ⁻³)	0.72	0.34–0.96

the Inter-Tropical Convergence Zone. Seasonal variation in temperature remained low, with a mean annual temperature of 24.9 °C (Figure 1). The 2007 long dry season was considered as a La Niña period (www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml), whereas the long dry season in 2008 was among the most severe dry periods in French Guiana over the past decade (Figures 1, 2). In 2008, the amount of rainfall during the long dry season was lower than in 2007, resulting in a stronger soil water deficit in 2008 as compared to 2007. Furthermore, lower daily minimum relative humidity values were reached at the end of the long dry season in 2008 as compared to 2007.

On average, bark thickness was about one tenth of sapwood thickness (Table 2). The percentage of bark in trunk radius consistently represented about 10% of the percentage of sapwood in trunk radius, despite large differences in diameter among trees (Table 2). Specific gravity in bark was lower than in sapwood and water content in bark was on average double that in sapwood (Table 2).

We observed large seasonal variation in the rate of change in girth for dominant trees (Figure 3a). There was a significant effect of seasons on the rate of change in girth ($P < 0.001$). This change was significantly lower (negative values) during long dry periods as compared with dry to wet transition periods (mainly positive ones), and the values during the long wet season were intermediate. During the dry-to-wet transition periods, the majority of the trees (75% and 82% in 2008 and 2009, respectively) displayed positive rates of change in girth (average values = 0.048 and 0.047 mm d⁻¹ in 2008 and 2009, respectively), only three and two trees displaying negative values during these seasons in 2008 and 2009, respectively. In contrast, 27% of the trees displayed a decrease in girth during the long dry season in 2007 (average of negative values = -0.014 mm d⁻¹) and this decrease was more pronounced during the long dry season in 2008 (average of negative values = -0.024 mm d⁻¹). For suppressed trees, similar seasonal variation in the rate of change in girth was found, even though within a lower range (Figure 3b).

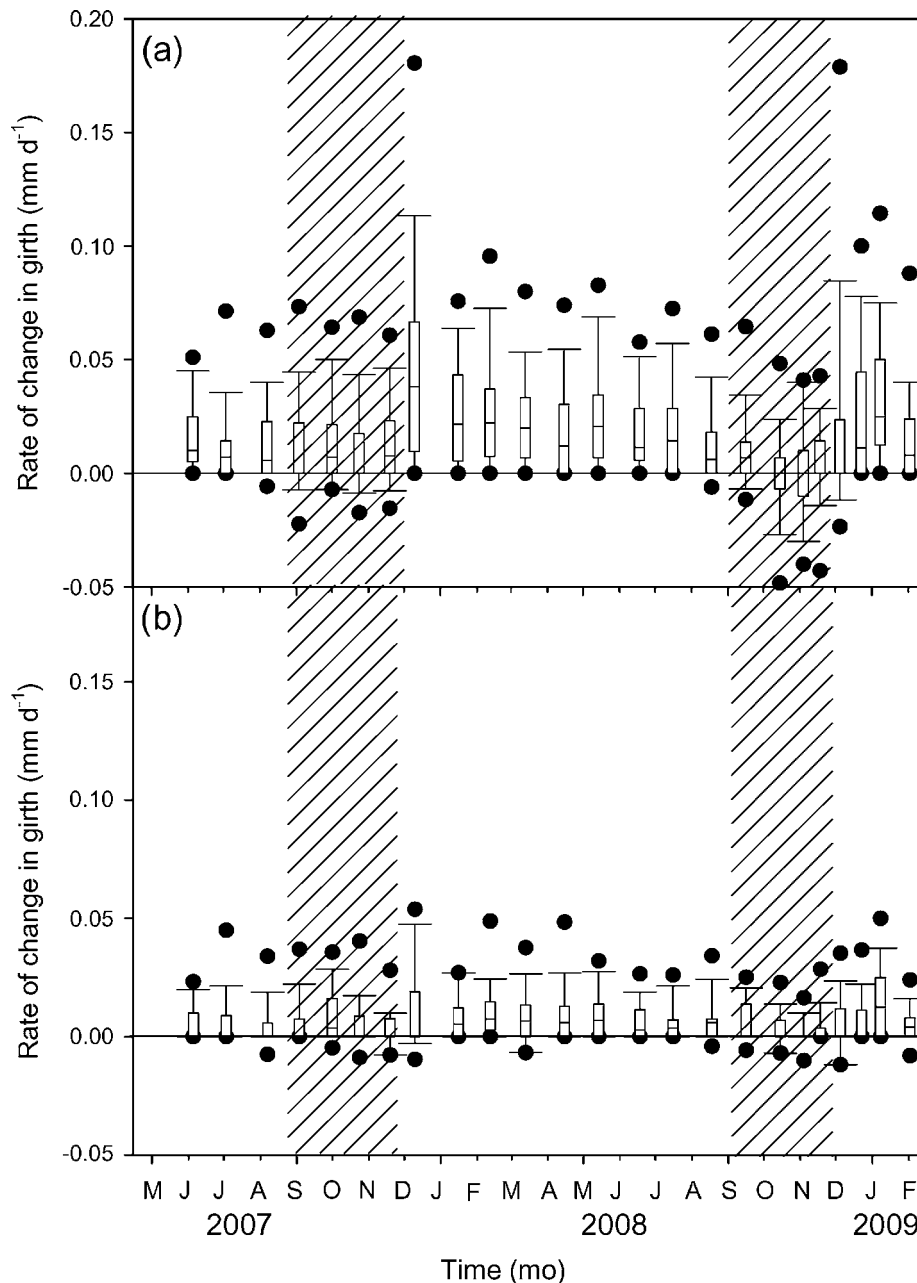


Figure 3. Boxplot of the rate of change in girth for dominant ($n = 136$) (a) and suppressed ($n = 46$) (b) trees. The boxes represent the lower and upper quartile, with the median as the horizontal line. The whisker caps represent the lower and upper 10th percentiles, and the ● represent the lower and upper 5th percentiles. Hatched areas correspond to the long dry seasons in 2007 and 2008.

For those trees which displayed negative rates of change in girth during the long dry seasons, the averaged values during long dry seasons were in the same order of magnitude than the total annual circumference increment observed over the study period (average = 0.020 and 0.017 mm d^{-1} for 2007 and 2008, respectively). Furthermore, there was no relationship between total annual circumference increment and the negative values during the long dry seasons ($P = 0.54$).

An illustration of the five main patterns in seasonal variation in the rate of change in girth is given in Figure 4. Tree no. 350 (*Symphonia* sp. 1) represented trees with stable values over the study period and high cumulative annual girth increment (41.2% of the total number of trees). These trees do not display any seasonal variation in the rate of change in girth even though their growth rate is high. Tree no. 124 (*Chrysophyllum sanguinolentum*, species nomenclature follow Boggan *et al.* 1997) represented trees with large seasonal variation

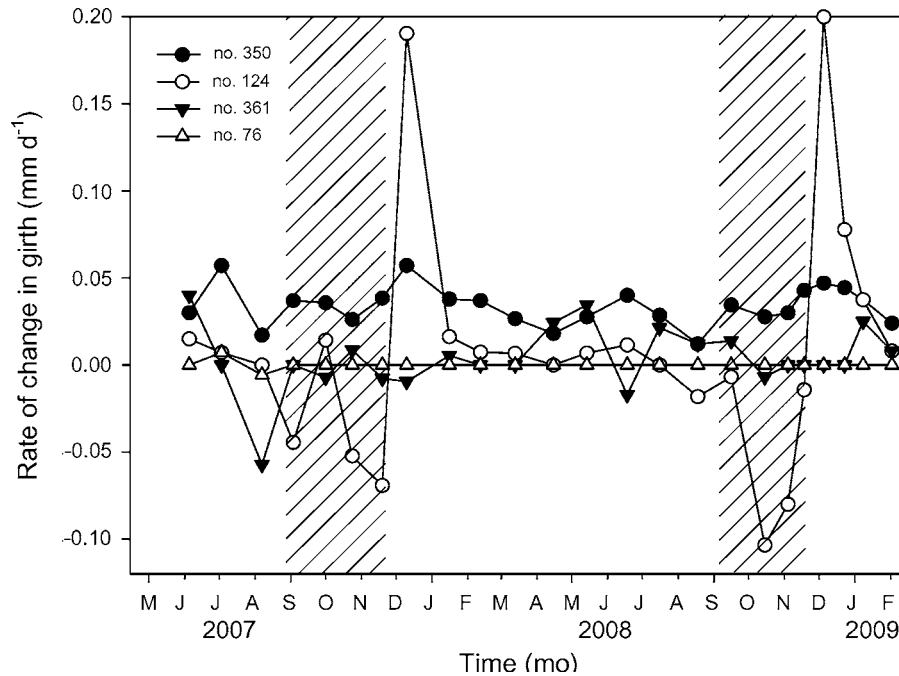


Figure 4. An illustration of different patterns in seasonal variation in the rate of change in girth. Tree no. 350 (●) represents trees with continuous rate of change in girth values and high cumulated annual girth increment. Tree no. 124 (○) represents trees with large seasonal variation in the rate of change in girth and high cumulated annual girth increment. Tree no. 361 (▼) represents trees with high seasonal patterns in the rate of change in girth but no annual girth increment. Tree no. 76 (△) represents trees without any seasonal change in the rate of change in girth and no annual girth increment. Hatched areas correspond to the long dry seasons in 2007 and 2008.

in the rate of change in girth and high cumulative annual girth increment (25.7%). These trees display highly negative values in long dry seasons and highly positive values in short wet seasons, and annual growth is high. Tree no. 361 (*Vouacapoua americana*) represented trees with intra-annual variation in the rate of change in girth but no annual girth increment (4.4%). These trees display negative or positive values during the year and the annual sum of the rates of change in girth is close to nil. Tree no. 76 (*Eschweilera coriacea*) represented trees without any seasonal change in the rate of change in girth and no annual girth increment (5.9%). The fifth group which encompassed all other patterns was not illustrated in Figure 4.

We observed a significant effect of all environmental variables on the relative rate of change in girth (Table 3). The first axis of the PCR model explained 85.7% of the total variance and only this axis was then considered in the following tests (jack-knife statistics). Air temperature and irradiance were negatively correlated with the relative rate of change in girth, while the three other variables (relative humidity, rainfall and the index of soil water content) were positively correlated.

Variation in the rate of change in girth during the long dry season in 2008 was negatively correlated with bark water content ($P = 0.010$, $R^2 = 0.19$) and bark thickness

($P = 0.009$, $R^2 = 0.19$) measured before the dry season (Figure 5a, b). In contrast, variation in the rate of change in girth during the dry-to-wet transition period in 2009 were positively correlated with bark thickness before the dry season ($P = 0.010$, $R^2 = 0.07$), but not with bark water content ($P > 0.10$) (Figure 5c, d). There was no significant effect of bark specific gravity on the rate of change in girth in either long dry or dry-to-wet transition periods ($P > 0.10$, data not shown).

Predawn or midday leaf water potential did not differ among trees which displayed either positive or negative rates of change in girth in the long dry season in 2008 ($P = 0.430$). Furthermore, we did not find any relationship between negative values in the long dry season and leaf water potential ($P = 0.140$ and $P = 0.490$ for predawn and midday values, respectively).

In the laboratory experiment, for all trees except one (*Virola michelii*), desiccation induced a decrease in the diameter of the trunk sections (Figure 6). This decrease ranged from 0.08% to 1.73% of the initial diameter of the trunk sections. Variation in the diameter of the trunk sections from 90% to 40% of chamber relative air humidity were significantly correlated with the difference in water content in bark ($P = 0.020$, $R^2 = 0.56$), but not with the difference in water content in sapwood ($P = 0.418$) (Figure 7).

Table 3. Results from the Principal Component Regression on the residuals of the autoregressive time-series analysis on the relative rates of change in girth between each date of measurement, over the 18-mo period. This test was performed only on dominant trees ($n = 136$).

Variable	Estimates	SE	df	t-value	P-value
Photosynthetic active radiation	-3.47×10^{-7}	3.37×10^{-8}	2887	-10.28	< 0.001
Air temperature	-3.52×10^{-7}	3.42×10^{-8}	2887	-10.28	< 0.001
Minimum relative humidity	3.53×10^{-7}	3.43×10^{-8}	2887	10.29	< 0.001
Rainfall	3.28×10^{-7}	3.19×10^{-8}	2887	10.30	< 0.001
Index of soil water content	3.44×10^{-7}	3.35×10^{-8}	2887	10.27	< 0.001

DISCUSSION

We confirmed large seasonal variation in the rate of change in girth of tropical rain-forest tree species. A large proportion of the trees displayed a strong increase in girth at the onset of the wet season, whereas about one quarter of the trees displayed negative rates of change in girth during long dry seasons. The observed patterns were consistent with previous observations in Palaeotropical (Baker *et al.* 2002, 2003a, 2003b) and Neotropical rain forests (Puig & Prévost 1986, Worbes 1999), but the observed range in seasonal variation was higher than previous observations. The large tree and species sampling conducted in our study (182 trees, 59 species)

and the highly contrasted seasonal variation in climatic conditions encountered in French Guiana, particularly in 2008, probably contributed to these differences.

The observed range in negative values during the long dry seasons was in the same range than the annual mean circumference increment in the study plot and much higher than any bias that could be linked with dendrometer measurements (precision 0.2 mm). Furthermore, over the 2 y of study, about 10% of the trees displayed no annual circumference increment, and within this group, half of the trees displayed seasonal variation in the rate of change in girth. Our results then confirmed that biological processes other than growth could explain seasonal variation in girth, as previously

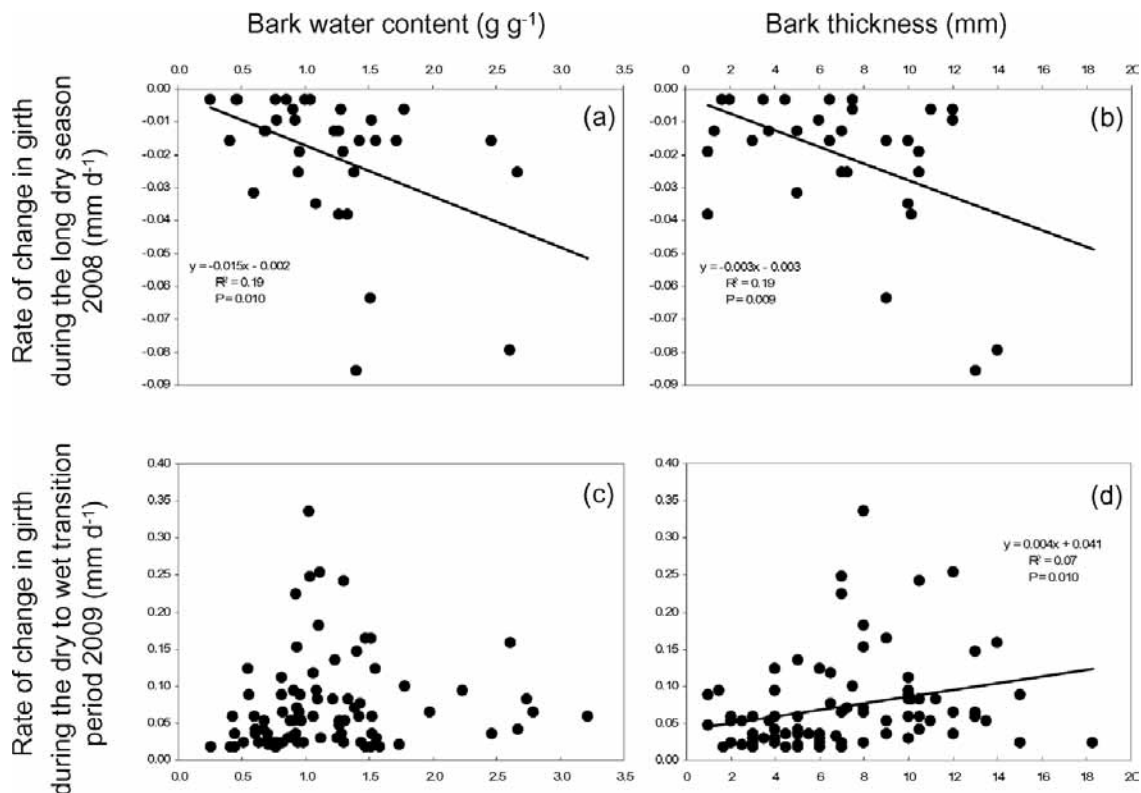


Figure 5. Relationship between the rate of change in girth during the 2008 long dry season (a and b) or during the dry-to-wet transition period in 2009 (c and d) and bark water content (left) or thickness (right). Only those trees that displayed negative girth changes during the long dry season in 2008 are represented in (a) and (b), and only those trees that displayed positive values during the dry-to-wet transition period in 2009 are represented in (c) and (d).

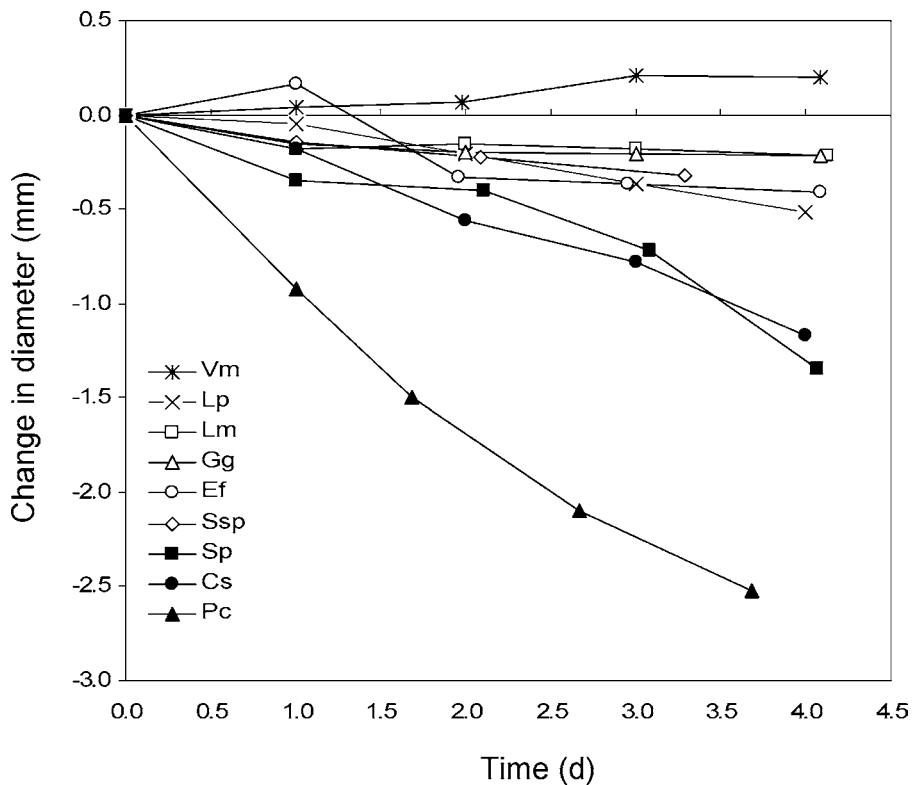


Figure 6. Change in trunk section diameter in the climatic chamber at 40% of relative air humidity. Each trunk section was enclosed in the climatic chamber for about 4 d. *Virola michelii* (Vm), *Lecythis persistens* (Lp), *Licania membranacea* (Lm), *Goupia glabra* (Gg), *Eperua falcata* (Ef), *Symphonia* sp. 1 (Ssp), *Sterculia pruriens* (Sp), *Chrysophyllum sanguinolentum* (Cs), *Pradosia cochlearia* (Pc). Species nomenclature follows Boggan et al. (1997).

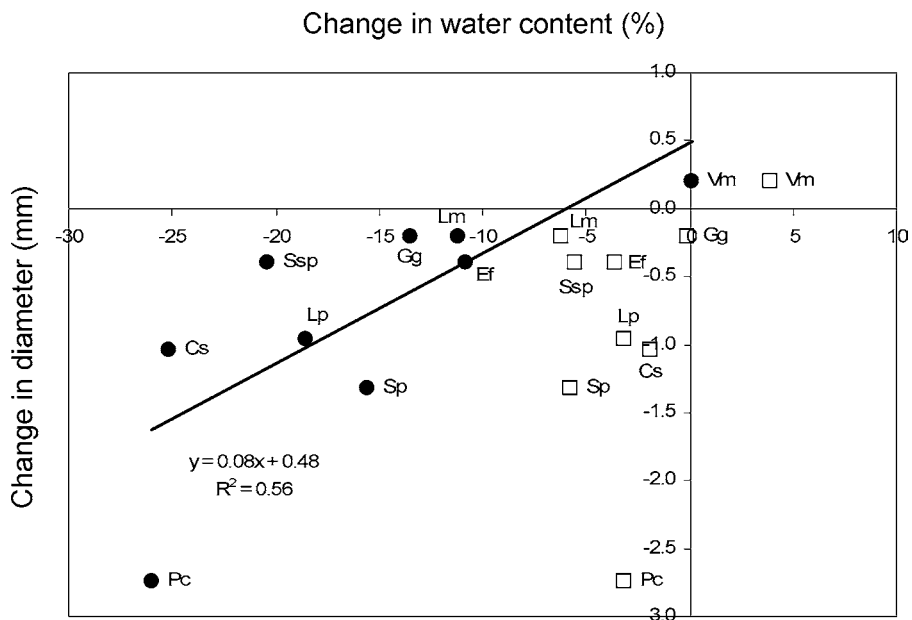


Figure 7. The relationship between the change in trunk section diameter and the difference in water content in bark (●) or in sapwood (□) between 90% and 40% relative humidity in the climatic chamber. Species abbreviations are detailed in Figure 6.

discussed (Daudet *et al.* 2005, Holbrook 1995, Scholz *et al.* 2008, Zweifel *et al.* 2000). These biological processes were independent of tree annual growth and both fast- and slow-growing trees exhibited patterns of negative values during dry periods.

