Diversité des mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide

Camille Ziegler

▶ **To cite this version:**

Camille Ziegler. Diversité des mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide. Biologie végétale. Université de Lorraine, 2021. Français. NNT : 2021LORR0061 . tel-03338863

HAL Id: tel-03338863
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-03338863

Submitted on 9 Sep 2021

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

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

Ecole Doctorale SIReNa (Sciences et Ingénierie des REssources Naturelles)

Thèse

Présentée et soutenue publiquement en vue de l'obtention du titre de

DOCTEUR DE l'UNIVERSITE DE LORRAINE

Mention : « Biologie et Écologie des Forêts et des Agrosystèmes »

CAMILLE ZIEGLER

Diversité des mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide

24 février 2021

Membres du Jury

Rapporteurs		
Mr Henrik HARTMANN	Dr, HDR	MPI for Biogeochemistry, Jena
Mr Stéphane HERBETTE	Dr, MC, HDR	Univ. Clermont-Auvergne, Clermont-Ferrand
Examinateurs.rices		
Mr Erwin DREYER	Dr, HDR	INRAE Nancy, Champenoux
Mme Maguy DULORMNE	Dr, MC	Univ. des Antilles, Pointe-à-Pitre
Directeurs.rices		
Mr Damien BONAL	Dr, DR, HDR	INRAE Nancy, Champenoux
Mme Sabrina COSTE	Dr, MC	Univ. de Guyane, Kourou

UMR 1434 Silva, Univ. Lorraine, AgroParisTech, INRAE, 54000, Nancy

UMR 745 EcoFoG, AgroParisTech, CIRAD, CNRS, INRAE, Univ. Antilles, Univ. Guyane, 97310 Kourou

REMERCIEMENTS

Remerciements I

Je remercie l'Université de Lorraine via le Pôle A2F d'avoir financé ma thèse grâce à une bourse du Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation ainsi que l'École Doctorale SIReNa pour le cadre pédagogique qu'elle propose.

Je remercie le Labex CEBA pour le financement du projet structurant DROUGHT dans lequel ma thèse est inscrite ainsi que pour le dynamisme de la recherche en Guyane que cette structure pérennise.

Je remercie le FEDER, dans le cadre du projet GFClim, d'avoir participé financièrement au bon déroulement des collectes de données en forêt.

Je remercie l'UMR EcoFog pour son accueil à Kourou et l'UMR Silva pour son accueil sur le site INRAE de Nancy.

Je remercie INRAE d'avoir financé ma formation à la grimpe arboricole.

Je remercie également le système social français, qui m'a permis via Pôle Emploi une certaine autonomie financière afin de terminer la rédaction de cette thèse.

Remerciements II

Ces trois années passées en Guyane ont été pour moi extrêmement riches en rencontres et en découvertes, desquels je ressors avec une superbe expérience de vie professionnelle, personnelle, ainsi qu'avec de belles amitiés. Le retour dans l'Hexagone avec mon installation à Nancy, pressenti comme un choc, a été et continue d'être agréable, grâce à quelques personnes incroyables. Durant l'ensemble de cette thèse, j'ai donc eu la chance de rencontrer de nombreuses personnes qui m'ont aidé et inspiré, que ce soit d'un point de vue personnel ou professionnel, et que je me dois de remercier.

Tout d'abord, tout cela n'aurait pas été possible sans mes encadrants, Damien Bonal et Sabrina Coste, qui ont cru en ma motivation initiale et m'ont soutenu tout au long de cette thèse. Leur bienveillance et leur confiance ont été centrales dans mon affirmation et ma progression. Damien, malgré la distance géographique nous séparant lorsque j'étais à Kourou, ainsi que depuis mon arrivée à Nancy, tu as toujours su te libérer lorsque j'avais besoin d'aide, et ce avec un enthousiasme sans failles. Travailler avec toi a été un plaisir, que ce soit pour ta bonne humeur, ton efficience, ton sens de la parcimonie ou de tes grandes qualités de sparring-partner intellectuel. Sabrina, mes plus sincères remerciements pour tout ce que tu as fait pour que ma thèse se déroule dans les meilleures conditions possibles, ta

rigueur et ta passion pour les plantes. Un grand merci pour tout ce que tu as pu m'apprendre et ton soutien quotidien quelle que soit la situation. Je suis très fier d'être ton premier padawan.

Je remercie Henrik Hartmann et Stéphane Herbette d'avoir accepté de rapporter cette thèse, ainsi qu'Erwin Dreyer et Maguy Dulormne d'avoir accepté d'examiner cette thèse.

J'exprime ma gratitude à mes collègues et amis du laboratoire d'écophysiologie de Kourou, qui ont ambiancé ma vie quotidienne et accompli un travail incroyable en serre, en forêt et au labo. Travailler en équipe et dans cette atmosphère a été un plaisir et j'en suis fortement redevable, notamment pour tout le temps qu'ils m'ont consacré et les choses qu'ils m'ont appris. J'aimerais en particulier remercier toute l'équipe technique, composée de Jocelyn Cazal, Benoît Burban, Jean-Yves Goret et Audin Patient. Jocelyn, pour sa générosité et sa complicité de tous les jours, mon initiation à la pirogue et tous les bons moments passés sur le terrain. Benoît, pour ses qualités d'écoute, de profonde sympathie et son expertise si précieuse dans le suivi de la densité de flux de sève. Jean-Yves, le man, pour les nombreux moments de rigolade, sa passion pour la botanique et son hospitalité. Audin Patient, pour son agréable présence et son aide précieuse.

Un grand merci à Sébastien Levionnois, mon bradaframanadamada académique, avec qui j'ai pu partager une grande partie de ces aventures de recherche, mais qui n'égalent pas nos grandes discussions, nos palpitantes explorations ou flâneries forestières et fluviales. Merci pour ton amitié.

Parmi mes collègues de travail les plus proches, d'exprime de sincères remerciements à Clément Stahl, toujours d'attaque, que je considère faisant partie de mon encadrement et sans lequel la vie au labo et les sorties sur le terrain auraient été beaucoup moins palpitantes. On a encore du pain sur la planche !

Je tiens aussi à remercier Maricar Aguilos et Laeticia Brechet pour leur bonne humeur constante, et notre penchant partagé pour l'heure du goûter.

I would like to thank Johan Uddling, for having initiated me to the world of plant ecophysiology and having offered me my first tropical experience back in 2015.

Je souhaite aussi remercier Bruno Clair, Bruno Hérault, Patrick Heuret et Céline Leroy pour m'avoir accordé de leur temps précieux et offert leur point de vue singulier sur les plantes et la forêt.

Je remercie également Gaëlle Jaouen, qui par sa gestion des bases de données de Paracou et ses connaissances en SIG, a contribué au bon déroulement des échantillonnages.

Je remercie Annabelle Porté et Hervé Cochard d'avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse. Vous m'avez aidé à recentrer mes objectifs et faire ressortir les éléments les plus pertinents de mon travail. Merci à Annabelle Porté et Sylvain Delzon de m'avoir accueilli pour une journée de discussions à l'UMR BIOGECO à Bordeaux et à Hervé Cochard pour les échanges lors de sa venue à Kourou.

Je remercie Sylvain Delzon et son équipe pour avoir pris en charge toutes les mesures de résistance à l'embolie des branches des arbres de canopée.

Je remercie également Pascale Maillard et Bastien Gérard pour leur implication dans l'encadrement de Louis Foltzer et leur expertise sur le fonctionnement carboné des arbres.

Je remercie Nicolas Angeli, Christian Hossann, Bastien Gérard, Carole Antoine de SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Structural and functional analysis of tree and wood Facility, doi: 10.15454/1.5572400113627854E12) des UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF and 4370 EA LERMAB du centre de recherche INRA Grand-Est Nancy, de l'Université de Lorraine et d'AgroParisTech pour leur aide aux analyses isotopiques et biochimiques. SILVATECH bénéficie du soutien du Laboratoire d'Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

Je remercie Juline Bonal pour son aide pour les broyages de feuilles.

Je remercie Guillaume Salzet pour son aide précieuse dans l'analyse des données de densité de flux de sève.

Je tiens à remercier tous les stagiaires qui ont contribué à ce travail de thèse. Merci à Elia Dardevet et Emilien Fort, que j'ai pu co-encadrer à Kourou et qui ont participé à la récolte de données. Merci à Lynda Sy-Ouali et Louis Foltzer, que j'ai pu co-encadrer de loin, et à qui je dois la réalisation des dosages des NSC. Merci à Louis Mihle, qui a réalisé les mesures de résistance à l'embolie des feuilles. J'aimerais particulièrement remercier Maëlle Cario pour sa détermination, son aide précieuse en serre, en labo et en forêt, et pour m'avoir offert une très belle expérience d'encadrement dans la meilleure ambiance possible.

Un grand merci aux ami.e.s grimpeurs et grimpeuses pour leur aide précieuse pour l'échantillonnage en canopée et des moments inoubliables sur le terrain. Merci à Valentine Alt, Samuel Counil et Anthony Percevaux. Je donne également mes remerciements à Norbert Turion et Jocelyn Cazal pour m'avoir formé à la grimpe arboricole.

Merci à Eliane Louisanna et Valérie Troispoux pour leurs conseils lors des manips de laboratoire.

Plus généralement, je tiens à remercier les personnes présentes à l'UMR EcoFoG qui font du campus agronomique de Kourou un chouette lieu de travail et ont rendu ces trois années plus qu'agréables. J'en profite pour remercier celles et ceux qui m'ont donné un coup de main, que ce soit en serre mais surtout en forêt. Au-delà du simple respect des consignes de sécurité, la présence d'une « équipe de foot » sur le terrain était indispensable à la réalisation de l'échantillonnage et des mesures. Par extension, je remercie celles et ceux qui participent à la dynamique de la recherche en Guyane, qui a une histoire riche et qui a permis une meilleure connaissance de l'écologie de ces forêts. De plus, le recul qui peut être pris à ce jour sur les contraintes logistiques propres au travail en forêt en Guyane,

ainsi que la présence de toutes les infrastructures mises en place au fil des années et les connaissances botaniques à l'œuvre ont été indispensables à la bonne réalisation de cette thèse.

Mon quotidien au travail n'aurait pas été le même sans la présence de nombreux autres stagiaires, thésards et chercheurs avec qui j'ai pu partager des moments de qualité (ils.elles sauront certainement pourquoi) et que j'aimerais remercier, notamment Louise Authier, Maxime Bellifa, Irene Calderon-Sanou, Emma Calvet, Axel Cerdan, Constance Cévennes, Maxime Corbin, Warren Daniel, Aurélie Dourdain, Alexandre Fédélique, Léa Françoise, Andres Gonzales, Eva Gril, Xavier Guerini, Charlotte Guichard, Tom Hattermann, Kristen Jovaneli, Marcelo Kostlin, Bach Xuan Nguyen LE, Jean Legeay, Maxime Leroux, Olivier Jean Leonce Manzi, Ariane Mirabel, Nino Page, Antoine Quesnel, Thomas Saint-Germain, Sylvain Schmitt, Mia Svensk et Niklas Tysklind. I would also like to sincerely thank Anna Deasey, without who life in and out of the lab would have not been as fun.

Un grand merci aux ami.es de la coloc' pour leur chaleureuse présence quotidienne, tout particulièrement Camille Piponiot, Kiki et Jess, Alexandre de Haldat et Louis Tantôt, sans oublier Sushi et Maki, la crème des félidés, Renaud et Sam, des voisins au grand coeur. Ce fut épique ! Je remercie également les ami.es rencontrés en Guyane, en particulier Alexandre Schmeltz, Olivia Braconnier, Marilou Hircq, Hugo Reizine, Aritz Calotti et Lola Martinez Lazcano.

Je tiens à sincèrement remercier Adrien Contini, Guillaume Salzet et Margot Gradoz, les ami.es de Guyane retrouvés à Nancy qui ont embelli cette année passée, ainsi que mes adorables colocs', Cyrielle Leval et Ricardo Joffe. Une grosse pensée pour Quentin, Agathe, Sylvain, Zac, Jules et Antoine, qui sont venus de loin pour célébrer nos amitiés respectives sur un petit bout d'Amazonie, ainsi que les autres membres du cru Grenoblois.

J'adresse toute ma gratitude à Camille Bogard pour son soutien, sa douceur et l'inspiration qu'elle me procure au quotidien.

Je remercie sincèrement mon oncle OJP, qui suit toujours mes pérégrinations, et mes parents, qui m'ont toujours encouragé à aller dans la direction de mon choix. Votre venue en Guyane était un grand moment de bonheur.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE 9

PARTIE I - ARBRES DE CANOPÉE 75

CHAPITRE I

Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy tree species against hydraulic failure during drought 77

CHAPITRE II

Sensibilité de la densité de flux de sève à un déficit en eau du sol et mécanismes physiologiques associés 97

PARTIE II - JEUNES ARBRES EN SERRE 159

MATÉRIELS ET MÉTHODES des expérimentations en serre 160

CHAPITRE III

Variabilité interspécifique de la séquence de potentiels hydriques au cours d'une sécheresse chez de jeunes arbres de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide 195

CHAPITRE IV

Variabilité du fonctionnement hydraulique et carboné et caractérisation des stratégies de résistance à la sécheresse chez de jeunes arbres de 12 espèces de forêt tropicale humide 233

CHAPITRE V

Variabilité interspécifique de réponse à différents niveaux de contrainte hydrique chez de jeunes arbres de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide et processus physiologiques entraînant la mortalité 279

PARTIE III - DISCUSSION GÉNÉRALE 339

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 369

ANNEXE – Levionnois *et al.* (2020) 397

RÉSUMÉ 412

INTRODUCTION GENERALE

Objectifs

Cette introduction générale a pour objectif d'introduire les notions importantes qui sont abordées tout au long de cette thèse et dépasse parfois son cadre. Cependant, je n'ai pas cherché à faire une synthèse exhaustive de toutes les connaissances que j'ai pu acquérir durant cette thèse. Dans cette introduction, je présente une synthèse des connaissances actuelles permettant la compréhension du contexte dans lequel j'ai réalisé ma thèse. Je m'intéresse aux forêts tropicales humides en général mais je focalise souvent mon attention sur la Guyane et fais une emphase sur les travaux qui y ont été menés, ce travail s'insérant dans la continuité de plusieurs décennies de recherches et de générations de chercheur.ses. Tout d'abord, je présente les spécificités tropicales liées au climat et à l'influence de la saisonnalité sur le fonctionnement des forêt tropicales humides et des arbres qui la composent, en particulier dans un contexte de dérèglements climatiques. Puis, je présente un état de l'art sur le fonctionnement des arbres, principalement hydraulique, et leurs stratégies de résistance à la sécheresse et les mécanismes, principalement physiologiques, qui y sont associés. J'expose enfin le cadre conceptuel de ce travail ainsi que mes objectifs et la démarche que j'ai choisi de suivre.

1. Les forêts tropicales humides dans le système Terre

1.1. Importance de la forêt tropicale humide dans le cycle du carbone et de l'eau

Les forêts représentent l'écosystème terrestre dominant à l'échelle planétaire et couvrent environ 30% de la surface totale émergée (Keenan *et al.*, 2015), les forêts tropicales occupant la moitié de cette proportion (Pan *et al.*, 2013). Elles jouent un rôle déterminant dans le cycle du carbone (C) en stockant plus de la moitié du C séquestré dans les forêts du monde (Pan *et al.*, 2011). Elles échangent plus de C avec l'atmosphère qu'aucun autre biome terrestre en contribuant à environ un tiers de la production primaire terrestre (Bonan, 2008 ; Beer *et al.*, 2010). Les forêts sont d'une importance capitale dans les variations du climat à l'échelle globale, régionale et locale (Bonan, 2008 ; Boyce *et al.*, 2010), à travers leur impact sur le cycle de l'eau : les forêts tropicales humides renvoient environ 70% des précipitations reçues dans l'atmosphère via la transpiration (Fig. 1 et 2 ; Salati *et al.*, 1979 ; Schlesinger *et al.*, 2014).

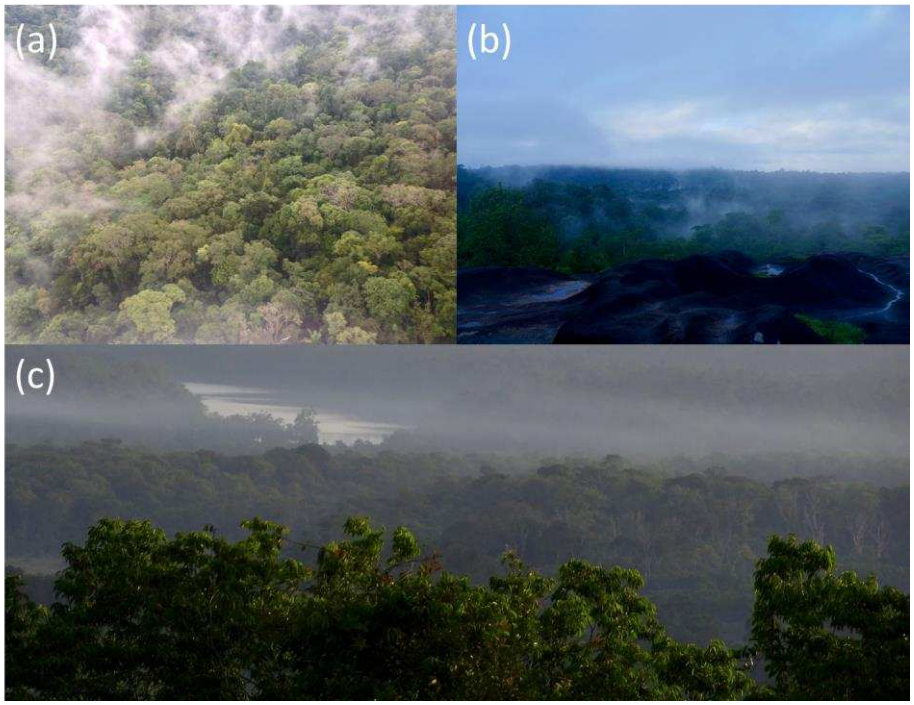


Figure 1 : Photographies du dessus de la canopée depuis le ciel (a), un inselberg (b) ou depuis une trouée sur un sommet de colline, d'où l'on surplombe le fleuve Kourou (c). Photographies : C. Ziegler.

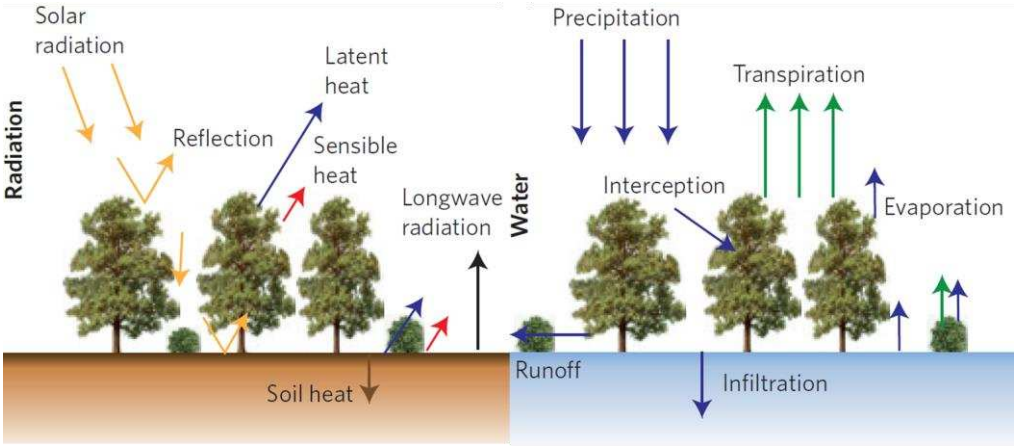


Figure 2 : Importance des forêts dans les flux d'énergie et d'eau. L'énergie reçue par l'irradiation solaire est en partie réfléchie directement et restituée par la végétation principalement via transpiration (chaleur latente), qui constitue une large part des précipitations restituées à l'atmosphère. L'autre part s'infiltre en profondeur dans les sols et/ou ruisselle jusqu'à rejoindre les cours d'eau. Extrait de Anderegg *et al.,* (2013).

1.2. Les tropiques et le climat équatorial

Les zones tropicales où l'on trouve ces forêts sont caractérisées par d'importantes précipitations annuelles (> 1500 mm) et une température de l'air élevée, laquelle reste relativement stable tout au long de l'année, causant une forte évapotranspiration (Fig. 3 ; Bonal *et al.*, 2016). Cette stabilité réside dans la délimitation astronomique de cette zone, entre les latitudes 23°26' Nord et 23°26' Sud, due à l'inclinaison de la Terre par rapport au plan de son écliptique, qui est actuellement de 23°26' (Fig. 4). Dans la bande intertropicale qui couvre 40% de la surface terrestre, l'amplitude photopériodique annuelle est faible, voire nulle et le rayonnement solaire incident est fort.

On observe néanmoins une saisonnalité du climat dès que l'on s'éloigne de l'Equateur, marquée en particulier par (i) d'importantes différences saisonnières de rayonnement solaire dues à l'inclinaison de la Terre et de la nébulosité, mais surtout par (ii) des variations des précipitations entraînant un déficit en eau du sol. On peut donc généralement distinguer une saison des pluies, concentrant une grande partie des précipitations annuelles, et une saison sèche lors de laquelle les précipitations sont réduites (< 100 mm/mois), parfois pendant plusieurs mois. La durée est liée aux mouvements latitudinaux de la zone de convergence intertropicale qui représente une ceinture nuageuse entourant la Terre aux alentours de l'Équateur (Schneider *et al.*, 2014). On peut parfois observer deux saisons sèches et deux saisons des pluies de différentes intensités, dues justement aux mouvements de la zone de convergence intertropicale.

Durant les saisons sèches climatiques, on observe un déficit hydrique édaphique et une réduction de la disponibilité en eau du sol (Gilbert *et al.*, 2016). Les sols sont généralement des acrisols profonds, souvent argilo-sableux avec une forte perméabilité (Fig. 3 ; Ferry *et al.*, 2010). Lors de ces sécheresses saisonnières, le drainage verticale peut donc être fort et la disponibilité en eau du sol pour les arbres peut fortement diminuer, en particulier dans les horizons superficiels, si les précipitations sont limitées (Bonal *et al.*, 2016).

Ces sécheresses peuvent être sévères, qualifiées d'extrêmes, quand la période avec de faibles précipitations et un fort niveau d'évapotranspiration potentielle (PET) est longue (> 2 mois en général). L'occurrence de sécheresses saisonnières de forte intensité dépend de plusieurs phénomènes climatiques, dont les évènements El-Niño lors desquels la température des eaux de surface augmente dans l'Océan Pacifique, pouvant entraîner des sécheresses très sévères en Amazonie (1982-83, 1986-87, 1997-98, 2014-16 ; Marengo *et al.*, 2011 ; Jimenez-Munoz *et al.*, 2016). D'autres épisodes de sécheresse sont liés à une augmentation de la température des eaux de surface dans l'Océan Atlantique Nord, ce qui a pour effet de déplacer la zone de convergence intertropicale vers le Nord et de retarder le retour des pluies, comme lors des années 2005 et 2010 (Li *et al.*, 2008 ; Marengo *et al.*, 2008 ; Marengo *et al.*, 2011). Ces dernières décennies, l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse (Fu *et al*., 2013) a entrainé des changements contrastés du déficit en eau du sol en saison sèche. Les contraintes hydriques sont globalement plus importantes mais la tendance semble opposée dans certaines parties de l'ouest amazonien (Fig. 5).

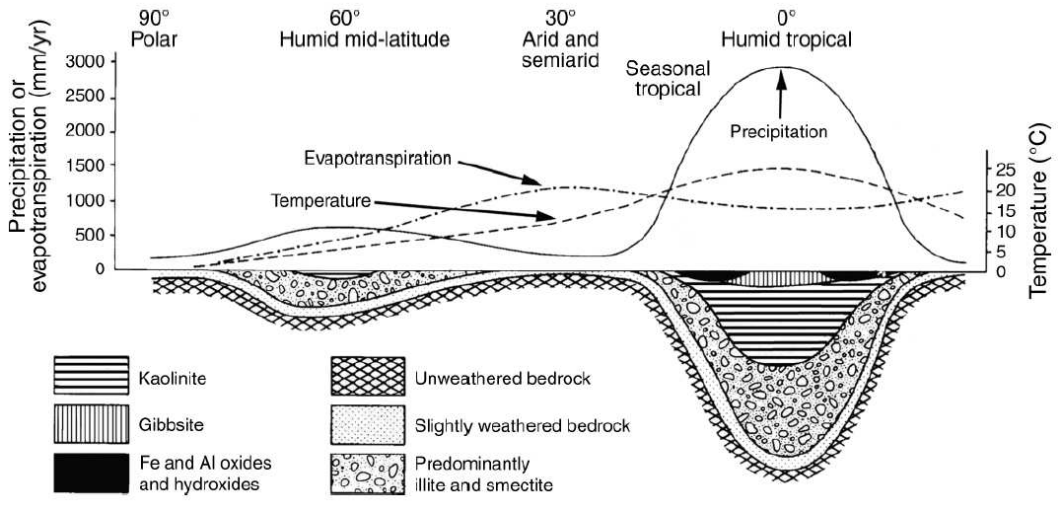


Figure 3 : Schéma illustrant les variations latitudinales moyennes de la température, des précipitations, de l'évapotranspiration et de la composition des sols en fonction de leur profondeur. Les sols tropicaux sont généralement profonds et peuvent avoir de fortes teneurs en oxydes de fer et d'aluminium qui donnent aux sols ferralitiques leur couleur brune à rouge si caractéristique. Extrait de Strakhov (1967).

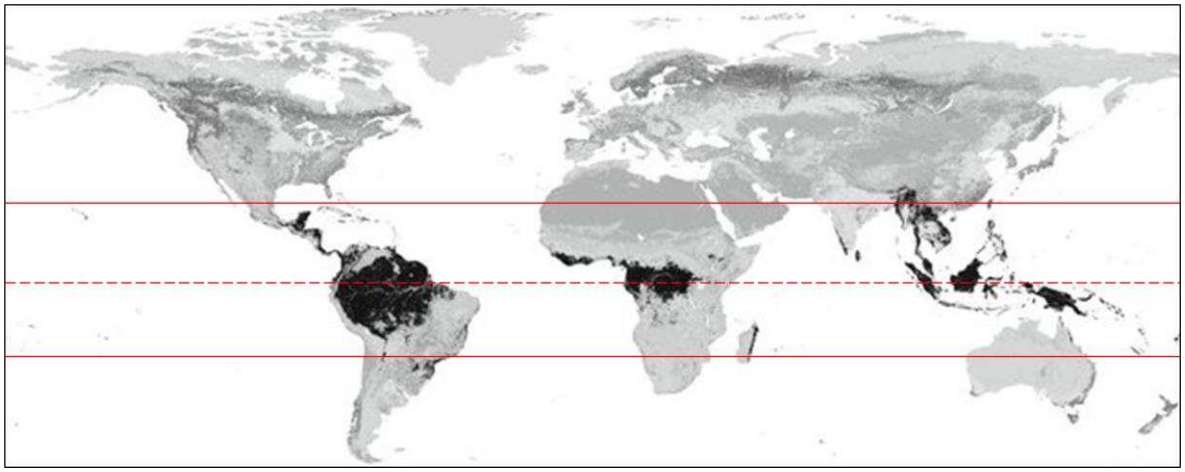


Figure 4 : Distribution globale des forêts tropicales humides (noir) en 2003. Les tropiques du Cancer et du Capricorne sont identifiés par des lignes rouges continues et l'équateur par une ligne rouge pointillée. Adapté de Merckx *et al.,* (2013).

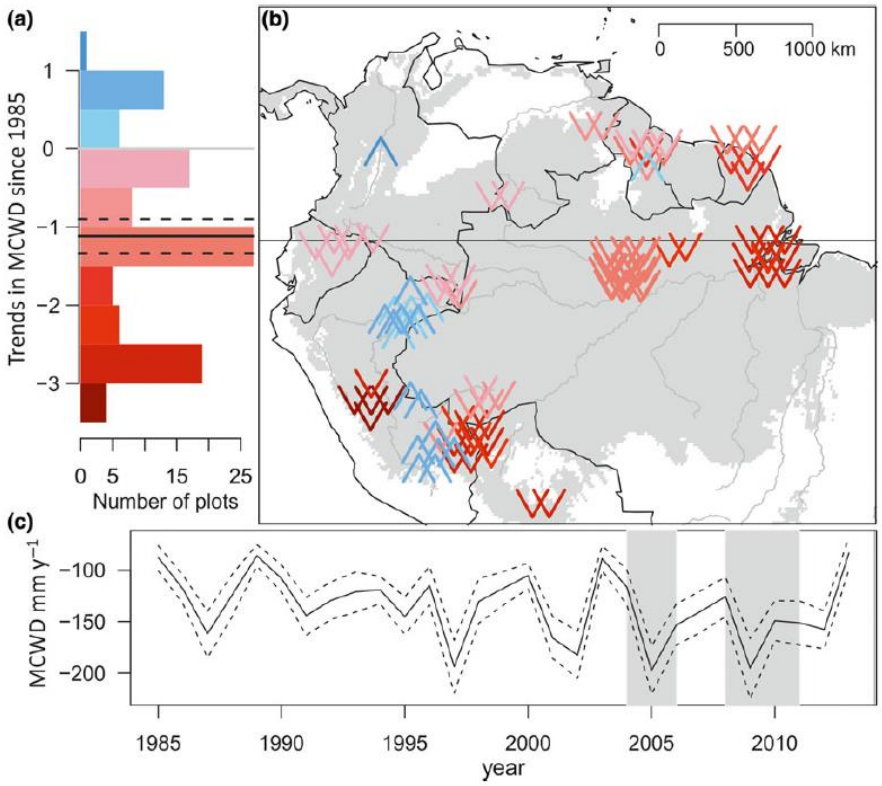


Figure 5 : Tendances temporelles du maximum de déficit en eau cumulé par an (MCWD ; mm an^{-1}) dans le bassin amazonien en fonction de la localité sur la période 1985-2014, les flèches aux couleurs chaudes indiquant une diminution de la disponibilité en eau. Extrait de Esquivel-Muelbert *et al.,* (2019).

1.3. Les forêts tropicales humides dans l'Anthropocène

À l'ère de l'Anthropocène et de la « Grande Accélération » (Crutzen, 2002 ; Steffen *et al.*, 2007), tous les biomes planétaires sont influencés par les activités humaines, en particulier les forêts tropicales, ce qui modifie le fonctionnement du système Terre (Malhi *et al.*, 2014). En plus du changement d'utilisation des terres, comme la conversion de forêt en pâtures suite à la déforestation, les forêts tropicales sont vulnérables à un climat plus chaud et plus sec (Sullivan *et al.*, 2020). Il a été mis en évidence que l'augmentation sur le long terme de la concentration atmosphérique en CO_2 entraîne une augmentation des taux de croissance des arbres, mais que cela compromettrait leur durée de vie et pourrait intensifier les évènements de mortalité (Brienen *et al.*, 2020). Ces éléments convergent vers la prédiction d'une diminution de la capacité de stockage de C des forêts tropicales, qui pourrait exacerber le dérèglement climatique via des boucles de rétroaction positives (Bonan, 2008). Lors d'épisodes de sécheresse, des épisodes de mortalité des arbres à large échelle sont observés, révélant une augmentation du risque de dépérissement des écosystèmes forestiers dû au changement climatique (Fig. 6 ; Allen *et al.*, 2010 ; Anderegg *et al.*, 2013). Les forêts tropicales humides, en particulier dans le bassin amazonien, ne font pas exception. La durée de la saison sèche s'est rallongée au cours des dernières décennies et l'occurrence d'épisodes de sécheresse sévère a augmenté (Fu *et al.*, 2013 ; Jimenez-Munoz *et al.*, 2016). Le futur des forêts tropicales est incertain dans un contexte où l'occurrence de saisons sèches sévères va certainement augmenter (Joetzjer *et al.*, 2013 ; Boisier *et al.*, 2015 ; Duffy *et al.*, 2015) et il est prédit une augmentation de la mortalité des arbres (McDowell *et al.*, 2015). En Amazonie, cela pourrait entraîner un changement du type forestier, de la forêt tropicale humide vers une forêt plus saisonnière (Malhi *et al.*, 2009). Si des changements importants dans la composition des communautés à cause de la variabilité du climat ont déjà eu lieu dans les derniers 20 000 ans, en lien avec les cycles astronomiques (Mayle *et al.*, 2000), une grande majorité du bassin amazonien est resté sous la domination des écosystèmes forestiers (Mayle *et al.*, 2008). Ces changements pourraient même entraîner une transition vers des écosystèmes savanicoles, les incertitudes étant liées aux seuils climatiques (~ +4°C) et à l'étendue de la déforestation (~ 25-40% de la surface totale), à partir desquels un '*tipping point*' serait atteint, affectant fortement la résilience de la forêt amazonienne (Lovejoy *et al.*, 2018). Cependant, ce scénario extrême parait relativement incertain (Cox *et al.*, 2004 ; Malhi *et al.*, 2009), la plus forte incertitude dans les modèles étant liée à la réponse physiologique des forêts à la sécheresse (Huntingford *et al.*, 2013).

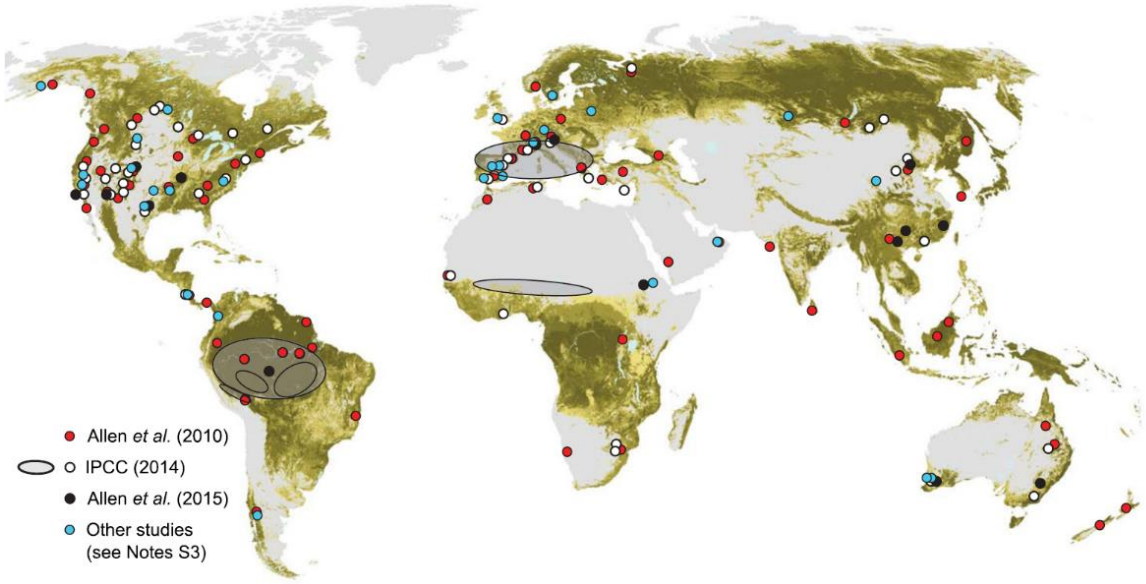


Figure 6 : Localisation d'évènements majeurs de mortalité à l'échelle globale dû à l'intensité de la sécheresse édaphique et à une augmentation de la température depuis 1970. Extrait de Hartmann *et al.*, (2018).

1.4. Influence de sécheresses de forte intensité sur les forêts amazoniennes

Ces dernières décennies, l'étude des dynamiques forestières à l'échelle régionale a bénéficié de la mise en commun de données d'un très grand nombre de parcelles forestières suivies sur le long terme (réseau RAINFOR ; Malhi *et al.*, 2002). Cela a permis de révéler le vaste impact sur la réponse des arbres des épisodes de sécheresse récents particulièrement sévères comme en 2005 et 2010 (Phillips *et al.*, 2009 ; Phillips *et al.*, 2010 ; Lewis *et al.*, 2011), mais aussi lors d'un grand nombre d'anomalies climatiques lors des dernières décennies. L'accumulation des effets de ces évènements extrêmes participe à la diminution de la force du puits de C observée au cours des dernières décennies (Fig. 7 ; Brienen *et al.*, 2015). Toutefois, les observations faites jusqu'à maintenant montrent que la mortalité observée des arbres due à la sécheresse est très variable dans l'espace et entre espèces (Phillips *et al.*, 2009 ; Phillips *et al.*, 2010), ainsi que dans le temps (Feldpausch *et al.*, 2016). Une constante semble toutefois être la plus grande vulnérabilité des grands arbres par rapport aux plus petits (Nepstad *et al.*, 2007 ; da Costa *et al.*, 2010 ; Bennett *et al.*, 2015 ; Ryan, 2015 ; O'Brien *et al.*, 2017). Cependant, à l'échelle du bassin amazonien entier, aucun changement majeur dans la composition des communautés d'arbre de canopée n'a encore été observé, si ce n'est à certains sites de l'ouest amazonien (Butt *et al.*, 2014). Ces changements ont aussi été observés dans des forêts du Sud du Ghana (Fauset *et al.*, 2012) et en Amérique Centrale (Enquist *et al.*, 2011 ; Feeley *et al.*, 2011). La tendance générale observée montre une augmentation de l'abondance d'espèces de forêts sèches à caractère décidue et/ou une diminution de l'abondance affiliées à une forte disponibilité en eau. Une

étude récente à l'échelle de l'Amazonie révèle qu'au cours des dernières décennies, le recrutement d'espèces tolérantes à la sécheresse a augmenté alors que la mortalité d'espèces affiliées à des conditions plus mésiques a aussi augmenté, ce qui laisse penser qu'à large échelle, un changement dans la composition des communautés est en cours (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019).

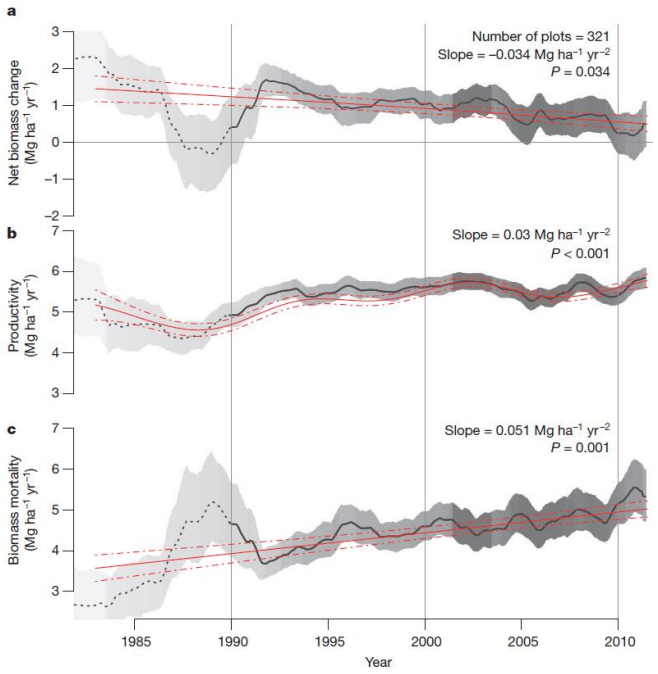


Figure 7 : Tendances de variation de la biomasse aérienne, de la productivité et de la mortalité des arbres sur un ensemble de sites du bassin amazonien sur la période 1983-2011. Extrait de Brienen *et al.,* (2015).

À l'échelle régionale, la distribution actuelle des espèces est en partie déterminée par des gradients de précipitations en lien avec la sévérité de la saison sèche (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017a), ainsi que par la capacité des espèces à résister et survivre à la sécheresse (Engelbrecht *et al.*, 2007a ; Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017b). Une large portion des forêts amazoniennes étant situées sur une alternance de vallées fréquemment inondées, de pentes et de plateaux, la disponibilité en eau à l'échelle locale sculpte aussi la composition spécifique et fonctionnelle extrêmement variée des communautés d'arbres (Comita & Engelbrecht, 2009 ; Schietti *et al.*, 2013 ; Cosme *et al.*, 2017 ; Brum *et al.*, 2018a ; Oliveira *et al.*, 2019). Cette situation concoure aujourd'hui à postuler que la variabilité du climat passé, en particulier la disponibilité en eau, a joué un rôle déterminant dans la composition des communautés d'arbres en forêt tropicale humide (de Granville 1982 ; Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017a), déterminé en partie par la variabilité interspécifique de la réponse des arbres à la sécheresse (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017b).

1.5. Influence des variations saisonnières du climat sur la transpiration des arbres en forêt tropicale humide

Les variations saisonnières de la disponibilité en eau dans le sol peuvent engendrer, en fonction de leur intensité, des situations de contrainte hydrique pour les arbres en surface et en profondeur, lesquelles peuvent impacter le fonctionnement notamment des arbres (Fig. 8), des animaux et des micro-organismes du sol. En Guyane française, la combinaison d'études à l'échelle de l'individu, sur la variabilité de la densité de flux de sève, ainsi qu'à l'échelle de l'écosystème, sur la variabilité de l'évapotranspiration, a permis de caractériser les variables environnementales qui contrôlent le flux d'eau restitué à l'atmosphère. À l'échelle inter-journalière, le facteur qui contrôle le plus les variations de la transpiration des arbres est l'évapotranspiration potentielle, et l'on observe souvent des relations linéaires fortes entre ces deux variables (PET ; Granier *et al.*, 1996 ; Oren *et al.*, 1999 ; Bonal *et al.*, 2000a ; Stahl *et al.*, 2013a ; Grossiord *et al.*, 2018). À l'échelle saisonnière, le facteur qui contrôle le plus les variations de l'évapotranspiration de l'écosystème est le rayonnement solaire incident, lequel entraîne un pic de l'évapotranspiration en début de saison sèche à cause de la plus faible nébulosité (Bonal *et al.*, 2008 ; Aguilos *et al.*, 2019). Après avoir supprimé l'effet de ces variables atmosphériques de leur analyse, Aguilos *et al.,* (2019) ont montré une forte sensibilité de l'évapotranspiration de l'écosystème à un déficit en eau du sol lors de 11 saisons sèches consécutives d'intensités variables entre 2004 et 2014 (Fig. 9).

Dans deux communautés d'arbres, Stahl *et al.,* (2013) et Maréchaux *et al.,* (2018) ont montré que cette diminution de la transpiration causée par la diminution de la teneur en eau du sol touche environ deux tiers des arbres de canopée (Fig. 8). Cette proportion est susceptible d'augmenter avec l'intensité de la saison sèche. En effet, dans le cadre d'un dispositif expérimental d'exclusion de pluie dans l'Est amazonien, les arbres ont montré une réduction de 80% de la transpiration en saison sèche par rapport à la saison humide, alors qu'aucune variation saisonnière n'a été observée dans les parcelles « contrôle », malgré d'importantes variations de teneur en eau du sol (Fisher *et al.*, 2007). Cela suggère que la réponse de la transpiration des arbres dépend de seuils physiologiques.

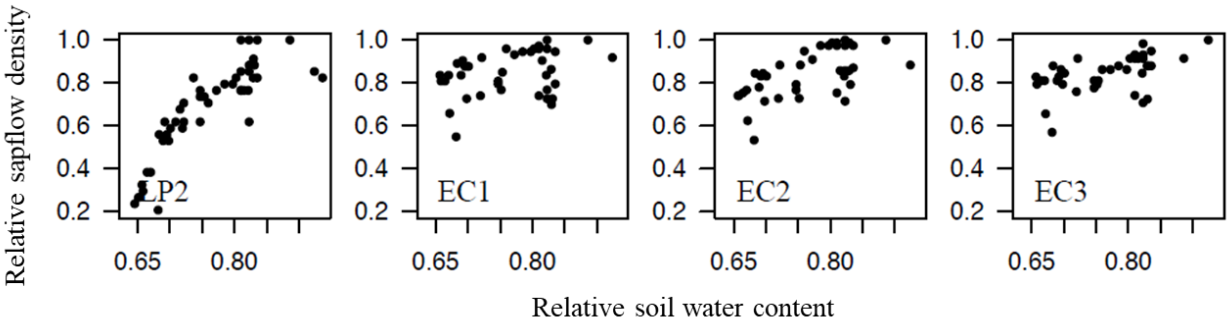


Figure 8 : Variations de la densité de flux de sève par rapport à son maximum en fonction de la diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche pour quatre arbres de canopée de forêt tropicale humide en Guyane. Extrait de Maréchaux *et al.,* (2018).

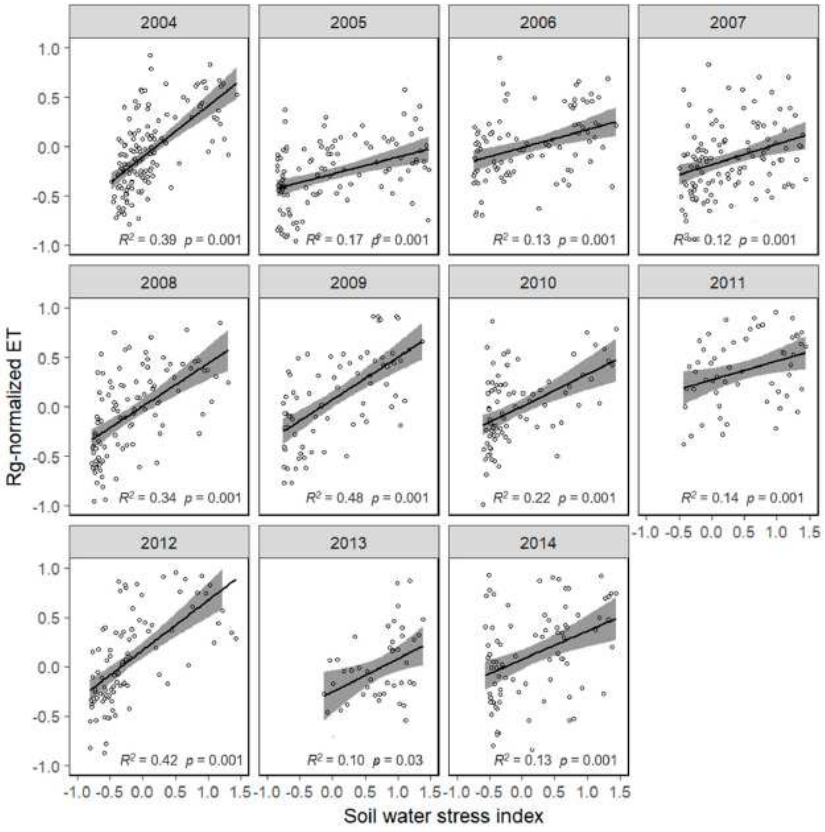


Figure 9 : Variations saisonnières de l'évapotranspiration à l'échelle de l'écosystème en fonction d'un indice de teneur en eau du sol après avoir supprimé l'effet de l'irradiance pour 11 années consécutives à Paracou en Guyane. Extrait de Aguilos *et al.,* (2019).

1.6. Influence des variations saisonnières sur la croissance des arbres et la production primaire en forêt tropicale humide

Les forêts tropicales humides sont un puits net de C, dont la force de puits est susceptible de varier en fonction de la saisonnalité (Wagner *et al.*, 2016). En Guyane, la productivité primaire nette dépend principalement de la quantité d'énergie solaire reçue (Bonal *et al.*, 2008 ; Aguilos *et al.*, 2018). En saison sèche, malgré une diminution de la teneur en eau du sol, une augmentation de la force de puits est généralement observée, du fait du plus fort rayonnement en lien avec la plus faible nébulosité (Bonal *et al.*, 2008 ; Aguilos *et al.*, 2018).

Les variations saisonnières de la croissance des arbres dépendent principalement des variations de la disponibilité en eau (Fig. 10 ; Wagner *et al.*, 2012), et dans une moindre mesure de celles de l'irradiance (Wagner *et al.*, 2014). La croissance des arbres a donc tendance à diminuer lors de la saison sèche, avec une plus forte réduction pour les arbres de grandes dimensions (Aubry-Kientz *et al.*, 2015 ; Wagner *et al.*, 2016), mais avec cependant une forte variabilité interspécifique (Fargeon *et al.*, 2016). Cette diminution a aussi été observée pour des arbres au stade plantule soumis à une sécheresse contrôlée (Baraloto *et al.*, 2006) ainsi que lors de sécheresses saisonnières (Baraloto *et al.*, 2007). L'augmentation constatée en saison sèche de la force de puits de ces écosystèmes n'est donc pas causée directement par des variations de la croissance en diamètre des arbres. Il semblerait en fait qu'une diminution de la teneur en eau du sol entraîne une plus forte diminution de la respiration par rapport à l'assimilation photosynthétique à l'échelle de l'écosystème (Bonal *et al.*, 2008 ; Aguilos *et al.*, 2018). Le fort rayonnement en saison sèche entraîne donc des conditions optimales pour l'assimilation carbonée, ce qui coïncide avec le renouvellement foliaire à cette saison ('green-up' ; Huete *et al.*, 2006 ; Wagner *et al.*, 2014 ; Saleska *et al.*, 2016).

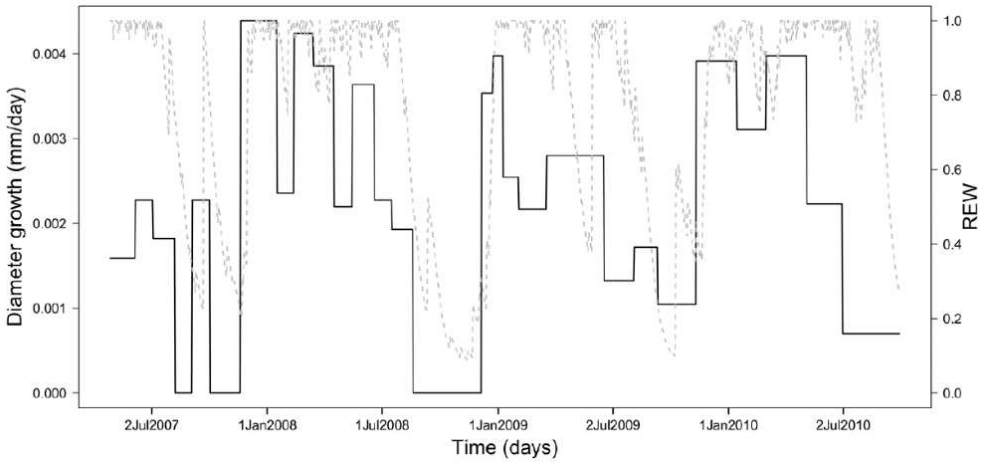


Figure 10 : Moyenne du taux de croissance en diamètre de 205 arbres appartenant à 54 espèces de forêt tropicale humide en Guyane lors de quatre années consécutives en fonction de l'évolution de la disponibilité de la teneur en eau du sol (REW). Extrait de Wagner *et al.,* (2012).

1.7. Influence des variations saisonnières sur la mortalité des arbres en forêt tropicale humide

La mortalité des arbres est un phénomène déterminant pour la régénération forestière et maintient la succession dans un équilibre instable, qui contribue à sa diversité (Hartshorn, 1980). Le taux de mortalité « normal » est appelé '*baseline mortality'* (Feldpausch *et al.*, 2016). La mortalité en forêt tropicale est souvent due à plusieurs causes qui peuvent être variables, avec des composantes biotiques comme la compétition entre arbres pour les ressources, la chute d'un autre arbre, la présence de pathogènes, un envahissement par des lianes et d'autres épiphytes ainsi que des composantes abiotiques comme le vent, la sécheresse édaphique, l'engorgement et la température (McDowell *et al.*, 2018). À l'échelle des forêts tropicales humides, les principaux facteurs de mortalité sont une augmentation de la température et du déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère, la sécheresse, le vent et les feux, ainsi que l'abondance de lianes (Fig. 11a-b-c ; McDowell *et al.*, 2018).

En forêt tropicale humide, un phénomène dont on peut couramment observer les conséquences est la chute des grands arbres, que l'on appelle des chablis (Fig. 11d ; le terme est le même pour la chute et pour la trouée qu'elle crée), qui structurent la dynamique de régénération. De plus, la masse des arbres peut doubler lorsqu'ils sont couverts d'eau, ce qui peut les déstabiliser, en particulier ceux portant de nombreuses épiphytes (Aubry-Kientz *et al.*, 2015). L'arbre tombé, du fait d'un affaiblissement, d'une surcharge (e.g. eau en saison sèche, nombreuses épiphytes), de conditions climatiques extrêmes ou à cause de la chute d'un autre arbre, est alors en grande partie déraciné. Les arbres tombés vont certainement mourir s'ils ne produisent pas des réitéras (Fig. 11e), mais du fait de leurs dimensions, leurs tissus vont potentiellement rester vivants pendant longtemps. Le long dépérissement des grands arbres peut être amplifié par des mécanismes de facilitation entre arbres à l'échelle intra- et interspécifique médié par des interactions mycorhiziennes (Simard *et al.*, 1997 ; Warren *et al.*, 2008 ; Klein *et al.*, 2016). En Guyane française à Paracou, la moitié des arbres meurent à cause de chablis et la moitié « sur pied » sans forcément poster des signes de dégâts mécaniques (Aubry-Kientz *et al.*, 2015). Il est alors plus difficile de diagnostiquer la mort et surtout quand elle survient. De plus, la relative rareté de la mortalité en dehors d'évènements de sécheresse fait que ces évènements sont difficiles à détecter et donc à étudier (Bonal *et al.*, 2016). Cependant en Guyane, les taux de mortalité augmentent avec l'engorgement des sols en saison des pluies, ce qui serait dû à une instabilité des sols qui facilite la chute des arbres, même ceux encore vivants « sur pied » (Ferry *et al.*, 2010 ; Pillet *et al.*, 2018).

La mortalité augmente aussi lorsqu'une année plus chaude que la normale est couplée à de faibles précipitations en saison des pluies, ce qui serait la signature d'un effet de la sécheresse, avec cependant une grande importance des effets compétitifs (Pillet *et al.*, 2018). Pour les jeunes arbres, la lumière est la ressource la plus limitante, les plantes du sous-bois la recevant majoritairement sous

forme de petites taches, '*sunflecks*', pour une moyenne de moins de 1% de celle arrivant sur la canopée et dont ils doivent « se contenter » (Chazdon, 1988). De nombreuses espèces sont tolérantes à ce niveau d'ombre, mais une majorité semble maximiser leurs capacités photosynthétiques aux alentours de 15-25% du rayonnement incident et dépend notamment des chablis pour leur croissance et s'établir en hauteur (Kitajima, 1994 ; Poorter 1999). Fargeon *et al.,* (2016) ont modélisé l'impact du stress hydrique sur la mortalité et ont trouvé de fortes différences interspécifiques, de très vulnérables à insensibles. Ce résultat souligne qu'en conditions de sécheresses plus fortes, certaines espèces pourraient observer un plus fort taux de mortalité. L'origine de ces différentes réponses pourrait être des différences de caractéristiques physiologiques chez ces espèces (Anderegg *et al.*, 2015).

Figure 11 : Photographies montrant la présence de nombreuses lianes parfois de grandes dimensions (a)(b), ainsi que celle d'hémi-épiphytes (c) se servant des arbres comme support ; ainsi qu'un chablis formé par la chute d'un grand arbre entraînant avec lui d'autres arbres et de nombreuses lianes (d) et illustrant le mécanisme de réitération d'un arbre déraciné (e). Photographies : C. Ziegler.

2. Appréhender les stratégies de résistance à la sécheresse

L'étude des caractéristiques qui confèrent aux arbres leur capacité à résister à la sécheresse ou, au contraire, qui les rend vulnérables, semble donc central pour comprendre les processus entraînant ces changements à l'échelle des communautés, dans un contexte de changements globaux (Anderegg *et al.*, 2016). La réponse des individus, des espèces et des communautés d'arbres à la sécheresse reçoit une attention grandissante dans la littérature scientifique, et une grande diversité de stratégies permettant aux arbres de résister à la sécheresse a été observée (Delzon, 2015). Cependant, les connaissances sur la variabilité interspécifique des mécanismes physiologiques qui sous-tendent la réponse à la sécheresse des arbres de forêt tropicale humide restent limitées (Bonal *et al.*, 2016). Ce « retard » peut être principalement expliqué par la situation économique de la majeur partie des pays de la zone intertropicale, ainsi que des conditions de travail en forêt liée aux conditions climatiques, à sa structure, telle que l'accessibilité de la canopée, et aux habitants non-humains qui la peuplent et la composent. Cette limitation s'étend jusque dans la capacité des modèles à prédire la réponse et le devenir des forêts tropicales humides amazoniennes dans un contexte de changements globaux (Meir *et al.*, 2015a). En effet, la majorité des données provient de quelques sites en Amérique Centrale et en Asie et se restreint principalement à deux sites au Brésil en ce qui concerne l'Amazonie. Cependant, de plus en plus d'études sont réalisées en Guyane française.

Les plantes terrestres et en particulier les arbres, ont colonisé une très large gamme d'habitats dans pratiquement tous les biomes, avec parfois de très fortes contraintes abiotiques, notamment dans la disponibilité en eau. Le risque létal d'embolie est la principale cause de mortalité des arbres due à la sécheresse (Adams *et al.*, 2017), même si l'importance du métabolisme carboné est moins bien connue (O'Brien *et al.*, 2014 ; O'Brien *et al.*, 2015). De ce fait, une grande diversité de stratégies en réponse aux contraintes hydriques a été sélectionnée au cours de l'évolution, permettant d'éviter la mort des individus tout en maximisant la valeur sélective (i.e. croissance et reproduction) de l'individu et/ou au niveau de la population. L'utilisation de « traits » permet d'identifier les caractéristiques sous-jacentes aux stratégies écologiques des espèces (*'trait-based ecology'*). Dans cette partie, je définis les terminologies employées dans cette thèse pour décrire les stratégies et les mécanismes physiologiques qui leurs sont associés, afin d'éviter les confusions lorsque je fais appel à des notions telles que la résistance, la tolérance et l'évitement de la sécheresse, pour décrire les stratégies des espèces.

2.1. Appréhender la diversité des stratégies à travers l'étude de traits

En forêt tropicale humide, la très grande diversité spécifique et la très faible abondance relative favorise une approche basée sur des traits dans le but de caractériser la diversité fonctionnelle. On distingue plusieurs typologies pour classer les traits. Une terminologie très répandue et celle de « trait fonctionnel », qui est une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique pouvant être mesurée sur un individu, de l'échelle cellulaire à l'échelle de l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à un autre niveau d'organisation, impactant indirectement la valeur sélective (*'fitness'*) via ses effets sur la croissance, la reproduction et la survie (Violle *et al.*, 2007).

Pattern traits

Un patron général de fonctionnement des plantes a été récemment synthétisé sous le '*fast-slow Plant Economics Spectrum*' (Reich 2014), qui décrit des compromis entre des traits fonctionnels impliqués dans l'acquisition de C, de nutriments et d'eau, le long de gradients environnementaux, selon des stratégies contrastées. Dans un environnement où la disponibilité en ressource est élevée, des traits permettant une rapide acquisition des ressources et une forte productivité seraient sélectionnés, alors que dans un environnement limité en ressources, des traits favorisant la conservation des ressources seraient sélectionnés. Ce cadre unifie les descriptions des grandes stratégies de fonctionnement des plantes à l'échelle de différents organes selon les différents '*Economics Spectrums*' en fonction d'un environnement donné, indépendamment du temps (Wright *et al.*, 2004 ; Chave *et al.*, 2009). Par conséquent, ces traits, caractérisés comme des '*pattern traits*', ne véhiculent donc pas l'information nécessaire à la compréhension des mécanismes dynamiques impliqués dans la réponse des plantes à des variations de la disponibilité en eau sur le court terme, par exemple à l'échelle journalière ou saisonnière (Fig. 12 ; Volaire *et al.*, 2020), et ont, à l'échelle globale, un pouvoir prédictif relativement faible pour la croissance (Paine *et al.*, 2015).

Process traits

Au contraire, les *'process traits'* permettent de décrire des processus et des mécanismes physiologiques de réponse à la sécheresse, car ils quantifient le flux de matière et d'énergie en intégrant la dimension temporelle (Fig. 12 ; Volaire *et al.*, 2020). En ce sens, la définition de '*process trait'* rejoint celle de « trait mécaniste » dont la fonction peut être définie clairement d'un point de vue physiologique (Brodribb, 2017). La compréhension des stratégies adaptatives des plantes face à la sécheresse a beaucoup progressé au travers de l'étude de traits impliqués dans leur fonctionnement hydraulique. Ces traits, généralement mécanistes, permettent de mieux comprendre par exemple la distribution actuelle des espèces et de faire des hypothèses sur les effets des changements globaux

sur leur répartition (Blackman *et al.*, 2012 ; Anderegg *et al.*, 2016 ; Lens *et al.*, 2016 ; Li *et al.*, 2018 ; Zhu *et al.*, 2018 ; Li *et al.*, 2019). Cependant, une large part des efforts de recherche sont dirigés vers les zones extratropicales. Un enjeu majeur en écologie est donc de mieux comprendre le fonctionnement des arbres en forêt tropicale, qui structurent ces forêts, dans le but de mieux prédire la réponse de ces écosystèmes aux changements climatiques en cours. Pour ce faire, l'étude des stratégies des espèces du point de vue des mécanismes physiologiques impliqués est prometteuse.

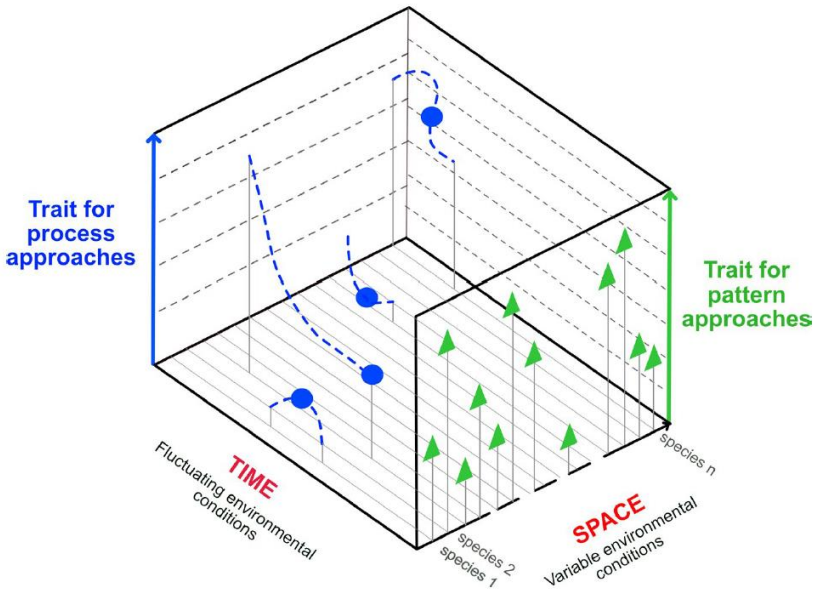


Figure 12 : Représentation schématique de différents types de traits mesurés à l'échelle de l'espèce selon la typologie de Volaire *et al.*, (2020). Les '*pattern traits*' (triangles verts) décrivent le fonctionnement des espèces à un moment donné et varient dans l'espace, alors que les *'process traits'* (cercles bleus) mesurés avec la fluctuation des conditions environnementales varient au cours du temps.