Seasonal variation in environmental conditions clearly contributes to explaining variation in the rate of change in girth. The three environmental variables associated with water (i.e. rainfall, soil water content, and atmospheric relative humidity) were all positively correlated with the rate of change in girth, confirming that not only soil, but also ambient atmospheric air conditions can contribute to seasonal variation. Several studies have already pointed to a correlation between rainfall or soil water content and the rate of change in girth in tropical rain forests (Baker *et al.* 2002, 2003a, 2003b, Bullock 1997, Péliissier & Pascal 2000, Worbes 1999). A direct negative effect of soil water availability on cambial activity during dry periods could contribute to these patterns (Borchert 1994, 1999, Worbes 1999). Furthermore, Baker *et al.* (2002) suggested that under decreasing soil water availability, variation in water content in elastic storage tissues, not necessarily associated with a decrease in secondary growth, could contribute to explaining this variation. These authors also suggested that this variation was independent of variation in tree water potential and that larger trees would encounter higher seasonal variation in the rate of change in girth in association with limited root systems. In our study, we confirmed that variation in the rate of change in girth was independent of leaf water potentials but we did not find any relationship between negative rates of change in girth during long dry seasons and the diameter of the trees. Thus, our results tend to confirm that seasonal variation in the rate of change in girth does not necessarily illustrate a potential drought edaphic stress to these trees.

The positive correlation between the rate of change in girth and atmospheric relative humidity under natural conditions, and between bark water content and trunk section diameter in the chamber experiment, confirmed our hypothesis that shrinkage or swelling of trunk elastic tissues could be a main cause of the seasonal variation in the rate of change in girth. These results were consistent with previous observations on temperate (Gall *et al.* 2002, Zweifel *et al.* 2000) or savanna trees (Scholz *et al.* 2008). Our results suggest that constantly high atmospheric relative humidity associated with heavy rain events at the onset of the wet period contributed to the swelling of the trunk. This swelling might occur not only through a positive effect of atmospheric relative humidity on bark water content, but also through the recharge of all woody tissues and further cell expansion and division (Borchert 1999, Zweifel *et al.* 2006). In contrast, during long dry periods, we suspect that low daily minimum atmospheric relative humidity over several weeks contributed to the

negative rates of change in girth. The observed shrinking of the trunk could reflect both a loss of water from the storage tissues related to low soil water content and a decrease in bark water content related to low atmospheric relative humidity. In addition to these biophysical processes, secondary growth might also vary during these dry periods (Borchert 1999, Worbes 1999). It could either buffer their impact if it remained high, or play a minor or no role if it decreased or even stopped during these periods.

The occurrence of a longer dry period in 2008 as compared to 2007, with midday atmospheric relative humidity reaching lower values in 2008, seemed to induce more negative rates of change in girth for those trees that appeared to be sensitive to these conditions in 2007. Furthermore, it also induced negative values for some new trees ($n = 15$) in the 2008 long dry season. This trend suggested the existence of a threshold of environmental conditions that can induce a decrease in girth. This threshold might vary highly among trees and species. The presence of a similar trend for suppressed and dominant trees suggested that this threshold does not depend on growth rate and light conditions, but rather on bark characteristics. Nevertheless, some trees did not display any change in the rate of change in girth with daily minimum atmospheric relative humidity, and we even observed a strange behaviour for one species (*Virola michelii*) in the chamber experiment. Whether differences among trees in hydrophilic compounds within the bark, such as pectin or hemicelluloses, would contribute to explaining these different responses is a worthwhile question.

Beside environmental variables associated with water, we observed a significant negative effect of temperature on the relative rate of change in girth, even though seasonal variation in temperature remained low at our site. The origin of this correlation remained unclear but was probably related to the significant correlation between temperature and other climatic variables (such as irradiance), without any direct effect on the relative rate of change in girth. The direct influence of irradiance levels on the relative rate of change in girth is still under debate (Baker *et al.* 2003a, Clark & Clark 1994) and we observed that lower irradiance levels during wet periods were associated with highly positive values. This negative relationship suggested that even though reduced incident solar radiation during wet seasons might contribute to decreased photosynthesis and tree secondary growth (Graham *et al.* 2003) for tropical rain-forest trees in French Guiana, this effect was counterbalanced by the other biophysical processes. Such a counterintuitive relationship then suggested that those processes that are independent from growth were even more pronounced.

Among the wood compartments we identified in the trunk sections, bark displayed the highest change in water

content during the desiccation experiment. Meanwhile, variation in water content of heartwood was nil (data not shown) and variation in sapwood was nil for most trees, or nevertheless much lower than variation in bark. The slight decrease in water content in sapwood of some trees during the chamber experiment suggested that part of the water present in sapwood might have been transferred to bark and then induced an underestimation of the decrease in water content in bark. Nevertheless, our results confirmed that variation in water content of bark tissues under desiccation conditions was sufficient to explain significant variations in trunk section diameter.

Seasonal variation in the rate of change in girth results from the combination of variation in secondary growth (cell multiplication) and bark properties (water content, thickness) that are influenced both by soil and atmospheric water conditions. As a result, our results clearly show that dendrometer measurements do not permit the study of the influence of seasonal variation in environmental conditions on secondary growth, because other biophysical factors also influence these measurements. In order to precisely estimate seasonal variation in secondary growth, anatomical analyses of cambium tissues could be conducted (Arend & Fromm 2007). Carefully studying the different phases of cambial cell development among seasons will allow testing of whether seasonal variation in soil and air atmospheric humidity influence secondary growth independently from these other non-growth factors.

In conclusion, our results emphasized that in tropical rain-forest trees fluctuations in girth during dry or wet periods can be partly explained by changes in hygroscopic properties of the bark. Seasonal variation in atmospheric relative humidity induced a shrinking (dry seasons) or a swelling (wet seasons) of bark tissues that is of the same order of magnitude as annual growth. Thus, while inter-annual variation in circumference increment can be efficiently estimated based on dendrometer measurements (Viera *et al.* 2005), these measurements do not directly reflect seasonal variation in secondary growth.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to J. Cazal, J. Cigna, S. Thibaudeau-Gosselin, C. Hequet and J.-Y. Goret for their help in dendrometer installation and measurements. We thank J. Beauchêne for the bark and wood determination and B. Thibaut for fruitful discussions. We also thank S. Chauchard for helpful discussions and her advice on PCR statistical methods. We also thank three anonymous reviewers who greatly helped improving a previous version of this manuscript. C. Stahl received an assistantship from CNRS (50%) and INRA (50%). The ORE

'Ecosystèmes Forestiers' managed by GIP-Ecofor partly contributed to the funding of the field experiment.

LITERATURE CITED

- ARENDE, M. & FROMM, J. 2007. Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. *Tree Physiology* 27:985–992.
- BAKER, T. R., AFFUM-BAFFOE, K., BURSLEM, D. F. R. P. & SWAINE, M. D. 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* 171:261–274.
- BAKER, T. R., BURSLEM, D. F. R. P. & SWAINE, M. D. 2003a. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:109–125.
- BAKER, T. R., SWAINE, M. D. & BURSLEM, D. F. R. P. 2003b. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6:21–36.
- BOGGAN, J., FUNK, V., KELLOFF, C., HOFF, M., CREMERS, G. & FEUILLET, C. 1997. *Checklist of the plants of the Guianas: Guyana, Surinam, French Guiana*. (Second edition). National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC. 238 pp.
- BONAL, D., BOSCH, A., PONTON, S., GORET, J.-Y., BURBAN, B., GROSS, P., BONNEFOND, J.-M., ELBERS, J. A. N., LONGDOZ, B., EPRON, D., GUEHL, J.-M. & GRANIER, A. 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rain forest of French Guiana. *Global Change Biology* 14:1917–1933.
- BORCHERT, R. 1994. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees – Structure and Function* 8:115–125.
- BORCHERT, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20:239–247.
- BREITSPRECHER, A. & BETHEL, J. S. 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71:1156–1164.
- BRIENEN, R. & ZUIDEMA, P. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. *Oecologia* 146:1–12.
- BROCKWELL, P. J. & DAVIS, R. A. 1991. *Time series and forecasting methods*. (2nd edition). Springer, New York. 555 pp.
- BULLOCK, S. H. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* 41:13–16.
- CAIRNS, M. A., BROWN, S., HELMER, E. H. & BAUMGARDNER, G. A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111:1–11.
- CATTELINO, P. J., BECKER, C. A. & FULLER, L. G. 1986. Construction and installation of homemade dendrometer bands. *Northern Journal of Applied Forestry* 3:73–75.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1994. Climate-induced variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology* 82:865–872.
- DA SILVA, R. P., DOS SANTOS, J., TRIBUZY, E. S., CHAMBERS, J. Q., NAKAMURA, S. & HIGUCHI, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166:295–301.

- DAUBENMIRE, R. 1973. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60:147–171.
- DAUDET, F. A., AMEGLIO, T., COCHARD, H., ARCHILLA, O. & LACOINTE, A. 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany* 56:135–144.
- DAWKINS, H. C. 1958. The management of tropical high forest with special reference to Uganda. *Imperial Forestry Institute Paper* 34.
- DÉTIENNE, P. & MARIAUX, A. 1977. The nature and periodicity of tree-rings in African redwood Meliaceae. *Bois et Forêts des Tropiques* 175:52–61.
- FAVRICHON, V. 1998. Apports d'un modèle démographique plurispécifique pour l'étude des relations diversité/dynamique en forêt tropicale guyanaise. *Annals of Forest Science* 55:655–669.
- GALL, R., LANDOLT, W., SCHLEPPI, P., MICHELLOD, V. & BUCHER, J. B. 2002. Water content and bark thickness of Norway spruce (*Picea abies*) stems: phloem water capacitance and xylem sap flow. *Tree Physiology* 22:613–623.
- GRAHAM, E. A., MULKEY, S. S., KITAJIMA, K., PHILLIPS, N. G. & WRIGHT, S. J. 2003. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rain forest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:572–576.
- HEGDE, V., CHANDRAN, M. D. S. & GADGIL, M. 1998. Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India. *Functional Ecology* 12:313–318.
- HOLBROOK, N. M. 1995. Stem water storage. Pp. 151–174 in Gartner, B. L. (ed.). *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego. 461 pp.
- HUTYRA, L. R., MUNGER, J. W., SALESKA, S., GOTTLIEB, E., DAUBE, B. C., DUNN, A. L., AMARAL, D. F., DE CAMARGO, P. B. & WOFSEY, S. C. 2007. Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research* 112, G03008, doi:10.1029/2006JG000365.
- JACKSON, R. B., CANADELL, J., EHLERINGER, J. R., MOONEY, H. A., SALA, O. E. & SCHULZE, E. D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389–411.
- KEELAND, B. D. & SHARITZ, R. R. 1993. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. *Canadian Journal of Forest Research* 23:2454–2457.
- MALHI, Y. & PHILLIPS, O. L. 2005. *Tropical forests and global atmospheric change*. Oxford University Press, New York. 260 pp.
- MEVIK, B.-H. & WEHRENS, R. 2007. The pls Package: principal component and partial least squares regression in R. *Journal of Statistical Software* 18:1–24.
- NEPSTAD, D. C., CARVALHO DE, C. R., DAVIDSON, E. A., JIPP, P. H., LEFEBVRE, P. A., NEGREIROS, G. H., DA SILVA, E. D., STONE, T. A., TRUMBORE, S. E. & VIEIRA, S. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372:666–669.
- OLLIVIER, M., BARALOTO, C. & MARCON, E. 2007. A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Annals of Forest Science* 64:781–786.
- PÉLISSIER, R. & PASCAL, J. P. 2000. Two-year growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 16:429–446.
- PÉREZ, C. A., CARMONA, M. R., ARAVENA, J. C., FARINA, J. M. & ARMESTO, J. J. 2009. Environmental controls and patterns of cumulative radial increment of evergreen tree species in montane, temperate rain forests of Chiloé Island, southern Chile. *Austral Ecology* 34:259–271.
- POORTER, H. 1989. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* 75:237–244.
- PRÉVOST, M.-F. & PUIG, H. 1981. Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 3:147–171.
- PUIG, H. & PRÉVOST, M.-F. 1986. Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 132(A):159–171.
- REICH, P. B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61–74.
- ROTH, I. 1981. *Structural patterns of tropical barks*. Encyclopedia of Plant Anatomy Volume 9. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 609 pp.
- SCHOLZ, F. G., BUCCI, J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F. C., FRANCO, A. C. & MIRALLES-WILHELM, F. 2008. Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. *Tree Physiology* 28:469–480.
- STEPPE, K., SAVEYN, A., MCGUIRE, M. A., LEMEURE, R. & TESKEY, R. O. 2007. Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems. *Functional Plant Biology* 34:785–792.
- VIEIRA, S., TRUMBORE, S., CAMARGO, P. B., SELHORST, D., CHAMBERS, J. Q., HIGUCHI, N. & MARTINELLI, L. A. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:18502–18507.
- 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* 87:391–403.
- ZWEIFEL, R. & HÄSLER, R. 2000. Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature subalpine conifers. *Agricultural and Forest Meteorology* 102:213–222.
- ZWEIFEL, R. & HÄSLER, R. 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology* 21:561–569.
- ZWEIFEL, R., ITEM, H. & HÄSLER, R. 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees – Structure and Function* 15:50–57.
- ZWEIFEL, R., ZIMMERMANN, L., ZEUGIN, F. & NEWBERY, D. M. 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Biology* 57:1445–1459.

Annexe 2

Seasonal variations in trunk CO₂ efflux in the Neotropical
rainforest of French Guiana

Stahl C.¹, Burban B.¹, Goret J-Y.¹ and Bonal D.^{1,2*}

¹ INRA, UMR 745 “Ecologie des Forêts de Guyane”, Campus Agronomique, BP 709, 97387
Kourou Cedex, French Guiana

² INRA, UMR INRA-UHP 1137 “Ecologie et Ecophysiologie Forestière”, 54280
Champenoux, France

*: Corresponding author Damien BONAL, bonal@nancy.inra.fr

- Total number of characters (including spaces, references and captions): 40 475

- Number of tables: 4

- Number of figures: 7

Summary in English

- Trunk CO₂ efflux (Et) represents a significant component of total ecosystem respiration, but scant information exists on the seasonal variations in Et in tropical rainforests and on the main factors explaining these variations.

- We conducted a comprehensive study in French Guiana over 18 months to understand which biotic and abiotic determinants contribute to seasonal variations in Et in two habitats differing in soil water conditions.

- In both habitats, large seasonal variations in Et were observed for most trees. The main variations occurred during climatic transition periods, which was consistent with seasonal variations in total ecosystem respiration.

- Variations in growth rate were correlated with Et but potentially contributed only to a small part of variations in Et. Variations in atmospheric conditions, particularly temperature, did not explain seasonal variations in Et. In contrast, variations in soil water content clearly induced seasonal variations in Et.

- Our results emphasised that increasing water limitation for Neotropical rainforest trees under upcoming climatic changes will influence the carbon cycle within this ecosystem.

Résumé en Français :

- Le flux de CO₂ rejeté au niveau du tronc (Et) représente une composante importante de la respiration totale de l'écosystème, mais peu d'informations existent sur les variations saisonnières de Et en forêt tropicale humide et les facteurs à l'origine de ces variations.

- Nous avons conduit une étude approfondie en Guyane Française pendant 18 mois pour comprendre quels déterminants biotiques et abiotiques pourraient contribuer aux variations saisonnières de Et dans deux habitats avec des contraintes hydriques distinctes.
- Dans les deux habitats, nous avons observé de fortes variations saisonnières de Et pour la majorité des arbres. Les variations les plus marquées se sont produites dans les périodes de transition entre les saisons, ce qui est cohérent avec les variations saisonnières de la respiration de l'écosystème.
- Les variations du taux de croissance des arbres sont positivement corrélées avec Et, mais contribuent à une faible part des variations de Et. Les variations de conditions atmosphériques, en particulier la température, n'expliquent pas ces variations. Au contraire, les variations de teneur en eau du sol en surface induisent clairement les variations saisonnières de Et.
- Nos résultats montrent que dans le cadre des changements climatiques à venir, une accentuation de la limitation en eau pour les arbres en forêt tropicale humide induira des modifications du cycle du carbone dans cet écosystème.

Key words: **tropical rainforest / trunk CO₂ efflux / seasonality / soil water content / growth**

Introduction

Tree trunks represent the largest compartment of carbon storage in living aboveground biomass (Cannell, 1984). Through secondary growth, carbon is annually stored in trunks, but the trunk surface also contributes to large amounts of carbon release to the atmosphere through CO₂ efflux (Et). Tree trunk and branch respiration represent up to 37% of the total annual ecosystem respiration in temperate forests (Janssens et al., 2001), 10% in a dry Mediterranean forest (Maseyk et al., 2008) and about 13 % in Neotropical rainforests (Chambers et al., 2004; Cavaleri et al., 2008).

In Neotropical rainforests, large seasonal variations in total ecosystem respiration were observed (Bonal et al., 2008, Goulden et al., 2004). Total ecosystem respiration decreased during dry seasons, in association with a large decrease in soil respiration (Bonal et al., 2008; Davidson et al., 2008), but whether variations in Et also contributed to ecosystem variations remains unknown. Contrasted seasonal patterns in Et have been observed so far in other Neotropical sites: a slight decrease in Et was found during the long dry season in Brazil (Nepstad et al., 2002), whereas no seasonal changes were observed in Costa Rica (Cavaleri et al., 2006).

In temperate forests, the main abiotic factor that contributed to variations in Et was air temperature, with an exponential relationship usually observed (Amthor, 1984; Damesin et al., 2002). Furthermore, simulated drought conditions also contributed to a decrease in Et on young plants in controlled conditions (Saveyn et al., 2007). Yet, no clear evaluation of the influence of seasonal variations in environmental factors on Et has been conducted in Neotropical forests. Furthermore, trunk CO₂ efflux can be split into two major components representing growth (Eg) and maintenance (Em) respiration. The growth component is

associated with the construction costs of synthesising new plant biomass, which varies with the amount of sapwood built during secondary growth or the chemical composition of sapwood (Amthor, 2000). The maintenance component is linked to the cost of maintaining existing plant biomass (Amthor, 1984), including ion gradients, enzyme replacement, and membrane repair (Ryan et al., 1994). Differences in E_t among species were partly explained by differences in secondary growth (Damesin et al., 2002; Lavigne et al., 2004; Meir and Grace, 2002; Ryan et al., 1994; Vose and Ryan, 2002) as well as differences in wood properties (Teskey et al., 2008), and modulated by CO_2 dissolved in the sap flow (Levy et al., 1999; Teskey et al., 2008). Furthermore, in temperate ecosystems, seasonal variations in growth induced seasonal variations in E_t (Damesin et al., 2002; Vose and Ryan, 2002). Such associations and seasonal variations in E_m have not yet been clearly emphasised in Neotropical rainforests. Comprehensive studies to understand the biotic (e.g. growth) and abiotic (e.g. atmospheric, soil) determinants of seasonal variations in E_t , E_g and E_m are then necessary in order to evaluate the carbon cycle in this ecosystem and its interactions with the atmospheric constraints, and to model the influence of environmental changes on ecosystem functioning.

Neotropical rainforests are also characterized by substantial spatial heterogeneity in soil conditions resulting in large habitat gradients (Sabatier et al., 1997; Ferry et al., 2009). For instance, a large discrepancy in habitat conditions exists between seasonal flooded forest (SFF) and *Terra Firme* forests (TFF) (Baraloto et al., 2007; Epron et al., 2006) and tree species display habitat specialisation to these conditions, particularly with regards to soil drought or flooded conditions (Sabatier et al., 1997; Baraloto et al., 2007). Whether differences in habitat conditions result in contrasted seasonal patterns in E_t in Neotropical rainforests is a worthy question.

We conducted a comprehensive study of CO₂ trunk efflux over 18 months in the Neotropical rainforest in French Guiana to understand the determinants of the seasonal variations in Et in two contrasted habitats. We hypothesised that in TFF, seasonal variations in environmental conditions would induce a decrease in Et during the long dry season and an increase during the wet season, in association with variations in tree growth. In SFF, distinct seasonal patterns would be observed in association with flooded conditions.

Materials and Methods

Study site

This study was conducted at Paracou, French Guiana, South America (5°16'54"N, 52°54'44"W), where the climate, although tropical wet, is highly seasonal due to north/south movements of the Inter-Tropical Convergence Zone. For more details on climatic conditions, see Bonal et al. (2008). This study began in September 2007 and lasted 18 months. It covered two long dry seasons (from September to November; less than 50 mm precipitation per month) and a wet season from December to June 2008 (Fig. 1). The site is located in the northernmost part of a region on the Guiana Plateau characterised by a succession of small, elliptical hills rising to 5–40 m a.s.l.

Measurements were conducted in two inventory plots (0.49 ha each) set up in 2003 in the footprint of the eddyflux tower at the Guyaflux experimental unit (Bonal et al., 2008). In order to study the influence of habitat conditions on Et, one plot was located on *Terra Firme* forest (TFF) and the other on seasonally flooded forest (SFF). TFF experiences no flooding seasons during the rainy season and trees have no access to the riparian water table during the dry season (Baraloto et al., 2007). SFF experiences seasonal inundation during the rainy season and the permanent water table is never below 1.5 m depth during the dry season (Fig. 2). The floristic composition of the two habitats was highly different: 34 species were common to the two habitats (22 % of the total number of species in the two habitats), but only four species were represented by at least three individuals in each habitat (*Carapa procera*, *Eperua falcata*, *Eschweilera coriacea*, *Symphonia* sp.). Beside floristic composition and soil properties, other stand characteristics were rather similar between habitats (Tab. I).

Tree selection

We selected only dominant trees whose crowns received at least some direct side light, i.e. Dawkins crown classification of 4 or 5. Measurements were conducted on 95 trees the first year. This dataset was augmented with 39 trees the second year in order to increase the number of individuals per species in TFF. Overall, we sampled 35 species (with 1 to 11 individuals per species) with large differences in growth and dynamic characteristics (Ollivier et al., 2007). Diameter at breast height (DBH) of the selected trees in the two habitats ranged between 14.1 and 83.7 cm.