2.2. Description des stratégies permettant la résistance et la survie des arbres à la sécheresse

Une stratégie constitue un ensemble d'adaptations et de mécanismes, en particulier physiologiques pouvant être décrits par des traits, permettant de regrouper des espèces qui montrent des similarités écologiques, comme un comportement particulier lors de périodes de sécheresse (Volaire 2018). Les principales stratégies identifiées chez les plantes sont détaillées plus bas, selon la terminologie utilisée par Delzon (2015) et Volaire (2018), et adaptée aux besoins de cette thèse (Fig. 12 et 13). On peut définir quatre grandes stratégies de réponse à la sécheresse :

i) Une stratégie d'échappement (ou fuite) peut être exprimée chez des espèces avec des durées de vie très courtes, par exemple pour des espèces annuelles, ou des espèces qui complètent leur cycle reproducteur en l'absence de périodes de sécheresse. Cette stratégie n'étant pas présente chez des espèces longévives comme les arbres, et le terme d'échappement étant une très pauvre traduction de '*escape*', je n'utiliserai pas ce terme dans cette thèse.

ii) Les espèces avec une stratégie d'évitement de la sécheresse ont généralement une réponse ou des caractéristiques qui permettent de maximiser l'absorption d'eau ('*spenders*' ou « dépenseuses » / « dispendieuses ») et/ou de minimiser les pertes en eau ('*savers*' ou « économes »), avec pour conséquence d'éviter les effets de la déshydratation quand la teneur en eau du sol diminue.

iii) Les espèces avec une stratégie de tolérance à la sécheresse ont généralement des caractéristiques qui confèrent à leurs tissus une relative insensibilité à la déshydratation.

iv) En plus de ces stratégies, certaines espèces se montrent plus résilientes que d'autres à la sécheresse et ont une plus grande capacité à retrouver un fonctionnement optimal lorsque les conditions deviennent plus favorables.

Ces stratégies ne sont pas mutuellement exclusives et ne s'opposent pas nécessairement via des compromis, les espèces pouvant combiner différentes stratégies. La classification des espèces en groupes suivant leur stratégie peut s'avérer périlleuse du fait de continuums écologiques, et avec par exemple l'existence d'espèces à la fois peu efficientes dans le transport de l'eau et peu résistantes à l'embolie (Gleason *et al.*, 2016 ; Liu *et al.*, 2020). De plus, ces stratégies peuvent être exprimées séquentiellement au fur et à mesure de l'intensification du stress (Volaire, 2018 ; voir partie 4.3.). Comme souligné par Volaire (2018), une terminologie plus adéquate pour décrire la capacité des espèces à éviter ou à tolérer la sécheresse serait de décrire, non pas la sécheresse, mais l'effet métabolique sur les tissus (i.e. la déshydratation). Par exemple, les espèces avec « une stratégie d'évitement de la sécheresse », ont en réalité la capacité d'éviter les effets de la déshydratation plutôt que la sécheresse elle-même. Ces stratégies peuvent conférer aux espèces une plus grande capacité à

maintenir leur croissance et leur productivité lors d'une sécheresse, souvent d'intensité modérée, et/ou une plus grande capacité à survivre à une sécheresse, souvent de forte intensité. Dans cette thèse, pour des raisons de simplicité, et après avoir explicité la sémantique que j'accorde à cette terminologie, j'emploie les termes « tolérance » à la sécheresse et « évitement » de la sécheresse pour évoquer la tolérance et l'évitement de la déshydratation des tissus. Pour éviter les malentendus, j'emploie le plus souvent possible les termes d'évitement, de tolérance et de résistance en relation avec un processus, par exemple la résistance à l'embolie. Plutôt que d'utiliser le terme générique de résistance à la sécheresse lorsque j'évoque le maintien de la croissance, de la productivité ou de toute autre fonction (Volaire 2018), je précise à quelle fonction je me rapporte. Le processus physiologique dominant entraînant la mortalité en conditions de sécheresse est la perte irréversible de conductance hydraulique, que je développe plus loin (Adams *et al.*, 2017). À l'échelle de l'individu, je définis la résistance à la sécheresse pour décrire la capacité des arbres à survivre à un épisode de sécheresse, laquelle peut se traduire par la maximisation du temps jusqu'à dessiccation (Blackman *et al.*, 2016), c'est-à-dire le temps mis pour atteindre un seuil critique de perte de conductance hydraulique induisant une déshydratation des tissus jusqu'à ce que leur teneur en eau soit équilibrée avec celle de l'atmosphère (i.e. un fort degré d'entropie ; Volaire, 2018). À l'échelle d'une population, d'une espèce ou d'une communauté, je définis la résistance à la sécheresse comme la maximisation du taux de survie ou la capacité de ces groupes d'individus à coloniser un environnement où la disponibilité en eau est limitante grâce à leur capacité de survie dans ces conditions.

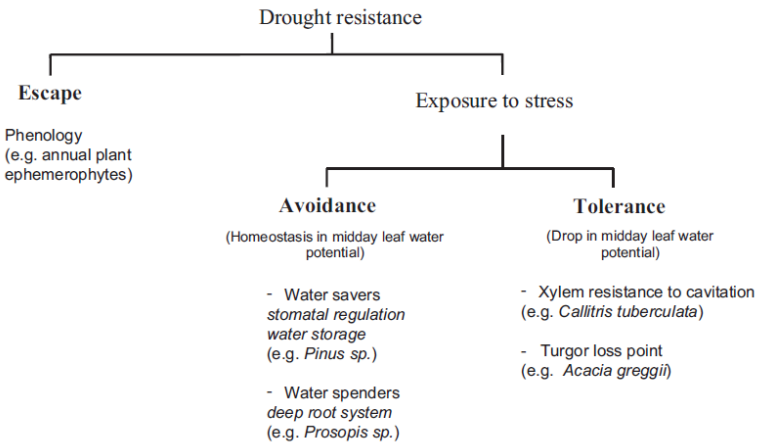


Figure 13 : Trois stratégies majeures permettant la survie lors d'épisodes de sécheresse : la complétion du cycle reproducteur en dehors de périodes de sécheresse constitue une stratégie d'échappement (‘*escape*’), une fermeture stomatique précoce et la capacité à extraire de l'eau en profondeur des stratégies d'évitement (‘*avoidance*’), une grande résistance à l'embolie et une fermeture stomatique tardive des stratégies de tolérance. Schéma Extrait de Delzon (2015).

3. Fonctionnement hydraulique et échanges gazeux des arbres

Lors de l'évolution des plantes terrestres, la gestion des contraintes liées à une atmosphère relativement sèche a induit une forte pression de sélection sur la gestion et l'utilisation de l'eau chez ces plantes. Cela est particulièrement vrai chez les arbres, dont le fonctionnement nécessite un transport de l'eau efficient sur de longues distances afin de répondre à de nombreuses « exigences » physiques et biochimiques, du niveau cellulaire à celui de l'individu entier (Fig. 14). Dans cette partie, je détaille les connaissances présentes sur le fonctionnement des arbres en l'absence de contrainte hydrique.

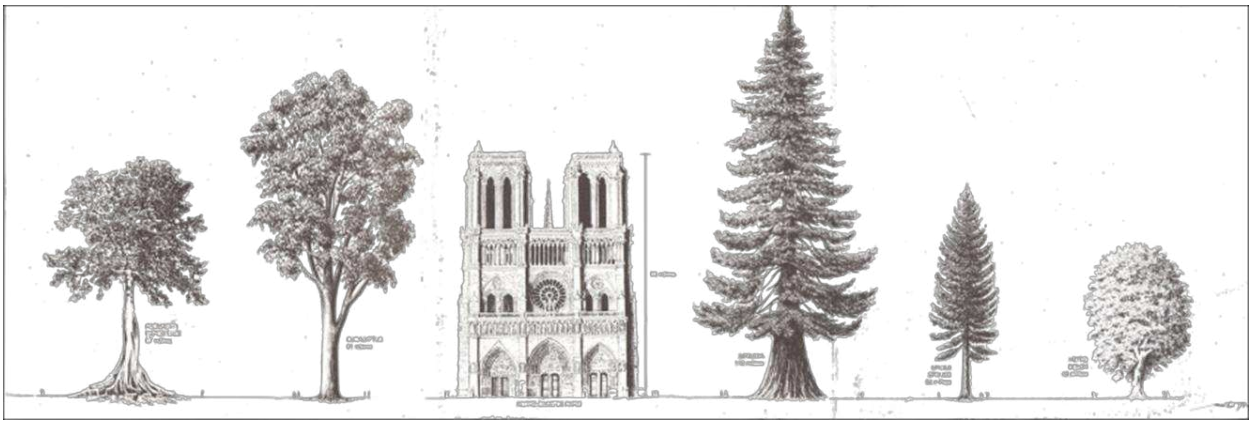


Figure 14 : Chaque jour, jusqu'à plusieurs centaines de litres d'eau circulent dans le tronc de grands arbres, et ce parfois jusqu'à plus de 100 m de hauteur, ce qui suggère l'évolution d'un système de transport de l'eau efficient et fiable. De gauche à droite : *Ceiba pentendra* (Fromager), *Eucalyptus regnans*, la cathédrale de Notre-Dame de Paris (60 m), *Sequoia sempervirens*, *Picea abies* (Epicéa), *Fagus sylvatica* (Hêtre). On peut distinguer des humains au niveau du sol. Dessin de F. Martin (1995).

3.1. Transport de l'eau dans les plantes

3.1.1. Le potentiel hydrique

L'état hydrique d'une plante ou de l'un de ses compartiments peut être déterminé en mesurant le potentiel hydrique (Ψ), que l'on peut définir comme l'énergie potentielle de l'eau par unité de volume relativement à celle de l'eau pure et que l'on exprime généralement en bar ou en mégapascal (MPa). Le potentiel hydrique quantifie l'affinité de l'eau pour un compartiment (e.g. une cellule, un organe, le sol, l'atmosphère) et donc le travail d'une force nécessaire pour faire passer l'eau hors de ce compartiment, de liée à libre. Il quantifie donc aussi « l'avidité » en eau de ce compartiment ainsi que la tendance de l'eau à circuler dans un système dû à l'osmose, la pression mécanique ou des effets matriciels comme la capillarité (Kramer *et al.*, 1997 ; Porporato *et al.*, 2001 ; Fatichi *et al.*, 2016).

Le potentiel hydrique (MPa) est donc la résultante de plusieurs forces/composantes agissant sur l'eau, tel que :

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_g + \Psi_m \quad \text{(Equ. 1)}$$

avec Ψ_p, le potentiel de pression hydrostatique, correspondant à la pression de l'eau liquide, par exemple la pression de turgescence contre la paroi interne d'une cellule (pression positive) ou la pression dans les éléments de vaisseaux du xylème (pression négative) ; Ψ_π, le potentiel osmotique, dépendant de la concentration en solutés, qui est égal à 0 dans l'eau pure et devient plus négatif lorsque l'osmolalité augmente ; Ψ_g, le potentiel gravitationnel, dépendant de la différence de hauteur entre le point de mesure et le point de référence, et variant de 0.01 MPa par mètre ; et Ψ_m, le potentiel matriciel, dépendant de forces entre les molécules d'eau elles-mêmes et entre les molécules d'eau et un solide, qui génèrent la tension superficielle, la capillarité et un ménisques à la surface d'un solide. Dans les arbres, les composantes principales du potentiel hydrique sont Ψ_p et Ψ_π, avec Ψ_g prenant une importance croissante avec la hauteur de l'arbre.

3.1.2. La transpiration et la théorie de la cohésion-tension

Les plantes sont situées à l'interface entre le sol et l'atmosphère et contribuent pour une large part aux échanges de matière et d'énergie à travers le '*Soil-Plant-Atmosphere Continuum*' (SPAC), un système physique intégré et dynamique (Norman *et al.*, 2005). Le SPAC est donc une voix de transport d'énergie, dont la source principale est l'absorption du rayonnement solaire ('*sensible heat*'), et dont le puits principal est l'énergie latente correspondant à l'évapotranspiration ('*latent heat*'). Dans le SPAC, on observe un gradient de potentiel hydrique, qui détermine le sens de circulation de l'eau (Fig. 15). Le sol a généralement le potentiel hydrique le moins négatif (nul lors qu'il est saturé d'eau) et l'atmosphère a un potentiel hydrique très négatif. L'eau circule d'un potentiel hydrique moins négatif vers un potentiel hydrique plus négatif, et la force motrice entraînant le mouvement de l'eau dans les plantes du sol vers l'atmosphère contre la gravité est la demande évaporative au niveau des cavités substomatiques des feuilles. L'augmentation du rayonnement solaire incident, par exemple à l'aube, conduit à l'ouverture stomatique et fournit l'énergie nécessaire à l'évaporation de l'eau. Ce phénomène dans les plantes est la transpiration des feuilles (E), laquelle dépend de plusieurs composantes :

$$E = g_s \frac{VPD}{P_{atm}} \quad \text{(Equ.2)}$$

où E représente la quantité d'eau transpirée par unité de surface foliaire (mmol m^{-2} s^{-1}), g_s la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (mmol m^{-2} s^{-1}), VPD le déficit de pression de vapeur

d'eau de l'air (*vapor pressure deficit* ; kPa) et Patm la pression atmosphérique (kPa). Pour calculer la quantité d'eau transpirée par la plante (mmol s^{-1}), il faut multiplier E par la surface foliaire totale.

La théorie de cohésion-tension (Dixon & Joly 1895 ; Dixon 1914) permet d'expliquer le mécanisme de transport de l'eau sur de longues distances dans les plantes, entre les racines qui absorbent l'eau libre du sol et les feuilles où est transpirée l'eau. Cette théorie fait appel à la nature polaire et cohésive des molécules d'eau, fortement liées entre elles par des liaisons hydrogène et formant une « colonne » ininterrompue dans la plante (Fig. 15). Au cours de l'évolution, un tissu spécifique dédié au transport de l'eau, le xylème, dans lequel circule la grande majorité de l'eau (voie apoplasmique, en opposition aux cellules vivantes constituant le symplasme), des racines aux feuilles, a été formé. Dans les cavités substomatiques, une tension est appliquée à la surface de la courbure du ménisque formant la transition entre les phases liquides et gazeuses de l'eau du fait de la transpiration, ce qui mène à une perte continuelle d'eau vers l'atmosphère. Les molécules d'eau perdues par transpiration sont continuellement remplacées en accord avec la nature cohésive de l'eau, ce qui génère de proche en proche une tension dans toute la colonne d'eau (Fig. 15). L'addition des tensions induites par la surface foliaire totale entraîne un mouvement de la colonne d'eau à travers toute la plante, permettant l'absorption de l'eau du sol par les racines. Le transport de l'eau à travers la plante rencontre toute une série de résistances hydrauliques (e.g. à l'interface entre une branche et une feuille). Une analogie entre le fonctionnement hydraulique des plantes et la loi d'Ohm a été proposée, permettant de mieux caractériser la dynamique du transport de l'eau (Van den Honert, 1948). Cette formulation relativement simple, originellement appliquée à la description d'un système électrique, se retrouve dans la loi de Darcy qui décrit le flux d'eau dans un milieu poreux (Whitehead *et al.*, 1984) et postule que le flux d'eau à travers une plante (F) est proportionnel au gradient de potentiel hydrique et inversement proportionnel à la résistance hydrodynamique, tel que :

$$F = \frac{(\Psi_s - \Psi_l)}{R} = k(\Psi_s - \Psi_l) \qquad \text{(Equ. 3)}$$

où Ψ_s-Ψ_l est la différence de potentiels hydriques entre, par exemple le sol et les feuilles (MPa) et R la somme des résistances hydrauliques du sol aux feuilles, inversement proportionnelle à k, la conductance hydraulique sur cette même distance (kg s^{-1} MPa^{-1}). Dans des conditions non-limitantes en eau, la demande évapotranspirative E est compensée par le flux d'eau F à travers la plante, si l'on néglige la contribution de l'eau stockées au flux total. Cette théorie est remarquablement efficace pour expliquer le transport de l'eau dans les plantes et génère un fort consensus dans la « communauté hydraulique » (Tyree 1997 ; Angeles *et al.*, 2004 ; voir Brown, 2013 pour une chronologie passionnante de l'histoire de cette théorie et de la discipline).

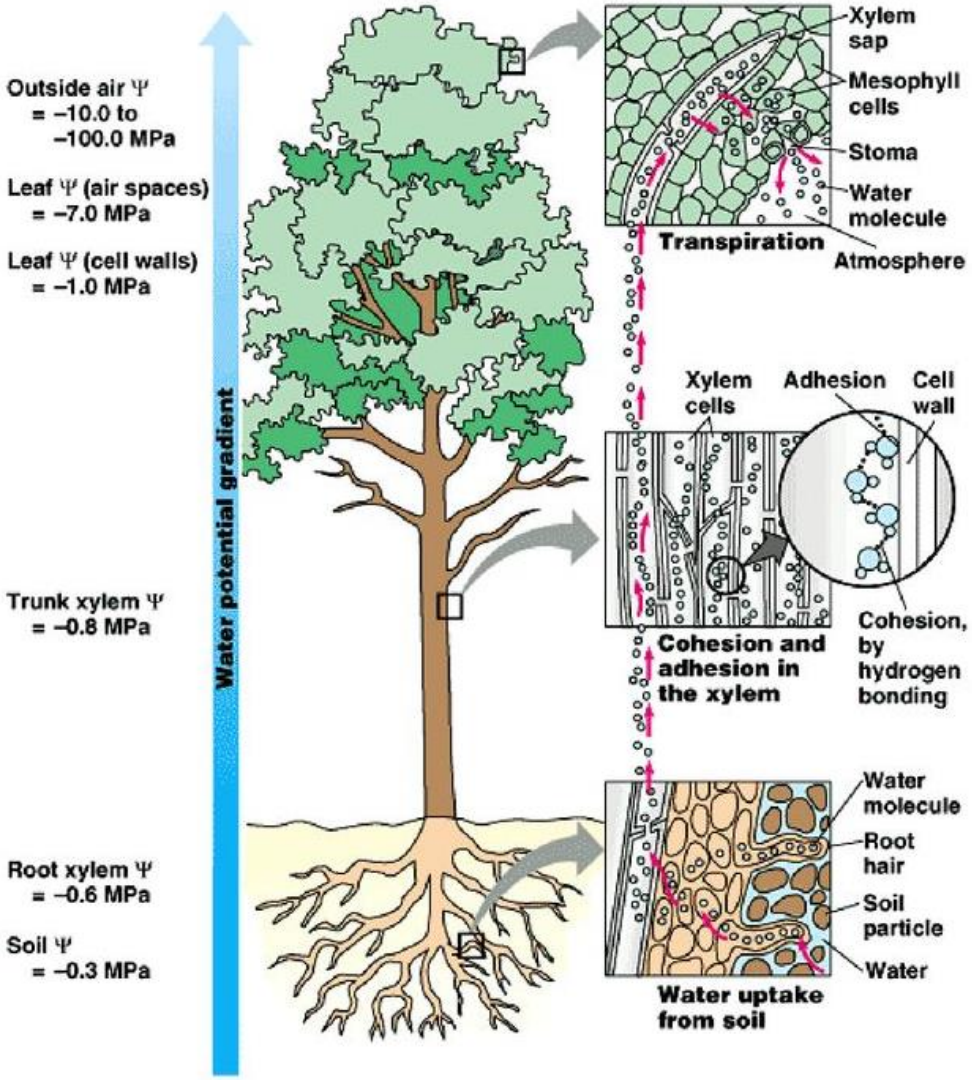


Figure 15 : Représentation schématique du transport de l'eau dans l'arbre au sein du continuum sol-plante-atmosphère selon la théorie de la cohésion-tension. L'eau est absorbée au niveau des racines fines et transportée principalement à travers le xylème selon un gradient de potentiels hydriques décroissant jusqu'aux feuilles jusqu'à être transpirée vers l'atmosphère. Extrait de Pearson Education, Inc. (2008), publishing as Pearson Benjamin Cummings.

3.1.3. Assimilation carbonée et efficience d'utilisation de l'eau

Le fonctionnement hydraulique et l'assimilation photosynthétique sont fortement liés du fait que la transpiration des molécules d'eau et l'assimilation des molécules de CO_2 dépendent des échanges gazeux via les stomates, que l'on peut considérer comme un nexus majeur entre les cycles de l'eau et du carbone (Taiz & Zeiger 2002 ; Brodribb, 2009). La feuille étant l'interface principale des échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, le comportement stomatique contrôle les flux de carbone et d'eau avec un compromis entre assimilation photosynthétique et efficience d'utilisation de l'eau (WUE ; '*water use efficiency*' ; Lin *et al.*, 2015). En effet, les plantes perdent environ 100 à 500 molécules d'eau lorsqu'une seule molécule de CO_2 est fixée, ce qui indique que la maximisation de l'assimilation photosynthétique peut être un « pari » risqué, en particulier si l'eau est une ressource limitante. Du fait de la dépendance de l'assimilation à la transpiration, une des relations les plus communes chez tous types de plantes est une relation positive entre le taux d'assimilation photosynthétique et la conductance hydraulique des tissus (Sack & Holbrook 2006). La majeure partie de l'eau transportée se faisant à travers les vaisseaux du xylème, la structure des plantes et les contraintes physiques qui y sont appliquées sont donc un déterminant majeur de leur productivité (Brodribb, 2009).

La WUE instantanée est calculée comme le ratio entre l'assimilation photosynthétique et la conductance stomatique, et elle peut être intégrée dans le temps à l'échelle de la vie d'une feuille ou d'un tissu en déterminant la composition isotopique en carbone ($\delta^{13}C$; ‰ ; Farquhar *et al.*, 1982 ; Farquhar *et al.*, 1989). Pour des arbres de forêt tropicale humide en Guyane, il a été montré que $\delta^{13}C$ variait d'un facteur 3, ce qui indique de fortes différences de WUE (Bonal *et al.*, 2000) qui semblent associées au statut des espèces dans la succession écologique, en rapport avec leur degré de tolérance à l'ombre, leur caractère héliophile et leur vitesse de croissance (Bonal *et al.*, 2000b ; Bonal *et al.*, 2007). Cependant, le lien entre résistance à la sécheresse et WUE semble être variable, avec par exemple certaine études montrant une relation positive (Martinez-Vilalta *et al.*, 2009 ; Bert *et al.*, 2020) ou une relation négative (Lamy *et al.*, 2011) entre WUE et résistance à l'embolie ce qui suggère une évolution indépendante de ces caractéristiques en réponse à la variabilité des conditions du milieu (Guet *et al.*, 2015). Cependant, l'existence d'une coordination entre le comportement stomatique et la résistance à l'embolie pourrait induire l'existence de telles relations avec WUE. Pour des arbres de forêt tropicale humide, il semblerait que WUE soit principalement lié de manière dynamique aux variations de la conductance stomatique mais pas à d'autres traits dépendant de la structure anatomique des tissus tels que la résistance à l'embolie, la conductance hydraulique et la masse surfacique des feuilles (van der Sande *et al.*, 2019).

4. Réponse à la sécheresse et processus physiologiques de mortalité

En conditions de sécheresse, plusieurs processus physiologiques peuvent entraîner la mort des individus (Fig. 16 ; voir partie 2.6. du Matériels et Méthodes des expérimentations en serre pour une proposition de définition de la mort). Ces causes proximales de la mortalité ont été formalisées dans un cadre conceptuel développé par McDowell *et al.,* (2008) liant le fonctionnement hydraulique et carboné des plantes, ainsi que la nature de la sécheresse. Étant donné le couplage de la transpiration et de l'assimilation, il n'est pas surprenant que les métabolismes du carbone et de l'eau soient liés (Hartmann 2015). La formulation originelle de ce cadre conceptuel est relativement binaire et classifie les espèces à partir de deux extrêmes (McDowell *et al.*, 2008). Les espèces dites « anisohydriques » ont une faible capacité à réguler leur transpiration en réponse à une diminution de la disponibilité en eau et peuvent de ce fait maintenir leur assimilation carbonée plus longtemps pendant une sécheresse. De ce fait, leur potentiel hydrique peut diminuer au risque d'une propagation de l'embolie. La défaillance hydraulique peut advenir lorsque l'intensité de la sécheresse est suffisante pour que le seuil de perte de conductance hydraulique entraînant la moralité soit franchi, conduisant à la dessication des tissus (Fig. 16). On les oppose aux espèces dites « isohydriques », qui peuvent réguler fortement leur transpiration via fermeture stomatique en réponse à une diminution de la disponibilité en eau, de manière à conserver une certaine homéostasie de leur potentiel hydrique et éviter une situation de défaillance hydraulique (voir Hochberg *et al.*, 2018 pour une remise en perspective de la notion d'isohydrie). L'assimilation carbonée étant dépendante des échanges gazeux via les stomates, la fermeture stomatique entraîne une forte diminution voire un arrêt de la photosynthèse et une situation de famine carbonée pourrait alors advenir lors de sécheresses suffisamment longues pour que les réserves de carbohydrates non structuraux soient épuisées ou atteignent le seuil minimal nécessaire pour le maintien du métabolisme carboné (Fig. 16). Un analogue fonctionnel de la fermeture stomatique pour limiter les pertes en eau serait la perte de surfaces transpirantes via défoliation. Cependant, la défoliation n'a pas été prise en compte par McDowell *et al.*, (2008) qui ont formulé ces hypothèses en se basant sur des espèces sempervirentes (*Pinus edulis* et *Juniperus monosperma*). Ce cadre conceptuel a par la suite été amendé par différents contributions (Sala *et al.*, 2010 ; McDowell 2011 ; McDowell *et al.*, 2011 ; Sevanto *et al.*, 2014 ; Mencuccini *et al.*, 2015 ; Adams *et al.*, 2017). Dans les sous-parties suivantes, je synthétise les principaux processus possibles pouvant entraîner la mort des arbres en conditions de sécheresse et discute de leur importance relative et des connaissances présentes pour des arbres de forêt tropicale humide.

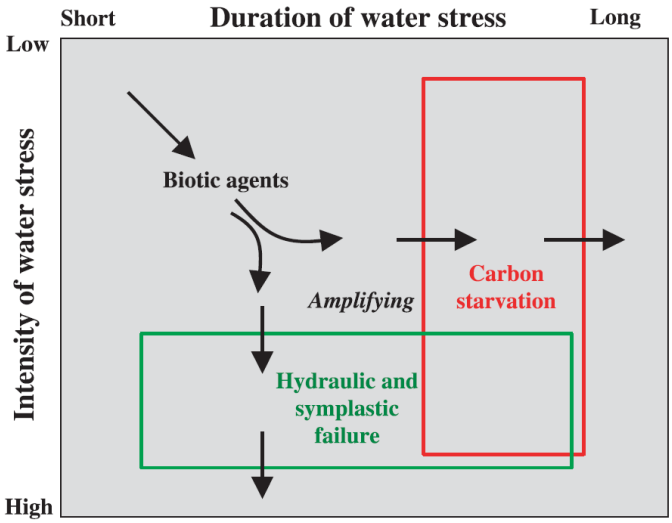


Figure 16 : Schématisation du cadre conceptuel des principaux processus physiologiques de mortalité des arbres en fonction de la durée et de l'intensité de la sécheresse : la défaillance hydraulique (cadre vert) et la famine carbonée (cadre rouge). L'attaque par des agents biotiques pourraient amplifier ou être amplifiée par l'un ou l'autre de ces phénomènes. Extrait de McDowell *et al.*, (2008).

4.1. Dysfonctionnement de l'appareil conducteur : cavitation, embolie et défaillance hydraulique

Au cours de l'évolution, les arbres ont mis en place un mécanisme de transport de l'eau efficient et peu coûteux, car essentiellement gouverné par des facteurs exogènes. Les vaisseaux du xylème forment des conduits de quelques centimètres à plusieurs mètres de long chez les Angiospermes, pour un diamètre de quelques microns à quelques centaines de microns (Jacobsen *et al.*, 2012). Ces vaisseaux sont reliés par des ponctuations, des pores de l'échelle du micron (Jansen *et al.*, 2018). La pression étant proportionnelle à la force appliquée et inversement proportionnelle à la surface, la très faible surface des vaisseaux conducteurs du xylème implique l'existence de très fortes tensions lorsque l'arbre transpire. Cette tension est exacerbée par la résistance hydrodynamique due à la longueur du chemin hydraulique et la force gravitationnelle qui augmentent avec la hauteur de l'arbre (Koch *et al.*, 2004). Elle est encore plus forte lorsque la disponibilité en eau diminue, ce qui place l'eau dans un état métastable susceptible d'évoluer vers un état gazeux plus stable. Le phénomène de cavitation se produit alors lorsqu'une phase gazeuse sous la forme de bulles de vapeur d'eau et d'air se crée dans la phase liquide, un phénomène pouvant apparaître lorsque la demande évapotranspirative excède le flux d'eau à travers la plante (Fig. 17 ; Tyree *et al.*, 1989 ; Cruiziat *et al.*, 2001 ; Cochard, 2006). Les arbres vivent donc constamment avec un risque de cavitation, ironiquement rappelé dans le rapport du '*Xylem International Meeting IV*' par (Cochard *et al.*, 2019), citant Seth Lloyd (2004) : « *Nothing in life is certain except death, taxes and the second law of thermodynamics*. »

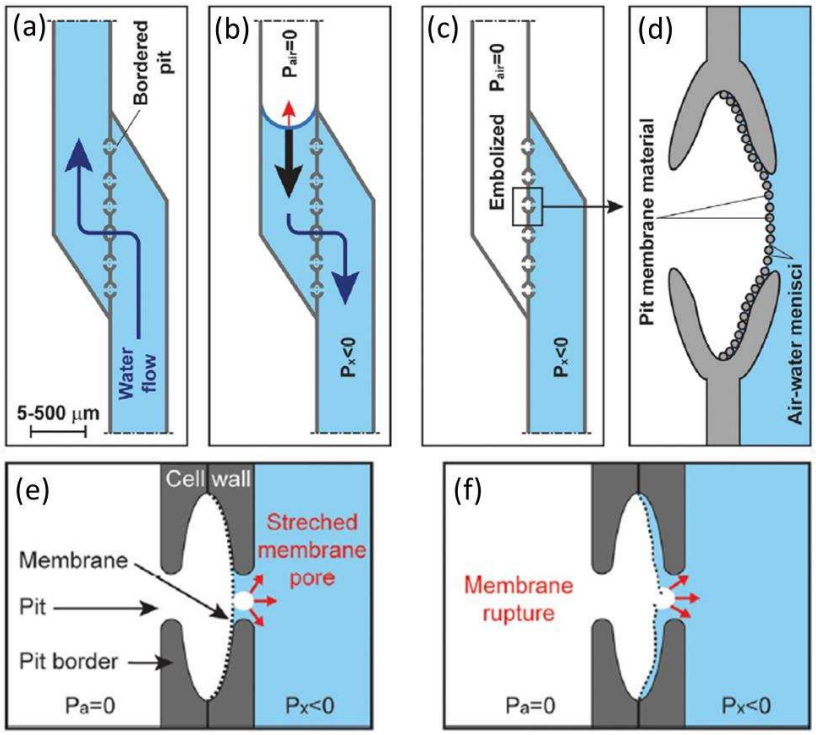


Figure 17 : Représentation schématique de la propagation de l'embolie. Lors de conditions optimales, l'eau circule entre vaisseaux via les ponctuations, qui montrent une certaine résistance à l'eau mais confèrent la sécurité du système hydraulique (a). Lorsqu'un vaisseau s'embolise (b) et est embolisé (c), il devient non-fonctionnel pour le transport de l'eau. L'embolie est contenue grâce aux membranes des ponctuations (d) qui peuvent résister à la tension exercée dans le vaisseau encore fonctionnel (e) mais néanmoins céder sous l'effet d'une trop forte tension (f) entrainant la propagation de l'embolie. Extrait de Venturas *et al.,* (2017).

Au sein d'un même vaisseau et du fait de la tension, la phase gazeuse se propage rapidement en même temps que la phase liquide est chassée vers le vaisseau suivant, du fait de la demande évapotranspirative. Lorsqu'un vaisseau est « plein d'air », il est dit embolisé et la conduction de l'eau est bloquée (Tyree & Sperry 1989 ; Cruiziat *et al.*, 2001 ; Cochard 2006). Ce phénomène apparaît comme le « tendon d'Achille » du transport de l'eau dans les arbres (Cochard *et al.*, 2013). L'apparition de la cavitation a pour origine un phénomène de nucléation de la phase liquide vers la phase gazeuse. La propagation de l'embolie entre vaisseaux conducteurs est reliée aux propriétés des ponctuations, qui définissent la résistance des ménisques à l'interface air-eau (Cochard, 2006 ; Li *et al.*, 2016 ; pour une synthèse sur les structures anatomiques reliée à l'embolie, voir p83-87 de la thèse de S. Levionnois et l'article de Levionnois et al., 2020b ; Jansen *et al.*, 2018). Lorsqu'une trop grande proportion de vaisseaux est embolisée, la conductance hydraulique est fortement diminuée et la tension dans l'appareil conducteur est partagée par un plus faible nombre de vaisseaux. Cette situation peut

engendrer une boucle de rétroaction positive entre l'augmentation de la tension et la perte de conductance hydraulique, appelée '*runaway embolism',* et tel un cercle vicieux, va amplifier le phénomène d'embolie jusqu'à un seuil de perte de conductance hydraulique de non-retour engendrant la mort de la plante par défaillance hydraulique jusqu'à dessiccation des tissus (Tyree & Sperry 1989).

Lors du processus de défaillance hydraulique jusqu'à mortalité, l'embolie va se propager jusqu'à une perte totale de conductance hydraulique (Hammond *et al.*, 2019). Cependant, on considère que le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC) des branches ou des tiges entraînant la mortalité est en moyenne de 88% chez les Angiospermes, avec une très grande variabilité interspécifique, de 60 à 100% (Fig. 18 ; Barigah *et al.*, 2013 ; Urli *et al.*, 2013 ; Li *et al.*, 2016 ; Adams *et al.*, 2017). Toute chose étant égale par ailleurs, les espèces les plus tolérantes à l'embolie pourraient donc supporter de plus forts PLC et auraient donc de plus grandes chances de survie une fois que la disponibilité en eau réaugmente, par exemple au retour des pluies, faisant de la tolérance à l'embolie un mécanisme probablement important dans la résistance à la sécheresse (Volaire 2018 ; Wagner *et al.*, 2019 au Xylem International Meeting). La connaissance de ces seuils reste cependant limitée pour prédire le risque d'évènements de mortalité (Hartmann *et al.*, 2018), en particulier chez les arbres en forêt tropicale humide. Des évènements de mortalité ont fréquemment été attribués à une défaillance hydraulique, ce qui en fait le principal mécanisme physiologique conduisant à la mortalité des arbres à l'échelle globale (Davis *et al.*, 2002 ; Hoffmann *et al.*, 2011 ; Anderegg *et al.*, 2012 ; Anderegg *et al.*, 2013 ; Duan *et al.*, 2013 ; Mitchell *et al.*, 2013 ; Nardini *et al.*, 2013 ; Anderegg *et al.*, 2015 ; Duan *et al.*, 2015 ; Choat *et al.*, 2018 ; Li *et al.*, 2018b ; voir Fig.18 extraite de Adams *et al.*, 2017 pour une méta-analyse).

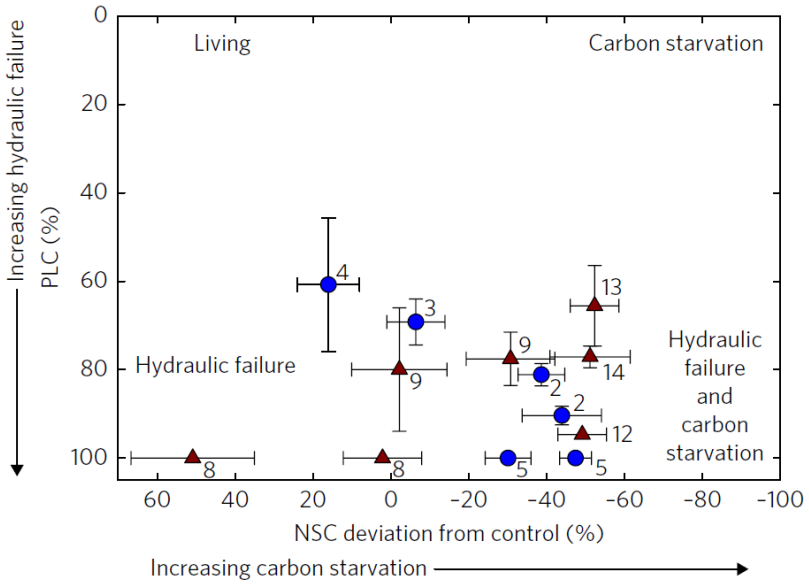


Figure 18 : Réponse physiologique associées à la défaillance hydraulique et à la famine carbonée, définie par le taux de variation du pourcentage de perte de conductance hydraulique des tiges (PLC) et des teneurs en carbohydrates non-structuraux (NSC) d'arbres morts par rapport aux arbres du groupe contrôle pour 13 études. Au moment de la mortalité, les espèces ont une combinaison de forts PLC et de faibles teneurs en NSC ou seulement de forts PLC. Les points bleus représentent des espèces d'Angiospermes et les triangles marrons représentent des espèces de Gymnospermes. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Extrait de Adams *et al.*, (2017).

4.2. Famine carbonée et limitation hydraulique à l'utilisation des réserves carbonées

Les produits carbonés de la photosynthèse peuvent être stockés en grandes quantités par les plantes. Les carbohydrates non-structuraux (NSC) sont constitués de sucres solubles simples ou complexes tels que le glucose, le fructose, l'arabinose, le xylose ou le saccharose et de sucres insolubles comme l'amidon. Les sucres solubles ont de nombreux rôles comme le maintien de l'osmorégulation et du fonctionnement du phloème, le maintien de la respiration. Ils sont aussi le substrat pour la synthèse de composés secondaires pour la défense chimique ou l'échange avec des symbiontes. L'amidon peut être perçu simplement comme un composé physiologiquement inactif, constituant un réservoir de stockage d'énergie, qui peut être remobilisé par la plante pour permettre le maintien de teneurs en sucres solubles nécessaires aux besoins métaboliques (Dietze *et al.*, 2014 ; Hartmann *et al.*, 2016 ; Martínez-Vilalta *et al.*, 2016).

L'hypothèse de famine carbonée implique de longues périodes sans assimilation, qui maintiennent les arbres dans un bilan de carbone négatif, lorsque les besoins métaboliques en C excèdent l'assimilation (Fig. 19). Afin de maintenir les teneurs en sucres solubles nécessaires au métabolisme, ce déséquilibre carboné pourrait entraîner l'utilisation des NSC et une diminution des

teneurs en amidon (Hoch *et al.*, 2003), potentiellement jusqu'à épuisement des réserves. Cela peut aussi engendrer une incapacité à maintenir le fonctionnement carboné, résultant dans la mort de l'individu, par exemple par l'attaque d'agents biotiques si la plante ne peut plus synthétiser de composés secondaires pour sa défense, ou par une interaction de ces processus (Fig. 16 ; McDowell *et al.*, 2008). Cependant, les preuves directes de la mort par famine carbonée manquent toujours à ce jour et les résultats d'expérimentations montrent qu'à la mort, les teneurs en NSC peuvent être très variables, avec soit une augmentation, une diminution ou une absence de changement (Fig. 18 ; Adams *et al.*, 2017). Parmi les études montrant une diminution des teneurs en NSC à mortalité, on retrouve très souvent des teneurs non-nulles (Galiano *et al.*, 2011 ; Galvez *et al.*, 2013 ; Hartmann *et al.*, 2013 ; Hartmann *et al.*, 2013 ; Mitchell *et al.*, 2013 ; Mitchell *et al.*, 2014 ; Sevanto *et al.*, 2014). Une limitation à l'investigation de cette hypothèse est aussi que l'on ne connaît pas la teneur minimale en NSC pour maintenir le métabolisme carboné. Par exemple, Weber *et al.,* (2018) ont montré que des plantules exposées à l'obscurité pouvaient survivre plusieurs semaines avec de très faibles teneurs en NSC, potentiellement grâce à l'utilisation d'autres composés comme les lipides ou les protéines (Fischer *et al.*, 2015), avec des différences interspécifiques marquées. Dans une expérimentation où les plants étaient dans l'obscurité, les teneurs en NSC dans les racines étaient presque nulles à mortalité (< 1% de la masse sèche ; Wiley *et al.*, 2017). Néanmoins, une constante dans les travaux ayant exploré les processus physiologiques de mortalité est le fort pourcentage de perte de conductance hydraulique du xylème des branches ou des tiges, ce qui amène à penser que la défaillance hydraulique est un phénomène ubiquiste dans la mortalité des arbres en condition de sécheresse (Fig. 18 ; Adams *et al.*, 2017).

Les NSC jouant un rôle dans les métabolismes du carbone et de l'eau, une forte réduction de leurs teneurs pourrait causer des dysfonctionnements hydrauliques (Fig. 19 ; McDowell 2011 ; Mitchell *et al.*, 2013 ; Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2017). Un paramètre négligé dans la première formulation de l'hypothèse de famine carbonée est l'impact négatif de la diminution du potentiel hydrique sur le fonctionnement du phloème, par augmentation de la viscosité de la sève élaborée ou par perte de turgescence des tissus (Sevanto, 2014 ; Sevanto *et al.*, 2014 ; Mencuccini *et al.*, 2015 ; Sevanto, 2018). Cette limitation hydraulique peut empêcher le transport de NSC dans la plante et causer la mort de la plante par famine carbonée, du fait de l'inaccessibilité des réserves entraînant une trop forte diminution du potentiel osmotique et une perte de turgescence des cellules (Fig. 19 ; Sala *et al.*, 2010 ; McDowell 2011). À ma connaissance, au moins deux études ont montré l'importance de cette limitation dans la mortalité d'espèces d'arbres (Hartmann *et al.*, 2013a ; Sevanto *et al.*, 2014). De plus, l'impossibilité à transporter les NSC depuis des organes de stockage vers le reste de la plante peut entraîner la mortalité par différents mécanismes dans différents organes. Par exemple, Hartmann *et*

al., (2013ab) ont montré que les tissus aériens peuvent mourir par défaillance hydraulique, alors que les tissus souterrains peuvent mourir par famine carbonée due à une limitation hydraulique. Le processus de limitation hydraulique à la redistribution des NSC lie le dysfonctionnement de l'appareil conducteur à la famine carbonée et implique de raisonner à la fois en termes de fonctionnement hydraulique et carboné pour mieux comprendre les processus de mortalité des plantes. Néanmoins, du fait du rôle métabolique important des sucres solubles, la cause finale de mortalité est probablement la défaillance hydraulique (Sala *et al.*, 2010 ; Mcdowell *et al.*, 2010 ; Sevanto 2014, 2018 ; Sevanto *et al.*, 2014).

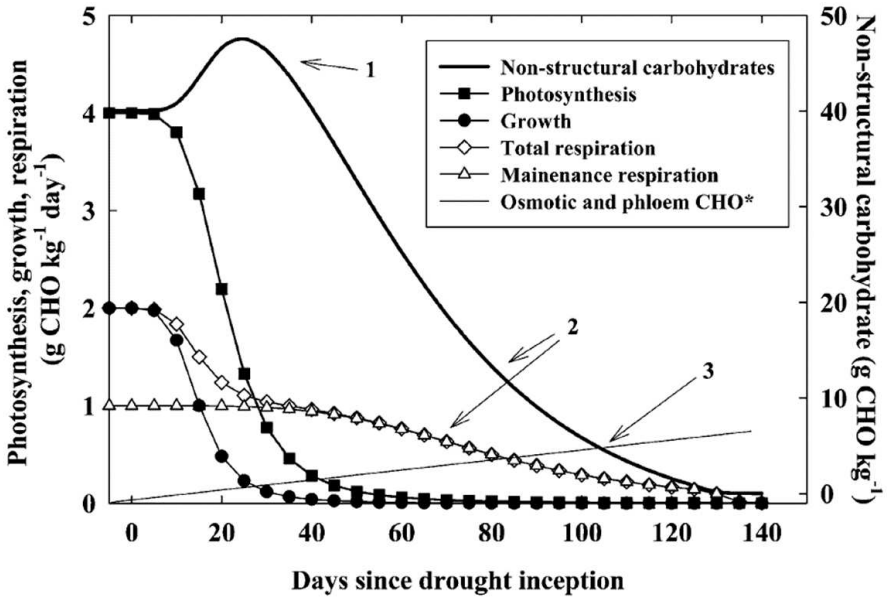


Figure 19 : Simulation des effets possibles d'une sécheresse prolongée sur l'évolution des teneurs en carbohydrates non-structuraux (CHO), de la croissance, de la photosynthèse et de la respiration. La croissance est le mécanisme le plus sensible, suivi de la photosynthèse puis de la respiration. L'asynchronie entre croissance et photosynthèse induit une augmentation des teneurs en CHO (flèche 1). Ces teneurs diminuent à partir du moment où le taux d'assimilation carboné est plus faible que celui de la respiration (flèche 2). La concentration en osmolytes nécessaires pour le maintien du potentiel osmotique augmente avec l'intensité du stress. L'intersection entre cette droite et celle des teneurs en NSC est un seuil hypothétique entraînant la mortalité due à une limitation hydraulique entraînent une incapacité à utiliser les réserves. Extrait de McDowell (2011).

4.3. Approche séquentielle du fonctionnement hydraulique en réponse à la sécheresse

En période de sécheresse, la réponse des arbres est donc largement gouvernée par leur fonctionnement hydraulique. Dans cette partie, je présente une chronologie « type » de la réponse des arbres à la sécheresse, des premiers effets résultant d'une diminution de la disponibilité en eau du sol jusqu'au point de dessication entraînant la mort. Lors d'une diminution de la disponibilité en eau du sol, la tension dans la plante augmente (i.e. diminution du potentiel hydrique) ce qui va entraîner une cascade de réponses déterminées par des seuils physiologiques. Ces réponses sont a priori indépendantes du temps, mais c'est in fine le temps de dessiccation de la plante et la durée de la sécheresse qui vont déterminer le risque de mortalité (Choat *et al.* 2018).

Une des premières réponses au niveau du fonctionnement hydraulique est une diminution des pertes en eau au travers d'une diminution de la transpiration, du fait de la fermeture stomatique, le principal mécanisme contrôlant les variations du statut hydrique (Martin-StPaul *et al.*, 2017). La fermeture stomatique entraîne une très forte diminution de la conductance hydraulique des feuilles, principalement contrôlée par le compartiment extra-xylémien (Scoffoni & Sack 2017 ; Scoffoni *et al.*, 2017a).

Une fois les stomates fermés, il est possible que le potentiel hydrique continue tout de même de diminuer via les pertes résiduelles au travers de la cuticule des feuilles (Duursma *et al.*, 2019) et de l'écorce (Wolfe, 2020), bien que la cinétique de diminution du potentiel hydrique soit très fortement diminuée. Des évènements de cavitation se produisent ensuite à des potentiels hydriques plus négatifs, entraînant l'embolie des vaisseaux conducteurs (Fig. 20). Les plantes sont des organismes fortement compartimentés, et du fait du gradient de potentiels hydriques, notamment à cause d'une plus forte résistance hydraulique au niveau des feuilles que dans les branches, l'embolie se propage généralement d'abord dans les organes les plus distaux, d'après l'hypothèse de segmentation hydraulique (Zimmermann, 1983). De plus, les feuilles sont aussi généralement plus vulnérables à l'embolie que les organes plus pérennes, d'après l'hypothèse de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Tyree & Ewers 1991 ; Tyree & Zimmermann 2002). L'embolie se propage ensuite dans les branches puis le tronc, jusqu'à ce que le pourcentage de perte de conductance limite pour la survie soit atteint et que le système vasculaire entre dans un processus irréversible de '*runaway embolism*', causant la mort.

Une telle séquence de potentiels hydriques clés a été mise en évidence par Bartlett *et al.,* (2016) dans une méta-analyse globale sur plus de 300 espèces (Fig. 21), par la suite complétée par Trueba *et al.,* (2019). Cependant, aucune espèce amazonienne n'y figurait.

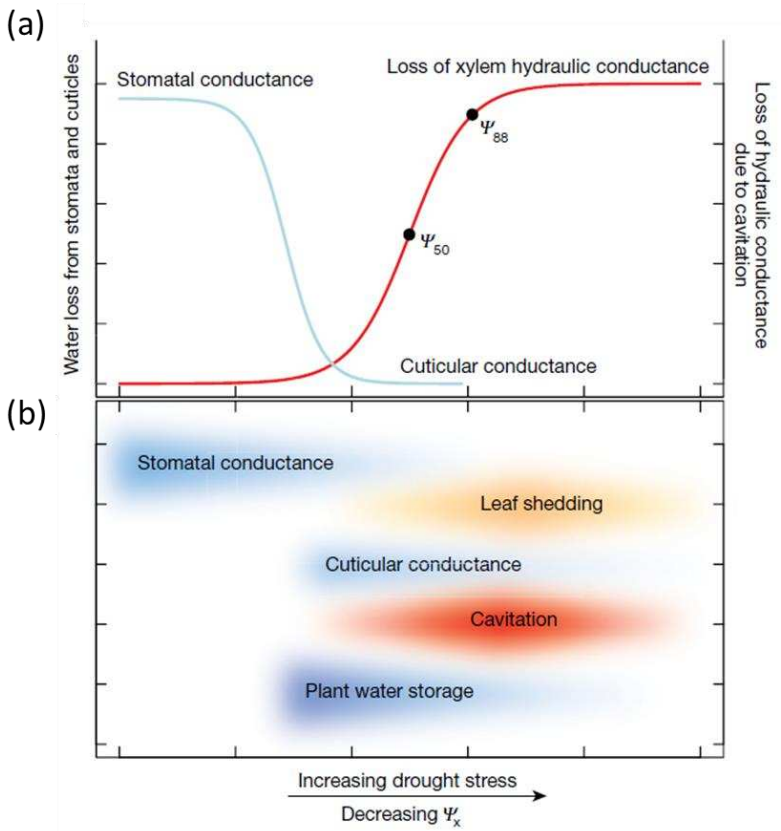


Figure 20 : Représentation schématique des différentes phases de réponse à la sécheresse en fonction de la diminution du potentiel hydrique. (a) Lors de la première phase de déshydratation, les stomates se ferment ce qui diminue fortement les pertes en eau et retarde la diminution du potentiel hydrique (courbe bleue). Après fermeture stomatique, les pertes en eau résiduelle se font via la conductance minimum foliaire. À partir d'un seuil de potentiel hydrique critique, la multiplication des évènements de cavitation entraîne une propagation rapide de l'embolie dans le xylème et entraîne une perte de conductance hydraulique (courbe rouge). (b) Amplitude et synchronisation des processus important dans la réponse à la sécheresse (i.e. conductance stomatique, utilisation de l'eau stockée, conductance minimum foliaire, évènements de cavitation, défoliation). Extrait de Choat *et al.*, (2018).

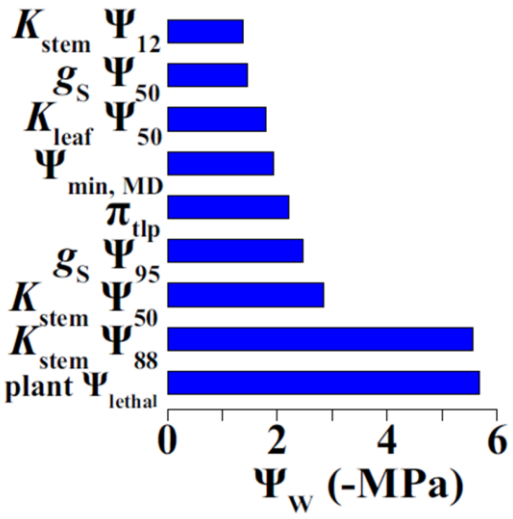


Figure 21 : Séquence de potentiels hydriques clés lors de la déshydratation compilée à l'échelle globale. La séquence comprend les potentiels hydriques entraînant la perte de 12, 50 et 88% de la conductance de la tige ($K_{stem}\Psi_{12}$, $K_{stem}\Psi_{50}$ et $K_{stem}\Psi_{88}$), la perte de 50% de la conductance hydraulique des feuilles ($K_{leaf}P_{50}$), la perte de 50 et de 95% de la conductance stomatique ($g_s\Psi_{50}$ et $g_s\Psi_{95}$), le potentiel hydrique minimum (Ψ_{min}), le potentiel hydrique de perte de turgescence des cellules des feuilles (π_{tlp}) et le potentiel hydrique seuil pour la survie (plantΨ_{lethal}). Chaque barre représente la moyenne de chaque trait. Extrait de Bartlett *et al.*, (2016).

4.4. Dynamique des NSC en période de sécheresse pour des arbres de forêt tropicale humide

En période de sécheresse, le premier mécanisme impacté par une diminution du potentiel hydrique est généralement la croissance cellulaire et la formation des tissus, qui dépend du maintien de la turgescence des cellules (Fig. 19 ; Ishii *et al.*, 2008 ; Muller *et al.*, 2011). La considération que la croissance ne serait pas limitée par la disponibilité en carbone mais plutôt par celle en eau est majeure pour comprendre la dynamique du métabolisme carboné en période de sécheresse (Körner, 2003 ; Korner, 2015). La conductance stomatique et l'assimilation sont moins sensibles à une diminution du potentiel hydrique que la croissance (Körner, 2003 ; Korner, 2015 ; Fatichi *et al.*, 2014). Cette situation peut créer une asynchronie entre source (i.e. l'assimilation photosynthétique) et puits de C (i.e. la croissance et la respiration). Une plus forte diminution relative de la croissance par rapport à l'assimilation peut entraîner une accumulation passive de NSC (Fig. 19 ; Muller *et al.*, 2011 ; Hartmann & Trumbore 2016). C'est généralement ce qui est observé hors période de croissance. Mais lors de périodes de croissance, on observe généralement une diminution des teneurs en NSC (McDowell 2011 ; Martinez-Vilalta *et al.*, 2016).

En forêt tropicale humide, ce phénomène a été montré pour des grands arbres avec un maintien, voire une accumulation des teneurs en NSC lors d'épisodes de sécheresse saisonnière

(Würth *et al.*, 2005 en forêt tropicale sèche ; Rowland *et al.*, 2015), voire même lors de sécheresses de forte intensité dans des expérimentations d'exclusion des pluies (Rowland *et al.*, 2015) ou lors d'évènements El-Niño (Dickman *et al.*, 2019). De manière similaire, dans une expérimentation contrôlée sur des plantules de forêt tropicale humide soumises à un arrêt de l'arrosage, O'Brien *et al.,* (2014) et O'Brien *et al.,* (2015) ont mis en évidence une accumulation de NSC associée à une forte diminution de la croissance. Cependant, les plantules soumises à un arrosage peu fréquent ont partiellement utilisé leurs stocks de NSC en maintenant une croissance plus élevée, puis ont re-accumulé des NSC avec l'augmentation de l'intensité de la sécheresse, attribué à un arrêt de la croissance. Ces résultats suggèrent que le maintien de larges stocks de NSC est priorisé dans les stratégies d'allocation du carbone en réponse à la sécheresse, mais pas nécessairement lorsque la disponibilité en eau est élevée.

D'après ces études, on peut donc faire l'hypothèse que pour des plantules d'arbres de forêt tropicale humide, lors d'un épisode de sécheresse de forte intensité, la mortalité pourrait survenir par défaillance hydraulique seule associée à une accumulation de NSC ou une combinaison de défaillance hydraulique et de limitation hydraulique à l'utilisation des NSC associée à une accumulation d'amidon et un épuisement des teneurs en sucres solubles (Sala *et al.*, 2010). En revanche, dans des conditions de diminution de la fréquence des pluies sur une longue période, le processus de mortalité pourrait, dans un premier temps, être largement dominé par la famine carbonée due à l'épuisement des réserves si le pourcentage de perte de conductance hydraulique reste relativement faible, et ce, pour des espèces dont la croissance est relativement insensible à une diminution modérée de la teneur en eau (Mitchell *et al.*, 2014 ; O'Brien *et al.*, 2020). Dans un second temps, la défaillance hydraulique serait la cause finale de mortalité (Dai *et al.*, 2018 ; Sevanto, 2018).

4.5. Causes physiologiques de la mortalité en forêt tropicale humide

Pour les arbres de forêt tropicale humide, peu d'études ont directement et convenablement testé la prévalence de la défaillance hydraulique et/ou de la famine carbonée, mais certaines permettent de dégager des tendances. Dans une expérimentation de sécheresse en conditions contrôlées à Bornéo, O'Brien *et al.*, (2014) ont rejeté l'hypothèse de famine carbonée pour expliquer la mortalité des plantules, en présumant que les individus ayant survécu le plus longtemps ont plutôt mieux évité les effets de la défaillance hydraulique, sans pour autant mesurer ou estimer le pourcentage de perte de conductance hydraulique. Kursar *et al.,* (2009) ont montré, pour des plantules d'arbres de forêt tropicale humide au Panama, que l'amplitude de PLC proche de la mortalité, lorsque 25-50% des feuilles sont nécrosées, peut varier de 60 à 95%, pour une moyenne d'environ 80%, ce qui corrobore les résultats obtenus pour d'autres biomes (Adams *et al.*, 2017). Cependant, les auteurs

n'ont pas évalué le rôle des NSC. Pour des arbres de canopée dans une expérimentation d'exclusion des pluies, Metcalfe *et al.,* (2010) ont observé une augmentation de la respiration et une diminution de la productivité primaire nette et ont fait l'hypothèse que la mortalité pourrait être due à la famine carbonée, mais ils n'ont pas mesuré les teneurs en NSC. Cependant, sur le même site, Rowland *et al.*, (2015) ont conclu qu'en l'absence de modification de la dynamique des NSC par rapport aux arbres des parcelles sans exclusion de pluie, que la mortalité observée était due à une défaillance hydraulique. Cependant, de forts niveaux de PLC ont aussi été observés dans les arbres des parcelles sans exclusion, ce qui questionne la validité de leurs mesures (Torres-Ruiz *et al.*, 2016). De plus, pour d'autres espèces en forêt tropicale humide hors Amazonie, l'existence d'un risque de défaillance hydraulique *in natura* a semblé faible (Choat *et al.*, 2012 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2016), ce qui laisse à penser que la défaillance hydraulique pourrait être un phénomène rare, survenant lors de sécheresses particulièrement intenses (Cochard & Delzon, 2013). C'est peut-être aussi le cas pour des arbres en forêt tropicale humide. Cependant, compte tenu du faible nombre d'études, en particulier en Amazonie et en particulier lors de sécheresses de forte intensité, ainsi que l'absence d'études testant cette hypothèse de manière adéquate, cette affirmation reste à démontrer.

5. Diversité des stratégies de résistance à la sécheresse et mécanismes associés

Dans cette partie, je présente dans un premier temps les traits que l'on sait ou que l'on pense reliés à la résistance à la sécheresse, en insistant sur la pertinence de les mesurer et de les associer pour caractériser la résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide. La perte de conductance hydraulique due à l'embolie des vaisseaux conducteurs du xylème étant le principal processus physiologique entraînant la mortalité en période de sécheresse (Adams *et al.*, 2017), j'ai décidé d'introduire d'abord ce que l'on sait de la résistance à l'embolie, en particulier en forêt tropicale humide, puis de présenter différentes caractéristiques, principalement physiologiques, permettant aux arbres d'éviter la propagation de l'embolie jusqu'à un seuil létal. Dans un deuxième temps, j'introduis le caractère multidimensionnel des stratégies de résistance à la sécheresse et leur diversité.

5.1. Traits de résistance à la sécheresse

5.1.1. Résistance à l'embolie des branches

La capacité des plantes à résister à l'embolie est une caractéristique majeure permettant la survie (Brodribb 2017 ; Choat *et al.*, 2018). On estime la résistance à l'embolie par la construction de courbes de vulnérabilité qui décrivent l'évolution du pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC) en fonction de la diminution du potentiel hydrique, le plus souvent selon une courbe sigmoïdale (Fig. 20a ; Cochard *et al.*, 2013). Une métrique très fréquemment employée pour estimer la résistance à l'embolie est le potentiel hydrique entraînant 50% de perte de conductance hydraulique de la tige ($P50_{stem}$; MPa). Le potentiel hydrique entraînant 88% de PLC est aussi utilisé comme estimateur du potentiel hydrique létal (P_{leth}), un seuil espèce-spécifique. Une autre métrique souvent utilisé est $P12_{stem}$, le potentiel hydrique induisant 12% d'embolie dans la tige, et qui correspond au seuil à partir duquel une propagation rapide de l'embolie surviendrait (Meinzer *et al.*, 2009), selon une pente décrivant cette vitesse (Pammenter *et al.*, 1998 ; a_x ; $\%MPa^{-1}$; Delzon *et al.*, 2010).

À l'échelle globale, $P50_{stem}$ varie de valeurs très peu négatives jusqu'à -18.8 MPa pour une population de *Callitris tuberculata* d'Australie (Maherali *et al.*, 2004 ; Choat *et al.*, 2012 ; Larter *et al.*, 2015). La variabilité de $P50_{stem}$ est liée au climat, et l'on retrouve généralement les espèces les plus résistantes à l'embolie dans des environnements plus xériques, alors que les plus vulnérables occupent plutôt des environnements mésiques (Fig. 22 ; Brodribb *et al.*, 1999 ; Maherali *et al.*, 2004 ; Choat *et al.*, 2012 ; Pittermann *et al.*, 2012 ; Trueba *et al.*, 2017 ; Oliveira *et al.*, 2019). En effet, plusieurs études ont montré que la distribution actuelle des espèces est le résultat d'une pression de sélection du climat sur la résistance à l'embolie (Maherali *et al.*, 2004 ; Pittermann *et al.*, 2012 ; Larter *et al.*, 2017 ; McAdam *et al.*, 2018).