Gas exchange measurements

The CO₂ efflux of the trunk (E_t , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was measured using home-made Plexiglas transparent chambers applied temporarily on the trunk surface and operating in closed system. They were connected to a CO₂ infrared gas analyser (IRGA, EGM1 or EGM4; PPSystems, Hitchin, UK). E_t can be considered as the sum of local woody tissue respiration and dissolved CO₂ in the xylem sap which is diffusing out or transported away (Teskey et al., 2008). One week before the first measurements, the trunks were gently brushed in order to remove algae, lichens and skinned bark. A mark larger than the chamber size was painted on each trunk in order to ensure that every further measurement was made at the same position. Chambers were sealed to the bark using malleable rubber sealant (Terostat-7; Teroson, Ludwisburg, Germany). In order to ensure hermetic closure of the chamber, straps were used around the trunk and the chamber. Two types of chambers were used: a large one, with a volume of 1403.2 cm³, covering a bark area of 145.8 cm², for large trees, and a small one with a volume of 286.8 cm³, covering 44.8 cm², for smaller trees. The measurements were carried out at about 1.3 m high or 0.50 m above buttresses. A constant air flow ($10^{-4} \text{ m}^3 \text{ min}^{-1}$) was maintained in the system by the IRGA's pump and a fan located in the chamber allowed a

good mixing of the air. Readings were taken every 5 s. Data were recorded only when the initial concentration was close to ambient one (380-450 ppm). Because non-linear increases in concentration are sometimes observed at the beginning of the measurement, only data between 100 and 205 s (22 points) after the initial concentration were used for calculations. The CO₂ efflux (Et) was then calculated and expressed on the basis of trunk area, based on the chamber volume and surface. Et was measured between 9 am and 4 pm. The temperature range over all campaigns was 27.6°C ± 1.8.

In order to study the seasonal variations in Et, eleven campaigns were conducted. The timing of the campaigns was based on the observation of the variations in rainfall and surface soil water content (SWC) at the Guyaflux site. The percentage of variation in Et within a given period (ΔEt) was calculated as the difference between Et at the end of the given period and at the beginning, divided by Et at the beginning of the given season.

In order to evaluate Et at the community level, community trunk CO₂ efflux (EtC, $\mu\text{mol m}^{-2}$ ground s^{-1}) was calculated based on individual tree values, for each campaign and each habitat, as the sum of the individual flux of the measured trees and of the flux of the other trees in the community (that were not measured), using the following equation:

$$EtC = \left(\left(\sum_j (Et_i * St_i) \right) + \left(\overline{Et} * St_{N-j} \right) \right) / Ap, \quad (1)$$

where j was the number of sampled trees, Et_i was the trunk CO₂ efflux of the tree i (measured values), St_i was the total trunk area of the tree i, \overline{Et} was the average trunk CO₂ efflux of all measured trees, N was the total number of trees in each plot (Tab. I), St_{N-j} was the total trunk area of all the trees in the plot that were not measured for Et at a given campaign, and Ap was

the total area of the plot. In order to calculate St_i , we considered trunks to have a truncated cone. A mean coefficient of conicity (loss of 0.026 cm per m in tree height) was used for all trees (Baraloto, pers. Comm.). The trunk length was calculated based on the regression between DBH and height obtained using data from another experiment conducted at the same site (Baraloto et al., 2009; Ollivier et al., 2007) and the radius at the top of the bole was estimated using the equation in Chambers et al. (2000).

Tree growth and leaf phenology

Seasonal changes in tree circumference were monitored using home-made dendrometer bands with a circumference precision of 0.2 mm. Dendrometer bands were set-up in February 2007 and we waited for two months before recording the first measurements. Data readings were made once a month and when E_t was measured. Bands were placed at 1.3 m height or 0.5 m above buttresses.

Leaf phenology of the trees (senescent leaves, leafless, new leaves and full expanded leaves) was assessed at each E_t measurement date. During the study season, eight trees shed their leaves, 29 trees displayed new leaves, and ten trees displayed senescent leaves. In order to avoid potential confounding effects, E_t data corresponding to these seasons were discarded in the seasonal variation analyses.

Sapflow density and water status

We used the Granier method (Granier, 1985) to measure the sapflow density of these trees from July 2008 to November 2008. Heat flux density was logged every 30 s and the 30-min averages were converted to sapflow density ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$). Measurements were recorded about 10 trees at the same time for three or four consecutive sunny days, and sensors were then

removed and installed on other trees. Finally, we measured 30 trees in TFF and 19 trees in SFF.

Predawn leaf water potential was determined on one leaf per tree (n = 76 in 2007 and 2008 long dry season and n = 16 in 2008 long wet season) on similarly sunny days in each season, with a Scholander-type pressure chamber (model 1000; PMS Instruments, Corvallis, OR, USA).

Growth and maintenance respiration

Et is assumed to represent the sum of the efflux of CO₂ related to growth respiration (Eg, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) and maintenance respiration (Em, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Eg was calculated based on tree growth measurements using the equation from Ryan et al. (1994):

$$Eg = \frac{10^6}{12} * CC * \%C * SD * VG * \frac{1}{t}, \quad (2)$$

where CC was the construction cost of wood, %C was the percentage of carbon in dry biomass, SD was the sapwood density (g cm⁻³), VG was the volume of new wood (following growth) below the chamber (cm³ m⁻²), and t was the time between two campaigns (s). We assumed that the construction cost for wood was 25 % of the carbon content of new tissue (Meir and Grace, 2002) and the amount of carbon in dry wood was 50% of the ash-free dry weight (Edwards et al., 1980). Em was then calculated as the difference between Et and Eg. At the community level, total growth respiration (EgC) was calculated using equation (1) and replacing Et_i and \overline{Et} by Eg_i and \overline{Eg} .

Environmental conditions

In order to test whether daily mean air temperature, daily minimum air humidity, or daily sum of solar radiation and rainfall would contribute to seasonal variations in Et, we used climatic data from a complete automatic weather station installed on top of the Guyaflux tower (see Bonal et al., 2008 for details). Furthermore, in order to characterise seasonal variations in daily mean volumetric soil water content (SWC, $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) in the two habitats, we used the soil water content tubes set up by Bonal et al. (2008). SWC was measured every 0.2 m down to 2.6 m and 1.4 m depth in TFF and SFF, respectively (Fig. 2). SWC in SFF could not be measured below 1.4 m depth because the tube could not be inserted below this depth due to the presence of the permanent water table. Moreover, in TFF, SWC was measured at 5 cm depth using a frequency domain sensor (CS615; Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) and was automatically recorded every 60 s with a CR23X datalogger (Campbell Scientific Inc.).

Statistical analysis

One-way ANOVA was used to test for a species effect on Et. We tested the effect of leaf phenology on Et with a logistic regression, the independent variable being the phenological stage and the dependent one being a score of whether the current Et was greater or lower than the previous data. An analysis of covariance (lm, R 2.7.0) was used to test whether the relationship between Et and sapflow density varied between seasons. The influence of habitat on Et for the four species that were abundant in both habitats was tested for each species using a repeated measure ANOVA, with the different campaigns as repeated measures (proc MIXED, SAS 6.2, SAS Institute, Cary, USA). A linear mixed-effects model (lme, R 2.7.0, R project software, <http://www.r-project.org>) was used to detect seasonal patterns in Et, with tree included as a random effect. Using a principal component analysis (PCA), we tested the

degree to which climatic variables co-varied over the study period (daily values) and whether a single “climatic factor” could be extracted. A repeated measure analysis was then used to test the effect of this “climatic factor” and SWC on trunk CO₂ efflux components in TFF, with trees included as a random effect and the different campaigns as repeated measures (proc MIXED, SAS). The same repeated measure analysis was used to test the percentage of variation in Et (ΔEt) during each period and for each habitat (proc MIXED, SAS). Following this test, a least squares mean analysis was used to test whether ΔEt in each habitat and for each period was significantly higher or lower than zero. For each season, we tested whether the change in Et was similar or not to the change in Eg. Finally, an analysis of covariance (lm, R 2.7.0) was used to test whether the relationship between EtC and SWC varied between habitats. This test was conducted with or without an outlier data (SFF, long wet season 2008).

Results

The study period encompassed substantial seasonal variations in climate (Fig. 1a). From September to the end of November 2007, air temperature and global radiation increased (Fig. 1b), whereas minimum daily air humidity sharply decreased. This corresponded to the long dry season (LDS07), during which a drop in soil water content in deeper horizons was observed (Fig. 2). The wet season lasted from December 2007 to mid-July 2008, with monthly rainfall sums higher than 200 mm. A period of lower rainfall (March - April) punctuated the wet season and was used to separate the transition period between the dry and the wet season (DW-T08; from December to February) from the long wet season (LWS08; from March to mid-July). We defined the period between mid-July and the end of August as the wet to dry transition period (WD-T08), during which heavy rainfall events were

infrequent and soil water content in the upper layer quickly decreased (Fig. 1c). In 2008, the long dry season (LDS08) also began at the beginning of September and lasted until the 14 December when heavy rainfall events occurred. The dry to wet 2009 transition season (DW-T09) then began in mid-December 2008 and ended at the end of February 2009. The 2007 long dry season was rather wet as compared to the 10 years' average and was considered as a "La Niña" event (Fig. 1; NOAA, 2009), whereas the long dry season in 2008 was among the most severe over the past decade.

In SFF, we also observed strong seasonal variations in SWC in the upper layer. SWC was higher in SFF as compared to TFF all along the study period (Fig. 1c) and the largest difference in SWC between the two habitats was observed during the wet season. In deeper soil layers, the permanent water table reached 0.60 m depth during the wet season while it was only around 1.40 m depth at the end of the dry season (Fig. 2b).

Large differences in Et were found among species in the two habitats (Tab. II). At the species level, in LWS08, Et ranged from 0.85 to 2.17 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. At the species level, the proportion of Eg as compared to Et ranged from 1.9 to 67.9 % in LWS08 (Tab. II).

At the species level, daily maximum sapflow density varied from 0.5 to 5.5 $\text{kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ and from 0.5 to 4.4 $\text{kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in LWS08 and LDS08 seasons, respectively. There was no relationship between Et and daily maximum sapflow density in both habitat and for both seasons ($p > 0.10$; data not shown). Furthermore, there was no correlation between seasonal variations in sapflow density and Et in both habitats. At the species level, predawn leaf water potential varied from -1.30 to -0.15 MPa and from -1.60 to -0.16 MPa in LDS07 and LDS08 seasons, respectively. During the wet season (LWS08), these values varied from -0.20 to -

0.35 MPa. There was no significant effect of Ψ_{pd} on Et in both studied LDS seasons ($p > 0.10$; data not shown). There was no significant effect of the leaf phenological status on Et in the two habitats.

Among the four species that were abundant in the two habitats, only *E. coriacea* presented a significant effect of habitat on Et throughout the seasons ($p = 0.03$; $p > 0.10$ for the other species) (Tab. III)

At the tree level, we observed significant seasonal variations in Et in the two habitats ($p < 0.001$) and large seasonal variations in total community trunk CO_2 efflux (EtC) (Fig. 3). The percentage of variation (increase or decrease) in Et during a given period (ΔEt) highly differed among trees (Fig. 4) and among seasons ($df = 490$; $F = 14.7$; $p < 0.001$), with no significant effect of habitat ($F = 1.4$; $p = 0.24$), but a significant interaction between habitat and seasons ($F = 3.1$; $p = 0.009$). In TFF, the mean pattern in ΔEt was highly positive (i.e. increase in Et) during the two dry to wet seasons and during the long wet season ($p < 0.001$), whereas it was highly negative (i.e., decrease in Et) during the wet to dry period ($p < 0.001$) and not significantly different from zero during the long dry seasons ($p = 0.13$ and 0.63 in 2007 and 2008, respectively) (Fig. 4a). In SFF, the mean pattern in ΔEt was highly positive (i.e. increase in Et) during the two dry to wet seasons, whereas no significant effect was observed during other seasons ($p > 0.05$) (Fig. 4b). Among the trees that displayed a decrease in Et during LDS07, 54 % also displayed a decrease or stable value during LDS08 in TFF and 73 % in SFF.

There were large seasonal variations in volumetric growth rate (VGR) in both habitats (Fig. 5), resulting in seasonal variations in community growth CO_2 efflux (EgC, Fig. 3).

Furthermore, the change in Et was significantly higher than the change in Eg during all seasons except DW-T08, DW-T09 and LDS08 (Fig. 6).

Climatic variables were tightly correlated. The first axis of the PCA analysis explained 75.0 % of the variance and was strongly positively correlated with global radiation and air temperature and negatively correlated with rainfall and relative humidity. Then, further analyses were conducted using the loadings of this “climatic factor” along this first axis. The multifactor model analyses showed that variations in Et were significantly explained by variations in SWC and VGR, but not by the “climatic factor” (Tab. IV). Variations in Em and Eg were also significantly explained by variations in SWC, but not by the “climatic factor” (Tab. IV).

We observed a positive linear relationship between EtC and SWC in TFF ($p = 0.004$) (Fig. 7). In SFF, this relationship was not significant when all campaigns were included ($p = 0.17$), but became significant when the long wet season value (indicated with an arrow on Fig. 7) was removed from the analysis ($p = 0.036$). When this outlier point (long wet season value) was removed, the slopes of the relationship between EtC and SWC in the two habitats were not significantly different ($p = 0.25$).

Discussion

In the *Terra Firme* forest (TFF), under non-limiting soil water conditions (wet season), a large variability in trunk CO₂ efflux was observed among trees, with significant differences among species (Tab. II). Our results are within the range of values observed in tropical rainforest ecosystems (Ryan et al., 1994; Meir and Grace, 2002; Chambers et al., 2004; Cavaleri et al., 2006) and confirmed the large functional variability of Neotropical rainforest species at the trunk level (e.g. wood density, Patiño et al., 2008).

We observed no clear influence of habitat on Et for species abundant in the two habitats (Tab. III). It has been found that variation in soil characteristics partly contributed to explain species distribution in Neotropical rainforests (Sabatier et al., 1997). Nevertheless, a large proportion of species are found on a large range of habitats with different soil characteristics (Baraloto et al., 2007; Ferry et al., 2009; Sabatier et al., 1997). Then, our results suggest that these species display generalist characteristics in Et with regards to soil characteristics and the physiological mechanisms associated with trunk CO₂ efflux do not play a major role in species selection processes along soil water gradients.

At the community level, EtC reached higher values than in Costa Rica ($0.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ground s}^{-1}$ in TFF as compared to 0.39 for trees with DBH > 10 cm, Cavaleri et al., 2006). We suspect that these differences stem from higher stand biomass characteristics at our site (i.e. basal area, stem density; Tab. I and Malhi et al., 2004). Higher EtC values in French Guiana are also consistent with higher total ecosystem respiration found at the Guyaflux site (Bonal et al., 2008) than at La Selva (Cavaleri et al., 2008).

Large seasonal variations in individual tree and community Et were found in the two habitats (Fig. 3 and 4). At the tree level, most trees displayed a large decrease in Et during the WD-T08 period (85 and 59 % of the trees in TFF and SFF, respectively), and either a small decrease or rather constant values during the long dry seasons (Fig. 4). Furthermore, in both habitats, we observed a sharp increase in Et for most trees (66 and 77 % of the trees in TFF and SFF, respectively) at the onset of the dry to wet transition seasons. Seasonal variations in Et at our site were then within the same range of change than those observed so far in Brazil (Nepstad et al., 2002). Nevertheless, the high temporal frequency of our sampling allowed us to point that the fastest and major changes in Et occurred during climatic transition seasons, rather than throughout the dry or the wet seasons.

Seasonal variations in Et could be explained by biotic or abiotic factors, or a combination of both. It has been shown that variations in growth (Damesin et al., 2002; Maseyk et al., 2008), sapflow density (Teskey et al., 2008), water status (Saveyn et al., 2007) or bark photosynthesis (Damesin, 2003) contributed to explain seasonal variations in Et in temperate or Mediterranean forests. We were not able to test for the effect of bark photosynthesis on these trees, but we clearly found no effect of seasonal variations in tree water status and sapflow density on Et. The absence of significant effects could be partly related to the low seasonal variations in water status and sapflow density usually observed in Neotropical rainforests (this study and see Bonal et al., 2000b; Granier et al., 1996). In contrast, variations in volumetric growth rate (and Eg, consequently) displayed seasonal variations with a similar pattern than those of Et (Fig. 3). Furthermore, VGR and Et were significantly correlated at the individual tree level (Tab. IV). This result was consistent with the concomitant decrease in diameter growth and Et observed in Brazil during dry seasons (Nepstad et al., 2002), or with observations on temperate trees that showed that stem growth was a major component of the

seasonal variation in stem respiration (Damesin et al., 2002). Nevertheless, several elements allowed us to conclude that seasonal variations in growth do not play a major role in explaining seasonal variations in Et in the studied Neotropical rainforest. First, CO₂ efflux associated with growth (Eg) represented only a small proportion of Et (mean value = 15.5%; Fig. 3). Second, the increase or decrease in Eg during the different seasons represented a much lower variation in raw CO₂ efflux (Fig. 6) as compared to the observed variations in Et. Finally, the peak in EtC during the long wet season was not observed in EgC, suggesting that a peak in maintenance respiration also occurred during this season. The origin of these mechanisms remains unknown, but could be associated with a delayed activity of the new cells synthesised during the precedent dry to wet transition period (Maseyk et al., 2008).

Other factors should then contribute to explain the seasonal variations in Et, and we hypothesized a direct influence of the variations in environmental conditions. Atmospheric conditions did not explain seasonal variations in Et, neither that of Eg and Em (Tab. IV). Here, atmospheric conditions were tightly correlated with air temperature (PCA). We then underlined that in contrast with temperate forests (Damesin et al., 2002), air temperature was not a major cause of the seasonal variations in Et in tropical rainforests. One reason for this discrepancy might lie in the small seasonal range in temperature observed in French Guiana (Fig. 1b). In contrast, the amount of water available to the trees in the surface soil layer was a main cause of the seasonal variations in Et (Tab. IV, Fig. 7). The direct mechanisms that could explain these patterns have not yet been studied, but our results emphasised that the physiological processes associated both with Eg and Em were affected by variations in SWC (Tab. IV). We suspected also that the origin of the opposite seasonal patterns in Et observed for some trees (i.e. increase during dry seasons; Fig. 4) could be associated with deeper

rooting systems (Nepstad et al., 1994; Bonal et al., 2000a) that allow them to avoid any decrease in SWC during long dry seasons.

In SFF, in contrast with TFF, most trees displayed a decrease in Et during the long wet season (Fig. 4). Then, we suspect that flooded conditions also influenced tree trunk respiration: when groundwater level was close to surface (Fig. 2), soil anoxic conditions might induce a change in metabolic processes for most trees and a reduction in Et. To our knowledge, no study yet has directly tested such effect. It has been shown that the main effect of flooded conditions on plant carbon metabolism is through the deprivation of oxygen to the root system, which usually leads to a decrease in carbon and energy metabolism at the whole plant level and morphological and phenological adaptations (Kozłowski and Pallardy, 2002; Parolin, 2001; Parelle et al., 2006). These results suggest that these processes also influence trunk CO₂ efflux.

Acknowledgements

We thank J. Cazal, F. Bompoy, J. Cigna, Z. Colin, C. Hequet, and J. Sermage for their help in the measurements of trunk efflux, diameter increment and sapflow density, and P. Benavides for his help in making the respiration chambers. We thank J. Beauchêne and B. Thibaut for fruitful discussions. We also thank C.E.T. Paine who greatly improved the latter version of this manuscript. C. Stahl received an assistantship from CNRS (50%) and INRA (50%). The ORE “Ecosystèmes Forestiers” managed by GIP-Ecofor contributed to the funding of these experiments.

References

- Amthor J.S., 1984. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell Environ.* 7: 561-569.
- Amthor J.S., 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.* 86: 1-20.
- Baraloto C., Morneau F., Bonal D., Blanc L and Ferry B., 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four Neotropical tree genera. *Ecology* 88: 478-489.
- Baraloto C., Paine C.E.T., Patiño S., Bonal D., Hérault B and Chave J., 2009. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Funct. Ecol.*, online publication 10.1111/j.1365-2435.2009.01600.x.
- Bonal D., Atger C., Barigah T.S., Ferhi A., Guehl J-M and Ferry B., 2000a. Water acquisition patterns of two wet tropical canopy trees of French Guiana as inferred from H₂¹⁸O extraction profiles. *Ann. For. Sci.* 57: 717-724.
- Bonal D., Barigah T.S., Granier A. and Guehl J-M., 2000b. Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant Cell Environ* 23: 445-459.
- Bonal D., Bosc A., Ponton S., Goret J-Y., Burban B., Gross P., Bonnefond J-M., Elbers J., Longdoz B., Epron D., Guehl J-M and Granier A., 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Glob. Chang. Biol.* 14: 1917-1933.
- Cannell M.G.R., 1984. Woody biomass of forest stands. *For. Ecol. Manage.* 8: 299–312.
- Cavaleri M.A., Oberbauer S.F and Ryan M.G., 2006. Wood CO₂ efflux in a primary tropical rain forest. *Glob. Chang. Biol.* 12: 2442-2458.

- Cavaleri M.A., Oberbauer S.F and Ryan M.G., 2008. Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. *Plant Cell Environ.* 31: 473-483.
- Chambers J.Q., Higuchi N., Schimel J.P., Ferreira L.V and Melack J.M., 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* 122: 380-388.
- Chambers J.Q., Tribuzy E.S., Toledo L.C., Crispim B.F., Higuchi N., dos Santos J., Araujo A.C., Kruijt B., Nobre A.D and Trumbore S.E., 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecol. Appl.* 14: S72-S88.
- Damesin C., Ceschia E., Le Goff N., Ottorini J-M and Dufrene E., 2002. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytol.* 153: 159-172.
- Damesin C., 2003. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytol.* 158: 465-475.
- Davidson E.A., Nepstad D.C., Ishida, F.Y. and Brando, P.M., 2008. Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Glob. Chang. Biol.* 14: 2582-2590.
- Edwards N.T., Shugart H.H.J., McLaughlin S.B., Harris W.F and Reichle D.E., 1980. Carbon metabolism in terrestrial ecosystems. In: D. E. Reichle (Ed.), *Dynamic properties of forest ecosystems.*, New York., Cambridge University Press., pp. 499-536.
- Epron D., Bosc A., Bonal D and Freycon V., 2006. Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 22: 1-10.