Dans des expérimentations en conditions contrôlées, il a été montré que le taux de mortalité était relié au PLC des tiges chez le peuplier et le hêtre (Barigah *et al.*, 2013), et que parmi 8 espèces d'*Eucalyptus* les espèces les plus résistantes à l'embolie avaient un temps de dessiccation plus long (Blackman *et al.*, 2019). De plus, une méta-analyse à l'échelle globale a montré que $P50_{stem}$ était un déterminant majeur du risque de mortalité (Anderegg *et al.*, 2016).

Une méta-analyse à l'échelle globale rassemblant des valeurs de $P50_{stem}$ pour 480 espèces, dont 75 de forêts tropicales humides, conclut que la variabilité intra-biome de $P50_{stem}$ y est la plus faible (Fig. 22 ; Choat *et al.*, 2012). Cependant, aucune donnée n'était disponible pour des arbres en Amazonie. Depuis cette méta-analyse, plusieurs études ont mesuré la résistance à l'embolie pour des espèces amazoniennes, pour un nombre d'espèces qui reste limité : 18 arbres de 11 espèces dans Rowland *et al.*, (2015) et Powell *et al.,* (2017). De plus, ces travaux ont été critiqués sur les bases de la méthodologie employée, qui pourrait être à l'origine d'artefacts de mesure et surestimer la vulnérabilité des espèces à vaisseaux longs (Cochard *et al.*, 2013, Torres-Ruiz *et al.*, 2016), ce qui pourrait être le cas pour une étude récente en Guyane sur 14 espèces d'arbres de canopée (Santiago *et al.*, 2018 ; voir la partie 2.3. du Matériels et Méthodes des expérimentations en serre). Plus récemment, une équipe brésilienne a publié des valeurs de résistance à l'embolie sur un grand nombre d'espèces en utilisant une nouvelle méthode (Pereira *et al.*, 2016) couvrant une amplitude de -0.6 à -5.0 MPa (Brum *et al.*, 2018a ; Barros *et al.*, 2019 ; Oliveira *et al.*, 2019 ; Bittencourt *et al.*, 2020 ; Fontes *et al.*, 2020) ; elle montre que ces espèces n'ont pas toujours une faible résistance à l'embolie.

À l'échelle locale en forêt tropicale humide, il a été montré que les espèces distribuées le long d'un gradient hydro-topographique montraient des différences de $P50_{stem}$, celles occupant les sommets de colline étant plus résistantes à l'embolie que celles présentes dans des environnements avec une plus grande disponibilité en eau (Brum *et al.*, 2018a ; Oliveira *et al*., 2018 ; Fontes *et al.*, 2020). De plus, les espèces présentes sur un site avec un climat plus saisonnier étaient plus résistantes à l'embolie que celles présentes sur un site avec une saison sèche moins intense (Barros et *al.*, 2019). Trueba *et al*., (2017) ont montré que l'abondance relative des espèces en forêt tropicale humide de Nouvelle-Calédonie était reliée à leur résistance à l'embolie, les plus résistantes ayant pu coloniser d'autres habitats. Cependant, les variations de $P50_{stem}$ ente habitats étaient aussi reliées à des variations de température dues à des différences d'altitude entre les espèces étudiées, mais pas à des différences de pluviométrie. À ma connaissance, il n'existe pas d'autre étude ayant relié la distribution des espèces ou le risque de mortalité des arbres de forêt tropicale humide sur un gradient de disponibilité en eau à une échelle régionale.

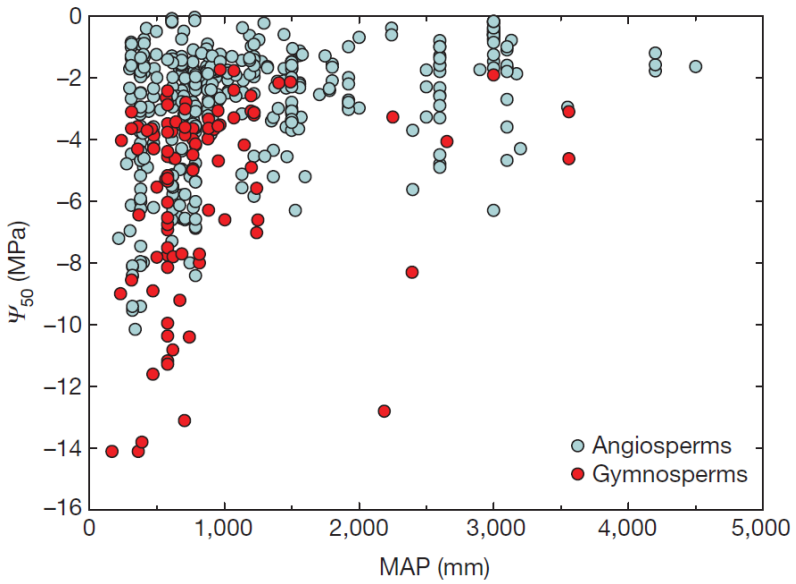


Figure 22 : Variations de la résistance à l'embolie des branches (Ψ_{50}) en fonction de la pluviométrie annuelle (MAP) à l'échelle globale pour 384 espèces d'Angiospermes (bleu clair) et 96 espèces de Gymnospermes (rouge). Extrait de Choat *et al.*, (2012).

5.1.2. Fermeture stomatique et perte de turgescence

L'ouverture stomatique contrôle les variations de la transpiration (Farquhar *et al.*, 1982). La fermeture stomatique intervient souvent dans une faible gamme de potentiels hydriques (Brodribb *et al.*, 2003 ; Li *et al.*, 2018). Elle précède toujours la propagation de l'embolie et représente le principal mécanisme contrôlant les variations du statut hydrique en évitant que le potentiel hydrique du xylème n'atteigne un seuil qui entraînerait une embolie des vaisseaux conducteurs (Tyree & Sperry 1988 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017). Le potentiel hydrique induisant la fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) correspond généralement au point de perte de turgescence des cellules des feuilles entraînant le flétrissement (Brodribb & Holbrook, 2003 ; Bartlett *et al.*, 2016 ; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2016 ; P_{tlp} ; MPa ; Martin-StPaul *et al.*, 2017), qui dépend de la concentration en osmolytes des cellules (Bartlett, Scoffoni, & Sack, 2012). En effet, le degré d'ouverture stomatique dépend de la turgescence des cellules de garde (Fig. 23 ; Buckley, 2005). Des signaux chimiques pourraient aussi être déterminants dans la réponse de la conductance stomatique via la production d'acide abscissique, produit majoritairement dans les feuilles (McAdam *et al.*, 2016 ; McAdam *et al.*, 2018). Certaines études montrent que P_{tlp} intervient à un potentiel hydrique moins négatif que P_{close} (Brodribb *et al.*, 2003 ; Creek *et al.*, 2018 ; Li *et al.*, 2018), mais représentent une assez faible proportion des études publiées. P_{tlp} étant bien plus facile et rapide à mesurer que P_{close}, P_{tlp} est souvent utilisé comme un estimateur de P_{close} (e.g. Martin-StPaul *et al.*, 2017).

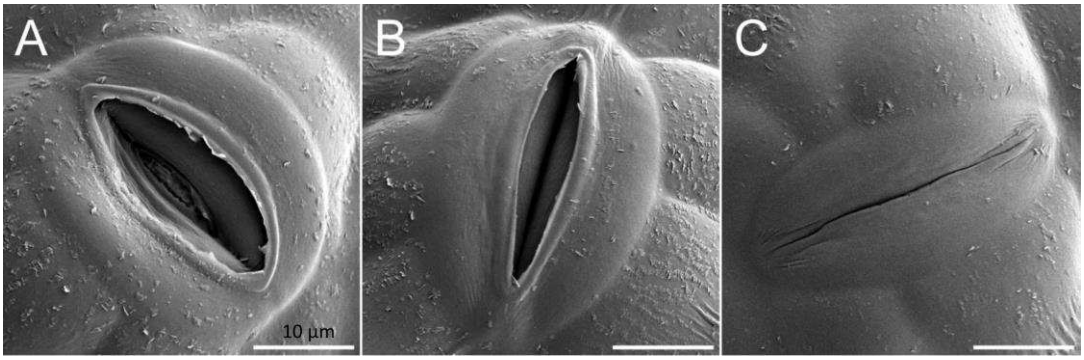


Figure 23 : Images de stomates à différents degrés d'ouverture sur la surface abaxiale d'une feuille de vigne (*Vitis vinifera*), obtenue par cryomicroscopie électronique à balayage à différents grossissements. Extrait de Dayer *et al.*, (2020).

Les espèces pouvant maintenir la turgescence des cellules des feuilles en période de sécheresse ont la capacité de maintenir les échanges gazeux et la croissance plus longtemps (Tyree *et al.*, 1982). Dans une méta-analyse, Bartlett, Sack & Scoffoni (2012) ont montré qu'à l'échelle inter-biomes, P_{tlp} variait fortement, de -0.4 à -4.3 MPa, et était fortement corrélée à la disponibilité en eau, ce qui a par la suite été montré sur un fort gradient d'aridité en Chine (Zhu *et al.*, 2018). Pour des arbres de forêt tropicale humide, cette gamme était de - 0.9 à -2.6 MPa, ce qui représente le biome avec les valeurs de P_{tlp} les moins négatives. Mais cette étude ne prenait pas en compte d'espèces amazoniennes. Dans une seconde méta-analyse, Bartlett *et al.,* (2014) ont montré que P_{tlp} pouvait avoir une réponse plastique à des variations saisonnières de disponibilité en eau, mais cette étude ne comprenait pas non plus d'arbres de forêt tropicale humide. Les arbres de forêt tropicale humide en Guyane semblent avoir des valeurs de P_{tlp} plus négatives, de -1.4 à -3.2 MPa (Maréchaux *et al.*, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019). D'ailleurs, aucun ajustement osmotique n'a été observé pour des arbres de forêt tropicale humide en Guyane (Maréchaux *et al.*, 2017) ou au Brésil (Binks *et al.*, 2016a) lors de la saison sèche. En revanche, Binks *et al.*, (2016a) et Inoue *et al.*, (2017) ont montré une réponse plastique de P_{tlp} dans des expérimentations d'exclusion des pluies simulant une sécheresse saisonnière de plus forte intensité, principalement pour les espèces les plus vulnérables à la sécheresse (Binks *et al.*, 2016a). Maréchaux *et al.*, (2018) ont pu montrer pour des arbres de forêt tropicale humide en Guyane que ce trait à l'échelle foliaire pouvait aussi expliquer une partie de la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche, les arbres les plus sensibles ayant des valeurs de P_{tlp} moins négatives. Sur la base de cette littérature, P_{tlp} semble donc être un bon estimateur de la capacité des arbres à maintenir un fonctionnement optimal lors de sécheresses modérées, même si la relation directe entre P_{tlp} et P_{leth} reste à explorer (Baltzer *et al.*, 2008 ; Delzon, 2015).

5.1.3. Conductance foliaire minimum et conductance de l'écorce

Même après fermeture stomatique complète, les plantes continuent de perdre de l'eau à travers les cuticules des feuilles et les stomates dont la fermeture n'est pas complète, ce qui permet d'expliquer pourquoi le potentiel hydrique minimum saisonnier est parfois plus négatif que le potentiel hydrique de fermeture stomatique (Bartlett *et al.*, 2016). La somme de ces pertes en eau résiduelles est appelée la conductance foliaire minimum (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}), qui bien qu'étant très inférieure à la conductance stomatique, peut varier d'environ 1 à 20 mmol m^{-2} s^{-1} au sein des Angiospermes (Fig. 24a ; Duursma *et al.*, 2019). Les pertes en eau après fermeture stomatique dépendent fortement de g_{min}, qui détermine le temps de dessiccation de tiges excisées (Gleason *et al.*, 2014) et théoriquement le temps entre la fermeture stomatique et le potentiel hydrique seuil pour la survie (i.e. le temps de dessiccation ; Fig. 24b ; Blackman *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Duursma *et al.*, 2019 ; Machado *et al.*, 2020). Cependant, pour 8 espèces d'Eucalyptus, aucune relation n'a été observée entre le temps de dessiccation et g_{min} (Blackman *et al.*, 2019). Une raison possible serait que g_{min} peut varier en fonction des conditions de croissance (Duursma *et al.*, 2019) et de température (Billon *et al.*, 2020). Cette dernière considération a amené Cochard (2019) à supposer l'existence d'un mécanisme pouvant engendrer une situation de '*runaway embolism*' dû à une transition de phase au niveau de la cuticule lors d'épisodes de sécheresses édaphiques combinées à de fortes températures, qui engendrerait une forte augmentation de la perméabilité de la cuticule. Une meilleure compréhension des liens entre g_{min} et la résistance à la sécheresse semble donc importante pour prédire au mieux la réponse des plantes à la sécheresse. À ce jour, et à ma connaissance, aucune étude n'a démontré un lien entre g_{min} et le temps de dessiccation autre que d'un point de vue théorique, et aucune donnée n'existe pour des arbres de forêt tropicale humide, du moins en amont de cette thèse.

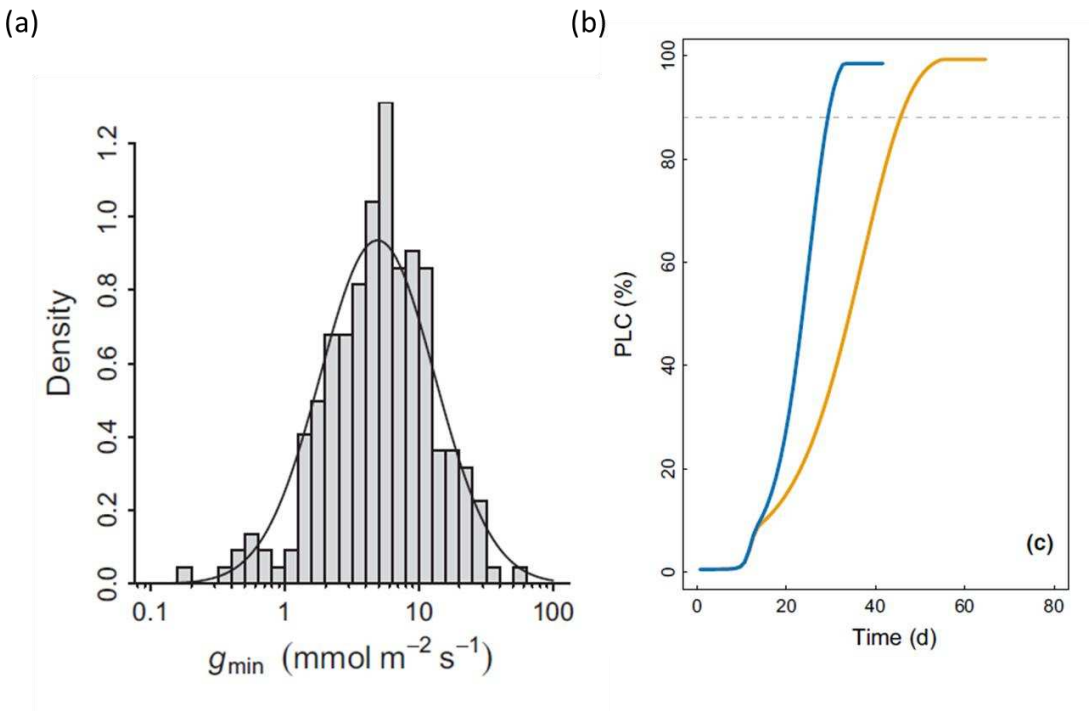


Figure 24 : (a) Distribution des valeurs de conductance minimum (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) pour 221 espèces compilées dans une méta-analyse et (b) modélisation des variations de la perte de conductance hydraulique de la tige jusqu'au seuil de mortalité (ligne tiretée) pour des espèces avec différentes valeurs de g_{min} (bleu, 4 mmol m^{-2} s^{-1} ; jaune, 2 mmol m^{-2} s^{-1}). Extrait de Duursma *et al.*, (2019).

Les pertes résiduelles en eau sont aussi contrôlées par la conductance de l'écorce (g_{bark}), qui montre des ordres de grandeur similaires à g_{min} (Wolf 2020), mais dont l'importance dans le contrôle des pertes en eau à l'échelle de la plante semble négligeable du fait que l'écorce représente une faible surface comparée à la surface foliaire. Wolf (2020) a trouvé que g_{bark} n'expliquait pas les variations du potentiel hydrique de la tige pour des plantules d'arbres tropicaux sempervirents lors de la saison sèche. Cependant, g_{bark} était déterminant pour expliquer ces variations pour des espèces décidues qui réduisent drastiquement leur surface foliaire. En forêt tropicale humide, où la très grande majorité des espèces sont sempervirentes, g_{bark} pourrait donc être négligeable. Cependant, ce trait pourrait être important pour des espèces ayant des feuilles plus vulnérables à l'embolie que les tiges, l'embolie totale des feuilles étant un analogue de la défoliation.

5.1.4. Résistance à l'embolie des feuilles

La perte de conductance hydraulique des feuilles due à l'accumulation d'embolie des vaisseaux conducteurs du xylème entraîne une perte de fonctionnalité de la feuille (Brodribb *et al.*, 2016ab). La résistance à l'embolie des feuilles est généralement caractérisée de la même manière que pour la tige en utilisant le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance hydraulique ($P50_{leaf}$; MPa). $P50_{leaf}$ peut varier fortement en fonction de la disponibilité en eau à l'échelle locale (Nardini *et al.*, 2012) ou régionale (Blackman *et al.*, 2012), et les espèces avec un $P50_{leaf}$ plus négatif sont plus tolérantes à la déshydratation, d'après une relation positive entre $P50_{leaf}$ et P_{leth} (Blackman *et al.*, 2010). Cependant, aucune étude n'a montré de lien ente la résistance à l'embolie des feuilles seule et la survie lors d'un épisode de sécheresse.

Si la fermeture stomatique seule entraîne un arrêt temporaire des échanges gazeux, l'embolie des feuilles entraînerait, elle, une perte de fonction a priori irréversible à l'échelle de la feuille en l'absence de 'refilling' sous tension. Plusieurs études ont mis en évidence que la fermeture stomatique survient avant et protège la feuille contre la propagation de l'embolie (Hochberg *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2019 ; Trueba *et al.*, 2019 ; Creek *et al.*, 2020), mais cela ne semble pas toujours être le cas (Nolf *et al.*, 2015). De plus, les espèces avec une plus forte résistance à l'embolie des feuilles ont des potentiels de fermeture stomatique plus négatifs (Li *et al.*, 2019), et il semblerait que ces deux traits peuvent montrer une réponse plastique au cours de la saison sèche en s'ajustant de concert (Sorek *et al.*, 2020). On peut donc faire l'hypothèse que la résistance à l'embolie des feuilles permet en ce sens de maximiser la productivité en période de sécheresse ainsi que sur le plus long terme, en participant à préserver la fonctionnalité des feuilles et en évitant le coût en C associé à la production de nouvelles feuilles si celles-ci sont embolisées. A ce jour, aucune étude n'a mesuré la résistance à l'embolie des feuilles d'arbres de forêt tropicale humide en Amazonie, du moins pas avant cette thèse et celle de S. Levionnois.

5.1.5. Segmentation de vulnérabilité hydraulique

Un autre mécanisme dépendant en partie de la résistance à l'embolie des feuilles pourrait, lui, avoir un effet direct sur la survie. En effet, un défi majeur pour la survie en conditions de sécheresse étant de préserver les branches et les tiges, l'évolution a parfois favorisé le « sacrifice » des feuilles en premier. L'hypothèse de segmentation de vulnérabilité hydraulique prédit que les feuilles sont plus vulnérables à l'embolie que la tige (Tyree & Ewers 1991 ; Tyree & Zimmermann 2002), et que les feuilles agiraient comme un fusible préservant l'intégrité du système hydraulique (Chen *et al.*, 2009, 2010). L'embolie des feuilles aurait pour effet de réduire la demande évapotranspirative et de retarder la propagation de l'embolie dans les organes pérennes. Il existe de nombreux exemples de

segmentation de vulnérabilité hydraulique positive (Hao *et al.*, 2008 ; Chen *et al.*, 2009 ; Johnson *et al.*, 2011, 2016 ; Bucci *et al.*, 2012 ; Nolf *et al.*, 2015 ; Charrier *et al.*, 2016 ; Hochberg *et al.*, 2016 ; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018 ; Skelton *et al.*, 2018 ; Losso *et al.*, 2019 ; Smith-Martin *et al.*, 2020). Cependant, une absence de segmentation (Chen *et al.*, 2009 ; Nolf *et al.*, 2015 ; Skelton *et al.*, 2017a ; Klepsch *et al.*, 2018 ; Skelton *et al.*, 2018 ; Losso *et al.*, 2019 ; Li *et al.*, 2020 ; Smith-Martin *et al.*, 2020) voire une segmentation négative (Klepsch *et al.*, 2018) ont aussi été rapportées (Fig. 25). Il semblerait que Seg_{P50} augmente à l'échelle inter-biome avec le degré d'aridité, les espèces de forêt tropicale humide montrant en moyenne une absence de segmentation, avec toutefois d'importantes variations interspécifiques (de -1.5 à 1.9 MPa ; Zhu *et al.*, 2016). Cependant, cette méta-analyse ne rapportait pas de valeurs pour des espèces amazoniennes. On peut alors se demander si les espèces amazoniennes montrent le même comportement, et si la résistance à l'embolie des feuilles et de la tige est coordonnée.

À ma connaissance, une seule étude a expérimentalement évalué l'importance de la segmentation de vulnérabilité hydraulique dans la résistance à la sécheresse. Blackman *et al.*, (2019) ont mis en évidence que Seg_{P50} était un des paramètres les plus important pour prédire le temps jusqu'à dessiccation de jeunes Eucalyptus en conditions contrôlées. Ceci reste à démontrer, en particulier en Amazonie.

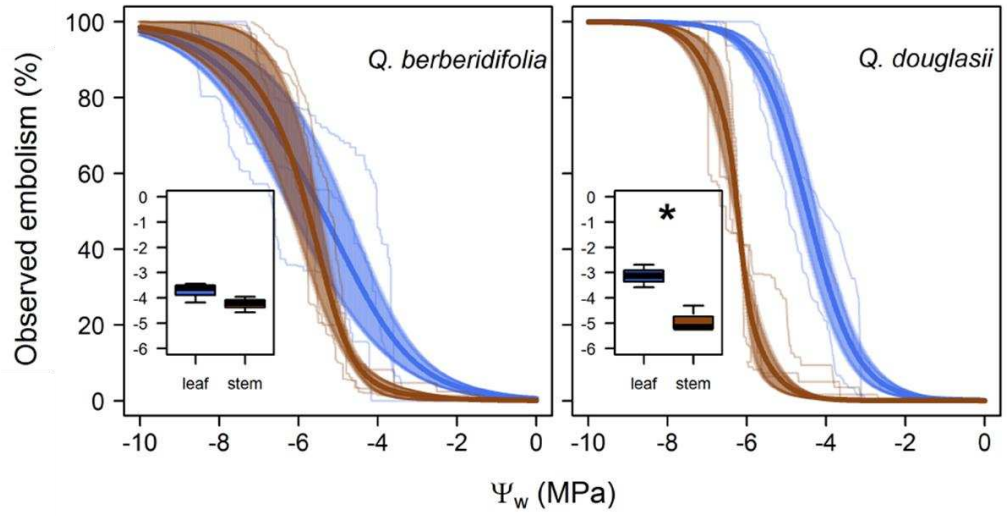


Figure 25 : Segmentation de vulnérabilité hydraulique. Courbe de vulnérabilité à l'embolie montrant le pourcentage de perte de conductance hydraulique (%) en fonction du potentiel hydrique (P_w ; MPa) pour les feuilles et la tige de deux espèces du genre *Quercus*. *Q. berberidifolia* ne présente pas de segmentation de vulnérabilité, les feuilles (bleu) et la tige (marron) perdant 50% de leur conductance hydraulique à un potentiel hydrique similaire. En revanche, *Q. douglasii* est positivement segmentée, c'est-à-dire que les feuilles s'embolisent avant la tige. Extrait de Skelton *et al.*, (2018).

5.1.6. Marges de sécurité hydraulique, fermeture stomatique et résistance à l'embolie

Comme mentionné précédemment, la résistance à l'embolie est un déterminant important de la résistance à la sécheresse, mais ce trait pris seul ne véhicule pas d'information sur le risque de mortalité par défaillance hydraulique. Un risque peut être mesuré comme la probabilité de l'occurrence d'un danger qui dépend de l'exposition à ce danger. En ce sens, les marges de sécurité hydrauliques (HSM ; MPa) sont très informatives sur le risque de mortalité des arbres (Delzon & Cochard, 2014). On peut définir les HSM de différentes manières. La plus couramment utilisée est calculée comme la différence entre le potentiel hydrique minimum qu'expérience une plante (P_{min}) et différents seuils de pourcentage de perte de conductance hydraulique, le plus souvent $P50_{stem}$ ($HSMP50_{stem}$; Fig. 26). Les plantes avec les HSM les plus élevées seraient moins à risque de défaillance hydraulique. La première mention de la marge de sécurité hydraulique comme un trait à part entière a été faite par Meinzer *et al.*, (2009), même si cette notion est présente depuis Tyree & Sperry (1988). Cette HSM peut aussi être exprimée selon la différence entre P_{min} et $P88_{stem}$, ce qui aurait plus de sens d'un point de vue du risque de mortalité pour des Angiospermes.

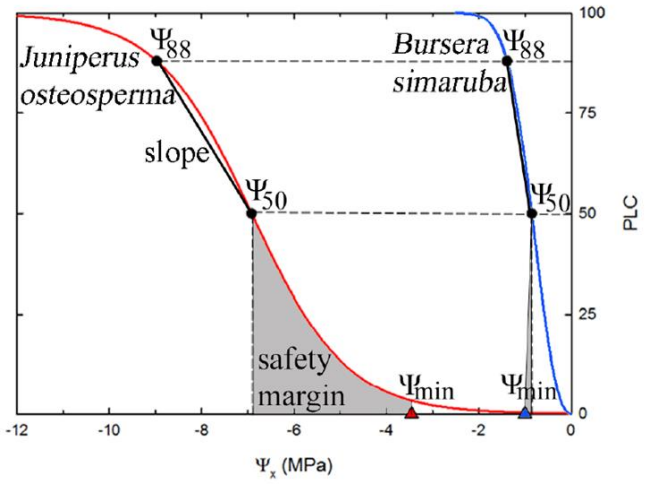


Figure 26 : Courbe de vulnérabilité à l'embolie montrant le pourcentage de perte de conductance hydraulique de la tige (PLC ; %) en fonction du potentiel hydrique (P_x ; MPa). Les courbes sont montrées pour *Bursera simaruba*, une espèce de forêt tropicale humide relativement vulnérable à l'embolie (bleu) et *Juniperus osteosperma*, une espèce de forêt sèche relativement résistante à l'embolie (rouge). Les points montrent le potentiel hydrique associé à 50% et 88% de PLC (P_{50} et P_{88}) pour chaque espèce. La différence entre P_{50} et P_{88} est plus faible pour *B. simaruba* du fait de la plus forte pente de la courbe. Les valeurs de potentiel hydrique minimum (P_{min}) sont indiquées par des triangles et la différence entre P_{min} et P_{50}, représente la marge de sécurité hydraulique (aire grisée), une métrique représentant la sécurité hydraulique, qui est plus grande pour *J. osteosperma*. Extrait de Choat *et al.*, (2012).

Le potentiel hydrique minimum étant influencé par de nombreux facteurs, principalement environnementaux, tels que la texture du sol, la profondeur d'extraction de l'eau des racines, le climat et la régulation stomatique (Bhaskar & Ackerly, 2006), cette HSM est un bon estimateur du risque de défaillance hydraulique à l'échelle de l'individu ou d'une localité. Plusieurs études ont montré que c'était aussi le cas à l'échelle globale. Choat *et al.*, (2012) ont ainsi montré que les valeurs d'HSM convergeaient entre biomes, révélant un risque hydraulique partagé par une majorité d'espèces d'arbres (Fig. 27). Cependant, la marge entre P_{min} et $P88_{stem}$ était toutefois d'environ 2 MPa pour les Angiospermes, suggérant que la mort par défaillance hydraulique survient seulement lors d'épisodes de sécheresse extrêmes (Delzon & Cochard 2014) et que l'embolie des vaisseaux du xylème n'est pas un phénomène routinier (Cochard & Delzon 2013). De plus, l'amplitude de la HSM est reliée à $P50_{stem}$, et P_{min} et $P50_{stem}$ semblent coordonnés à l'échelle globale (Choat *et al.*, 2012). Cependant, il a été montré que P_{min} et $P50_{stem}$ ont évolué indépendamment entre espèces, ce qui suggère une co-selection par l'environnement de ces deux traits (Sanchez-Martinez *et al.*, 2020). Enfin, Anderegg *et al.*, (2016) ont pu montrer que $HSMP50_{stem}$ était le trait hydraulique permettant le mieux d'expliquer le risque de mortalité d'arbres lors d'évènements de sécheresse à l'échelle globale, de même que (Janssen *et al.*, 2020) pour des espèces Néotropicales, soutenant la pertinence écologique de ce trait (Delzon & Cochard 2014). Entre habitats, Fontes *et al.*, (2020) ont montré que malgré des différences de résistance à l'embolie, les espèces partageaient un même risque d'embolie.

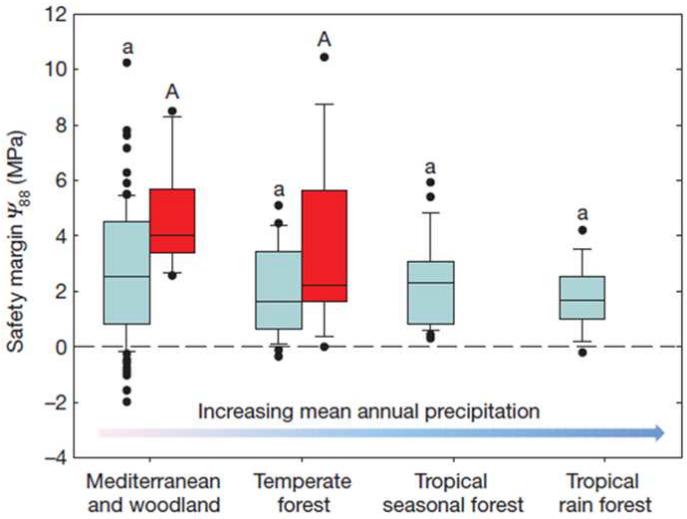


Figure 27 : Marges de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique minimum et celui entraînant 88% de perte de conductance hydraulique de la tige (MPa) pour 222 espèces d'Angiospermes (bleu clair) et de Gymnospermes (rouge) de différents biomes. Extrait de Choat *et al.*, (2012).

Une manière analogue d'exprimer la marge de sécurité hydraulique est la différence entre le potentiel de fermeture stomatique et les différents seuils d'embolie (Fig. 28 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017). La fermeture stomatique étant le principal mécanisme contrôlant les variations du statut hydrique, les espèces avec les plus grandes HSM auraient une plus grande sûreté hydraulique. Cette HSM basée sur P_{close} a été proposée plus récemment que celle basée sur P_{min}, cependant son caractère très fonctionnel semble pertinent pour décrire la résistance à la sécheresse des arbres. En effet, dans une expérimentation en condition contrôlée sur de jeunes arbres, cette HSM était fortement reliée au temps de dessiccation de 8 espèces d'Eucalyptus (Blackman *et al.*, 2019) et lors d'une sécheresse de forte intensité au Costa Rica, les espèces avec de plus faibles HSM étaient les plus à risque de mortalité, la HSM prédisant mieux les taux de mortalité que $P50_{stem}$ seul (Powers *et al.*, 2020).

À résistance à l'embolie équivalente, les espèces dont les stomates se ferment à des potentiels hydriques moins négatifs limiteraient le risque hydraulique, mais limiteraient aussi leur capacité à photosynthétiser. Celles qui ferment leurs stomates à des potentiels hydriques plus négatifs pourraient maintenir leurs échanges gazeux plus longtemps ainsi que la turgescence cellulaire, permettant la croissance foliaire, mais s'exposeraient potentiellement à un risque hydraulique. Une covariation entre P_{close} et $P50_{stem}$ permettrait d'optimiser le compromis entre le maintien de l'assimilation photosynthétique et la limitation des pertes en eau relativement au risque de dommages du système hydraulique. La fermeture stomatique interviendrait alors (juste) avant le seuil de propagation de l'embolie et permettrait d'éviter le '*runaway embolism*' (Tyree *et al.*, 1988 ; Jones & Surtherland, 1991 ; Sperry *et al.*, 2016, 2017 ; Wolf *et al.*, 2016 ; Anderegg *et al.*, 2018a). Les espèces les plus résistantes à l'embolie pourraient ainsi maintenir constants leurs échanges gazeux « plus longtemps » au cours de la période de sécheresse, grâce à leur plus grande capacité à tolérer de faibles potentiels hydriques sans perte de conductance hydraulique. Cependant, cette théorie est de mon point de vue, controversée. Plusieurs méta-analyses récentes ont montré que P_{close} et $P50_{stem}$ covarient pour des valeurs de $P50_{stem}$ supérieures à -6 MPa mais que la fermeture stomatique interviendrait ensuite avant un seuil limite d'environ -3 ± 1.5 MPa, quelle que soit la résistance à l'embolie (Fig. 28 ; Mencuccini *et al.*, 2015 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017). Cela souligne aussi que des espèces qui ferment leurs stomates à des potentiels hydriques peu négatifs ne sont pas nécessairement moins à risque de défaillance hydraulique. La résistance à l'embolie et la fermeture stomatique n'auraient alors pas suivi la même trajectoire évolutive qui aurait eu pour conséquence le maintien des échanges gazeux le plus longtemps possible pendant la sécheresse (Klein 2014 ; Skelton *et al.*, 2015). La sélection d'une plus grande résistance à l'embolie des tiges répondrait avant tout à la nécessité du maintien du statut hydrique et la minimisation du risque de défaillance hydraulique. La variabilité de P_{min} dépendant en partie de P_{close}, l'absence de relation entre P_{close} et $P50_{stem}$ trouvée par Martin-StPaul *et al.*, (2017)

apparait comme conflictuelle avec la relation positive trouvée par Choat *et al.*, (2012) entre P_{min} et $P50_{stem}$. Cependant, on peut voir dans ces différences l'expression d'autres traits hydrauliques comme la conductance foliaire minimum, qui participerait à expliquer les différences entre P_{min} et P_{close}.

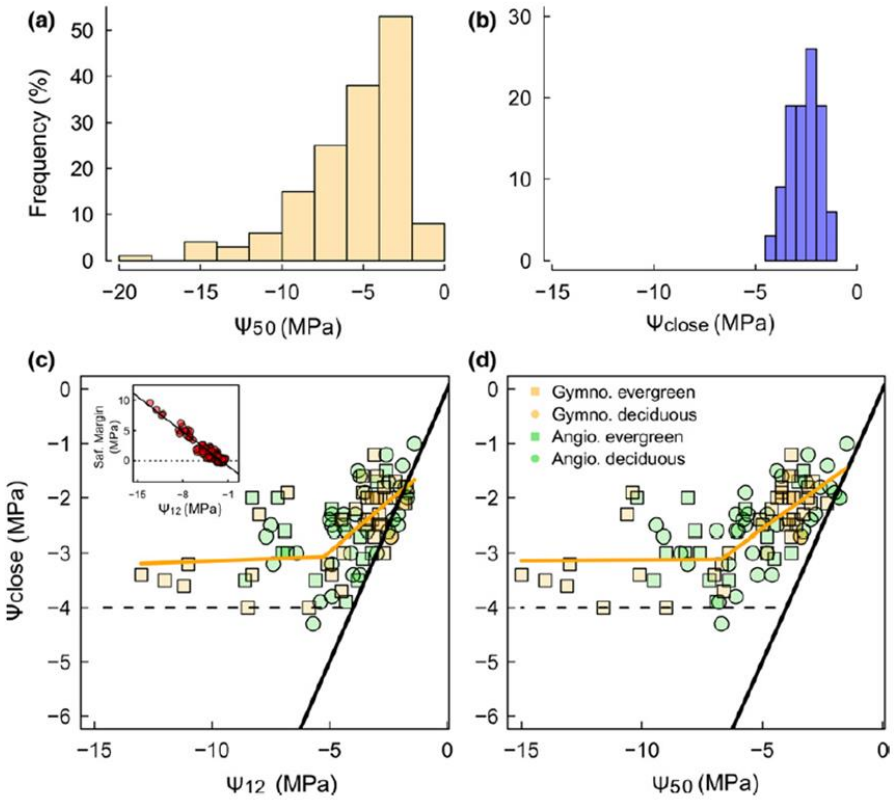


Figure 28 : Amplitude des variations de la résistance à l'embolie des branches (P_{12}, P_{50} ; MPa) et du potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et leur covariation. L'amplitude de variation des valeurs de P_{50} (a) est beaucoup plus forte que celle de P_{close} (b). Les relations segmentées entre P_{12} et P_{close} (c) et entre P_{50} et P_{close} (d) montrent une stabilisation des valeurs de P_{close} à environ -3 MPa (± 1.5 MPa) à des valeurs de P_{50} inférieures à -5.9 MPa et de P_{12} inférieures à -4.2 MPa. Chaque symbole représente une espèce appartenant à différents groupes fonctionnels et taxonomiques (d). La marge de sécurité hydraulique augmente linéairement avec la résistance à l'embolie (c). La ligne 1:1 (ligne continue) et le dernier centile de P_{close} (ligne tiretée) sont représentés. Extrait de Martin-StPaul *et al.*, (2017).

De la même manière qu'avec les branches et les tiges, on peut appliquer ces deux différentes métriques au niveau des feuilles. À partir de la marge de sécurité hydraulique entre P_{min} et la résistance à l'embolie des feuilles estimée avec P_{12leaf}, Skelton *et al.*, (2017a) ont montré que, lors d'une sécheresse de forte intensité, les espèces avec une plus grande HSM_{leaf} ayant développé le moins d'embolie dans les feuilles recouvraient plus rapidement leur capacité d'échanges gazeux. Il a aussi été montré que la HSM entre P_{min} et $P50_{leaf}$ était reliée à P_{tlp} avec les espèces fermant leurs stomates plus tôt ayant de plus grandes HSM (Zhu *et al.*, 2018). Cette même étude a aussi révélé une coordination entre P_{tlp} et $P50_{leaf}$. Cependant, à l'échelle globale, ces deux traits n'étaient pas reliés (Bartlett *et al.*, 2016).

5.1.7. Profondeur d'extraction de l'eau

La biomasse des racines en forêt tropicale humide est généralement concentrée en surface et décroît de manière exponentielle avec la profondeur du sol, avec moins de 10% des racines à plus d'1 m de profondeur (Nepstad *et al.*, 1994 ; Fisher *et al.*, 2007). Cependant, l'existence de sols profonds, qui est une caractéristique partagée par la plupart des sols tropicaux (Fig. 3), leur permettrait aussi d'avoir une grande profondeur d'enracinement et donc d'éviter la déshydratation en période de sécheresse (Stahl *et al.*, 2013b ; Brum *et al.*, 2018a). En effet, on retrouve parfois des racines à plus de 10 m de profondeur (Fig. 29 ; Brum *et al.*, 2018a ; Nepstad *et al.*, 1994). Cette faible part de racines profondes peut néanmoins fortement contribuer à maintenir la transpiration en saison sèche, du fait de l'accès à une plus forte disponibilité en eau (Munoz-Villers *et al.*, 2018), ce qui a été estimé pour environ 30% des arbres de canopée étudiés lors d'une sécheresse de forte intensité en Guyane française (Stahl *et al.*, 2013ab). Stahl et *al.*, (2013b) ont montré que les plus grands arbres extrayaient de l'eau principalement en profondeur et les plus petits arbres montraient une grande variabilité de la source d'eau en saison sèche. Cependant, les plantules ont le plus souvent un système racinaire superficiel et sont donc plus exposées à une sécheresse édaphique en saison sèche (Comita & Engelbrecht, 2014).

Les plantes avec un enracinement superficiel exposées à un déficit en eau du sol en saison sèche montrent des potentiels hydriques plus négatifs (Bhaskar & Ackerly 2006) et peuvent avoir des caractéristiques permettant de tolérer la déshydratation. C'est ce qu'a montré une étude en Amazonie Brésilienne, dans laquelle la profondeur d'extraction de l'eau déterminait la distribution locale d'espèces d'arbres entre habitats sur un gradient hydro-topographique (Brum *et al.*, 2018a). Les espèces en bas-fond, bénéficiant d'une plus forte disponibilité en eau, pourraient avoir de plus faibles profondeurs d'enracinement du fait de l'évitement des contraintes liées à l'engorgement en saison

des pluies, et donc être rapidement exposés à une sécheresse édaphique dans les couches superficielles du sol où se trouveraient la majorité de leurs racines (Christoffersen *et al.*, 2017 ; Brum *et al.*, 2018a). Pour de jeunes plants, on peut faire l'hypothèse qu'*in situ*, les différences de profondeur d'extraction de l'eau sont minimes entre espèces. Cela semble être confirmé par la forte diminution du potentiel hydrique foliaire de base mesuré en saison sèche sur des plantules en *terra firme* et en bas-fond, avec aucun effet de l'habitat sur la variabilité du potentiel hydrique (Fortunel *et al.*, 2020). Ce résultat indique que la disponibilité en eau au niveau des racines peut être faible en saison sèche, quel que soit l'habitat. Dans cette étude à l'échelle interspécifique (Brum *et al.*, 2018a), les auteurs expliquent cette ségrégation de niche par le compromis mis en évidence entre profondeur d'extraction de l'eau et résistance à l'embolie des branches, les espèces avec un enracinement superficiel pouvant mieux tolérer une diminution du potentiel hydrique. De plus, la profondeur d'extraction de l'eau par les racines est susceptible d'expliquer l'existence de seuil de disponibilité en eau du sol au-delà duquel le risque de mortalité augmente fortement pour des arbres de forêt tropicale humide (Meir *et al.*, 2015b).

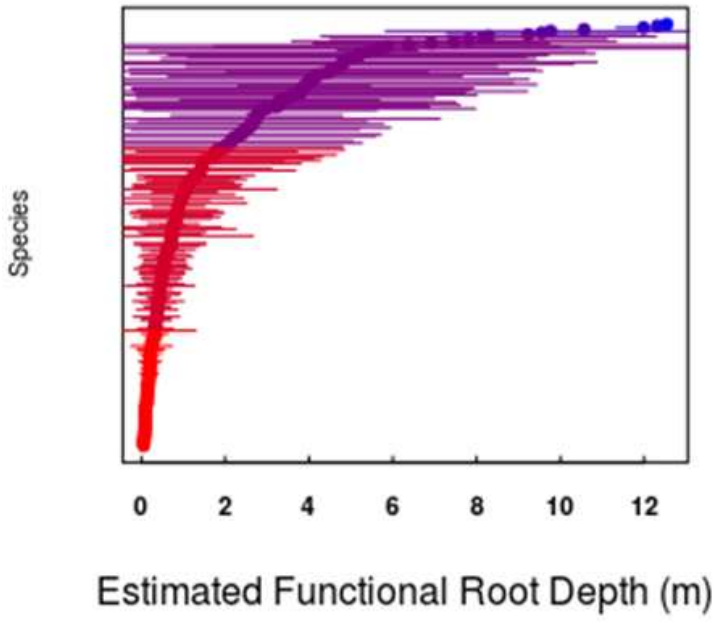


Figure 29 : Estimation de la profondeur d'extraction de l'eau pour des arbres appartenant à 12 espèces de forêt tropicale humide. Les couleurs représentent différents groupes déterminés par clustering. Extrait de Brum *et al.*, (2018).

5.1.8. Stockage de l'eau et capacitance

Les plantes peuvent stocker de l'eau dans différents organes, ce qui est plutôt présent chez des espèces de forêt tropicale sèche dans le biome tropical (Comita & Engelbrecht 2014). Contrairement à cette tendance, Markesteijn *et al.,* (2009) ont trouvé que les espèces de forêt tropicale humide stockaient plus d'eau que celles de forêts sèches. Plus que la quantité d'eau stockée, c'est la capacité des arbres à utiliser cette eau qui semble importante. La capacitance, définie comme le ratio entre la quantité d'eau mobilisée par unité de pression, est une composante importante de la dynamique du transport de l'eau dans les plantes et peut jouer le rôle de tampon dans les fluctuations journalières de la transpiration (jusqu'à 30% ; Meinzer *et al.*, 2003 ; Oliva Carrasco *et al.*, 2015), les espèces avec une plus forte capacitance pouvant maintenir un potentiel hydrique moins négatif (Meinzer *et al.*, 2008, 2009). En période de sécheresse, ces réservoirs peuvent même contribuer à hauteur de 2/3 de la quantité d'eau transpirée (Betsch *et al.*, 2011). Certaines études montrent un compromis entre la capacitance et la résistance à l'embolie (Meinzer *et al.*, 2008, 2009), mais cette tendance ne semble pas toujours s'appliquer à des arbres de forêt tropicale humide (Santiago *et al.*, 2018 ; van der Sande *et al.*, 2019), potentiellement du fait du faible compromis entre efficience et sécurité hydraulique, en particulier dans les tropiques humides (Liu *et al.*, 2020).

5.1.9. Réserves carbonées

Les carbohydrates non-structuraux (NSC), présents dans les plantes sous forme de sucres solubles et d'amidon, occupent plusieurs fonctions (voir 4.2.). Les NSC jouant un rôle dans les métabolismes du carbone et de l'eau, une forte réduction de leurs teneurs pourrait causer des dysfonctionnements hydrauliques (Mitchell *et al.*, 2014 ; Hartmann 2015 ; Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2017). De fortes teneurs en NSC pourraient donc être avantageuses pour la survie lors d'épisodes de sécheresse prolongées. O'Brien *et al.*, (2014) ont montré au niveau intra- et interspécifique, que la mortalité de plantules d'arbres de forêt tropicale humide avec les plus fortes teneurs en NSC était retardée, attribuant cet effet à un meilleur maintien des potentiels hydriques (Fig. 30). Comme présenté plus haut dans cette introduction, la capacité des arbres à utiliser ces réserves est elle aussi déterminante (Sala *et al.*, 2010). O'brien *et al.*, (2015) ont trouvé que les espèces avec les plus fortes teneurs en NSC avant la sécheresse avaient une plus faible réduction de la croissance lors d'une sécheresse intense, suggérant un compromis entre stockage et croissance en période de déficit en eau.

Un compromis entre teneurs en NSC et résistance à l'embolie a parfois été observé. Il est souvent attribué à la grande capacité des espèces les plus vulnérables à l'embolie à réparer leurs vaisseaux embolisés, la plus grande teneur en sucres solubles dans les parenchymes favorisant osmotiquement le « retour » de l'eau (Zwieniecki *et al.*, 2009 ; Nardini *et al.*, 2011 ; Meinzer *et al.*,

2013 ; Ogasa *et al.*, 2013 ; Tomasella *et al.*, 2020 ; Chen *et al.*, 2020). Cependant, l'existence de ce mécanisme du '*refilling*' lorsque le xylème des tiges est sous tension est loin de faire consensus, du fait de nombreux artefacts de mesure potentiellement présents dans la détermination du degré d'embolie du xylème (Choat *et al.*, 2010 ; Brodersen *et al.*, 2013 ; Wheeler *et al.*, 2013 ; voir partie 2.3. du Matériels et Méthodes des expérimentations en serre ; Martin-StPaul *et al.*, 2014 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2014 ; Cochard *et al.*, 2015 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2017). L'hypothèse de l'existence d'une stratégie de maintien des potentiels hydriques (O'Brien *et al.*, 2014) est alors plus probable que celle d'un '*refilling*' des vaisseaux embolisés (Cochard & Delzon 2013). De ce fait, un lien mécaniste entre teneurs en NSC et 'refilling' est largement réfuté.

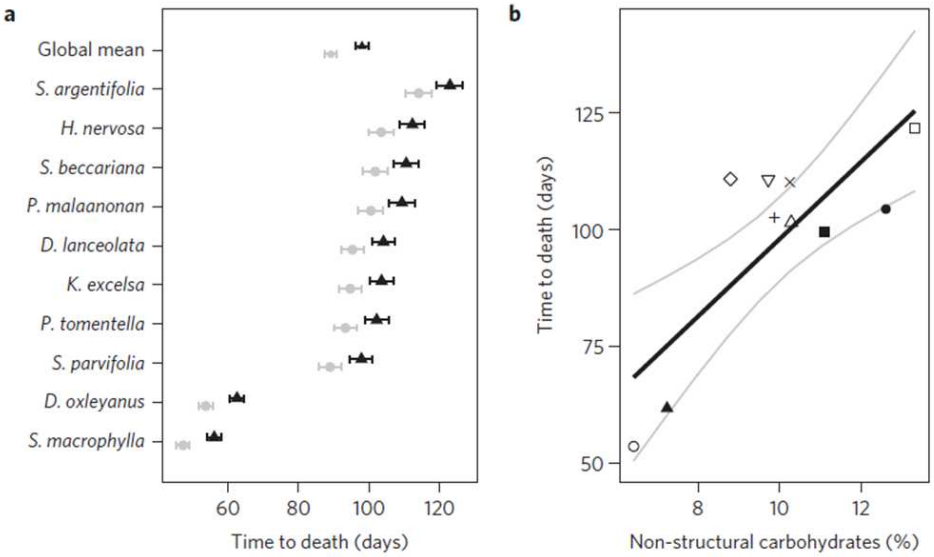


Figure 30 : (a) Temps jusqu'à mortalité (jours) en conditions de sécheresse pour des plantules avec de fortes (triangles noirs) et de faibles (triangles gris) teneur en NSC pour 10 espèces d'arbres de forêt tropicale humide à Bornéo. (b) Temps jusqu'à mortalité (jours) en fonction de la teneurs en NSC avant le début de la sécheresse. Un symbole représente une espèce. Extrait de O'Brien *et al.*, (2014).

Un autre mécanisme proposé serait que les sucres solubles jouent un rôle dans la synthèse de surfactants, ce qui participerait à stabiliser les nano-bulles de gaz responsables de la propagation de l'embolie (Schenk *et al.*, 2017), conférant ainsi une plus grande résistance à l'embolie chez le peuplier (De Baerdemaeker *et al.*, 2017). Contrairement aux hypothèses avancées plus haut, l'existence de ce mécanisme suggère que les teneurs en sucres solubles sont positivement reliées à la résistance à l'embolie. On sait cependant que la récupération de la conductance hydraulique peut advenir par pression positive qui induirait un 'refilling', ce qui a été mis en évidence chez certaines espèces

tempérées (e.g. des genres *Fagus, Acer, Betula, Salix, Alnus, Juglans, Populus*) mais très peu pour des plantes tropicales autres que des bambous et des lianes (Schenk, Jansen & Hölttä, 2020). Néanmoins, la récupération de la conductance hydraulique dépend principalement de la croissance secondaire et la formation de nouveau vaisseaux conducteurs (Brodribb & Cochard 2009 ; Brodribb *et al.*, 2010 ; Choat *et al.*, 2019 ; Hammond *et al.*, 2019), ce qui représente un coût non-négligeable pour la plante (Lu *et al.*, 2010 ; Urli *et al.*, 2013 ; Trugman *et al.*, 2018). Trugman *et al.*, (2018) ont mis en évidence que l'allocation de C post-sécheresse était déterminante pour la survie et la formation de nouveaux tissus et que le nombre d'années nécessaires pour retrouver un fonctionnement pré-sécheresse augmentait avec la taille de l'arbre. Cette contribution pourrait être majeure pour expliquer la plus forte mortalité des grands arbres, dont la plus grande vulnérabilité hydraulique présumée a été remise en cause (Bittencourt *et al.*, 2020). Certaines espèces peuvent aussi produire des rejets à partir des racines (Lu *et al.*, 2010 ; Urli *et al.*, 2013). En ce sens, et en l'absence de feuilles pouvant assimiler du C dû à la sécheresse, l'existence de grandes teneurs en NSC stockés pourrait être déterminante dans la résilience à la sécheresse, même après une perte de 60 à 100% de la conductance hydraulique de la tige. L'accumulation de NSC peut donc être vue à la fois comme une stratégie de tolérance, en abaissant le point de perte de turgescence, mais aussi comme une stratégie d'évitement, en retardant la diminution du potentiel hydrique ou une stratégie permettant la résilience après une sécheresse.

Les travaux ayant investigué le rôle des NSC dans la réponse à la sécheresse pour des arbres de forêt tropicale humide sont peu nombreux (O'brien *et al.*, 2014, 2015, 2020 ; Rowland *et al.*, 2015 ; Dickman *et al.*, 2019). Parmi ces travaux, aucun n'a testé directement et en même temps la prévalence des différents processus de mortalité. Si la défaillance hydraulique est a priori la cause principale de mortalité, l'importance des NSC dans les stratégies de résistance à la sécheresse des arbres de forêt tropicale humide reste à explorer.

5.1.10. Traits morphologiques

Densité du bois

Une plus forte densité du bois des tiges a été associée à la distribution des espèces sur un gradient de disponibilité en eau (Markesteijn *et al.*, 2009 ; Markesteijn *et al.*, 2011a) et à un plus long temps de survie en conditions de sécheresse au stade plantules (Poorter *et al.*, 2008). Pour des arbres de canopée, une faible densité du bois est aussi associée à un plus fort risque de mortalité (Phillips *et al.*, 2009 ; Kraft *et al.*, 2010 ; Phillips *et al.*, 2010 ; Feldpausch *et al.*, 2016 ; Greenwood *et al.*, 2017). Une forte densité du bois est souvent associée à un faible taux de croissance, lui-même associé à une plus courte durée de vie, ce qui peut participer à expliquer les tendances observées de mortalité (Ouédraogo *et al.*, 2013). Malgré le manque d'explications mécanistes, la densité du bois des tiges chez

des espèces d'arbres tropicaux est parfois reliée à la résistance à l'embolie (Markesteijn *et al.*, 2011a ; van der Sande *et al.*, 2019), mais ce n'est pas une relation qui semble robuste pour des arbres de canopée de forêt tropicale humide. En effet, une méta-analyse à l'échelle des Néotropiques a montré une absence de relation entre densité du bois et résistance à l'embolie pour les espèces d'arbres de forêt tropicale humide (Janssen *et al.*, 2020). La densité du bois pourrait donc plutôt dépendre de la tolérance à l'ombre et au niveau anatomique par des caractéristiques reliées aux fibres (Poorter *et al.*, 2010).

Masse surfacique des feuilles

La masse surfacique des feuilles (LMA) représente la biomasse investie dans la feuille par unité de surface. Elle est la résultante d'un compromis entre interception lumineuse et durée de vie des feuilles (Poorter *et al.*, 2009). Les espèces décidues ont donc généralement un plus faible LMA (Markesteijn & Poorter 2009), lequel pourrait donc être associé à une stratégie d'évitement de la sécheresse si les feuilles sont « sacrifiées » lors de saison sèche. Mais des feuilles avec un LMA élevé pourraient aussi être moins sensibles aux pertes en eau et avoir une plus forte efficience d'utilisation de l'eau (Wu *et al.*, 2020). Cependant, le LMA ne semble pas être relié à la tolérance des feuilles à la dessication (Bartlett *et al.*, 2012 ; Maréchaux *et al.*, 2015, 2019), même si des contre-exemples existent dans certains jeux de données où les espèces avec les plus forts LMA avaient aussi un P_{tlp} plus négatif (Medeiros *et al.*, 2018 ; Zhu *et al.*, 2018).

Surface foliaire

Il a été suggéré que la surface moyenne des feuilles était reliée à la distribution des espèces sur un gradient de disponibilité en eau (Markesteijn & Poorter 2009), les espèces avec de plus petites feuilles étant trouvées en général dans des environnements plus arides. La surface d'une feuille est aussi un prédicteur de la distribution d'arbres de canopée sur un gradient hydro-topographique sur le site de Paracou et de la sensibilité de la croissance à la sécheresse (Chapitre 8 de la thèse de Sébastien Levionnois). Les petites feuilles ont une plus petite couche limite permettant une dissipation de chaleur via la transpiration plus efficace que les plus grandes (Michaletz *et al.*, 2016 ; Drake *et al.*, 2018). A surface foliaire totale équivalente, les espèces à petites feuilles auraient besoin de moins d'eau pour la thermorégulation, ce qui traduirait une plus forte efficience d'utilisation de l'eau. De manière additionnelle, elles auraient moins le besoin de limiter les pertes en eau et pourraient fermer leurs stomates à des potentiels hydriques plus négatifs.

5.2. Diversité des stratégies et des mécanismes physiologiques associés

La distribution des espèces le long de gradients environnementaux dépend en partie de filtrages environnementaux lorsque des facteurs abiotiques empêchent l'établissement ou la persistance d'espèces dans une localité (Paine *et al.*, 2011 ; Baraloto *et al.*, 2012 ; Kraft *et al.*, 2015). Pour des arbres de forêt tropicale humide, cette distribution à l'échelle régionale (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017a) ou locale (Allie *et al.*, 2015) dépend en partie de la disponibilité en eau du sol et de la capacité de résistance des espèces à la sécheresse (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017b ; Brum *et al.*, 2018a ; Barros *et al.*, 2019). La disponibilité en eau représente donc une dimension importante dans la caractérisation des niches écologiques occupées par les espèces d'arbres en forêt tropicale humide (Hutchinson, 1957). Si l'on prend pour exemple un graphique qui décrirait l'abondance relative d'une espèce en fonction de la disponibilité en eau du sol en saison sèche, l'abondance relative des arbres au sein d'une espèce peut suivre une loi normale : elle atteint un optimum dans des conditions permettant un certain potentiel hydrique pour lequel les échanges gazeux sont maximisés tout en évitant l'embolie des vaisseaux conducteurs (Sperry *et al.*, 2017), et décroît lorsqu'on s'en éloigne jusqu'à un seuil où leur persistance n'est plus possible. Passé cette limite de distribution, les individus sont exclus de la population, par exemple s'ils meurent par défaillance hydraulique, s'ils ne sont pas assez compétitifs ou ne peuvent pas se reproduire (Fig. 31). Les arbres, tout comme d'autres plantes et êtres vivants, possèdent des mécanismes que l'on pourrait qualifier de « conservateurs », permettant d'éviter le changement des conditions optimales via des processus d'acclimatation à l'échelle de l'individu ou de la population (i.e. adaptation ; Bateson, 1979) en réponse aux conditions du milieu. Pour un arbre, on peut alors postuler que ces mécanismes ont pour effet de minimiser l'écart entre leur potentiel hydrique en saison sèche et le potentiel hydrique optimal, leur permettant d'éviter la défaillance hydraulique.

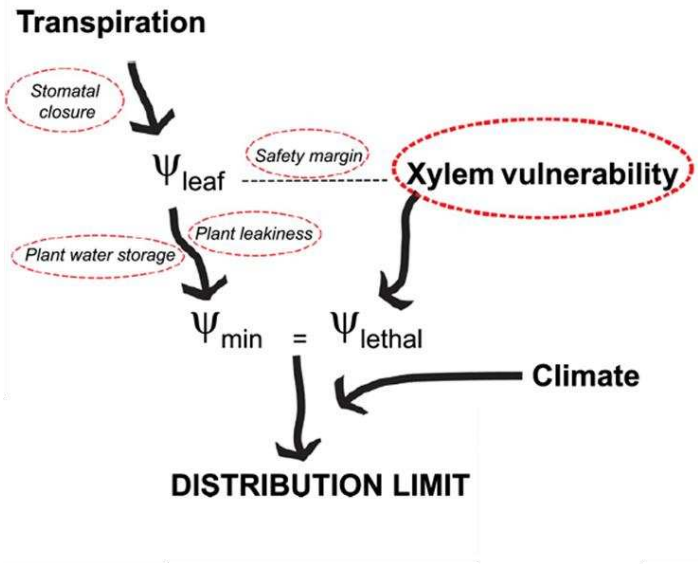


Figure 31 : Liens entre traits mécanistes, le climat et la limite de distribution des espèces. L'importance relative de ces traits détermine le temps nécessaire entre l'absence de précipitations et la mort des individus par défaillance hydraulique, lorsque le potentiel hydrique atteint le potentiel seuil pour la survie. Le climat, en particulier les précipitations et l'évapotranspiration, et le fonctionnement hydraulique des espèces déterminent donc où elles peuvent persister. Extrait de Brodribb (2017).

Plusieurs traits permettent de caractériser les mécanismes conférant la capacité des espèces à résister à la sécheresse, qui, combinés, vont permettre de définir les stratégies des espèces (Fig. 31). L'efficacité des stratégies peut varier en fonction du contexte (e.g. climat, nature de la sécheresse) mais aussi de manière « absolue », c'est-à-dire que certaines espèces sont simplement plus résistantes à la sécheresse que d'autres dans un environnement donné et auront une plus grande probabilité de survie. Ces stratégies peuvent aussi varier entre stades ontogénétiques qui ne sont pas exposés aux mêmes contraintes. Les plantules sont exposées à une faible irradiance et ont leurs racines dans les horizons superficiels du sol, ce qui peut entraîner une exposition à une sécheresse édaphique tôt dans la saison sèche. Les arbres de canopée ont une grande surface foliaire, reçoivent une forte irradiance et sont de ce fait exposés à une forte demande évapotranspirative. Cependant, ils peuvent avoir la capacité de puiser de l'eau en profondeur grâce à un système racinaire plus profond que les plantules. On peut donc postuler qu'au cours de l'ontogénie, les stratégies au sein d'une espèce varient.

Les stratégies de tolérance ont souvent été opposées à celles d'évitement, avec parfois la mise en lumière de compromis entre les deux (Larcher, 2003). Cependant, la très grande majorité des plantes terrestres vasculaires ont des racines, des stomates, des cuticules, des tissus spécialisés pour la conduction de l'eau et toutes peuvent tolérer un certain degré de pertes en eau et partagent donc ces stratégies. Les différences interspécifiques de résistance à la sécheresse sont le résultat de

l'efficacité et de l'expression de différents mécanismes et de leur combinaison (Comita & Engelbrecht 2014). De plus, des niveaux similaires de résistance à la sécheresse peuvent être atteints via différentes stratégies (Pivovaroff *et al.*, 2016 ; Väänänen *et al.*, 2020) et la sélection d'un ensemble de traits conférant la résistance à la sécheresse opère à l'échelle de l'organisme entier, c'est-à-dire à travers plusieurs organes (Meinzer *et al.*, 2010). Certaines caractéristiques peuvent être exprimées à différentes échelles temporelles, telles que la fermeture stomatique et l'utilisation des NSC. En effet, compte tenu de changements de l'environnement (i.e. lumière, température, humidité de l'air, disponibilité en eau), les plantes doivent opérer à différentes échelles de temps et sont un système dynamique qui doit s'ajuster pour répondre à des contraintes très variées à l'échelle d'une heure, d'une journée, d'une saison, jusqu'à plusieurs siècles. Il semble donc nécessaire de prendre en compte le caractère multidimensionnel de la résistance à la sécheresse au niveau fonctionnel, dans l'espace et dans le temps.