- Ferry B., Morneau F., Bontemps J-D., Blanc L and Freycon V., 2009. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *J. Ecol.*, in press.
- Goulden M.L., Miller S.D., Da Rocha H.R., Menton M.C., De Freitas H.C., Silva Figueira A.M.E and De Sousa C.A.D., 2004. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. *Ecol. Appli.* 14: 42-54.
- Granier A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. For. Sci.* 42: 193-200.
- Granier A., Huc R. and Barigah T.S., 1996. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agric. For. Meteorol.* 78: 19-29.
- Janssens I.A., Kowalski A.S and Ceulemans R., 2001. Forest floor CO₂ fluxes estimated by eddy covariance and chamber-based model. *Agric. For. Meteorol.* 106: 61-69.
- Kozlowski T.T. and Pallardy S.G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical review.* 68: 270-334
- Lavigne M.B., Little C.H.A. and Riding R.T., 2004. Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration. *New Phytol.* 162: 81-93.
- Levy P.E., Meir P., Allen S.J and Jarvis P.G., 1999. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiol.* 19: 53-58.
- Malhi Y., Baker T.R., Phillips O.L., Almeida S., Alvarez E., Arroyo L., Chave J., Czimeczik C.I., Di Fiore A., Higuchi N., Killeen T.J., Laurance S.G., Laurance W.F., Lewis S.L., Montoya L.M.M., Monteagudo A., Neill D.A., Vargas P.N., Patino S., Pitman N.C.A., Quesada C.A., Salomao R., Silva J., Lezama A.T., Martinez R.V., Terborgh J., Vinceti B. and Lloyd J. (2004) The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10, 563-591

- Maseyk K., Grünzweig J.M., Rotenberg E and Yakir D., 2008. Respiration acclimation contributes to high carbon-use efficiency in a seasonally dry pine forest. *Glob. Chang. Biol.* 14: 1553-1567.
- Meir P and Grace J., 2002. Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests. *Plant Cell Environ.* 25: 963-973.
- Nepstad D.C., Carvalho De C.R., Davidson E.A., Jipp P.H., Lefebvre P.A., Negreiros G.H., Silva Da E.D., Stone T.A., Trumbore S.E and Vieira S., 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- Nepstad D.C., Moutinho P., Dias-Filho M.B., Davidson E., Cardinot G., Markewitz D., Figueiredo R.O., Vianna N., Chambers J., Ray D., Guerreiros J.B. Lefebvre P., Sternberg L., Moreira M., Barros L., Ishida F.Y., Tohlver I., Belk E., Kalif K., Schwalbe K., 2002. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *J. Geophys. Res.* 107 D20:8085, doi: 8010.1029/2001JD000360.
- NOAA. 2009. National Weather Service, Maryland., USA.
http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml
- Ollivier M., Baraloto C., Marcon E., 2007. A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Ann. For. Sci.* 64: 781-786.
- Parelle J., Brendel O., Bodénès C., Berveiller D., Dizengremel P., Jolivet Y., Dreyer E., 2006. Differences in morphological and physiological responses to water-logging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Quercus robur* L.). *Ann. For. Sci.* 63: 849-859.
- Parolin P., 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128: 326-335.

- Patiño S., Lloyd J., Paiva R., Quesada C.A., Baker T.R., Santos A.J.B., Mercado L.M., Malhi Y., Phillips O.L., Aguilar A., Alvarez E., Arroyo, L., Bonal D., Costa A.C.L., Czimeczik C.I., Gallo J., Herrera R., Higuchi N., Horna V., Hoyos E.J., Jimenez E.M., Killeen T., Leal E., Luizão F., Meir P., Monteagudo A., Neill D., Núñez-Vargas P., Palomino W., Peacock J., Peña-Cruz A., Peñuela M.C., Pitman N., Priante Filho N., Prieto A., Panfil S.N., Rudas A., Salomão R., Silva N., Silveira M., Soares de Almeida S., Torres-Lezama A., Turriago J.D., Vásquez-Martínez R., Schwarz M., Sota A., Schmerler J., Vieira I., Villanueva, B., and Vitzthum P., 2008. Branch xylem density variations across Amazonia, *Biogeo. Discuss.*, 5: 2003-2047.
- Ryan M.G., Hubbard R.M., Clark D.A and Sanford R.L.J., 1994. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia* 100: 213-220.
- Sabatier D., Grimaldi M., Prévost M., Guillaume J., Godron M., Doso M and Curmi P., 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rain forest. *Plant Ecol.* 131: 81-108.
- Saveyn A., Steppe K and Lemeur R., 2007. Daytime depression in tree stem CO₂ efflux rates: Is it caused by low stem turgor pressure? *Ann. Bot.* 99:477–485
- Teskey R.O., Saveyn A., Steppe K and McGuire M.A., 2008. Origin., fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytol.* 177: 17-32.
- Vose J.M and Ryan M.G., 2002. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. *Glob. Chang. Biol.* 8: 182-193.

Figure legends

Figure 1. Seasonal variations in climatic variables over the study season. (a) Monthly sum of rainfall (bars) and mean of daily minimum air relative humidity (open triangle), (b) Monthly sum of global radiation (closed squares) and mean of air temperature (open squares), and (c) Monthly mean of daily surface soil water content (SWC) in *Terra Firme* forest (TFF, open circles) and seasonal flooded forest (SFF, grey circles). The hatched area corresponds to the long dry season in 2007 and 2008.

Figure 2. Vertical profiles of soil water content (SWC) in *Terra Firme* forest (TFF) (a) and seasonal flooded forest (SFF) (b) for three different seasons: end of the 2007 long dry season (thin dashed line), end of the 2008 long wet season (solid line), and end of the 2008 long dry season (thick dashed line).

Figure 3. Seasonal variations in total trunk CO₂ efflux (EtC, solid line) and growth related CO₂ efflux (EgC, dashed line) at the community level in *Terra Firme* forest (TFF, open circles) and seasonally flooded forest (SFF, grey circles). The hatched areas correspond to the long dry seasons.

Figure 4. Percentage of variation in Et during a given period (ΔEt) in *Terra Firme* forest (TFF, white box) and seasonally flooded forest (SFF, grey box): long dry season 2007 (LDS07), transition between the dry and the wet period 2008 (DW-T08), long wet season 2008 (LWS08), transition between the wet and the dry period 2008 (WD-T08), long dry season 2008 (LDS08) and transition between the dry and the wet period 2009 (DW-T09). The

symbols denote the mean pattern in ΔE_t when it was significantly different than zero, i.e. increase (+) or decrease (-).

Figure 5. Seasonal variations in volumetric growth rate (VGR) in *Terra Firme* forest (TFF, open circles) and seasonally flooded forest (SFF, grey circles). Values are means \pm 1 SE.

Figure 6. Mean difference (\pm 1 SE) in total trunk CO₂ efflux (E_t, closed bars) and growth related CO₂ efflux (E_g, grey bars) between the beginning and the end of a given period in *Terra Firme* forest.

Figure 7. Relationship between trunk CO₂ efflux at the community level (E_{tC}) and surface soil water content (SWC) in *Terra Firme* forest (TFF) (open circles) and seasonally flooded forest (SFF) (grey circles). Each point corresponds to one campaign (n = 11). The full line and the dash line correspond to the simple linear regressions for all campaigns in TFF and SFF, respectively. The dotted line corresponds to the simple linear regression in SFF for all campaigns except the long wet season one, which is indicated with an arrow.

Table I. Vegetation and soil characteristics in two habitats in French Guiana: *Terra Firme* forest (TFF) and seasonally flooded forest (SFF). * denotes that data are from nearby plots and were published in Ferry et al. (2009).

Characteristics	TFF	SFF
Altitude (m a.s.l.)	40	5
Basal Area (m ² ha ⁻¹)	34.83	31.81
Stand density (tree ha ⁻¹)	700	596
Number of species	114	73
LAI (m ² m ⁻²)	5.9 ± 0.3	6.4 ± 0.3
Litterfall (tC ha ⁻¹ y ⁻¹)	6.1 ± 1.2	7.8 ± 1.7
Clay content* (%)	24.4 ± 3.1	12.8 ± 2.1
P content*(mg kg ⁻¹)	4.4 ± 0.4	8.0 ± 0.7
C/N*	16.2 ± 0.4	15.8 ± 0.5
Soil pH*	4.6 ± 0.0	4.7 ± 0.1

Table II. Mean values of diameter at breast height (DBH), trunk CO₂ efflux (Et) in long wet season (LWS), percentage of growth respiration (Eg), and number of sampled trees per species (n) in two habitats in French Guiana: *Terra Firme* forest (TFF) and seasonally flooded forest (SFF). Values are means \pm 1 SE. Species in bold were abundant (n > 2) in both habitats.

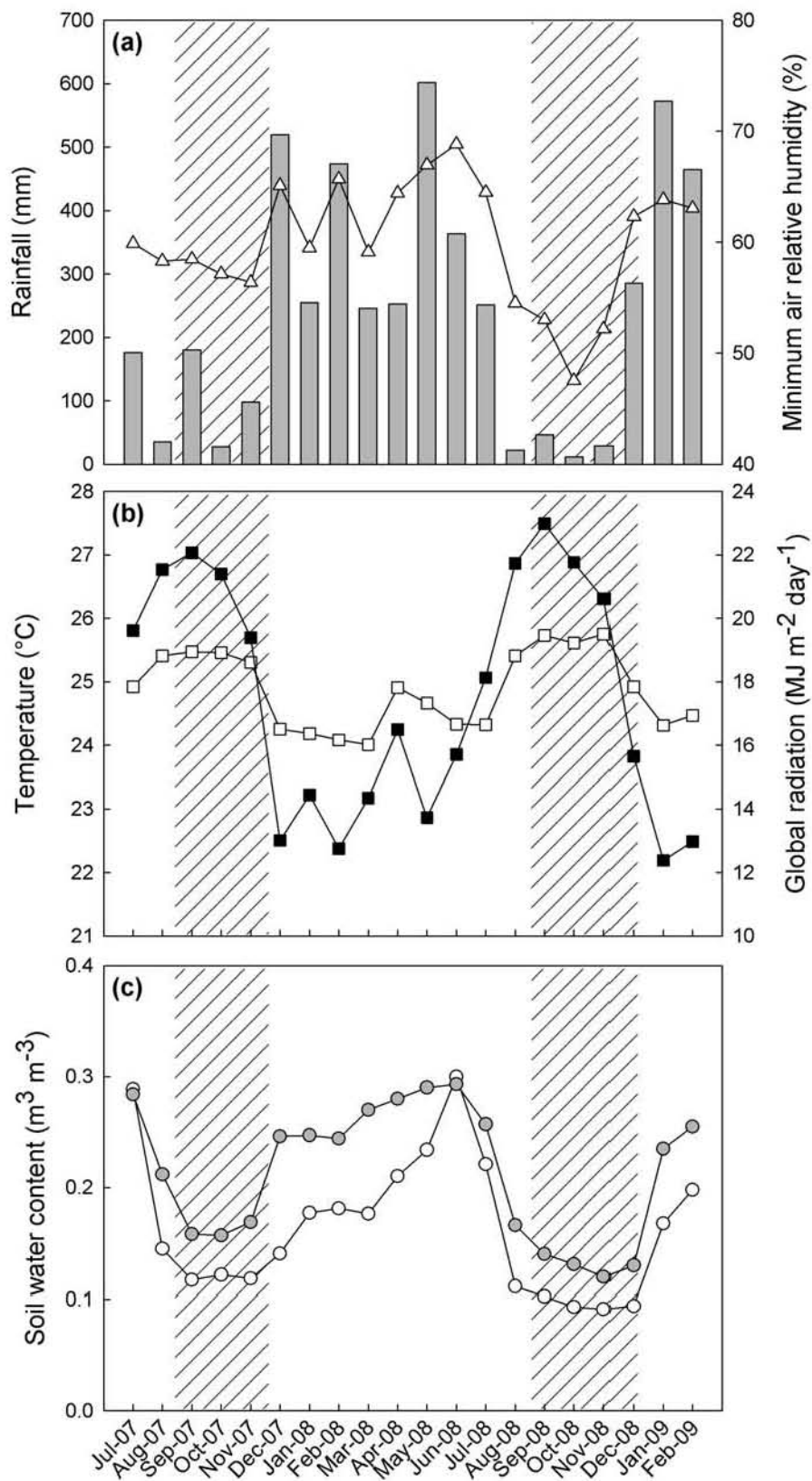
Species	Family	DBH (cm)	Et ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Eg (%)	n
TFF					
<i>Bocoa prouacensis</i>	Papilionaceae	38.0 \pm 2.8	1.56 \pm 0.69	8.6	3
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	34.8 \pm 4.2	1.00 \pm 0.30	13.9	8
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	Sapotaceae	36.0 \pm 8.8	1.00 \pm 0.30	14.4	6
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	44.3 \pm 10.6	2.17 \pm 0.43	16.1	8
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	47.6 \pm 10.9	2.08 \pm 0.70	9.0	6
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae	31.6 \pm 6.8	1.20 \pm 0.34	1.9	4
<i>Eschweilera sagotiana</i>	Lecythidaceae	42.3 \pm 7.9	1.26 \pm 0.29	4.5	9
<i>Licania alba</i>	Chrysobalanaceae	34.8 \pm 3.7	1.40 \pm 0.50	9.2	3
<i>Licania membranacea</i>	Chrysobalanaceae	34.8 \pm 4.0	1.25 \pm 0.44	10.4	3
<i>Pradosia cochlearia</i>	Sapotaceae	58.6 \pm 11.3	1.46 \pm 0.52	67.9	6
<i>Recordoxylon speciosum</i>	Caesalpiniaceae	44.7 \pm 3.6	1.59 \pm 0.29	10.3	7
<i>Symphonia sp.</i>	Clusiaceae	32.0 \pm 1.5	1.50 \pm 0.31	22.7	7
<i>Virola michelii</i>	Myristicaceae	34.6 \pm 4.4	1.49 \pm 0.46	24.0	5
<i>Vouacapoua americana</i>	Caesalpiniaceae	36.2 \pm 8.8	1.39 \pm 0.24	31.5	8
SFF					
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	29.0 \pm 14.9	1.15 \pm 1.30	29.0	3
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	34.0 \pm 3.4	1.15 \pm 0.54	8.8	5
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae	34.4 \pm 4.2	1.41 \pm 0.64	6.0	4
<i>Symphonia sp.</i>	Clusiaceae	65.2 \pm 17.5	1.13 \pm 0.22	14.2	4
<i>Tabebuia insignis</i>	Bignoniaceae	34.6 \pm 8.3	0.85 \pm 0.20	26.8	5

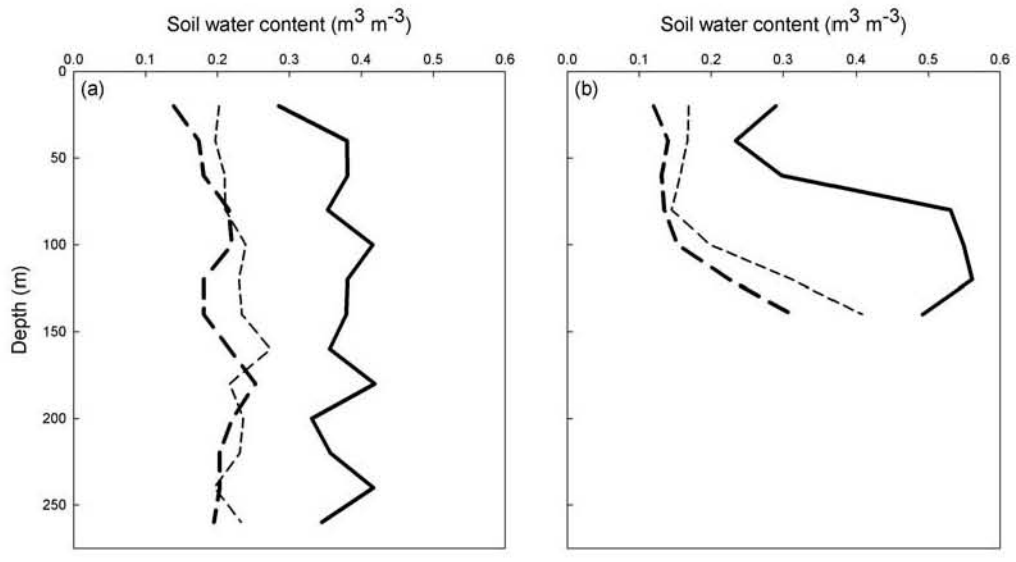
Table III. Effect of habitat on trunk CO₂ efflux for the four abundant species from LWS2008 to DW-T09.

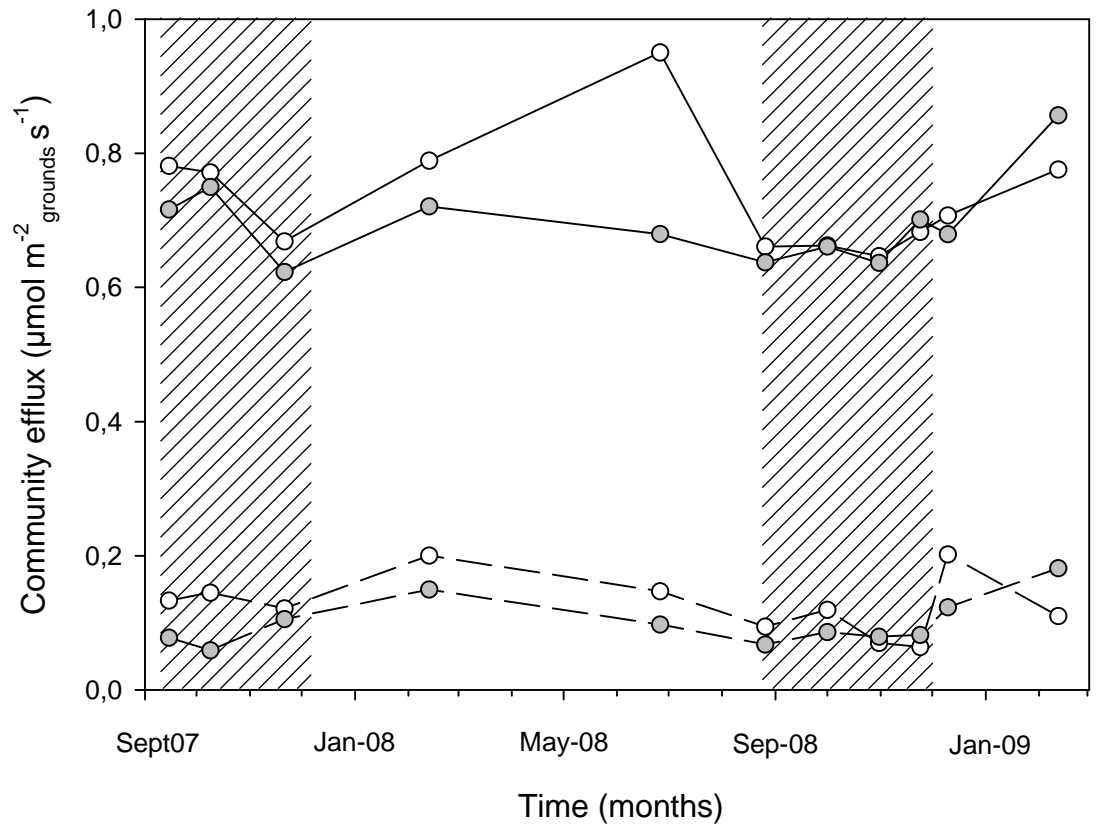
Species	habitat	
	F	p
<i>Carapa procera</i>	1.30	0.28
<i>Eperua falcata</i>	1.73	0.23
<i>Eschweilera coriacea</i>	7.85	0.04
<i>Symphonia sp.</i>	0.01	0.94

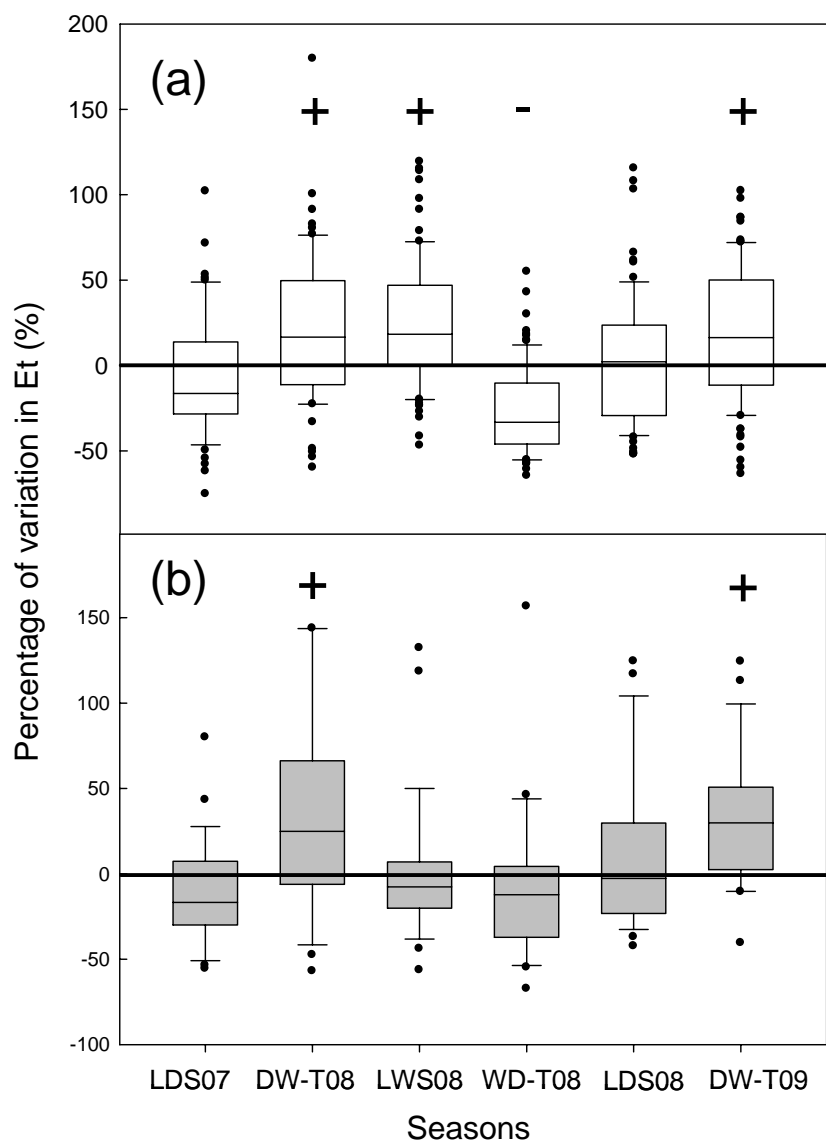
Table IV. Statistics from multifactor model analyses of the influence of “climatic factor” (obtained from the PCA analysis), surface soil water content, and volumetric growth rate on trunk CO₂ efflux (Et), maintenance respiration (Em) and growth respiration (Eg) in *Terra Firme* forest.