Plusieurs études ont mis en lumière des traits et/ou des associations de traits permettant d'expliquer la distribution des espèces (Brum *et al.*, 2018a ; Oliveira *et al.*, 2019 ; Barros *et al.*, 2019 ; Fontes *et al.*, 2020). D'autres études ont identifié des traits permettant de maximiser la survie en période de sécheresse (O'Brien *et al.*, 2014). Cependant, des études combinant une diversité de traits mécanistes permettant d'avoir une vue plus holistique de la diversité des stratégies de résistance à la sécheresse (Mitchell *et al.*, 2013 ; e.g. Blackman *et al.*, 2019) manquent pour des espèces de forêt tropicale humide amazoniennes.

6. Structure de la thèse

6.2. Objectifs et démarche

Mon travail de recherche s'insère dans une dynamique planétaire autour du domaine de l'écologie, dans le but de mieux comprendre les effets passés, présents et futurs des changements globaux sur l'écosphère, en particulier ceux associés au dérèglement climatique. Dans ce contexte, j'ai choisi d'étudier les arbres de forêt tropicale humide avec une approche d'écologie fonctionnelle. L'objectif global de ma thèse est d'augmenter notre champ des connaissances et d'améliorer notre compréhension de la diversité interspécifique des stratégies de résistance à la sécheresse et des mécanismes, principalement physiologiques sous-jacents, pour des arbres de forêt tropicale humide. Mon intention a été que ce travail ait différentes portées.

La principale est très théorique et relève d'une meilleure compréhension du fonctionnement, principalement hydraulique mais aussi carboné, des arbres de forêt tropicale humide, dans une perspective de réponse et de résistance à la sécheresse. L'étude de nombreuses caractéristiques connues ou présumées comme déterminantes dans la résistance à la sécheresse répond au besoin d'appréhender les stratégies comme un ensemble de mécanismes qui opèrent à l'échelle de l'individu. Dans une vision matérielle des choses, la « chose en soi » (i.e. le fonctionnement « réel » des arbres), n'est pas atteignable, et l'image subjective que l'on s'en fait dépend principalement de ce que l'on peut mesurer. Cela est bien traduit par les expressions « *the map is not the territory* » (« La carte n'est pas le territoire » ; Korzybski, 1958), qui peut aussi être formulé comme « *the menu is not the meal* » (« Le menu n'est pas le repas » ; Allan Watts) et que l'on retrouve dans *La Trahison des images* (René Magritte). Dans ce sens, la mesure de traits mécanistes (ou '*process traits'*) permettant de définir clairement des fonctions physiologiques, semble être une approche efficiente pour élaborer la meilleure « carte » possible. L'étude des arbres à l'échelle interspécifique a pour objectif de couvrir un large spectre afin de caractériser la diversité fonctionnelle de ces mécanismes à l'échelle de la communauté. Une interrogation majeure est celle de la vulnérabilité des communautés d'arbres dans un contexte d'augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse. Les forêts tropicales humides étant très diverses aussi bien d'un point de vue spécifique que fonctionnel, il est d'autant plus primordial de caractériser la variabilité interspécifique dans la vulnérabilité des arbres ainsi que dans les mécanismes physiologiques qui la sous-tendent. Dans ce travail, les arbres ont été étudiés à plusieurs niveaux. Je me suis intéressé à leur fonctionnement soit au niveau de l'organe (i.e. feuilles, branche, tige/tronc), soit au niveau de l'individu, en prenant en compte l'écologie des espèces. En termes d'échelle temporelle, je me suis posé des questions en prenant compte les variations intra- et inter-journalières de leur fonctionnement, ainsi que leur réponse à l'échelle saisonnière, en prenant

en compte les variables environnementales comme l'évapotranspiration potentielle (PET), le déficit en pression de vapeur d'eau (VPD), et surtout la teneur en eau du sol.

Si l'angle d'attaque de ce travail est très axé sur la physiologie des arbres en relation avec la disponibilité en eau, avec une approche expérimentale, cette thèse s'inscrit dans un effort de compréhension intégré de l'écologie des forêts de Guyane impliquant une multitude de domaines et d'approches. C'est le cas très directement sur une partie des arbres étudiés en forêt naturelle, avec des travaux qui ont porté sur les mêmes arbres en collaboration avec des collègues dans les domaines de l'anatomie, de la morphologie et de l'architecture (l'exemple le plus marquant étant la thèse de Sébastien Levionnois), ainsi qu'à travers une collaboration avec l'équipe de Corinne Vacher (Biogeco), qui étudie les communautés d'endophytes potentiellement associés à des différences de résistance à la sécheresse des arbres. Dans une perspective plus large néanmoins connexe, ce travail est lié à l'investigation des flux au niveau de l'écosystème et à l'étude de la dynamique des communautés au sein du projet CEBA-DROUGHT dans laquelle ma thèse est inscrite. Enfin, si la notion d'espèce est principalement traitée à travers son caractère fonctionnel, ce travail s'inscrit aussi dans l'étude historique d'espèces relativement abondantes et utilisées par la filière bois en Guyane, et pour laquelle une meilleure connaissance de la vulnérabilité des espèces est un enjeu important dans un contexte de changement climatiques (i.e. projet GFClim).

6.3. Problématiques principales développées

Les problématiques principales développées dans cette thèse sont en lien avec la vulnérabilité des espèces à la sécheresse, la diversité des stratégies leur permettant d'y résister ainsi que les implications de la variabilité interspécifique en termes d'écologie des communautés. D'après les recherches menées dans les tropiques humides, l'imaginaire collectif suggère que les forêts tropicales humides et les arbres qui la composent sont très vulnérables à la sécheresse, ce qui est parfois remis en question dans certaines études. Une problématique majeure est donc d'avancer sur la question de la vulnérabilité des arbres, leur risque de mortalité en saison sèche ainsi que les facteurs entraînant des différences interspécifiques dans leur sensibilité et leur vulnérabilité. Cela amène à se demander quels processus physiologiques sont impliqués dans ce risque de mortalité et si de ce point de vue, les espèces d'arbres de forêt tropicale humide se ressemblent ou se distinguent entre-elles.

Les forêts tropicales humides étant extrêmement diversifiées d'un point de vue fonctionnel, j'ai choisi d'appréhender la problématique de la résistance à la sécheresse à travers la diversité des stratégies entre espèces coexistantes, en investiguant sur la coordination des mécanismes physiologiques associés à ces stratégies. Plus spécifiquement, plusieurs questions se posent alors :

- La fermeture stomatique est-elle une conséquence de la perte de turgescence des cellules foliaires ?
- La segmentation de vulnérabilité hydraulique est-elle un mécanisme présent en forêt tropicale humide ?
- Quel seuil de perte de conductance hydraulique de jeunes arbres de forêt tropicale humide peuvent-ils tolérer et quelles caractéristiques physiologiques sont reliées à cette tolérance ?
- Peut-on identifier des groupes fonctionnels d'espèces partageant des stratégies similaires dans le fonctionnement hydraulique et carboné, en particulier en lien avec la résistance à la sécheresse ?
- Une plus grande résistance à la sécheresse implique-t-elle des compromis entre mécanismes, par exemple liés à la productivité ?

La nature des épisodes de sécheresse étant a priori déterminante dans la réponse des arbres, on peut aussi se demander comment des sécheresses de durée et d'intensité différentes influenceraient la réponse des espèces, en particulier dans leur fonctionnement hydraulique et carboné, et quels mécanismes physiologiques ces réponses mobilisent. Enfin, dans un contexte d'augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse, il semble aussi central d'évaluer si des traits intrinsèques aux espèces d'arbres de forêt tropicale humide permettent de faire des prédictions sur leur réponse et leur résistance à la sécheresse. Tout particulièrement, et dû à la grande hétérogénéité micro-environnementale de ces écosystèmes, il est pertinent de se demander dans quelle mesure les capacités de résistance à la sécheresse structurent la distribution locale des espèces et déterminent d'éventuels changements dans la composition des communautés d'arbres en Guyane, comme cela a pu être observé à l'échelle de l'Amazonie.

6.4. Approches expérimentales

6.4.1. Ce que l'on peut faire

Il existe plusieurs moyens expérimentaux pour appréhender les questions relatives à la résistance à la sécheresse. L'étude des peuplements naturels lors de sécheresses saisonnières est informative sur le fonctionnement « normal » (au sens statistique du terme) des arbres et permet d'étudier les stratégies sélectionnées au cours de l'évolution et de l'établissement des communautés, en partant du principe que les espèces sont adaptées aux conditions présentes du milieu. L'étude d'évènements climatiques extrêmes, qui peuvent fortement impacter le fonctionnement des arbres et des écosystèmes, permet de faire des prédictions sur le fonctionnement des arbres lors de périodes avec un plus fort déficit en eau, dont la fréquence est en augmentation. Ces approches ont le très

grand avantage de pouvoir étudier les arbres *in situ* et de comprendre le fonctionnement d'individus de toutes tailles, en particulier les arbres de canopée. De plus, les résultats obtenus traduisent au mieux les conditions « réelles » qu'expérimentent les arbres. Ces approches comportent aussi des désavantages, ou plutôt des limitations, liées par exemple à l'imprédictibilité des conditions climatiques au cours de la saison sèche, en particulier le retour des pluies à l'échelle intra-annuelle et à l'occurrence d'évènements climatiques extrêmes à l'échelle interannuelle. La très grande hétérogénéité spatiale en forêt tropicale humide par exemple entre habitats ou au sein d'un habitat, l'histoire des arbres étudiés, l'importance relative de la variabilité intraspécifique et l'existence d'une multitude d'interactions biotiques ne facilite pas l'identification de facteurs importants dans la résistance à la sécheresse. De plus, les conditions de travail en forêt, qui peuvent certes être très agréables, ne donnent pas toujours un grand rendement, en considérant par exemple la relative difficulté à atteindre la canopée, considérée comme l'une des trois grandes « frontières biotiques » avec les grands fonds océaniques et le sol. La qualité et la quantité des résultats sont donc souvent le résultat de gros investissements en temps, énergie et argent.

D'autres approche *in situ* tirent parti de gradients environnementaux, par exemple sur un gradient de pluviométrie à l'échelle régionale ou entre habitats à l'échelle locale, sur des arbres « naturellement » présents à ces localités, ou en faisant des transplantations réciproques (Fortunel *et al.*, 2016).

Il est possible d'étudier la réponse à la sécheresse à travers des dispositifs expérimentaux semi-contrôlés, par exemple dans des manipulations d'exclusion des pluies, qui permettent d'induire des sécheresses de forte intensité et ce sur plusieurs années sur des grands arbres. L'apport d'eau est contrôlé ce qui permet d'étudier la réponse des arbres à des évènements extrêmes en s'affranchissant de l'incertitude climatique, mais les autres facteurs biotiques et abiotiques du milieu ne le sont pas. De plus, cette approche, pour être efficace dans l'étude des arbres de canopée, nécessite des investissements lourds pour couvrir une large surface et éviter les effets de bordure. Le nombre de sites menant ce type d'expérimentation sur plus de trois ans se restreint à ce jour à seulement quelques sites dans la zone intertropicale (Caxiuaña et Tapajos au Brésil et à Daintree en Australie), avec néanmoins d'importantes contributions scientifiques.

Une autre approche expérimentale en conditions semi-contrôlées consistant à étudier de jeunes arbres en serre permet une plus grande homogénéité dans les conditions environnementales, telles que les niveaux de lumière, la température et l'hygrométrie. Les plants ne sont pas en pleine terre mais élevés dans des pots ce qui permet de contrôler la nature du substrat, l'apport en eau et les interactions entre individus. Cela permet de bien mieux séparer les facteurs environnementaux auxquels les plantes répondent, d'induire des intensités de sécheresse très fortes et d'étudier la

mortalité. De plus, les plants étant concentrés sur une faible surface (comparé à la forêt naturelle) et étant facilement accessibles, cette approche permet un grand nombre de mesures. Les désavantages sont en fait dus au compromis que l'on choisit de faire avec l'étude de plants en sous-bois, qui dépendent de facteurs que l'on exclut de l'expérimentation en pot, telles que les micro-hétérogénéités environnementales et les interactions biotiques. Par exemple, il a été estimé que lors de la première année de vie, plus de 80% des plantules en sous-bois de forêt tropicale humide meurent de dommages mécaniques (e.g. chute de branches, d'arbres, de gros fruits, d'épiphytes, de lianes et excavation par des vertébrés ; Clark *et al.*, 1989) ce qui serait très dommageable. Enfin, cette approche peut, en fonction des ambitions expérimentales, devenir extrêmement chronophage.

Afin d'affiner l'étude de mécanismes physiologiques, il est possible d'avoir recours à des approches expérimentales bien plus contrôlées dans des chambres de culture, où l'on peut ajuster à souhait les conditions environnementales telles que l'irradiance, la température, l'hygrométrie, la concentration en CO_2 (ou autres gaz) et la disponibilité en eau. Cette grande précision est cependant atteinte aux dépens du nombre de plants que l'on peut étudier simultanément à moins de disposer d'un grand nombre de ces chambres. Cette approche ne semble donc pas adaptée à l'étude d'un grand nombre de plants à l'échelle interspécifique.

6.3.2. Ce que j'ai fait

Dans ma thèse, j'ai combiné plusieurs approches expérimentales qui structurent en partie ce manuscrit. J'ai étudié :

i) une trentaine d'espèces relativement abondantes d'arbres de canopée sur le site de Paracou, en profitant des variations saisonnières de la disponibilité en eau, afin de mieux comprendre les conséquences de la sécheresse (Chapitre I et Chapitre II),

ii) de jeunes arbres de 12 espèces dans une expérimentation semi-contrôlée en serre permettant de contrôler la disponibilité en eau, sur le site de l'UMR EcoFoG à Kourou, afin de mieux comprendre les mécanismes physiologiques qui régissent les stratégies de résistance à la sécheresse des espèces (Chapitre III, Chapitre IV et Chapitre V).

Ces deux approches ont été complémentées par des mesures réalisées en laboratoire. L'étude conjointe de jeunes arbres et d'arbres de canopée n'a pas pour vocation directe d'être une étude comparative entre ces différents stades ontogénétiques mais répond à des compromis pratiques. Cependant, l'étude de grands arbres de canopée est primordiale car ce sont eux qui caractérisent la forêt, tant d'un point de vue structurel que fonctionnel. Celle de jeunes arbres en serre est importante du fait qu'ils représentent la forêt du futur, et permet de mieux cerner les mécanismes physiologiques existants en se débarrassant du « bruit de fond » que constitue la grande complexité des forêts

tropicales humides. De plus, il a été montré que le taux de mortalité des arbres en fonction de leurs dimensions suit à Paracou un modèle en « U », les plus vulnérables étant les plus petits et les plus grands (Pillet *et al.*, 2018), ce qui justifie d'autant plus l'étude de ces espèces à différents stades de leur développement.

La partie expérimentale a occupé une large fraction de la durée de ma thèse, avec de lourds investissements en temps et en énergie, non seulement pour moi mais aussi pour un grand nombre de personnes dont la présence était plus que nécessaire pour la réalisation de cette thèse : membres permanents du laboratoire d'écophysiologie, arboristes professionnels, thésards, stagiaires, personnel de l'UMR EcoFoG. Pour ce qui est de l'expérimentation en serre, les ambitions expérimentales ont nécessité une très grande implication des collègues du laboratoire d'écophysiologie pour la culture des plants, leurs suivis réguliers, ainsi que pour une grande quantité de mesures en serre et en laboratoire. Enfin, les données acquises dans cette thèse sont aussi le fruit de collaborations avec différents laboratoires de l'Hexagone (UMR BIOGECO, Université de Bordeaux ; UMR SILVA, INRAE Nancy) mais aussi avec des collègues à l'international. Ma thèse est donc le fruit d'un travail essentiellement collaboratif sans lequel ses ambitions auraient été fortement réduites.

Plan de la thèse

Cette introduction générale, qui comporte une synthèse des notions importantes pour la compréhension de ma thèse, ainsi que de la démarche adoptée, est suivie de 5 chapitres qui sont adaptés ou non à ce stade au format « article » pour une publication scientifique. Ces chapitres sont regroupés en deux grandes parties traitant des expérimentations sur des arbres de canopée en forêt naturelle (Fig. 32) et celles en serre sur de jeunes arbres. Le Chapitre I et le Chapitre II comportent des parties « Matériels et Méthodes » indépendantes, alors que pour les chapitres III à V, une partie commune « Matériels et Méthodes » décrit les expérimentations en serre. Chaque chapitre comporte une brève introduction rappelant les concepts principaux et énonçant la problématique soulevée, puis une partie de présentation des résultats, qui sont ensuite discutés.

Le **Chapitre I**, sous la forme d'un article publié, est axé autour de la détermination de la gamme de variation de la résistance à l'embolie des branches en relation avec le risque de défaillance hydraulique en saison sèche pour 30 espèces d'arbres de canopée.

Le **Chapitre II** s'intéresse à la caractérisation de la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche et des mécanismes physiologiques associés à cette sensibilité pour 51 arbres appartenant à 18 espèces de canopée.

Le **Chapitre II**I s'intéresse à la variabilité interspécifique de la séquence de potentiels hydriques se succédant lors de la déshydratation des arbres jusqu'à mortalité, ainsi qu'aux corrélations entre ces différents mécanismes chez de jeunes plants de 12 espèces d'arbres.

Le **Chapitre IV** est axé sur la variabilité interspécifique du fonctionnement hydraulique et carboné en l'absence de stress hydrique, afin de caractériser les stratégies de résistance à la sécheresse chez de jeunes plants de 12 espèces d'arbres.

Le **Chapitre V** s'intéresse à la variabilité interspécifique de la réponse à différents niveaux de contraintes hydriques et aux processus physiologiques entraînant la mortalité chez de jeunes plants de 12 espèces d'arbres.

En fin de mémoire, j'ai rédigé une discussion générale qui m'amène à formuler ma thèse sur « **Diversité des mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide** », qui lie les différents chapitres et présente les perspectives amenées par ce travail de thèse notamment en lien avec l'écologie des communautés.

En toute fin de manuscrit, j'ai joint un article publié pour lequel j'ai fortement contribué et dont je discute les résultats au travers des différents chapitres. J'ai contribué à d'autres articles cités

dans cette thèse (Aguilos *et al.*, 2019 ; Levionnois *et al.*, 2020b ; Levionnois *et al.*, soumis ; Manzi *et al.*, soumis), dont le lecteur peut retrouver les références dans la section « Références bibliographiques » en fin de manuscrit.

Figure 32 : Photographies (a) du dessus de la canopée depuis le haut de la tour à flux du site de Paracou (Guyaflux) et (b) du sous-bois depuis la base du tronc d'un grand Kimboto (*Pradosia cochlearia*). Photographies : C. Ziegler.

PARTIE I

Arbres adultes de canopée

CHAPITRE I

Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought

Annals of Forest Science (2019) 76:115
https://doi.org/10.1007/s13595-019-0905-0

RESEARCH PAPER

Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought

Camille Ziegler[1,2] · Sabrina Coste[3] · Clément Stahl[2] · Sylvain Delzon[4] · Sébastien Levionnois[5] · Jocelyn Cazal[2] · Hervé Cochard[6] · Adriane Esquivel-Muelbert[7,8] · Jean-Yves Goret[2] · Patrick Heuret[9] · Gaëlle Jaouen[10] · Louis S. Santiago[11,12] · Damien Bonal[1]

Received: 8 July 2019 / Accepted: 18 November 2019
© The Author(s) 2019

Abstract

• ***Key message*** Abundant Neotropical canopy-tree species are more resistant to drought-induced branch embolism than what is currently admitted. Large hydraulic safety margins protect them from hydraulic failure under actual drought conditions.
• ***Context*** Xylem vulnerability to embolism, which is associated to survival under extreme drought conditions, is being increasingly studied in the tropics, but data on the risk of hydraulic failure for lowland Neotropical rainforest canopy-tree species, thought to be highly vulnerable, are lacking.
• ***Aims*** The purpose of this study was to gain more knowledge on species drought-resistance characteristics in branches and leaves and the risk of hydraulic failure of abundant rainforest canopy-tree species during the dry season.
• ***Methods*** We first assessed the range of branch xylem vulnerability to embolism using the flow-centrifuge technique on 1-m-long sun-exposed branches and evaluated hydraulic safety margins with leaf turgor loss point and midday water potential during normal- and severe-intensity dry seasons for a large set of Amazonian rainforest canopy-tree species.
• ***Results*** Tree species exhibited a broad range of embolism resistance, with the pressure threshold inducing 50% loss of branch hydraulic conductivity varying from − 1.86 to − 7.63 MPa. Conversely, we found low variability in leaf turgor loss point and dry season midday leaf water potential, and mostly large, positive hydraulic safety margins.

DB and SC should be considered joint senior authors

Handling Editor: Andrew Merchant

Contributions of the co-authors: Authors' contribution Conceived and designed the experiments: CZ, SC, CS, LS, and DB; acquired data: CZ, SC, CS, SD, SL, PH, JYG, and JC; managed forest inventory data: GJ; analyzed the data: CZ, SC, CS, and DB; wrote the first draft of the paper: CZ, SC, CS, and DB. All authors read and approved the final manuscript.

✉ Damien Bonal
damien.bonal@inra.fr

Camille Ziegler
camille.ziegler@ecofog.gf

Sabrina Coste
sabrina.coste@ecofog.gf

Clément Stahl
clement.stahl@ecofog.gf

Sylvain Delzon
pujoulade@gmail.com

Sébastien Levionnois
sebastien.levionnois@ecofog.gf

Jocelyn Cazal
jocelyn.cazal@ecofog.gf

Hervé Cochard
herve.cochard@inra.fr

Adriane Esquivel-Muelbert
a.esquivelmuelbert@bham.ac.uk

Jean-Yves Goret
jean-yves.goret@ecofog.gf

Patrick Heuret
patrick.heuret@inra.fr

Gaëlle Jaouen
gaelle.jaouen@ecofog.gf

Louis S. Santiago
louis.santiago@ucr.edu

Extended author information available on the last page of the article

Published online: 11 December 2019

• ***Conclusions*** Rainforest canopy-tree species growing under elevated mean annual precipitation can have high resistance to embolism and are more resistant than what was previously thought. Thanks to early leaf turgor loss and high embolism resistance, most species have a low risk of hydraulic failure and are well able to withstand normal and even severe dry seasons.

Keywords Amazon rainforest · Embolism resistance · Hydraulic safety margins · Turgor loss point · Water potential

1 Introduction

Tropical rainforest ecosystems are characterized by high annual rainfall. Yet, most Amazonian rainforests are regularly exposed to seasonal droughts due to the latitudinal movements of the Intertropical Convergence Zone (Bonal et al. 2016). Reduced soil water availability due to low precipitation during the dry season can cause a reduction in tree growth (Wagner et al. 2012), photosynthetic assimilation, and whole-tree transpiration due to stomatal closure (Stahl et al. 2013). Increased mortality can occur with increasingly severe dry seasons (Phillips et al. 2010) and species exhibiting contrasting drought-resistance characteristics are likely to be affected differently (Anderegg et al. 2016). This indicates that drought resistance may provide an advantage for tropical trees under climate change and that droughts are likely to alter tree species' distribution as well as community composition and functioning (Esquivel-Muelbert et al. 2019). Furthermore, little is known about the trait syndromes that confer drought resistance in tropical rainforests or how they participate in shaping species distribution along macro-environmental gradients of water availability (Zhu et al. 2018).

Assessing tropical rainforest species and community resistance to drought in a context of increasingly frequent severe dry seasons (Duffy et al. 2015) requires a deep understanding of the mechanisms enabling the maintenance of physiological functions, and hence survival, during periods of low water availability (Anderegg et al. 2015). Tree species display a variety of drought tolerance and drought avoidance strategies (Delzon 2015), especially in hyper-diverse tropical rainforests (Santiago et al. 2016). Therefore, using traits to describe these strategies may be particularly helpful in predicting whether a given species will be able to withstand future climatic conditions which could potentially alter its present bioclimatic distribution range.

Loss of hydraulic conductivity leading to xylem hydraulic failure and plant desiccation has been identified as an important mechanism involved in drought-induced tree mortality (Adams et al. 2017). Therefore, the spread of branch embolism during drought could not only have an impact on the overall fitness of individual trees but could also affect tree community functioning. Plants can, however, avoid hydraulic failure through the expression of several hydraulic traits. Plant xylem vulnerability to embolism—expressed as the xylem pressure at which 50% of branch hydraulic conductivity is lost (Ψ_{50}; MPa)—is an adaptive (Maherali et al. 2004) and mechanistic trait with strong predictive power for plant survival and distribution (Urli et al. 2013; Anderegg et al. 2015; Brodribb 2017). Embolism resistance varies with mean annual precipitation at the inter-biome scale (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012) and with water availability at the local scale (Oliveira et al. 2019). Species with more negative Ψ_{50} values are able to tolerate more negative water potentials and sustain hydraulic conductivity and can therefore thrive in drier conditions (Choat et al. 2018). The xylem hydraulic safety margin (HSM; MPa), expressed as the difference between seasonal minimum xylem water potential and Ψ_{50}, was found to better explain mortality during severe droughts than Ψ_{50} alone or than other traits (Anderegg et al. 2016). In a meta-analysis, Choat et al. (2012) showed that trees typically operate at positive HSM, indicating that they are not being routinely exposed to high levels of branch embolism. Yet, Choat et al. (2012) reported converging, narrow HSM values (< 1 MPa) among biomes for Angiosperm species, suggesting that forests will be highly vulnerable to an increase in the frequency of severe droughts. During moderate droughts, some species have the ability to preserve leaf functioning (i.e., growth, gas exchange, leaf hydraulic conductance) thanks to a lower leaf water potential at which leaf cells lose turgor (henceforth denoted π_{tlp}; MPa; Bartlett et al. 2012a, b). With increasing drought intensity, leaf water potential decreases to and past π_{tlp}, mediating stomatal closure and thereby limiting leaf transpiration and the consequential further decrease in water potential (Brodribb et al. 2003; Bartlett et al. 2016). As a consequence, π_{tlp} has been used as an indicator for stomatal behavior (Mencuccini et al. 2015) and as a proxy for stomatal closure during drought (Martin-StPaul et al. 2017; Hochberg et al. 2018).

These hydraulic traits can act in concert or as a result of trade-offs that determine plant drought resistance, which can be attained through multiple strategies (Pivovaroff et al. 2016). It is therefore paramount to consider drought resistance strategies in terms of interactions among traits expressed in different organs. The longstanding view that Ψ_{50} and π_{tlp} are coordinated to maintain leaf functioning and productivity under drought stress (Jones and Sutherland 1991) has recently been challenged (Mencuccini et al. 2015; Martin-StPaul et al. 2017). Indeed, π_{tlp} was much less variable and in most cases less negative than Ψ_{50} along the global spectrum of Ψ_{50} variations. The same pattern was found in another meta-analysis for ~ 80% of tropical rainforest tree species for which sigmoidal vulnerability curves were selected (Bartlett et al. 2016). This indicates that (i) trees generally have a positive hydraulic safety margin between stomatal closure (π_{tlp}) and the spread of embolism (Ψ_{50}) and that (ii) stomata must close in order

to avoid the rapid spread of branch embolism and subsequent hydraulic failure.

Over the past decades, a tremendous effort has been made to improve our understanding of the mechanisms of plant response and resistance to drought in various biomes. Yet, a major knowledge gap still remains for tropical rainforest tree species (Bonal et al. 2016). These species, which typically experience high precipitation regimes, are believed to have low intra-biome variation and less negative Ψ_{50} values (i.e., higher vulnerability to drought-induced branch xylem embolism) than those in drier forest biomes (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012). Unfortunately, the data available for Amazonian rainforest canopy-tree species are limited and some are subject to methodological doubt (see Torres-Ruiz et al. 2016 concerning Rowland et al. 2015). Tropical rainforests also represent the woody-biome with the least negative mean π_{tlp} values observed so far (Bartlett et al. 2012a, b; Zhu et al. 2018), reinforcing the claim that rainforest tree species cannot tolerate strong declines in water potential without closing their stomata (Fisher et al. 2006). However, π_{tlp} showed significant interspecific variation for Amazonian rainforest canopy-tree species in French Guiana (Marechaux et al. 2015), which extends the expected range for tropical rainforest canopy tree species. Moreover, species identity was shown to be the main driver of variation in π_{tlp}, with, respectively, low and negligible intraspecific and seasonal variability (Maréchaux et al. 2016). At present, the few studies providing a combined investigation of Ψ_{50} and π_{tlp} for tropical rainforest species concern only a limited number of species and have yielded contradictory conclusions (Mencuccini et al. 2015; Nolf et al. 2015; Bartlett et al. 2016; Martin-StPaul et al. 2017; Powell et al. 2017). Likewise, the absence of a general consensus on the magnitude of Ψ_{50} and the risk of hydraulic failure in hyper-diverse ecosystems such as tropical rainforests highlights the need for more research, in particular for large canopy–trees, which are at higher risk of drought-induced mortality during extreme climatic events (Bennett et al. 2015).

We assessed the vulnerability of rainforest tree species to drought-induced branch xylem embolism and the risk of hydraulic failure under normal- and severe-intensity dry seasons. We explored interspecific variability and covariations in branch and leaf hydraulic traits known to be important in drought response and survival. Xylem branch vulnerability to embolism, leaf water potential at turgor loss point, and midday leaf water potential were estimated in 30 co-occurring rainforest canopy-tree species in French Guiana. With this unique set of hydraulic traits, we addressed the following questions:

(i) What is the range of variation in branch xylem vulnerability to embolism in abundant, co-occurring lowland tropical rainforest canopy-tree species?

(ii) Are these species exposed to a risk of hydraulic failure during normal and severe droughts?

2 Materials and methods

2.1 Study site and species selection

The fieldwork was conducted at Paracou Research Station (https://paracou.cirad.fr; 5°16′26″N, 52°55′26″W) in a lowland tropical rainforest of the Guiana Shield in French Guiana. The site has a mean (± SE) annual air temperature of 25.7 °C ± 0.1 °C and a mean precipitation of 3102 mm ± 70 mm (from 2004 to 2014; Aguilos et al. 2019) with a dry season typically occurring from mid-August to mid-November. During this dry season, precipitation can be less than 50 mm/month and soil water availability is strongly reduced (< 0.4; Aguilos et al. 2019). The forest is characterized by a succession of small hills (up to 40 m a.s.l) comprising plateaus and slopes as well as seasonally flooded areas.