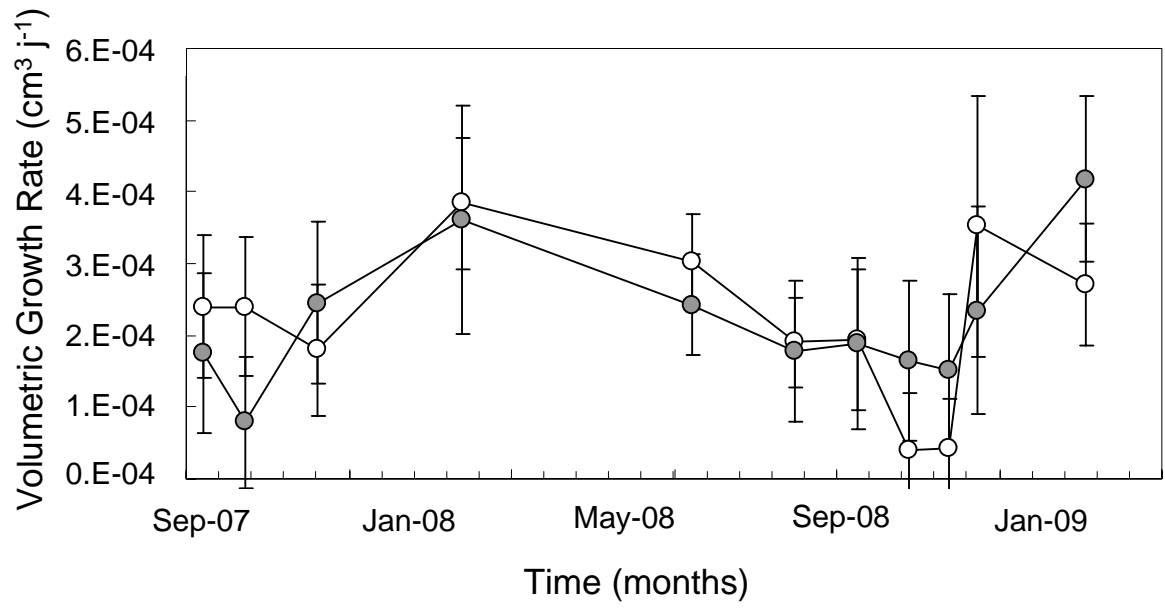
	Climatic factor		Surface soil water content		Volumetric growth rate	
	F	p	F	p	F	p
Et	0.41	0.52	56.31	< 0.001	48.44	< 0.001
Em	3.52	0.06	47.17	< 0.001	Not included	
Eg	1.05	0.30	13.36	< 0.001	Not included	

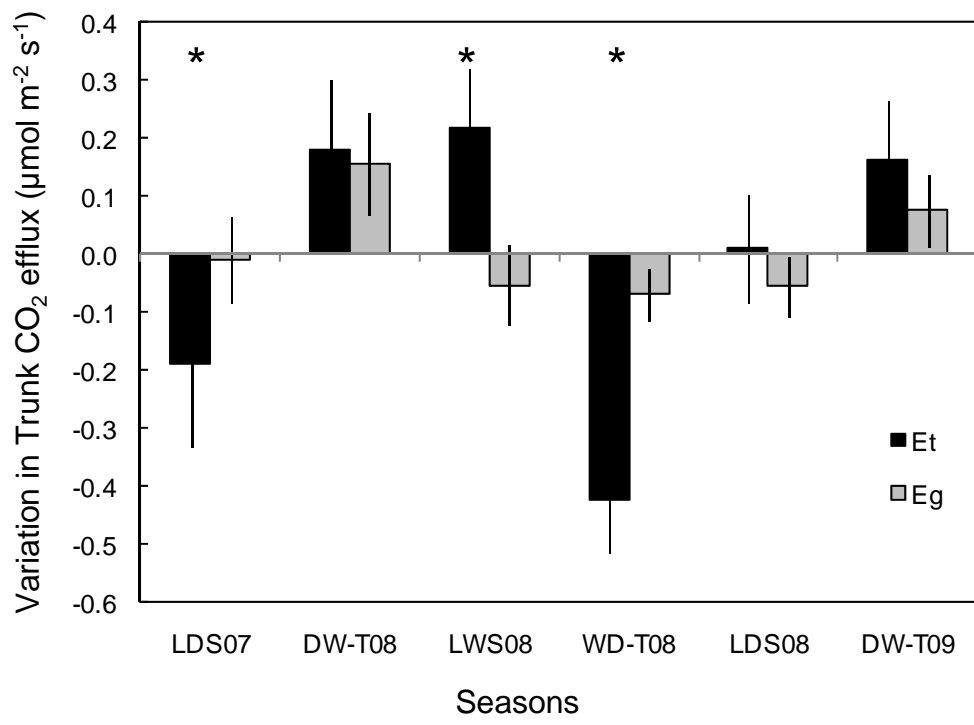


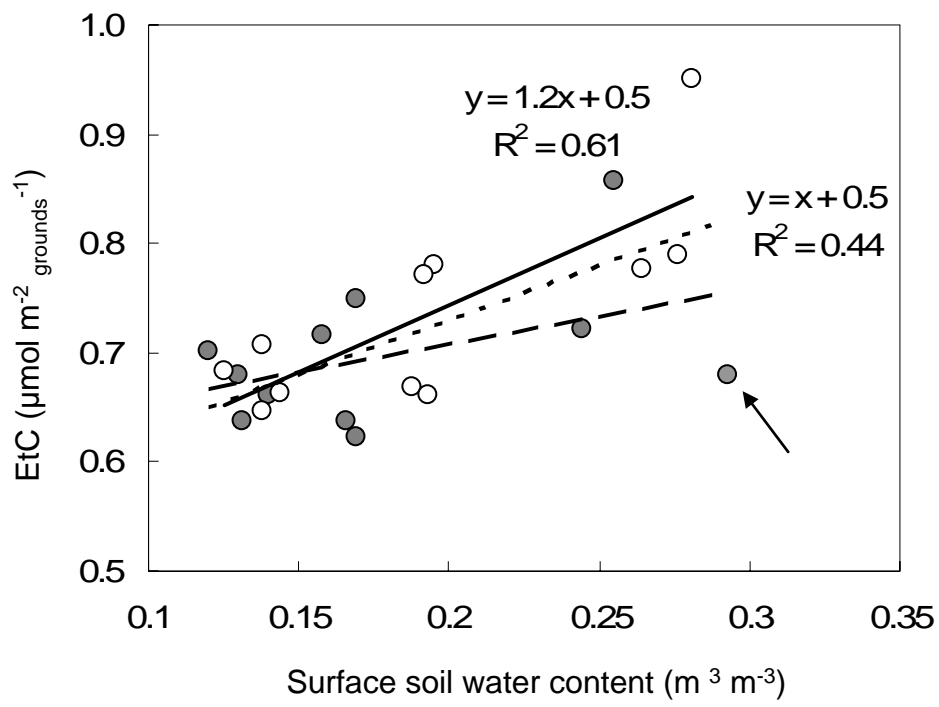












Annexe 3

Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees

Journal:	<i>Functional Ecology</i>
Manuscript ID:	FE-2010-00089.R1
Manuscript Types:	Standard Paper
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Paine, C. E. Timothy; ENGREF, UMR Ecologie des Forêts de Guyane - EcoFoG Stahl, Clement; INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane Courtois, Elodie; UMR 5174 CNRS/Université Paul Sabatier, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique Patiño, Sandra; INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane Sarmiento, Carolina; INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane Baraloto, Chris; INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane
Key-words:	Bark thickness, flexural rigidity, periderm, rhytidome, trunk respiration, fire ecology, herbivore defence

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

1 **Title**

2 Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees

3

4 **Authors**5 C. E. Timothy Paine^{1*}, Clément Stahl², Elodie A. Courtois³, Sandra Patiño², Carolina Sarmiento²6 and Christopher Baraloto²

7

8 **Addresses**9 ¹ ENGREF, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Campus Agronomique, BP 709, 97387

10 Kourou cedex, French Guiana

11 ² INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Campus Agronomique, BP 709, 97387 Kourou

12 cedex, French Guiana

13 ³ Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174 CNRS/Université Paul Sabatier,14 31062 Toulouse, France *and* CNRS, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Campus

15 Agronomique, 97387 Kourou cedex, French Guiana

16 * Corresponding Author. Email : timothy.paine@ieu.uzh.ch, Current address:

17 Institut für Evolutionsbiologie und Umweltwissenschaften, Universität Zürich, 8057 Zürich,

18 Switzerland

19

20 **Running title**

21 Bark thickness in tropical trees

22 SUMMARY

- 23 1. The complex structure of tree bark reflects its many functions, which include structural
24 support as well as defense against fire, pests and pathogens. Thick bark, however, might
25 limit respiration by the living tissues of the trunk. Nevertheless, little research has
26 addressed community-level variation in bark thickness, and to the best of our knowledge,
27 no one has tested multiple hypotheses to explain variation in bark thickness.
- 28 2. We conducted an extensive survey of bark thickness within and among species of trees in
29 the tropical rain forests of French Guiana. Bark thickness increased dramatically with
30 individual stature, and varied widely at all taxonomic levels. Mean trunk bark thickness
31 was 4.5 mm (range: 0.5 – 29 mm), which was less than previous studies found at two
32 Amazonian rain forest sites. Since tree survival through fire is strongly predicted by bark
33 thickness, our survey of bark thickness should be of use in planning for forest
34 management.
- 35 3. We combined this survey data with multiple datasets to test several functional hypotheses
36 proposed to explain variation in bark thickness. We found bark to provide an average of
37 10% of the flexural rigidity of tree stems, which was substantially less than that found in
38 the only other study of bark stiffness. Bark thickness was uncorrelated with species'
39 association with fire-prone habitats, suggesting that the influence of fire on bark
40 thickness does not extend into moist-forest habitats. There was also little evidence that
41 bark thickness is affected by its function as a defense against herbivory. Nor was there
42 evidence that thick bark limits trunk respiration.
- 43 4. A re-analysis of previously collected anatomical data indicated that variation in
44 rhytidome (non-conducting outer bark) thickness explains much of the variation in

45 overall bark thickness. Since rhytidome is primarily involved in protecting the living
46 tissues of the trunk, we suggest that bark thickness is driven mostly by its defensive
47 function.

48 **5.** Functional explanations for the variation in bark thickness were not clear-cut.

49 Nevertheless, this study provides a foundation for further investigation of the functional
50 bases of bark in tropical trees.

51

52 **KEY WORDS**

53 Bark thickness, fire ecology, flexural rigidity, herbivore defense, periderm, rhytidome, trunk
54 respiration

55

56 **INTRODUCTION**

57 Tree bark is one of the more salient aspects of tropical forests. Many foresters identify
58 trees with nothing more than a machete, using the diverse visual, textural, and olfactory clues of
59 inner and outer bark to guide identification (Keller, 2004). The term bark designates all tissues
60 external to the vascular cambium, comprising secondary phloem, periderm, and nonconductive
61 tissues external to the periderm, i.e., rhytidome (Evert, Esau & Eichhorn, 2006). This complex
62 structure reflects the manifold functions of bark, which includes structural support and protection
63 against biotic and abiotic threats (Roth, 1981). Thick bark might also have physiological
64 consequences, potentially limiting trunk respiration. Nevertheless, few community-level surveys
65 of bark thickness exist (Hegde, Chandran & Gadgil, 1998, Roth, 1981, Uhl & Kauffman, 1990),
66 and no study, to the best of our knowledge, has tested multiple hypotheses to explain variation in
67 bark thickness. Though ecologists measure many characteristics of bark, including its density,

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

68 moisture content, and thermal conductivity (Cornelissen, Lavorel, Garnier *et al.*, 2003, Uhl *et al.*,
69 1990), we focus on the thickness of bark as a trait that integrates its multifarious functions. The
70 two objectives of this study are to survey taxonomic and intra-specific variation in bark thickness
71 in the tropical moist forests of French Guiana, and to test multiple functional hypotheses
72 proposed to explain why there is such variation in bark thickness. The principal hypothesized
73 functions of bark are summarized in Table 1.

74 Bark can help defend trees against abiotic and biotic threats. Regardless of the nature of
75 the threat, if bark serves an important role in defense, its thickness should increase
76 asymptotically as an individual grows, since beyond a certain limit additional thickness confers
77 no further survival advantage (Wilson & Witkowski, 2003).

78 Bark is an effective defense against fire (Harmon, 1984). For trees exposed to fire, bark
79 thickness is the single best predictor of cambium heating, and thus, the probability of survival
80 (Hoffmann & Solbrig, 2003b, Vines, 1968, van Nieuwstadt & Sheil, 2005). This explains why
81 the bark of trees of species associated with fire-prone Brazilian cerrado is, on average, three
82 times thicker than the bark of forest-associated congeners (Hoffmann, Orthen & Do Nascimento,
83 2003a). Yet fire-return intervals in many habitats are so long that many individual trees are
84 unlikely to ever be exposed to fire. For example, in intact moist forests of the Neotropics, fire-
85 return intervals are estimated to be on the order of hundreds of years (Uhl, 1998), though
86 anthropogenically fragmented forests and forest-savanna ecotones are more fire-prone (Malhi,
87 Roberts, Betts *et al.*, 2008, Hammond & ter Steege, 1998). Following droughts, especially, fire
88 can kindle even in tropical moist forests, and such fires can decimate tree communities (van
89 Nieuwstadt *et al.*, 2005). Since frequent fires can impose a substantial selection pressure on bark
90 thickness (Stephens & Libby, 2006), species whose ranges include frequently burned habitats

91 would be expected to have thicker bark than those whose range includes only habitats in which
92 fires are infrequent.

93 The threat posed to trees by pathogens and sap-feeding herbivores may also affect bark
94 thickness. In addition to the wide variety of insects that consume cambium and phloem, among
95 which Cerambycid beetles feature prominently (Tavakilian, Berkov, Meurer-Grimes *et al.*,
96 1997), vertebrates specialized to feed on tree exudates occur on most continents. In the
97 Neotropics, Marmosets (*Callithrix* spp) feed on exudates from holes they gouge in trees
98 (Coimbra-Filho & Mittermeier, 1976). In North America, sapsuckers (*Sphyrapicus* spp.) extract
99 sap from the extensive series of holes they drill through bark, preferentially selecting species that
100 produce more sap (Eberhardt, 2000). Once damaged, furthermore, trees vary widely in the rate at
101 which bark grows to close the wound (Romero & Bolker, 2008). If pathogens and sap-feeding
102 herbivores impose significant selection pressures, we would predict a suite of defensive traits to
103 be expressed. These may include physical traits, such as thicker bark, and chemical traits, such as
104 latex and secondary metabolites. Two contrasting patterns may be expected. If allocation to
105 overall defense is fixed, then there may be negative correlations between the degree of physical
106 and chemical defenses. If, alternatively, there are deeper physiological tradeoffs between
107 allocation to growth and defense, then positive relationships may be expected between physical
108 and chemical components of defensive strategy (Agrawal & Fishbein, 2006).

109 Given its position on the exterior of stems, bark could make a substantial contribution to
110 mechanical rigidity so long as it is sufficiently stiff and thick, relative to the stem radius. Using a
111 simple formula, Niklas (1999) calculated that wood and bark contribute equally to flexural
112 rigidity when bark stiffness is half that of wood, and bark constitutes approximately one-third of
113 stem radius.

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

114 Increased bark thickness could, however, have physiological consequences. Bark limits
115 the diffusion of water, oxygen and CO₂ between the vascular cambium and the atmosphere
116 (Teskey, Saveyn, Steppe *et al.*, 2007). The strength of this limitation can increase with the
117 thickness of bark, and the degree to which bark is impregnated with suberin, lipids and waxes
118 (Lendzian, 2006). In a broad survey of a Costa Rican rain forest, rates of trunk respiration
119 increased dramatically on smaller-diameter stems on a mass basis (nmol kg⁻¹ s⁻¹), a pattern
120 interpreted by the authors as driven by the thinner bark on smaller stems (Cavaleri, Oberbauer &
121 Ryan, 2006). This pattern was also found in a second study, though bark thickness was not
122 measured (Meir & Grace, 2002).

123 Most studies of bark thickness have been conducted in savannas and dry forests where
124 the effects of fire are likely to overwhelm any other factors that affect bark thickness (e. g.,
125 Hoffmann *et al.*, 2003a, Pinard & Huffman, 1997). Here we describe bark thickness variation
126 within and among tree species in the moist tropical forests of French Guiana. We then integrate
127 multiple datasets to examine the support for each of the functions hypothesized to affect bark
128 thickness (Table 1), keeping in mind that they are not mutually exclusive since bark must
129 simultaneously perform a variety of functions.

130

131 METHODS

132 This study was conducted in nine one-ha permanent plots in coastal French Guiana. All
133 plots were located in moist tropical never-flooded *terra firme* forest, where precipitation ranged
134 between 2 and 4 m annually. The plots were censused in the context of the BRIDGE project, in
135 which each tree was identified to species and sampled for functional traits including bark
136 thickness; details on field sampling can be found in Baraloto et al (2010).

137 In four plots, every tree was sampled for trunk bark thickness, whereas in the remaining
138 five, at least three individuals of each species were sampled. We measured bark thickness at a
139 height of 1.4 m with increment hammers (Haglöf Sweden AB, Långsele, Sweden), which give
140 accurate readings for bark less than approximately 15 mm thick. For trees with thicker bark, we
141 used bark thickness gauges (Suunto Oy, Vantaa, Finland). Trunks were lightly brushed to
142 dislodge loose flakes before measuring. Twig bark thickness was assessed on every tree in two
143 plots, three individuals per species in five plots, and was not available in the final two plots.
144 Twig samples of approximately 1-cm diameter were obtained by professional tree climbers.
145 Twig diameter and bark thickness were measured from high-resolution scans of twig cross-
146 sections.

147 In this study we seek functional explanations of the variation in bark thickness in addition
148 to describing patterns of variation in tropical tree bark thickness. There is a strong, pervasive
149 relationship between stem diameter and bark thickness for both trunks and twigs (Figure 1, see
150 *Results* for details). This relationship may obscure other effects shaping bark thickness. Thus, in
151 the subsequent functional analyses, we use the residuals of the diameter-thickness relationship,
152 rather than absolute bark thickness, as a response variable.

153 ***Defense against herbivory***

154 Tradeoffs between bark thickness and defensive chemistry would suggest that an
155 important function of bark is to deter herbivory. Though many secondary metabolites deter
156 herbivores, bacteria and fungus, we focus on volatile terpenes as they are among the most
157 important diverse, and easily measured (Singh, Maurya, deLampasona *et al.*, 2007, Phillips &
158 Croteau, 1999). During field sampling, we obtained samples of bark for volatile terpene analysis
159 with a 1-cm diameter leather punch from one individual each of 202 species. Previous analyses

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

160 indicated that there is little within-species variation in terpene composition (Courtois, Paine,
161 Blandinieres *et al.*, 2009). Monoterpenes and sesquiterpenes were extracted from bark samples
162 by Solid Phase Micro Extraction, a fast solvent-free technique, followed by GCMS (gas
163 chromatography/mass spectrometry) analysis in order to obtain the terpene composition. Since
164 this method cannot reliably estimate the abundance of molecules, we report presence/absence
165 data (Courtois *et al.*, 2009). Herbivory defense analyses were performed at the species level, thus
166 we summarized per-species terpene diversity as the total number of monoterpenes and
167 sesquiterpenes that we detected, and related these values to species-mean bark thickness. Latex
168 quantity can vary among individuals within species, depending largely on water availability.
169 Despite the intra-species variability, we (CETP and CB) categorized species on the basis of latex
170 quantity (None, Scant, Moderate, and Abundant), based on field observations and published
171 literature (Roth, 1981, Keller, 2004). In an ANCOVA, we predicted the residuals of the bark-
172 diameter relationship on the basis of latex quantity and terpene richness. Since the interaction of
173 latex quantity and terpene richness was non-significant it was dropped from the model.

174 *Association with fire-prone habitats*

175 We evaluated the degree to which association with fire-prone habitats shapes bark
176 thickness. We extracted from the Global Biodiversity Information Facility database
177 (<http://gbif.org>) all records of geo-referenced herbarium voucher specimens from Central and
178 South America of taxa pertaining to the 57 families occurring in our field inventories. Brazilian
179 samples were poorly represented in the GBIF dataset, so we supplemented Brazilian records with
180 those available in the SpeciesLink database (<http://smlink.cria.org.br/>). Each record was assigned
181 to a habitat by joining the specimens dataset to an ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, California)
182 shapefile of terrestrial ecoregions developed for the World Wildlife Fund by Olson et al. (2001,

183 available at <http://www.worldwildlife.org/science/data/item1875.html>). We collapsed the
184 fourteen terrestrial ecoregions of Olson et al. (2001) into three habitats: wet, moist and mangrove
185 forest; dry and Mediterranean-type forest; and savanna, shrubland and cerrado. Henceforth, we
186 refer to these habitats as moist forest, dry forest and savanna, respectively. A fire-association
187 index was calculated for each species using the following formula: $n_{ij}f_j/(n_jn_i)$, where n is the
188 number of specimens, f is fire return interval, and i and j indicate indices over species and
189 habitats, respectively. In other words, the occurrence of each species in each habitat is weighted
190 by the fire recurrence interval in that habitat, and scaled by the product of the total number of
191 occurrences in that habitat and the relative abundance of that species. The index was multiplied
192 by n (698,044) to avoid working with numbers of extremely small magnitude. Fires in intact
193 closed-canopy moist forest are exceedingly rare, since high humidity renders the understory
194 largely incapable of sustaining fire (Uhl et al., 1990). The fires that do occur in these forests tend
195 to be associated with droughts associated with El Niño-Southern Oscillation events (Hammond
196 et al., 1998). Based on the investigations of Hammond et al. (1998), we estimate the fire return
197 interval in moist tropical forest to be 100 years, acknowledging that return intervals may be far
198 longer. Return intervals for dry forest and savanna were taken as 4 and 2 years, respectively
199 (Coutinho, 1990, Cochrane, Alencar, Schulze et al., 1999). For taxa present in the field
200 inventories but not the herbarium specimen dataset, fire-association indices were calculated at
201 the next higher taxonomic level. The relationship between the fire-association index and the
202 thickness-diameter residuals was evaluated with a linear regression on species-mean data level.

203 ***Biomechanical measurements***

204 We evaluated the contribution of bark to flexural rigidity at four sites, including one
205 included in the BRIDGE project. Doing so required precise measurements of the stiffness and

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

206 diameter of fresh stems with and without bark. In each site, species were chosen to represent a
 207 wide taxonomic range. Even so, the taxa subjected to biomechanical measurements largely
 208 overlapped with those of the BRIDGE dataset. We selected straight stems 0.5 – 1.6 cm in
 209 diameter and 0.2 – 0.5 m in length from the branches of adult trees and the primary axis of
 210 saplings. Stiffness (Young's modulus of elasticity) was measured using a custom three-points
 211 bending test apparatus on the same stems before and after bark was stripped from them. For
 212 some stems, stiffness with bark was measured on a longer stem before it was cut into 0.14 m
 213 length segments, after which the bark was removed and stiffness of wood alone was measured.
 214 Diameters were measured in three points along the stems using digital calipers (Mitutoyo
 215 Corporation, Japan). Where multiple measurements were made on an individual, data were
 216 summarized to provide one mean per part (trunk or branch) of each individual. The ratio of the
 217 contributions of bark and wood to the flexural rigidity of stems was calculated as
 218 $E_b/E_w((R_b/R_w+1)^4-1)$, where E indicates stiffness, R indicates radius and the subscripts b and w
 219 refer to bark and wood, respectively (rearranged from Niklas, 1999 Figure 7a).

220 *Physiological measurements*

221 We measured the rate of CO₂ respiration by trunks in separate sampling campaigns in
 222 four plots, including two sampled in the BRIDGE campaign. We sampled only trees with fully or
 223 mostly exposed crowns. Measurements, one observation per tree, were made between 9:00 and
 224 16:00 on sunny days. CO₂ diffusion from trunks was measured using an infrared gas analyzer
 225 (EGM1 or EGM4; PPSystems, Hitchin, UK) attached to a sampling chamber strapped to a gently
 226 cleaned area of the trunk at about 1.3 m above ground. Trunk efflux (Et) was calculated and
 227 expressed on the basis of trunk area as:

$$228 \quad Et = \Delta[CO_2]/t * D_{ch} * v * 273/T_{air} \quad \text{Equation 1}$$

229 Where $\Delta[CO_2]$ is the increase in CO₂ concentration over the sampling duration t (ppm s⁻¹), D_{ch} is
230 the depth of the chamber (m), v is the volume of a mole of CO₂ (0.045 mol l⁻¹) and T_{air} is the air
231 temperature (°K). Et was standardized at 25°C as:

$$232 \quad Et_{25} = \frac{Et}{Q_{10}^{(T_{air}-25)/10}} \quad \text{Equation 2}$$

233 where Et_{25} is the CO₂ efflux at 25°C and Q_{10} is the relative increase in Et for a temperature
234 increase of 10°C, which was fixed at 2 (Cavaleri *et al.*, 2006).

235 We regressed bark thickness against trunk diameter for the trees in the physiological
236 dataset. We then constructed a linear mixed model to assess the relationship between CO₂ efflux
237 and the residuals of this relationship. Initially, we included DBH as a continuous covariate and
238 species identity, site, and sampling date as categorical covariates. We then dropped out
239 covariates, using Akaike's information criterion to choose the most appropriate model. The best
240 model retained only species identity as a covariate.

241 All analyses were conducted in the R statistical computing environment, version 2.10.1,
242 using the nlme package (Pinheiro, Bates, DebRoy *et al.*, 2009, R_Development_Core_Team,
243 2009).

244

245 RESULTS

246 *Variation in bark thickness*

247 We measured bark thickness on 3664 individual trees, representing 57 families of
248 angiosperms. The thickness of bark varied greatly within and among species. Mean bark
249 thickness on trunks was 4.53 mm (range: 0.5 – 29.0 mm). Within species, the greatest source of
250 variation in bark thickness was individual size. Diameter at breast height (DBH) was strongly
251 positively correlated with bark thickness (Figure 1a), as were twig bark thickness and twig

252 diameter (Figure 1b). Even accounting for the relationship between DBH and bark thickness, and
253 only considering trees < 20 cm DBH, variance in bark thickness occurred at all taxonomic levels
254 (Table 2 and Figure 1c). Family median bark thickness varied from 0.60% (Olacaceae) to 1.8%
255 (Boraginaceae) of trunk radius. Indeed, even within genera there was great variation in bark
256 thickness. For example, the genera *Pouteria* (Sapotaceae) and *Inga* (Fabaceae: Mimosoidae)
257 showed ranges of trunk bark thickness from 0.5–7.0 mm and 0.5–7.1 mm, respectively (again,
258 considering only trees < 20 cm DBH). For the community as a whole, bark constituted a mean of
259 1.01% of trunk diameter and 8.97% of twig diameter (Figure 1d & e).

260 ***General defense***

261 Should bark play an important role in defense against either herbivores or fire, a positive
262 asymptotic relation between DBH and bark thickness would be expected. Combining all species
263 together, both linear and asymptotic relationships between DBH and trunk bark thickness were
264 significant ($P < 0.0001$), and each explained a similar amount of variance (linear: $R^2 = 0.38$,
265 asymptotic: $R^2 = 0.39$; Figure 1a). Using Akaike's information criterion (AIC), there was more
266 support for an asymptotic relationship than for a linear relationship ($AIC_{\text{linear}} = 17469$,
267 $AIC_{\text{asymptotic}} = 17358$), with a predicted asymptotic bark thickness of 22 mm. Support for an
268 asymptotic relationship was undermined, however, as the half-asymptotic DBH was 85 cm, a
269 diameter attained by only the largest 1.2% of the individuals in the dataset. Credence in the
270 asymptotic relationship declined further when species were analyzed separately. Of the 30 most-
271 common species (those with more than 25 individuals), only one (*Carapa procera* [Meliaceae])
272 was fit better by an asymptotic model than a linear model (Supplementary Figure 1). Moreover,
273 the asymptotic bark thicknesses predicted for individual species were frequently biologically
274 implausible, as they were greater than the maximum bark thickness observed for that species in

275 this study. In twigs, an asymptotic fit could not be parameterized because there was an
276 accelerating relationship between twig diameter and twig bark thickness, which provided a
277 superior fit to that of the linear relationship (Figure 1b).

278 ***Defense against fire and herbivores***

279 The association of species with fire-prone habitats varied extensively. For example,
280 *Parinari campestris* (Chrysobalanaceae) was collected four times in cerrado, once in dry forest
281 and 40 times in moist forest, whereas its congener, *P. montana*, was only ever collected in moist
282 forests. Considering all species together, there was no relationship between the fire-association
283 index of a species and the residuals of the bark thickness-diameter relationship ($P = 0.64$, Figure
284 2a). Similarly, among those species that range into fire-prone habitats, there was no significant
285 relationship with the fire-association index ($P = 0.052$). These relationships were weak because
286 the distributions of bark thickness (as a fraction of stem diameter) did not differ between species
287 that range into fire-prone habitats and all species together (Kolmogorov-Smirnov test, Trunk: $P =$
288 0.97 , Twig: $P = 1.00$, Figure 1d & 1e).

289 If herbivore defense is an important factor affecting variation in bark thickness, we would
290 also expect species with thicker bark to have either less latex or less diversity of defensive
291 compounds (or both). This hypothesis was assessed for 202 species from 47 families. There was
292 a significant trend for latex-rich species to bear thicker bark after accounting for the relationship
293 between bark thickness and diameter, ($p = 0.044$, Figure 2b). This trend was weak, as the mean
294 bark thickness of species with abundant latex was only 1.3 mm greater than that of non-
295 lactiferous species. The diversity of defensive compounds, whether considering monoterpenes or
296 sesquiterpenes separately, or considering all volatile terpenes together, was unrelated to bark
297 thickness ($P > 0.17$, Figure 2c).

298 ***Biomechanical support***

299 The flexural rigidity provided by bark is proportional to the product of its stiffness and its
300 thickness. To assess the magnitude of the contribution of bark to flexural rigidity, we sampled 40
301 trees representing 18 families, with many trees yielding both trunk and branch samples. A mean
302 of 10.8% of the flexural rigidity of stems was attributable to bark, with little difference between
303 trunks and branches (10.0% and 11.3%, respectively; Figure 3). This relatively minor
304 contribution occurred despite the proportionately greater thickness of bark (mean bark thickness:
305 18.5% of stem radius) on the small-diameter stems of this dataset (mean overbark diameter: 7.1
306 mm). Rather, the contribution of bark to flexural rigidity was limited by its lack of stiffness,
307 which was on average just 12.1% that of wood.

308 ***Physiological consequences***

309 Bark that is thicker may be expected to be less permeable to gasses than thinner bark. We
310 assessed CO₂ efflux from the trunks of 314 trees representing 24 families. There was no evidence
311 that thicker bark reduces CO₂ efflux ($P = 0.34$, Figure 4).

312

313 **DISCUSSION**

314 Bark thickness varies strongly with stem diameter both for trunks and twigs (Figure 1a,
315 b), in accordance with the results of previous studies (Nefabas & Gambiza, 2007, Pinard *et al.*,
316 1997, Uhl *et al.*, 1990). Among species, bark thickness varies widely at all taxonomic levels
317 (Table 2). There have been two previous surveys of bark thickness with wide taxonomic
318 sampling in the Neotropics: Uhl and Kauffman (1990) measured 699 trees with DBH ≥ 20 cm in
319 Paragominas, Para state, Brazil, and Roth (1981) measured 263 trees in Venezuela with DBH \geq
320 10 cm. Like the current study, these studies were conducted in lowland closed-canopy moist

321 forest. Considering only trees ≥ 20 cm DBH to make the three datasets comparable, Uhl and
322 Kauffman found a mean bark thickness of 7.1 mm (SEM: 0.14 mm), Roth found a mean of 10.4
323 mm (SEM: 0.38 mm), and we found a mean of 6.4 mm ($n = 1648$, SEM: 0.10 mm, Figure 1a).
324 The mean bark thickness in the forests of French Guiana is thus significantly less than the other
325 two sites (one-sample t-tests, $P < 0.0001$). These differences, though slight, may be enough to
326 affect the probability of individual trees survival through fire, since this probability is strongly
327 predicted by the thickness of its bark (Pinard *et al.*, 1997). It suggests that the forests of the
328 Guiana Shield may be somewhat more susceptible to fire than are those of Venezuela and Para.
329 Thus, our survey of bark thickness should be of use in refining mechanistic models of land-cover
330 change in the face of global climate change.

331 *Functional explanations*

332 Despite the broad variation in bark thickness we observed, we found little support for
333 most functional hypotheses explaining this variation (Table 1). Bark appears, in general, to be
334 too thin and too flexible to generate substantial structural rigidity. Nor was there conclusive
335 evidence that bark plays a substantial role in defense, neither against fire nor against herbivory.
336 Finally, there was no evidence that thicker bark limits trunk respiration. Our results, therefore, do
337 not allow sweeping conclusions to be drawn regarding the functions of bark in tropical moist
338 forests. In the following section, we interpret our results in light of the current literature.

339 Given the potential for injury from fire and herbivores, we expected that much of the
340 variation in bark thickness would be associated with bark's defensive function. We found little
341 evidence, however, that defense against either herbivory or fire explains the variation in bark
342 thickness in French Guianan rainforests. We were surprised to not find significant relationships
343 with fire association, since defense against fire is suggested to be one of the primary factors

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

344 shaping bark thickness (Hoffmann *et al.*, 2003b, van Nieuwstadt *et al.*, 2005, Uhl *et al.*, 1990). It
345 appears that bark thickness is evolutionarily labile, such that closely related species may have
346 greatly differing bark thicknesses (Figure 1c). Thus, individual trees in the humid forests of
347 French Guiana can bear bark of any thickness, regardless of their associations with fire-prone
348 habitats (Figure 1d & e).

349 A positive decelerating relationship between tree size and trunk bark thickness has been
350 previously interpreted to mean that bark thickness is strongly influenced by its defensive role.
351 According to this hypothesis, which assumes that bark production is costly, defensive properties
352 (both insulational and herbivory-reducing) of bark should be satisfied by a certain thickness,
353 beyond which additional thickness renders no additional survival advantage (Wilson *et al.*,
354 2003). In this study, AIC suggested that an asymptotic fit of trunk bark thickness against DBH
355 with an asymptote of 22 mm should be preferred over a linear fit (Figure 1a). Nevertheless, we
356 do not put much credence in this result, since the predicted asymptotic bark thickness was so
357 great that very few individuals ever attain it. Furthermore, only one of the 30 most-common
358 species showed an asymptotic diameter-thickness relationship (Supplemental Figure 1). Roth
359 (1981) noted that an asymptotic diameter-thickness relationship is expected only for species with
360 bark that desquamates (i.e., flakes off). Species with fibrous or smooth bark, of which there are
361 many in French Guianan forests, should be more likely to show linear diameter-thickness
362 relationships.

363 Bark thickness weakly increase with latex quantity, but showed no relationship with the
364 diversity of defensive compounds (Figure 2b & c). We were surprised by these results, given the
365 diversity of sap-feeding vertebrates and invertebrates, and the damage they can cause
366 (Goldingay, 2000). As latex and terpenes are but two among the various classes of chemicals

367 implicated in deterring herbivory, ours is a rather limited evaluation of the herbivore-deterring
368 functions of bark. Furthermore, investment in certain chemical defenses, such as latex, can lead
369 to specialization by certain herbivorous taxa (Tavakilian et al., 1997). A stronger test, beyond the
370 scope of our study, would be to compare the characteristics of trunks observed to be attacked by
371 herbivores with those that are not attacked, controlling as well as possible for species and
372 individual stature (Eberhardt, 2000). Moreover, inverse relationships between chemical defenses
373 and the physical defense that thick bark represents are only to be expected if trees have a limited
374 defense budget. If there are also deeper allocation tradeoffs, between allocation to growth and
375 allocation to defense, we may expect positive correlations between physical and chemical
376 defenses. Such trade-offs may include wood density, as very dense wood is generally pest-
377 resistant, and may obviate the need for exterior defenses such as thick bark or toxic chemicals.
378 An allied study of correlations among functional traits in the BRIDGE dataset, however, showed
379 bark thickness to be uncorrelated with wood density in both trunks and twigs (trunk: $r = -0.08$,
380 twig: $r = 0.03$; Baraloto, Paine, Poorter *et al.*, in review). Nevertheless, a strong test of the
381 defensive role of bark would include assessments of the physiological tradeoffs that shape
382 allocation to growth, respiration, and defense.

383 A simple formula proposed by Niklas (1999) estimates the contribution of bark to the
384 flexural rigidity of a stem based upon its thickness and stiffness. Our biomechanical
385 measurements indicate that in an average stem, bark provides about 10% of the flexural rigidity,
386 with the remainder provided by wood (Figure 3). It appears that the contribution of bark is
387 limited by the relative lack of stiffness of bark, which we found to be, on average, 12% of wood
388 stiffness. Little data is available on bark stiffness in general, but Niklas (1999) reported bark
389 stiffness to be approximately 50% that of wood for three temperate species. This difference in

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

390 stiffness probably explains the disparate results between our study and that of Niklas (1999).
391 Several considerations shape our inferences from the biomechanical results. In the biomechanical
392 dataset, bark made up an average of 18% of stem diameter, which is much more than in the
393 general bark-thickness dataset, in which bark constituted 1% of trunk diameter and 9% of twig
394 diameter (Figure 1d & e). Furthermore, stems in the biomechanical dataset were thinner than
395 those of the larger dataset. These observations, together with our estimate of bark stiffness,
396 suggest that the mechanical contribution of bark to the stability of larger branches and trunks will
397 be at most 10%, and is likely to be far less. More extensive surveys of bark stiffness would allow
398 the mechanical function of bark to be more conclusively determined.

399 A consequence of thicker bark may be to limit the diffusion of gasses between respiring
400 trunk tissues and the atmosphere. We found no relationship between bark thickness and CO₂
401 efflux from trunks, but bark thickness is not the only factor that affects diffusion resistance.
402 Resistance to CO₂ efflux depends not only on bark thickness, but also the degree to which bark
403 tissues are impregnated with suberins, lignins and waxes (Teskey et al., 2007, Lenzian, 2006).
404 Trunk aeration thus mainly occurs through lenticels, and through the loose parenchyma of rays
405 (Roth, 1981). Thus, increasing bark thickness does not necessarily affect rates of CO₂ efflux.
406 Rather, diffusion rates can be more closely related to lenticel density and size, which vary
407 substantially among species. Bark density and lenticel quantification, unfortunately, were beyond
408 the scope of this study.

409 *Inferences from anatomy*

410 As a final approach to gain insight into the factors shaping bark thickness in tropical
411 trees, we analyzed the detailed anatomical data provided by Roth (1981) in her authoritative
412 book on the structure of tropical tree bark. Together with many other observations, Roth reported

413 the thickness of bark components, including phelloderm, rhytidome and overall bark thickness,
414 on one individual of each of 265 species of lowland tropical moist forest in Venezuela. As well,
415 she counted the number of superimposed periderms. Though it is frequently assumed that bark is
416 universally formed as a single periderm (plane of division), she found a median of two
417 superimposed periderms, and a maximum of 21. Using the data provided by Roth (1981, Tables
418 1-48), we correlated total bark thickness with the thickness of its two primary components:
419 phelloderm (internal to the innermost periderm) and rhytidome (external to the innermost
420 periderm). Total bark thickness was strongly and positively correlated with rhytidome thickness
421 but not phelloderm thickness (Figure 5a & b). Moreover, the number of superimposed periderms
422 in the bark accurately predicted bark rhytidome thickness (Figure 5c). Thus, variation in
423 rhytidome thickness generates the majority of the observed variation in overall bark thickness.
424 This suggests, in turn, that the functional roles that lead to variation in bark thickness in tropical
425 trees are those that are performed by the rhytidome. Since rhytidome is non-conductive, and
426 frequently impregnated with lignins and waxy compounds, it is an important defensive barrier.
427 We suggest, therefore, that a generalized defensive function against biotic and abiotic threats is
428 one of the most important factors shaping bark thickness.

429 *Conclusions*

430 The question remains: Why is tree bark of such varied thickness in tropical moist forests?
431 Functional explanations are not clear-cut. Perhaps because bark must simultaneously perform so
432 many functions, no single function emerges as a dominant influence on thickness. It should also
433 be noted that there are other potentially important functions of bark, the investigation of which
434 lay beyond the scope of this study, such as photosynthesis, maintenance of water relations and
435 the storage of non-structural carbohydrates (Roth, 1981). Furthermore, some hypothesized

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

436 functions, such as defense, could be more rigorously examined by sampling bark thickness
437 across gradients of fire frequency or pest pressure (Hoffmann *et al.*, 2003a, Fine, Mesones &
438 Coley, 2004). Nevertheless, we hope that our investigation of multiple functional hypotheses for
439 the variation observed in bark thickness will provide a foundation for stronger tests in the future.
440 Understanding the patterns in bark thickness variation and the functional bases of this variation
441 will continue to increase in importance, since bark can limit trunk heating during forest fires,
442 which are expected to increase in frequency and intensity in Neotropical forests (Malhi *et al.*,
443 2008).

444

445 **ACKNOWLEDGEMENTS**

446 We thank the BRIDGE project team, as well as Benedicte Bachelot, Nolwenn Aubert and
447 Tatiane Reis, for field assistance. Insightful comments by Jérôme Chave, Egbert Leigh and an
448 anonymous reviewer improved earlier versions of this manuscript. This study was supported by a
449 grant from the French Agence Nationale de la Recherche to Christopher Baraloto and Jérôme
450 Chave.

451

452 **LITERATURE CITED**

453 Agrawal, A.A. & Fishbein, M. (2006) Plant defense syndromes. *Ecology* **87**, 132-149.
454 Baraloto, C., Paine, C.E.T., Patiño, S., Bonal, D., Hérault, B. & Chave, J. (2010) Functional trait
455 variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology*
456 **24**, 208-216.

- 457 Baraloto, C., Paine, C.E.T., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Chave, J., Domenach, A.-M.,
458 Hérault, B., Patino, S. & Roggy, J.-C. (in review) Decoupled leaf and stem economics in
459 rain forest trees. *Ecology Letters*.
- 460 Cavaleri, M.A., Oberbauer, S.F. & Ryan, M.G. (2006) Wood CO₂ efflux in a primary tropical
461 rain forest. *Global Change Biology* **12**, 2442-2458.
- 462 Cochrane, M.A., Alencar, A., Schulze, M.D., Souza, C.M., Nepstad, D.C., Lefebvre, P. &
463 Davidson, E.A. (1999) Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical
464 forests. *Science* **284**, 1832-1835.
- 465 Coimbra-Filho, A. & Mittermeier, R. (1976) Exudate-eating and tree-gouging in marmosets.
466 *Nature* **262**, 630.
- 467 Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B.,
468 Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H.
469 (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant
470 functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**, 335-380.
- 471 Courtois, E.A., Paine, C.E.T., Blandinieres, P.-A., Stein, D., Bessiere, J.-M., Houel, E., Baraloto,
472 C. & Chave, J. (2009) Diversity of the volatile organic compounds emitted by 55 species
473 of tropical trees: A survey in French Guiana. *Journal of Chemical Ecology* **35**,
474 1349:1362.
- 475 Coutinho, L.M. (1990) Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. *Fire in the tropical biota* (ed
476 J.G. Goldammer), pp. 82-105. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- 477 Eberhardt, L. (2000) Use and selection of sap trees by Yellow-bellied Sapsuckers. *The Auk* **117**,
478 41-51.

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

- 479 Evert, R., Esau, K. & Eichhorn, S. (2006) *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of*
480 *the plant body: their structure, function, and development*. Wiley-Liss.
- 481 Fine, P.V.A., Mesones, I. & Coley, P.D. (2004) Herbivores promote habitat specialization by
482 trees in amazonian forests. *Science* **305**, 663-665.
- 483 Goldingay, R.L. (2000) Use of sap trees by the yellow-bellied glider in the Shoalhaven region of
484 New South Wales. *Wildlife Research* **27**, 217-222.
- 485 Hammond, D. & Ter Steege, H. (1998) Propensity for fire in Guianan rainforests. *Conservation*
486 *Biology* **12**, 944-947.
- 487 Harmon, M.E. (1984) Survival of Trees After Low-Intensity Surface Fires In Great Smoky
488 Mountains National Park. *Ecology* **65**, 796-802.
- 489 Hegde, V., Chandran, M. & Gadgil, M. (1998) Variation in bark thickness in a tropical forest
490 community of Western Ghats in India. *Functional Ecology* **12**, 313-318.
- 491 Hoffmann, W.A., Orthen, B. & Do Nascimento, P.K.V. (2003a) Comparative fire ecology of
492 tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* **17**, 720-726.
- 493 Hoffmann, W.A. & Solbrig, O.T. (2003b) The role of topkill in the differential response of
494 savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* **180**, 273-286.
- 495 Keller, R. (2004) *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers: a field guide*.
496 Birkhäuser.
- 497 Lendzian, K.J. (2006) Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of
498 phellements and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *Journal of*
499 *Experimental Botany* **57**, 2535-2546.
- 500 Malhi, Y., Roberts, J., Betts, R., Killeen, T., Li, W. & Nobre, C. (2008) Climate change,
501 deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* **319**, 169.

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

- 502 Meir, P. & Grace, J. (2002) Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain
503 forests. *Plant Cell and Environment* **25**, 963-973.
- 504 Nefabas, L.L. & Gambiza, J. (2007) Fire-tolerance mechanisms of common woody plant species
505 in a semiarid savanna in south-western Zimbabwe. *African Journal of Ecology* **45**, 550-
506 556.
- 507 Niklas, K. (1999) The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* **86**, 465-469.
- 508 Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N., Powell, G., Underwood, E., D'amico,
509 J., Itoua, I., Strand, H. & Morrison, J. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new
510 map of life on earth. *Bioscience* **51**, 933-938.
- 511 Phillips, M. & Croteau, R. (1999) Resin-based defenses in conifers. *Trends in Plant Science* **4**,
512 184-190.
- 513 Pinard, M.A. & Huffman, J. (1997) Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally
514 dry forest in eastern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **13**, 727-740.
- 515 Pinheiro, J., Bates, D., Debroy, S. & Sarkar, D. (2009) nlme: Linear and Nonlinear Mixed
516 Effects Models. *R package version 3.1-86*.
- 517 R_Development_Core_Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. *R*
518 *Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- 519 Romero, C. & Bolker, B. (2008) Effects of stem anatomical and structural traits on responses to
520 stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of*
521 *Forest Research* **38**, 611-618.
- 522 Roth, I. (1981) *Structural patterns of tropical barks*. Borntraeger, Berlin.

Paine et al.

Bark thickness in tropical trees

May 2, 2010

- 523 Singh, G., Maurya, S., Delampasona, M.P. & Catalan, C.A.N. (2007) A comparison of chemical,
524 antioxidant and antimicrobial studies of cinnamon leaf and bark volatile oils, oleoresins
525 and their constituents. *Food and Chemical Toxicology* **45**, 1650-1661.
- 526 Stephens, S.L. & Libby, W.J. (2006) Anthropogenic fire and bark thickness in coastal and island
527 pine populations from Alta and Baja California. *Journal of Biogeography* **33**, 648-652.
- 528 Tavakilian, G., Berkov, A., Meurer-Grimes, B. & Mori, S. (1997) Neotropical tree species and
529 their faunas of xylophagous longicorns (Coleoptera: Cerambycidae) in French Guiana.
530 *The Botanical Review* **63**, 303-355.
- 531 Teskey, R., Saveyn, A., Steppe, K. & Mcguire, M. (2007) Origin, fate and significance of CO₂
532 in tree stems. *New Phytologist* **177**, 17-32.
- 533 Uhl, C. (1998) Perspectives on Wildfire in the Humid Tropics. *Conservation Biology* **12**, 942-
534 943.
- 535 Uhl, C. & Kauffman, J.B. (1990) Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to
536 fire in the eastern Amazon. *Ecology* **71**, 437-449.
- 537 Van Nieuwstadt, M.G.L. & Sheil, D. (2005) Drought, fire and tree survival in a Borneo rain
538 forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology* **93**, 191-201.
- 539 Vines, R. (1968) Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian*
540 *Journal of Botany* **16**, 499-514.
- 541 Wilson, B.G. & Witkowski, E.T.F. (2003) Seed banks, bark thickness and change in age and size
542 structure (1978-1999) of the African savanna tree, *Burkea africana*. *Plant Ecology* **167**,
543 151-162.
- 544

545 **Table 1** Summary of hypotheses to explain variation in bark thickness.

Hypothesis	Role	Predictions
Defense	General	Asymptotic thickness/diameter relationships in trunk and twig
	Fire	Positive relationship between bark thickness and association with fire-prone habitats
	Herbivory	Negative relationship between physical defenses (bark thickness) and chemical defenses (terpenes and latex)
Biomechanical	Support	Bark thickness and stiffness combine such that bark contributes substantially to the flexural rigidity of stems
Physiology	Respiration	Lower rate of CO ₂ efflux from trunks in thicker-barked individuals

546 **Table 2** Partitioning of variance in bark thickness among taxonomic levels. To limit variation
547 attributable differences in individual stature among taxa, only individuals < 20 cm DBH are
548 included. Even so, there is far more variation within species than among taxa (See Figure 1a &
549 b).

Taxonomic level	Percent variance explained
Family	11.34%
Genus	7.76%
Species	17.28%
Intra-species	63.62%

550

551 **FIGURE LEGENDS**

552 **Figure 1** A survey of the variation in bark thickness in rain forest trees of French Guiana.

553 There are strong positive relationships (a) between diameter at breast height (DBH) and trunk
554 bark thickness as well as (b) between twig diameter and twig bark thickness. The dotted
555 horizontal line in panel (a) indicates the predicted asymptotic bark thickness. (c) Trunk bark
556 thickness, as a percentage of DBH, varies widely among families. To ease comparisons among
557 families, only data from individuals < 20 cm DBH is shown. For both (d) trunks and (e) twigs,
558 bark thickness varies widely as a percentage of stem radius. Species not associated with fire-
559 prone habitats display as wide a range of bark thickness as do all species combined, suggesting
560 fire-association to be of relatively little importance in explaining variation in bark thickness.
561 Note log scale of x-axis in Figure 1c.

562 **Figure 2** There is little evidence that defense against fire or against herbivory explains
563 variation in bark thickness in the forests of French Guiana. Species-mean residuals from the bark
564 thickness-diameter relationship are unrelated to (a) association with fire-prone habitats or (c) the
565 number of volatile terpenes (monoterpenes + sesquiterpenes) expressed upon wounding trunk
566 bark, but (b) are weakly and positively correlated with latex quantity.

567 **Figure 3** The contribution of bark to flexural rigidity of a stem is proportional to the product of
568 the ratio of bark thickness to wood thickness and the ratio of bark stiffness to wood stiffness.
569 Isoclines connect points that have equivalent flexural rigidities, and are labelled with the ratio of
570 the relative contributions of bark and wood. The isocline labelled 1:10 passes through the cloud
571 of points, in accord with our estimation that bark contributes approximately 10% of the flexural
572 rigidity of an average stem, with little difference between branches and trunks. Measurement
573 error caused some samples, in which the ratio of bark stiffness to wood stiffness was small, to

574 appear to have negative stiffness. Bark thickness, as a fraction of stem thickness, was relatively
575 great in these samples owing to the relatively small diameter of the stems measured.

576 **Figure 4** Increased bark thickness does not appear to limit trunk respiration. Bark thickness
577 was uncorrelated with the efflux of CO₂ from tree trunks.

578 **Figure 5** Bark thickness variation results principally from variation in rhytidome (outer bark)
579 thickness, rather than phelloderm (inner bark) thickness. (a) Rhytidome thickness, but not (b)
580 phelloderm thickness, predicts overall bark thickness. (c) The number of overlapping periderms
581 is a strong predictor of rhytidome thickness. Note logarithmic scale on all x-axes, and y-axis of
582 panel c. Data from Roth (1981).

Figure 1

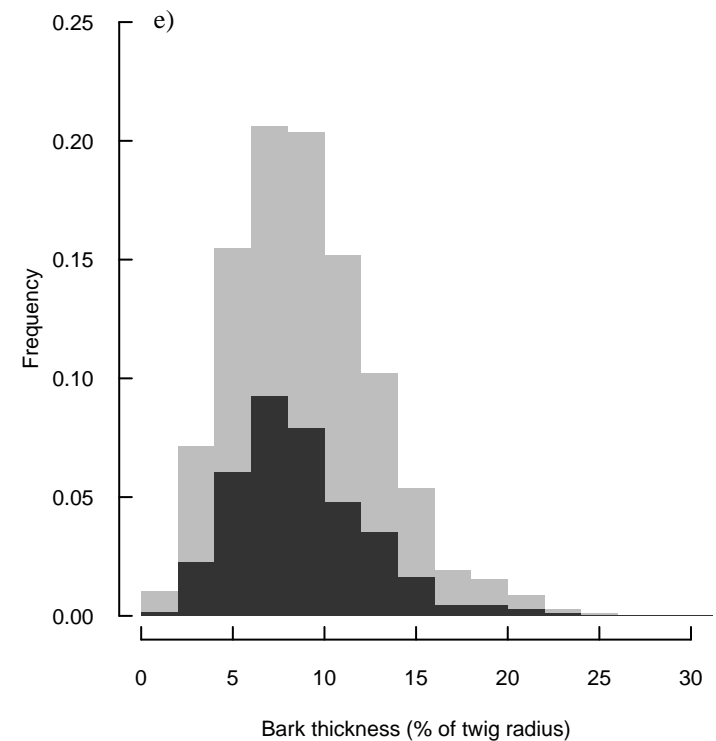
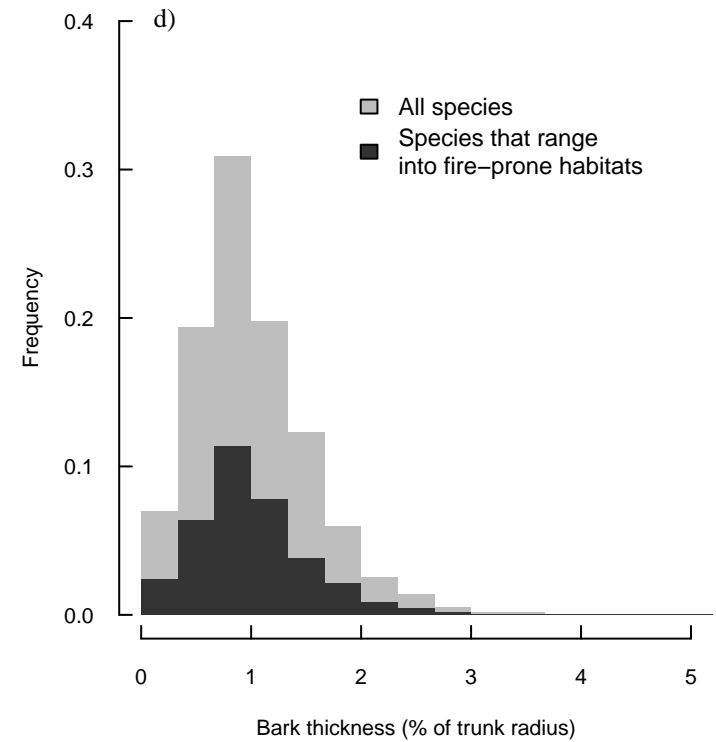
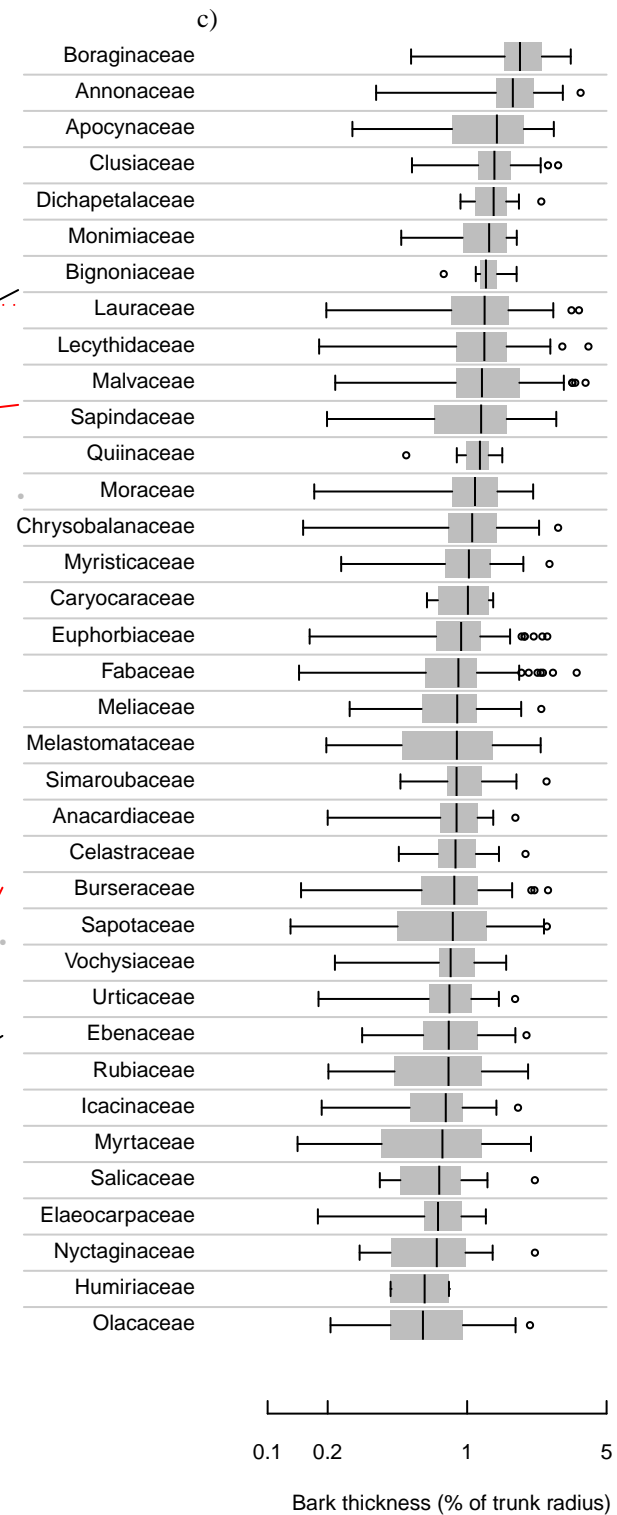
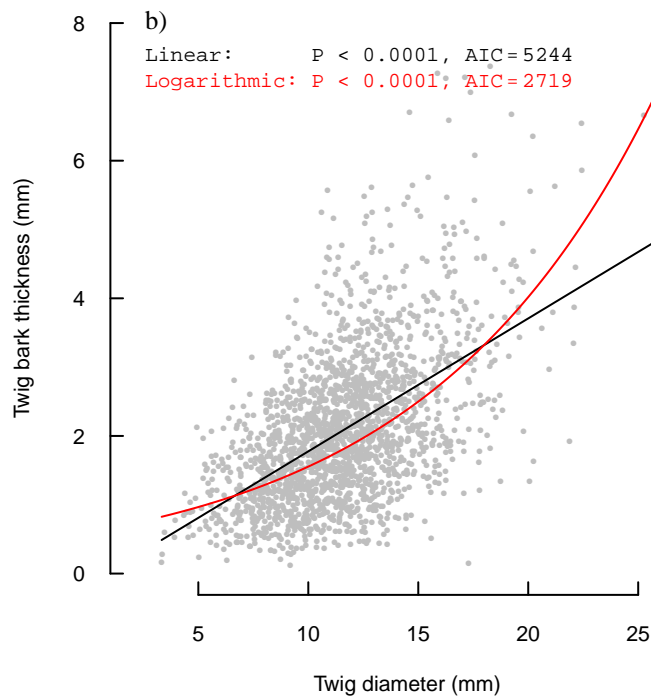
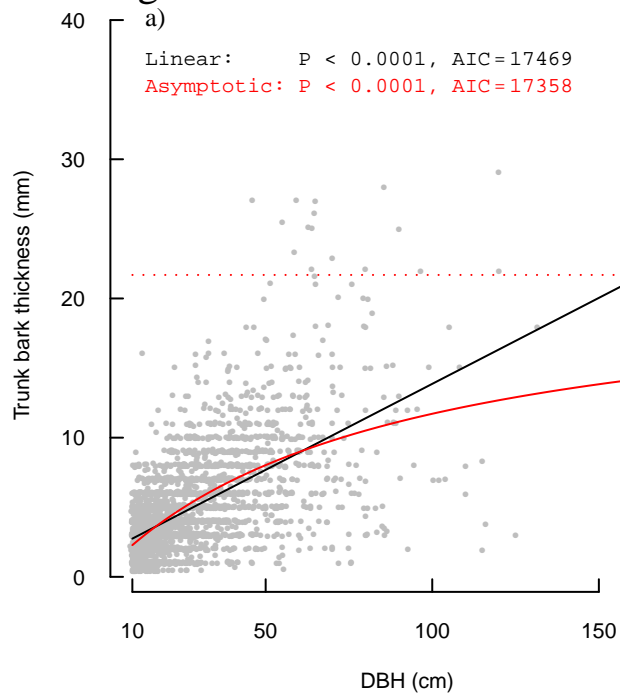
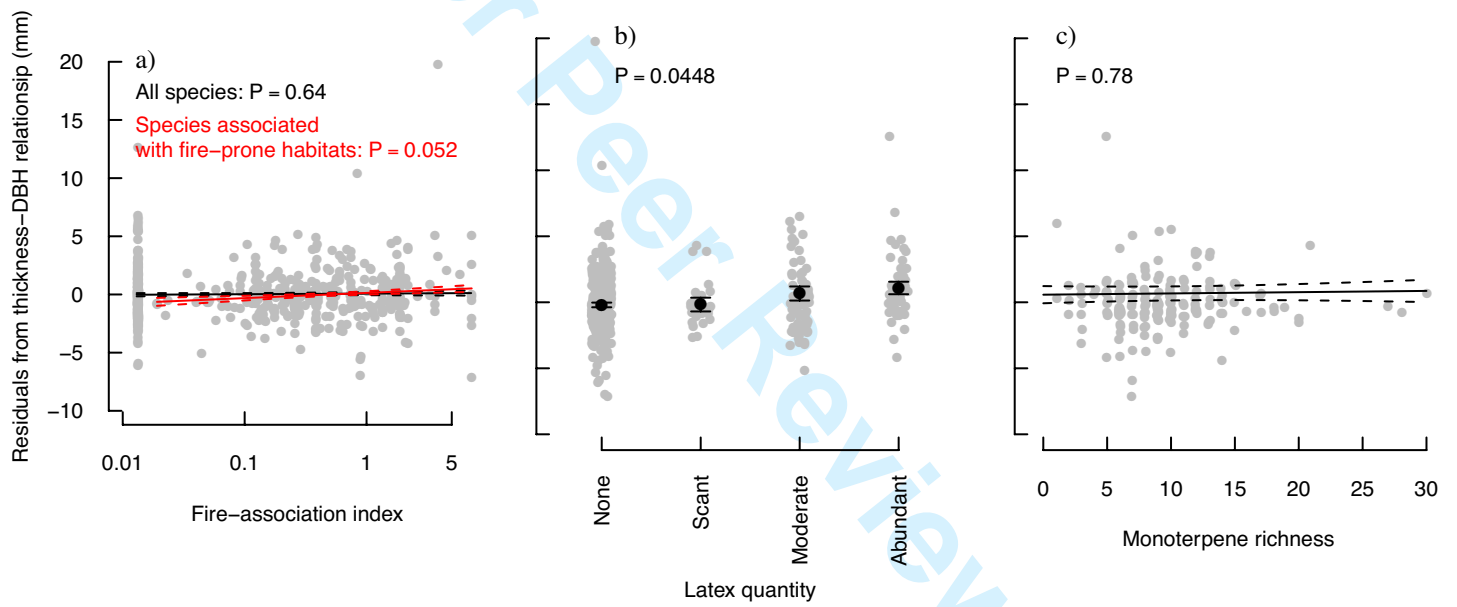
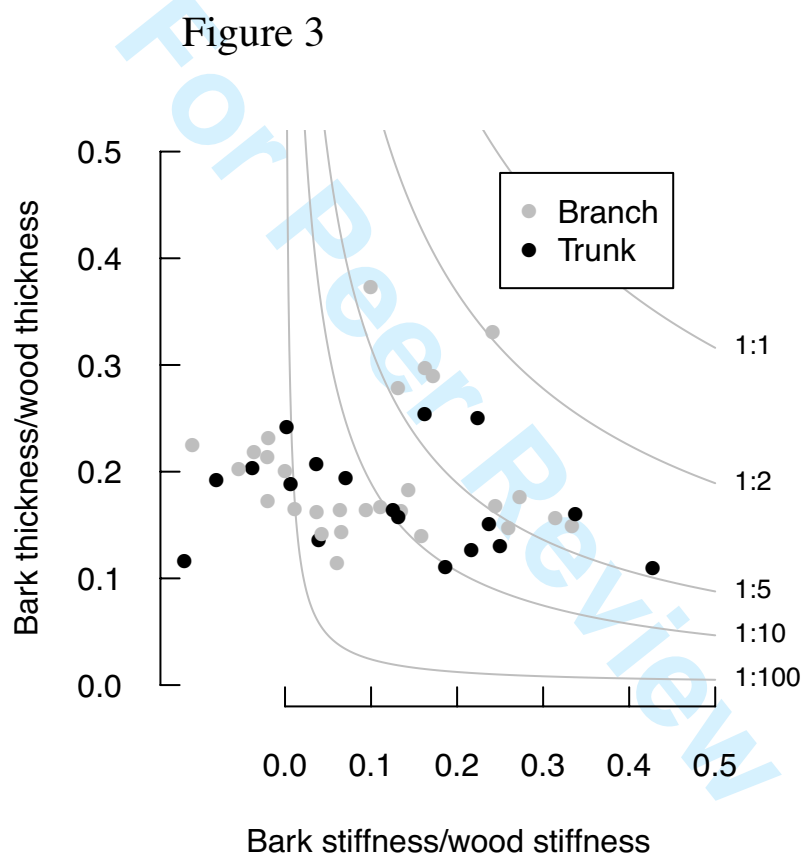


Figure 2





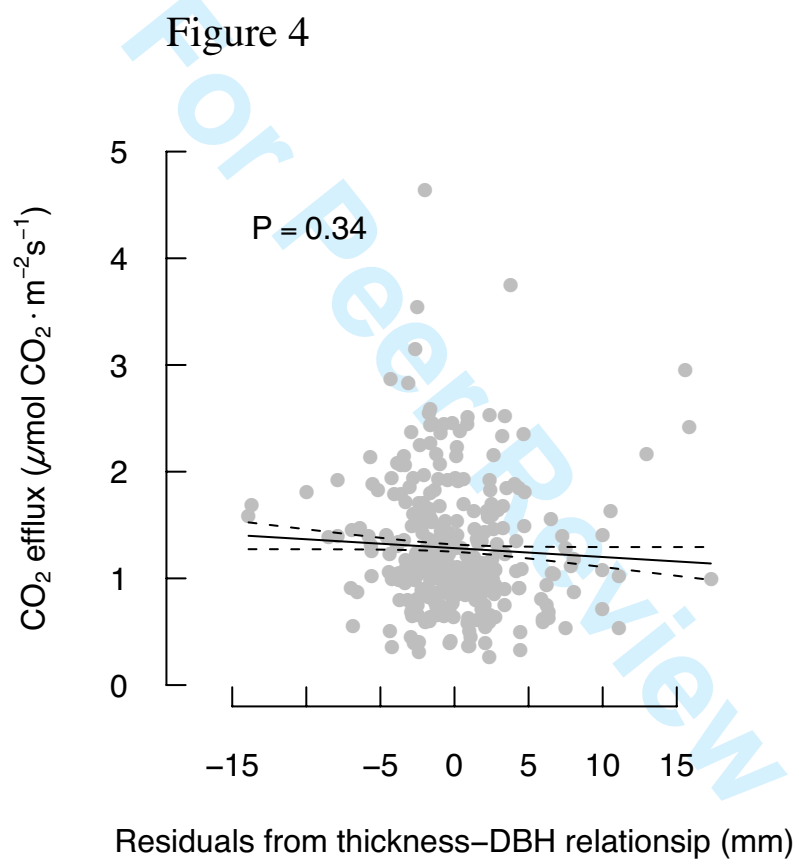
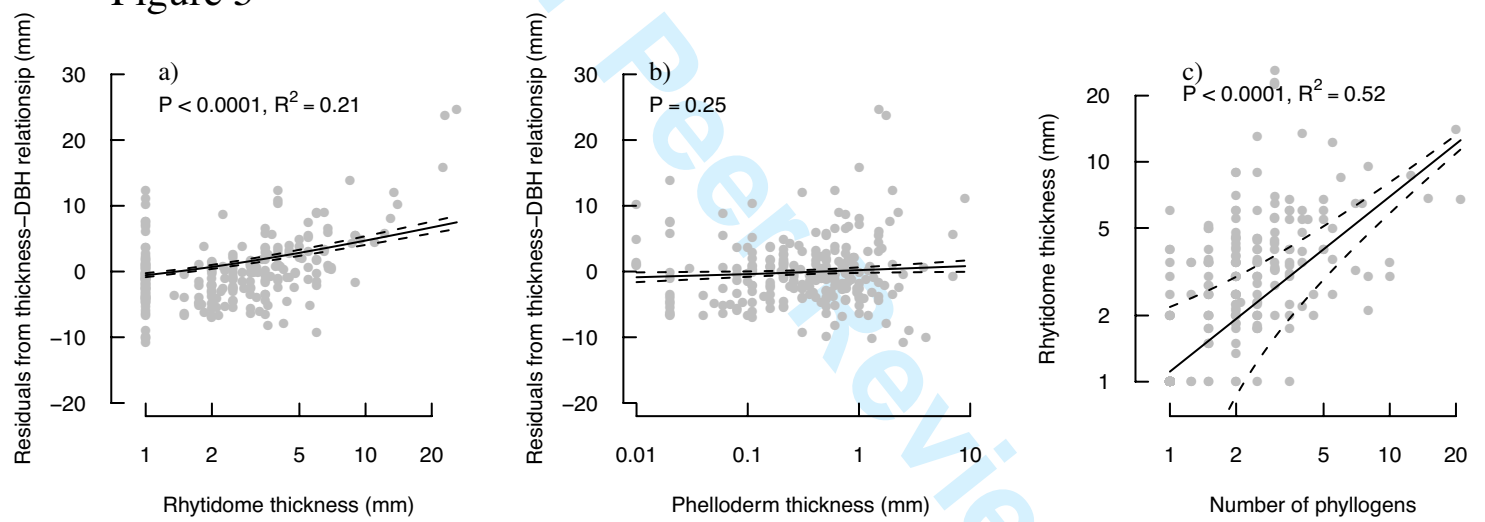
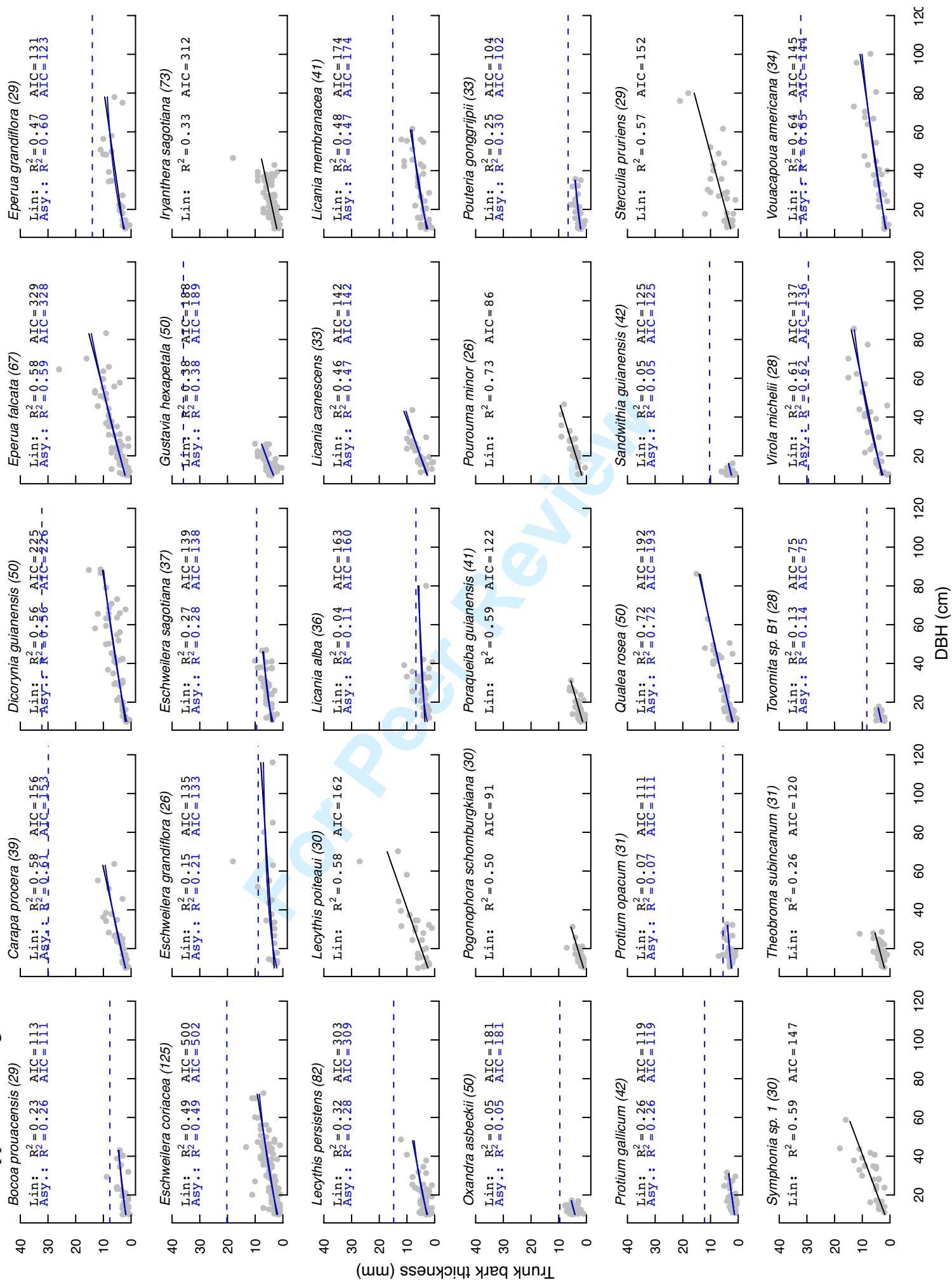


Figure 5



Supplemental Figure 1 The relationship between diameter at breast height (DBH) and trunk bark thickness was evaluated with linear (black) and asymptotic (blue) models for the 30 most common species in the forests of French Guiana. For some species, the asymptotic model would not converge; only linear models were fit for those species. Only for one species (*Carapa procera*) was an asymptotic model preferred on the basis of Akaike's information criterion (AIC). For those species to which an asymptotic model could be fit, the estimated asymptote is shown as a dashed blue line. The estimated asymptotic bark thickness was frequently substantially greater than the bark thicknesses observed for that species.



Annexe 4

Respiration de l'écosystème et changement d'échelle de l'efflux de CO₂ des troncs et de la respiration foliaire

Respiration de l'écosystème

Afin de calculer la respiration à l'échelle de l'écosystème (Réco), nous utilisons les données semi-horaires issues de la tour à flux. Nous avons utilisé la méthode de validation des données de Bonal *et al.* (2008). Sur l'ensemble de la période, nous conservons seulement les données journalières de NEE (Net Ecosystem Exchange) entre 22 h et 4 h du matin, de manière à caractériser au mieux la respiration. Enfin, nous appliquons une moyenne mobile sur les valeurs journalière de Réco sur les 15 jours avant et après le jour de mesure des différents compartiments.

Efflux de CO₂ des troncs de l'écosystème

Afin d'estimer Es à l'échelle de l'écosystème et de pouvoir le comparer à Réco, nous dressons deux hypothèses :

- la respiration des troncs est stable entre le jour et la nuit,
- la respiration des troncs est homogène le long du tronc et sur toute la périphérie.

Nous n'avons pas mesuré les branches car d'un point de vue technique, il est très difficile d'accéder aux houppiers situés entre 25 et 35 mètres et également par la difficulté d'estimer convenablement ce flux. En effet, la présence de cellules chlorophylliennes sur les branches peut engendrer une activité photosynthétique (Damesin 2003). L'assimilation des branches, « photosynthèse corticale », est responsable de la ré-fixation d'une partie non négligeable du CO₂ exporté par la respiration : elle peut être équivalente à la respiration de croissance (Damesin 2003). De plus, Cavaleri et al (2006) ont montré que, malgré ce possible effet de l'assimilation des branches, leur efflux de CO₂ était supérieur à celui des troncs. Suite à ces premiers résultats nous avons préféré ne pas prendre en compte ce compartiment.

Notre allons estimer l'efflux de CO₂ des troncs par surface de sol, en considérant les troncs comme des cônes tronqué. Afin d'estimer la surface du cône tronqué (de la base du tronc jusqu'à la base du houppier) nous devons appliquer plusieurs formules. Dans un premier temps, nous estimons la hauteur totale des arbres en utilisant l'équation de Ferry *et al.* (2010) qui a été élaboré à Paracou.

Nous avons donc pour TFF :

$$H = 10.1 * \ln (DBH) - 11.3, \quad \text{Equation 1}$$

où H est la hauteur de l'arbres (m) et DBH est le diamètre à hauteur de poitrine (cm).
Ensuite nous supposons que le houppier mesure en moyenne 5 m (Christopher Baraloto, pers. comm.), puis nous utilisons l'équation de Chambers *et al.* (2000) afin de déterminer le diamètre sous houppier :

$$Dh = 1.59 * DBH * (h^{-0.091}) \quad \text{Equation 2}$$

où Dh est le diamètre à la hauteur h (cm), DBH est le diamètre à hauteur de poitrine (cm) et h est la hauteur du tronc (cm).

Enfin, une fois que nous avons calculé la surface du cône tronqué nous pouvons estimer l'efflux de CO₂ à l'échelle de l'écosystème (Ese) :

$$Ese = \left(\left(\sum_j (Es_i * St_i) \right) + \left(\overline{Es} * St_{N-j} \right) \right) / Ap \quad \text{Equation 3}$$

où Ese est l'efflux de CO₂ des troncs par surface de sol ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}_{\text{sol}} \text{ s}^{-1}$), j est le nombre d'arbres échantillonnés pour Es, Es_i est la valeur de l'efflux de CO₂ de l'arbre i, St_i est la surface du tronc de l'arbre i, \overline{Es} est la moyenne de l'efflux de CO₂ de l'ensemble des arbres mesurés, N est le nombre total d'arbres par parcelle, St_{N-j} est la surface totale des troncs qui n'ont pas eu de mesure de Es durant les campagnes de mesures et Ap est la surface totale de la parcelle.

Respiration foliaire de l'écosystème

Afin d'estimer R_f à l'échelle de l'écosystème et de pouvoir le comparer à Réco, il faut tenir compte de deux paramètres qui pourraient engendrer une surestimation de R_f : (i) nous ne considérons que les feuilles de pleines lumières des arbres dominants. Or, la présence d'un gradient vertical de R_f a été mise en évidence en FTH, avec une respiration plus forte pour les feuilles au sommet de la canopée (Meir *et al.* 2001, Metcalfe *et al.* 2010). (ii) Nous utilisons la valeur du LAI de manière à extrapoler R_f en surface de sol (Cavaleri *et al.* 2008). L'estimation de cette valeur en FTH, dans un écosystème très hétérogène horizontalement et verticalement, est très critiquable (Bréda *et al.* 2003), car elle prend en considération aussi les troncs des arbres, ce qui accroît fortement la valeur du LAI et de ce fait la valeur de R_{fe} .

Dans le but d'estimer la respiration foliaire en fonction de la surface de sol, nous avons appliqué la formule de Cavaleri *et al.* (2008) :

$$R_{fe} = LAI * \overline{R_f}$$

Equation 4

où R_{fe} est la respiration foliaire à l'échelle de l'écosystème ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}_{\text{sol}} \text{ s}^{-1}$), LAI est la surface foliaire ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) et $\overline{R_f}$ est la moyenne de la respiration foliaire des arbres mesurés ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Etant donné que nous n'avons pas les mesures de LAI durant la saison sèche 2007 et la saison des pluies 2008 et qu'il a été montré qu'il était très stable entre les saisons (Bonal *et al.* 2008), nous choisissons de prendre le LAI de la saison sèche 2008 pour les différentes saisons.

Résumé : L'objectif principal de ce travail était de caractériser la variabilité saisonnière des échanges gazeux des arbres de la canopée en forêt tropicale humide guyanaise confrontés à des saisons sèches.

L'étude s'est orientée sur (i) la description des amplitudes de fonctionnement des arbres de la canopée en conditions hydriques non-limitantes, au niveau foliaire et ligneux, (ii) la caractérisation du déficit hydrique saisonnier du sol et son impact sur le statut hydrique des arbres, (iii) la mesure des flux gazeux carbonés et hydriques au cours des saisons sèches dans deux habitats contrastés du point de vue hydrique, afin de préciser leur sensibilité et réponse à la sécheresse.

Nous avons mis en évidence une très forte variabilité des échanges gazeux foliaires des arbres de la canopée, en conditions environnementales similaires. Ces résultats confirment la forte variabilité inter-arbre observée précédemment pour les compositions isotopiques ou chimiques des feuilles, et les compromis entre acquisition et conservation des ressources au niveau des feuilles et des troncs, mais nous avons montré par ailleurs qu'à l'échelle de l'arbre, ces compromis sont totalement indépendants entre le compartiment feuille et tronc.

Nos résultats montrent qu'une proportion non négligeable d'arbres ne subit pas de sécheresse marquée en saison sèche, malgré la forte diminution de la teneur en eau du sol en surface. Nous faisons l'hypothèse que ces arbres possèdent alors des racines en profondeur qui leur permettent d'accéder aux horizons qui restent humides malgré la faible pluviométrie.

Durant les longues saisons sèches, nous observons une diminution de l'assimilation nette de CO₂ foliaire, de l'efflux de CO₂ des troncs ou de la densité de flux de sève, et dans une moindre mesure de la respiration foliaire, pour une majorité d'arbres. Néanmoins, de grandes différences de réponse à la sécheresse du sol ont été observées, suggérant des sensibilités et des mécanismes de réponse différents entre ces arbres. De plus, ces variations sont plus importantes, et concernent un nombre plus important d'arbres, quand l'intensité de la sécheresse est plus forte (2008 par rapport à 2007). Ces résultats sont cohérents avec les variations saisonnières des échanges gazeux entre l'écosystème et l'atmosphère. Ils montrent que les variations à l'échelle de l'écosystème résultent de la réponse à la sécheresse d'une partie seulement des arbres, et non de l'ensemble de la communauté.

En habitat de bas-fond (SFF, Seasonal Flooded Forest), nous montrons une plus faible diminution des flux carbonés et hydriques en saison sèche, suggérant un accès pour ces arbres aux horizons humides, proches de la nappe phréatique (-1.0 m de profondeur environ). Par ailleurs, nos résultats suggèrent pour certains arbres un effet négatif des conditions d'anoxie sur ces flux en saison des pluies. D'autres arbres néanmoins ne montrent pas de réponse à ces conditions d'anoxie, suggérant une forte tolérance.

Si l'accentuation de l'intensité des saisons sèches en forêt tropicale humide Amazonienne, comme suggérée par les modèles climatiques, se confirme au cours des prochaines décennies, ce travail suggère des réponses différenciées entre espèces à ces contraintes, qui pourraient se traduire par une modification rapide de la composition spécifique des forêts, au profit des espèces plus résistantes aux contraintes hydriques.

Mots clefs : Forêt tropicale humide, sécheresse, engorgement, photosynthèse, respiration, potentiel hydrique, feuille, tronc, habitat de haut de colline, habitat de bas-fond, arbres de la canopée

Abstract: The aim of this work was to characterize the seasonal variations in leaf and trunk gas exchange of tropical rainforest canopy trees exposed to dry seasons. This study focused on (i) describing the functional variability of leaf and wood characteristics of canopy trees, (ii) defining soil water deficit in dry season, (iii) measuring gas exchange (CO₂ and H₂O) at the leaf and trunk level during dry seasons in a *Terra firme* forest and in a seasonally flooded forest in order to specify their sensitivity and response to drought.

We showed large differences in morphological and functional traits among canopy trees and strong correlations among traits, and pointed that trade-offs at the leaf or the trunk levels are independent.

Our results showed that part of the studied trees do not encounter a large reduction in soil water content during dry seasons, suggesting that they display deep rooting systems.

During long dry periods, we recorded a decrease in leaf photosynthesis, trunk CO₂ efflux or sap flow density, and foliar respiration to a lesser extent, for a majority of the trees. Nevertheless, large differences among trees in their response to these conditions were observed, suggesting distinct sensitivities and response to soil drought among trees. Furthermore, these variations were greatest when soil drought was highest (2008 as compared to 2007).

In seasonally flooded forest, the decrease in gas exchange was less, suggesting that these trees do have access to wet layers during the dry season, close to the groundwater. However, during wet seasons, we observed a negative effect of anoxia for some trees, whereas others did not display any response, suggesting large differences in tolerance to anoxia among trees abundant in these seasonally flooded forests.

We conclude that would seasonal soil droughts increase over the next decades, large vegetation changes might occur because of the large differences among trees in their functional response to soil drought conditions.

Keywords: Tropical forest, drought, flood, photosynthesis, respiration, water potential, leaf, trunk, *Terra firme* forest, seasonally flooded forest, canopy tree