The study was conducted at the Paracou experimental site, managed by CIRAD, in plots 6, 11, and 15, each of which are 6.25 ha of undisturbed forest. All trees ≥ 10 cm in diameter within the plots have been tagged, mapped, identified to species level, and annually or biennially measured for diameter growth for about 30 years. Based on total basal area by species in this botanical inventory data, we selected the most common canopy-tree species present on plateaus or moderate slopes (*terra firme*) at the site. The sampling included the three main commercial species (*Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea*, and *Sextonia rubra*), which account for 71.7% of the logging volume in French Guiana (Fargeon et al. 2016).

We sampled branches and leaves of co-occurring canopy-tree species belonging to 11 botanical families (Table 3 in the Appendices) of which Burseraceae, Chrysobalanaceae, Fabaceae, Lecythidaceae, and Sapotaceae were the most represented in our sample. Thirty tree species were investigated, eight of which produce exudates (Table 7 in the Appendices). We selected healthy dominant or co-dominant canopy trees. Only one understory species (*Gustavia hexapetala*) was selected. Accessibility for tree climbers to sunlit leaves or branches was also a selection criterion.

We measured leaf traits on 29 species and the hydraulic characteristics of the branches supporting these leaves for 25 species (Table 4 in the Appendices). The latter measurements were conducted on three to ten individuals per species (Table 4 in the Appendices), with exceptions for seven species out of the total 25 for which we could obtain only one or two vulnerability curves. Branch hydraulics could not be obtained for four species: *Licania alba* and *Licania heteromorpha* had extremely long maximum vessel lengths and were not measured (see *Vulnerability curves*); we did not succeed in

measuring *Vouacapoua americana* despite repeated attempts; and too few *Sextonia rubra* individuals were sampled to yield results. Leaf traits could not be obtained for two species: the only *Protium sagotianum* individual on which branches were sampled died; and the dense secondary vein network of *Qualea rosea* hampered an accurate determination of turgor loss point (Maréchaux, Bartlett et al. 2016).

2.2 Vulnerability curves

Professional tree climbers sampled 2–3-m-long, sun-exposed canopy branches with a diameter under bark ranging from 8.7 to 18.2 mm during the rainy season, i.e., between January and July 2017. While sampling the branches, the climbers attached strings to nearby fine, sun-exposed twigs so that they could later be pulled down for leaf sampling. After sampling, the branches intended for the determination of branch xylem vulnerability to embolism were immediately defoliated to prevent transpiration loss, recut under water, conditioned in wet cloth, and sealed in heavy-duty black plastic bags to halt moisture loss (Delzon et al. 2010). They were taken to the laboratory in Kourou (a 45-min drive), recut to 1.5 m in length, reconditioned in damp absorbent paper with both ends covered in plastic wrap, sealed with tape inside heavy-duty plastic bags, and immediately sent by priority transport (1–2 days) to the Caviplace phenotyping platform (Genebois, Univ. of Bordeaux, Pessac, France).

Prior to final measurements, the branches were recut under water to a length of 1 m and debarked at both ends to help limit the amount of exuded mucilage. Vulnerability to embolism was measured following the flow-centrifugation technique (Cochard et al. 2013) in a large Cavitron equipped with a 1-m diameter custom-built rotor (Cavi1000; DGMeca, Gradignan, France). This large rotor was designed to process species with long vessels (Lobo et al. 2018). This limits the occurrence of 'open-vessel' artifacts if the vessel length is much shorter than the diameter of the rotor (Cochard et al. 2013). The percentage loss of conductivity (PLC) was measured for each branch in 0.5 MPa pressure steps (Cavisoft v1.5; Univ. Bordeaux, Pessac). Vulnerability curves (VCs) were obtained by plotting increasing PLC with decreasing xylem pressure. VCs were fitted with a sigmoid function (Pammenter and Vander Willigen 1998) following the Nlin procedure in SAS (SAS 9.4, SAS Institute, Cary, NC, USA) and hydraulic traits were determined. Ψ_{50} (MPa), the xylem pressure inducing 50% loss of branch hydraulic conductivity, is a widely used metric representing the steepest point of the VC, meaning that even a small decrease in water potential will cause a substantial reduction in hydraulic conductivity (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012). a_x (%MPa^{-1}) is the slope of the VC at the inflexion point and is a good indicator of the speed at which embolism affects the stem (Delzon et al. 2010). Additionally, we obtained the xylem pressures inducing 12% (Ψ_{12}; MPa) and 88% (Ψ_{88}; MPa) loss of branch hydraulic conductivity. Ψ_{12} corresponds to the water potential which reflects the initial air-entry producing embolism (Meinzer et al. 2009), while Ψ_{88} is thought to be the xylem water potential threshold above which hydraulic damage may be irreversible, leading to high levels of tree mortality in Angiosperm tree species (Choat et al. 2012; Urli et al. 2013).

We also measured the maximum vessel length (MVL; cm; Table 7 in the Appendices) in canopy branches of similar dimensions from the same trees sampled for the VCs, following the air-injection method (Ewers and Fisher 1989). Air was injected at a pressure of 1 kPa from the distal end of the branch while the basal end was recut underwater every 2 cm. Once the first air bubbles appeared from the cut end surface, branch length was measured with a measuring tape and MVL was recorded. We excluded species with a MVL far above 1 m for a given diameter of ca. 2 cm (i.e., *Licania alba* and *Licania heteromorpha*) and selected smaller diameter branches for species with a MVL close to 1 m (i.e., *Eperua falcata*, *Goupia glabra*, and *Licania membranacea*).

2.3 Leaf turgor loss point

Leaf water potential at turgor loss point (π_{tlp}, MPa) was estimated during the 2017 dry season on canopy leaves with a vapor pressure osmometer (VAPRO 5520, Wescor, Logan, UT, USA; Bartlett et al. 2012a, b). This method was previously validated and used in a study conducted on tropical rainforest trees in French Guiana (Maréchaux, Bartlett et al. 2016). After harvest, the leaves were immediately sealed in plastic bags containing moist absorbent paper, placed in a cooler, taken to the laboratory in Kourou and placed at 5 °C to allow them to rehydrate overnight. The next day, one 8-mm disk per leaf was sampled with a sharp cork borer, care being taken to avoid first- and second-order veins. The disk was immediately wrapped in tinfoil and frozen by immersion in liquid nitrogen (LN_2) for at least 2 min, then punctured 10–15 times with a needle and sealed in an osmometer with a standard 10-μl chamber well. The equilibrium solute concentration value C_0 (mmol kg^{-1}) was recorded from the osmometer when the difference between two consecutive measurements fell below 5 mmol kg^{-1}. A previously established linear relationship with the osmotic potential at full turgor (π_{osm}) was used to convert to π_{osm} following the van't Hoff equation relating solute concentrations to vapor pressure:

$$\pi_{osm} = \frac{2.5}{1000} \times c_o, \quad (1)$$

where the numerator of the first term represents $R \times T = 2.5$ L MPa mol^{-1} at 25 °C, with R, the ideal gas constant, and T, the temperature in degrees Kelvin. The value of π_{tlp} was then calculated from π_{osm} (Bartlett et al. 2012a, b) as

$$\pi_{tlp} = 0.832 \times \pi_{osm} - 0.631. \quad (2)$$

2.4 Dry season midday leaf water potential

Midday leaf water potential (Ψ_{md}; MPa) was measured with a pressure chamber (Model 1505D, PMS, USA) between 11:00 and 14:00 on clear sunny days with a high vapor pressure deficit (VPD = 1.32 kPa) during the 2018 dry season in early October when soil relative extractable water was low (REW = 0.21; Fig. 4 in the Appendices). The measurements were conducted on individual trees for which vulnerability curves were available and also on additional co-occurring canopy trees of the same species in order to increase sample size and reach three to five replicates per species. Additionally, we measured Ψ_{md} on four species for which we had not obtained VCs. We followed a specific protocol to ensure reliable readings of Ψ_{md} for laticiferous species exuding clear-exudates (as opposed to colored ones). When clear foam (latex plus air) appeared, usually from only a few distinct points on the petiole cross-section, it was rapidly blotted away with absorbent paper. This was repeated until a liquid (xylem water) appeared and covered the entire cross-section, then Ψ_{md} was immediately recorded.

Environmental conditions during these measurements were typical of an average-intensity (henceforth denoted "normal") dry season, according to 40 years of available REW data (Fig. 4 in the Appendices). We also compiled Ψ_{md} data from the literature (Stahl et al. 2010) recorded for the same species (n = 11) at the same site during a strong-intensity (henceforth denoted "severe") dry season in early November 2008 (REW = 0.10; Fig. 4 in the Appendices; VPD = 1.51 kPa), the second driest in the past 40 years at our site. This allowed us to compare our data with those from more severe soil drought conditions.

2.5 Hydraulic safety margins

Xylem hydraulic safety margins (HSM; MPa) were calculated as the difference between either (i) dry season midday leaf water potential ($HSM_{\Psi md\text{-}\Psi x}$; Meinzer et al. 2009) or (ii) leaf turgor loss point ($HSM_{\pi tlp\text{-}\Psi x}$; Martin-StPaul et al. 2017) and the xylem pressure inducing either 12, 50, or 88% loss of branch hydraulic conductivity. Leaf safety margins were calculated as the difference between Ψ_{md} and π_{tlp} (SM_{leaf}; MPa). All safety margins were calculated for individual trees and then averaged at the species level. We report $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi x}$ calculated from Ψ_{md} datasets recorded both in 2018 (normal dry season; Table 1) and in 2008 (severe dry season; Table 8 in the Appendices).

2.6 Data analysis

We used ANOVA tests to estimate differences in mean species values for embolism resistance parameters, leaf water potentials and HSM, and unpaired t tests for differences in mean Ψ_{50} values between our study and other biomes. Linear models were performed to analyze trait correlations. We used a sensitivity analysis to assess the relative contributions of Ψ_{50}, Ψ_{md}, or π_{tlp} in driving the variations in HSM. To test whether species ranking in Ψ_{md} between 2018 and 2008 was conserved, we computed Kendall's coefficient of concordance (τ). The above-mentioned analyses were performed for all species with at least three individuals measured concurrently. Species that did not meet this criterion were simply projected onto the figures. All statistical analyses were performed with the R software.

3 Results

Vulnerability curves yielded embolism resistance parameters that varied strongly along a continuum across the studied species: Ψ_{12} varied from − 0.99 to − 6.78 MPa, Ψ_{50} varied from − 1.86 to − 7.63 MPa, Ψ_{88} varied from − 2.55 to − 10.22 MPa ($F > 9$; $p < 0.001$; Fig. 1, Table 1; Table 5, Fig. 5 and Fig. 6 in the Appendices) and a_x varied from 21 to 240 $\%MPa^{-1}$ (Table 5 in the Appendices). Mean community branch Ψ_{50} (− 3.93 ± 0.31 MPa; Fig. 1 and Table 1) was more negative than the worldwide mean for both tropical rainforests (− 1.70 MPa; $p < 0.001$) and tropical dry forests (− 2.40 MPa; $p < 0.001$); indeed, it was comparable to values found for drier biomes such as temperate (− 3.86 MPa; $p = 0.85$) and Mediterranean/dry forests (− 3.88 MPa; $p = 0.93$; see insert in Fig. 1; Choat et al. 2012). Leaf turgor loss point ranged from − 1.32 to − 2.15 MPa with a significant species effect ($F = 12.1$; $p < 0.001$; Table 1). Midday leaf water potential (Ψ_{md}) measured during the 2018 dry season ranged from − 0.88 to − 2.25 MPa with a significant species effect ($F = 2.4$; $p = 0.002$; Table 1).

We observed no relationship between Ψ_{50} and Ψ_{md} in 2018 (Fig. 2a), nor did we find any significant relationship between π_{tlp} and Ψ_{50} ($R^2 = 0.17$; $p = 0.09$; Fig. 2b). Indeed, π_{tlp} was relatively constant with a relatively small range (0.8 MPa) regardless of species branch xylem vulnerability to embolism along the full range of Ψ_{50} (5.8 MPa). π_{tlp} reached a plateau at ca − 2.12 MPa (i.e., the lowest 99th percentile for π_{tlp}; dotted line in Fig. 2b). However, there were significant relationships between Ψ_{12}, Ψ_{50}, and Ψ_{88}. A sensitivity analysis showed that Ψ_{50} explained as much as 88% of the variance in $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ and even 98% of the variance in $HSM_{\pi tlp\text{-}\Psi 50}$, with lower interspecific variation in Ψ_{md} and π_{tlp} than in Ψ_{50} (Fig. 2a,b). Species with lower π_{tlp} also had lower Ψ_{md} ($R^2 = 0.16$; $p = 0.048$; Fig. 2c). There was no other relationship between π_{tlp} and other independent hydraulic traits (Table 2). All correlations among traits are summarized in Table 2.

We found considerable interspecific variation along a continuum for xylem hydraulic safety margins. $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 12}$ varied from − 0.63 to 5.88 MPa ($F = 9.0$; $p < 0.001$; Table 6 in the Appendices), $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ varied from 0.33 to 6.73 MPa ($F =$

Table 1 Key branch and leaf hydraulic traits. Water potential at 50% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{50}; MPa), midday leaf water potential during a normal-intensity dry season (Ψ_{md}; MPa), leaf water potential at turgor loss point (π_{tlp}; MPa), xylem hydraulic safety margins (HSM; MPa), and leaf safety margin (SM_{leaf}; MPa) derived from leaf and branch hydraulic traits for the 30 canopy-tree species sampled in French Guiana. The results of a one-way ANOVA test for species effect for each studied trait are shown. Mean ± SE, *F*, and *p* values of species comparison are displayed. Only species with at least three measured individuals are included in the analysis. Correspondance between species' code and botanical name can be found in Table 3.

Code	Ψ_{50}	Ψ_{md}	π_{tlp}	$HSM_{\Psi md-\Psi 50}$	$HSM_{\pi tlp-\Psi 50}$	SM_{leaf}
Bp	− 4.29 ± 0.23	− 1.74 ± 0.28	− 1.82 ± 0.05	2.65 ± 0.54	2.51 ± 0.28	0.10 ± 0.31
Csch	− 2.43 ± 0.28	− 1.16 ± 0.09	− 1.54 ± 0.05	1.29 ± 0.34	0.82 ± 0.29	0.44 ± 0.08
Cpri	-	− 1.37 ± 0.18	− 2.15 ± 0.12	-	-	0.78 ± 0.24
Csan	− 4.05 ± 0.04	− 1.60 ± 0.24	− 1.80 ± 0.05	2.45 ± 0.24	2.27 ± 0.05	0.18 ± 0.24
Dg	− 2.38 ± 0.13	− 1.36 ± 0.15	− 1.32 ± 0.05	1.03 ± 0.31	1.09 ± 0.17	− 0.01 ± 0.17
Ef	− 3.86 ± 0.55	− 1.29 ± 0.16	− 1.68 ± 0.05	2.53 ± 0.59	2.02 ± 0.71	0.30 ± 0.21
Eg	− 6.14 ± 0.11	− 1.29 ± 0.22	− 1.93 ± 0.05	4.86 ± 0.31	4.21 ± 0.10	0.65 ± 0.30
Ec	− 3.27	− 0.94	− 1.57	2.33	1.70	0.63
Es	− 2.88 ± 0.12	− 1.23 ± 0.17	− 1.52 ± 0.05	1.65 ± 0.19	1.29 ± 0.13	0.47 ± 0.20
Gg	− 4.99 ± 0.34	− 1.04 ± 0.22	− 1.92 ± 0.11	3.96 ± 0.24	3.05 ± 0.40	0.91 ± 0.29
Gh	− 7.63 ± 0.14	− 0.90 ± 0.11	− 1.98 ± 0.08	6.73 ± 0.10	5.64 ± 0.03	1.10 ± 0.11
Is	− 3.69	− 1.63 ± 0.17	− 1.54 ± 0.03	-	2.11	− 0.10 ± 0.22
Lper	− 3.58 ± 0.36	− 1.38 ± 0.23	− 1.82 ± 0.07	2.30 ± 0.28	1.77 ± 0.28	0.46 ± 0.17
Lpoi	− 2.14 ± 0.31	− 1.82 ± 0.07	− 2.14 ± 0.12	0.33 ± 0.32	− 0.09 ± 0.36	0.42 ± 0.07
La	-	− 1.28 ± 0.11	− 1.69 ± 0.03	-	-	0.41 ± 0.10
Lh	-	− 1.12 ± 0.24	− 1.45 ± 0.06	-	-	0.33 ± 0.25
Lm	− 2.97 ± 0.32	− 1.65 ± 0.24	− 1.76 ± 0.05	1.31 ± 0.43	1.18 ± 0.27	0.13 ± 0.23
Mb	− 6.87 ± 0.62	− 1.86 ± 0.25	− 2.07 ± 0.04	5.38 ± 0.58	4.75 ± 0.62	0.22 ± 0.18
Mc	− 2.97	− 1.69 ± 0.16	− 1.66 ± 0.02	1.44	1.29	− 0.03 ± 0.18
Pc	− 6.25 ± 0.51	− 2.25 ± 0.27	− 1.72 ± 0.05	3.19 ± 0.49	4.49 ± 0.48	− 0.58 ± 0.27
Po	− 2.41 ± 0.15	− 2.01 ± 0.55	− 1.98 ± 0.08	0.40 ± 0.66	0.35 ± 0.26	0.05 ± 0.50
Psag	− 4.94	-	-	-	-	-
Psub	− 2.93	− 1.93 ± 0.08	− 2.08 ± 0.06	0.96	0.71	0.15 ± 0.12
Qr	− 1.86 ± 0.18	− 1.23 ± 0.39	-	0.46 ± 0.42	-	-
Rs	− 4.13	− 1.61 ± 0.48	− 1.70 ± 0.12	1.64	2.19	0.02 ± 0.33
Sr	-	− 1.30 ± 0.14	− 1.49 ± 0.07	-	-	0.14 ± 0.19
Sg	− 2.09 ± 0.12	− 1.15 ± 0.08	− 1.58 ± 0.02	1.00 ± 0.08	0.50 ± 0.12	0.43 ± 0.09
Tm	− 4.13 ± 0.17	− 1.82 ± 0.29	− 1.75 ± 0.04	2.31 ± 0.32	2.39 ± 0.18	− 0.08 ± 0.26
Vm	− 5.27 ± 0.30	− 0.88 ± 0.19	− 1.62 ± 0.03	4.38 ± 0.40	3.64 ± 0.31	0.74 ± 0.17
Va	-	− 1.90 ± 0.16	− 1.94 ± 0.05	-	-	0.05 ± 0.17
All	*− 3.93 ± 0.31*	*− 1.46 ± 0.07*	*− 1.75 ± 0.04*	*2.37 ± 0.35*	*2.17 ± 0.32*	*0.30 ± 0.01*
F	*28.0*	*2.4*	*12.1*	*19.4*	*22.6*	*1.9*
p	*< 0.001*	*0.002*	*< 0.001*	*< 0.001*	*< 0.001*	*0.02*

19.4; $p < 0.001$; Table 1), and $HSM_{\Psi md-\Psi 88}$ varied from 1.08 to 8.34 MPa ($F = 19.6$; $p < 0.001$; Table 6 in the Appendices). As much as 78% of the species investigated in 2018 exhibited more negative Ψ_{12} than Ψ_{md} values and therefore had a positive $HSM_{\Psi md-\Psi 12}$ with an average of 1.28 ± 0.33 MPa. All species had more negative Ψ_{50} and Ψ_{88} than Ψ_{md} values, and $HSM_{\Psi md-\Psi 50}$ and $HSM_{\Psi md-\Psi 88}$ remained positive for all species with an average of 2.37 ± 0.35 MPa and 3.46 ± 0.42, respectively (Fig. 2a, Tables 1, Tables 5 and 6 in the Appendices). $HSM_{\pi tlp-\Psi 12}$ varied from − 1.05 to 4.79 MPa ($F = 7.3$; $p < 0.001$; Table 6 in the Appendices), $HSM_{\pi tlp-\Psi 50}$ varied from − 0.09 to 5.64 MPa ($F = 22.6$; $p < 0.001$; Table 1), and $HSM_{\pi tlp-\Psi 88}$ varied from 0.87 to 8.10 MPa ($F = 27.8$; $p < 0.001$; Table 6 in the Appendices). As much as 74% of the species exhibited a positive $HSM_{\pi tlp-\Psi 12}$, with an average of 1.03 ± 0.30 MPa (Table 6 in the Appendices). All species but one (*Lecythis poiteaui*) had more negative Ψ_{50} than π_{tlp} values and therefore had a positive $HSM_{\pi tlp-\Psi 50}$, with an average of 2.17 ± 0.32 MPa (Fig. 2b and Table 1). All species had a positive $HSM_{\pi tlp-\Psi 88}$ with an average of 3.31 ± 0.39 MPa. The relationship between π_{tlp} and Ψ_{50} thus restricted species to the area bound by the lower limit of π_{tlp} and the 1:1 line between the two considered traits.

There was a significant species effect in SM_{leaf} measured in 2018 ($F = 1.9$; $p = 0.02$; Table 1). π_{tlp} values were more negative than Ψ_{md} values measured in 2018 for more than 80% of the species (Fig. 2c), with subsequent positive SM_{leaf} ranging from − 0.58 to 1.10 MPa with an average of 0.30 ± 0.01 MPa (Table 1).

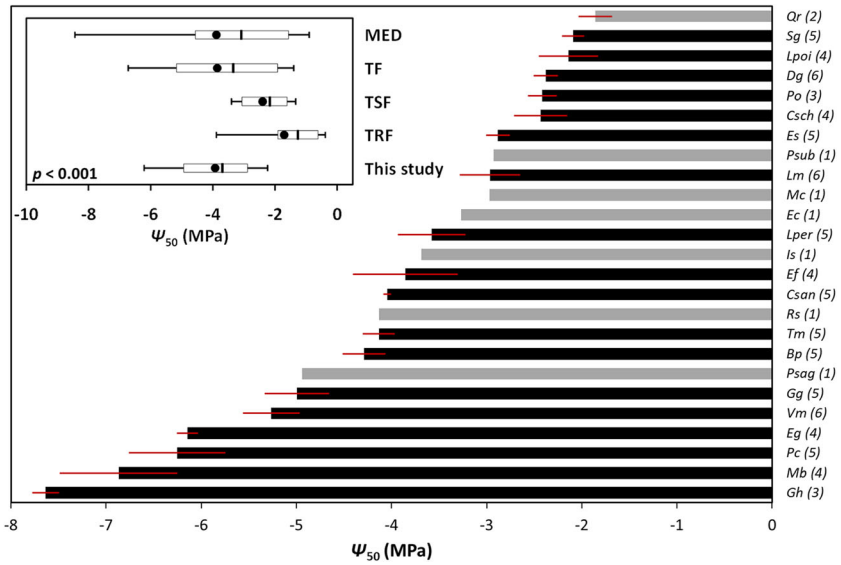


Fig. 1 Water potential at 50% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{50}; MPa) for the 25 canopy-tree species sampled in French Guiana. Each bar represents species mean (black, $n \geq 3$; gray $n < 3$) with the number of replicates per species indicated in parentheses. Error bars represent standard errors of the mean. Insert: box plots of mean Ψ_{50} values for 329 adult tree species from different biomes (MED: Mediterranean forests/Woodlands, $n = 77$; TF: Temperate Forest, $n = 133$; TSF: Tropical Seasonal Forest, $n = 54$; TRF: Tropical Rainforest, $n = 65$) extracted from the meta-analysis by Choat et al. (2012) and with data for the 25 species in this study. Boxes show the mean (black dots), median (horizontal bar), 25th and 75th percentiles; error bars show the 10th and 90th percentiles

Species Ψ_{md} recorded during the 2008 severe dry season ranged from − 1.57 to − 3.03 MPa (Table 8 in the Appendices; Stahl et al. 2010), showed strong interspecific variation ($F = 18$; $p < 0.001$), and was, on average, 0.62 ± 0.10 MPa (57%) more negative than Ψ_{md} in 2018 for the species in common to both years ($p < 0.001$; data not shown). Consequently, the $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ calculated from the Ψ_{md} measured in 2008 for ten species was lower

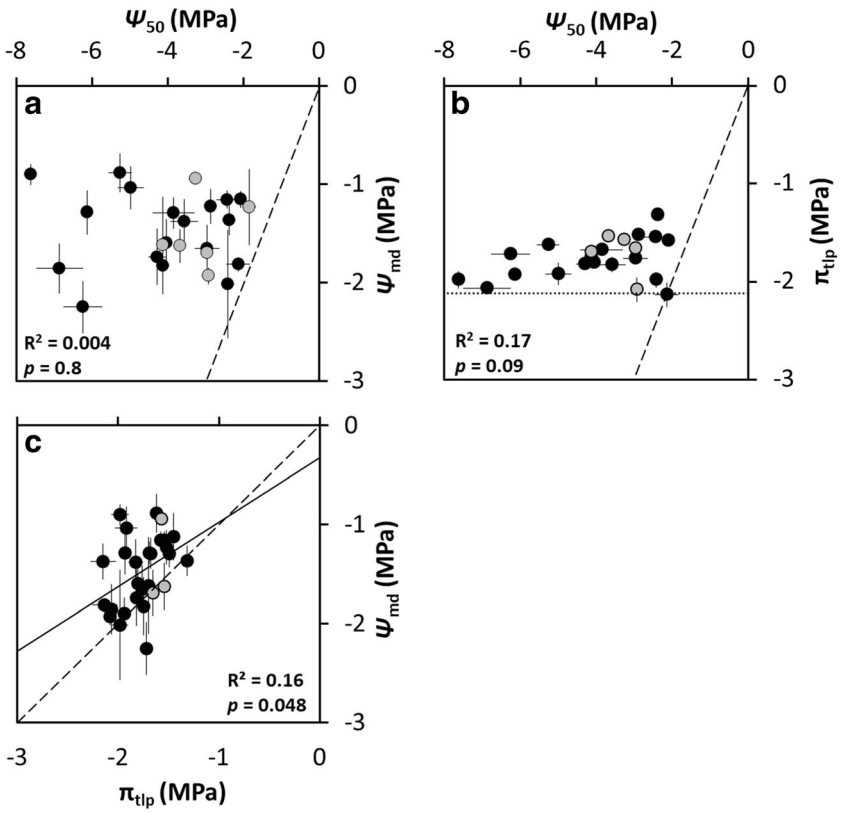


Fig. 2 Relationships between Ψ_{50}, the water potential at 50% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{50}; MPa), and **a** dry season midday leaf water potential (Ψ_{md}; MPa), **b** the water potential at turgor loss point (π_{tlp}; MPa), and **c** π_{tlp} and Ψ_{md}, for the 30 canopy-tree species sampled in French Guiana (black $n \geq 3$; gray $n < 3$). All error bars represent standard errors of the mean. The 1:1 line (dashed line) is represented in all panels; the 99% percentile of π_{tlp} (− 2.12 MPa; dotted line) is represented in **b**; and the regression (solid line) is represented in **c**. Coefficients of determination (R^2) and significance levels (p) are shown

Table 2 Pearson's correlation coefficients (r) between hydraulic traits and species bioclimatic affiliation for the canopy-tree species sampled in French Guiana. Bivariate comparisons were applied using species means for each variable, with n varying from 18 to 26 species. r values are shown in bold type when significant ($p < 0.05$). Abbreviations are as follows: a_x (MPa^{-1}) represents the slope of the vulnerability curve; Ψ_{12}, Ψ_{50}, and Ψ_{88} (MPa) represent the water potential at 12, 50, and 88% of branch embolism, respectively; Ψ_{md} (MPa) represents midday leaf water potential measured in 2018; π_{tlp} (MPa) represents leaf turgor loss point; $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ and $HSM_{\pi tlp\text{-}\Psi 50}$ (MPa) represent the hydraulic safety margins calculated as the difference between Ψ_{md} or πtlp and Ψ_{50}; SMleaf represents the leaf safety margin calculated as the difference between Ψ_{md} and π_{tlp}

	a_x	Ψ_{12}	Ψ_{50}	Ψ_{88}	Ψ_{md}	π_{tlp}	HSMΨmd-Ψ50	HSMπtlp-Ψ50	SM_{leaf}
a_x	-	0.07	0.25	0.46	0.11	0.09	− 0.23	− 0.25	− 0.12
Ψ_{12}	-	-	*0.92*	*0.77*	− 0.18	0.33	*− 0.90*	*− 0.92*	− 0.31
Ψ_{50}	-	-	-	*0.96*	− 0.06	0.41	*− 0.96*	*− 0.99*	− 0.22
Ψ_{88}	-	-	-	-	0.03	0.43	*− 0.91*	*− 0.95*	− 0.14
Ψ_{md}	-	-	-	-	-	*0.40*	0.32	0.11	*0.79*
π_{tlp}	-	-	-	-	-	-	− 0.35	− 0.29	− 0.23
HSMΨmd-Ψ50	-	-	-	-	-	-	-	*0.96*	0.46
HSMπtlp-Ψ50	-	-	-	-	-	-	-	-	0.20
SM_{leaf}	-	-	-	-	-	-	-	-	-

than in 2018 though it remained positive, ranging from 0.52 to 2.39 MPa with an average of 1.43 MPa ± 0.22 (Figs. 3b; Fig. 7 and Table 8 in the Appendices). Mean SM_{leaf} calculated from Ψ_{md} measured in 2008 for 12 species ranged from − 1.09 to 0.01 MPa, with an average of − 0.43 ± 0.09 MPa. SM_{leaf} was negative for all species but one (*Symphonia sp. 1*; Fig. 3a and Table 8 in the Appendices) and species ranking in SM_{leaf} was not conserved between years ($\tau = 0.5$; ns; Fig. 3a).

4 Discussion

Considerable interspecific variability in branch xylem vulnerability to embolism In this study, our sampling of 25 tropical rainforest canopy-tree species showed a four-fold range of magnitude in branch xylem vulnerability to embolism (Fig. 1, Table 1). This range encompasses 72% of the previously observed angiosperm variation in Ψ_{50} at the global scale (Choat et al. 2012) and expands the range of known branch xylem vulnerability to embolism for tropical forest Angiosperm tree species (Choat et al. 2012; Nolf et al. 2015; Rowland et al. 2015; Christoffersen et al. 2016; Powell et al. 2017; Santiago et al. 2018). The limited importance of confounding factors (e.g., genetics, ontogeny, competition, habitat) indicates that the observed interspecific variability was mostly related to the species' intrinsic functional characteristics.

Mean community branch Ψ_{50} (− 3.93 ± 0.31 MPa; Fig. 1 and Table 1) was much more negative than the worldwide mean for tropical rainforests; it was also more negative than the mean values published to date for *terra firme* canopy-tree species (− 2.31 ± 0.20 MPa; Sperry et al. 1988; Machado and Tyree 1994; Tyree et al. 1998; Choat et al. 2007; Sperry et al. 2007; Meinzer et al. 2008; Nolf et al. 2015; Rowland et al. 2015; Powell et al. 2017; Santiago et al. 2018) and was comparable to values found for drier biomes (Fig. 1). Our results therefore clearly contrast with the global and inter-biome pattern of interspecific variation in branch embolism resistance, where total precipitation is thought to be the main driver (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012).

The differences in branch xylem vulnerability to embolism between our study and the existing literature on tropical rainforests could be due to differences in water availability or habitat type, the species' ontogenetic stage of development, species phylogeny or methodological aspects of hydraulic measurements. However, the lower branch xylem vulnerability to embolism we found cannot be explained by differences in water availability since all our measurements were conducted on similar habitats (i.e., *terra firme*). Furthermore, the differences are unlikely to be due to either ontogeny or limited phylogenetic differences since we sampled branches of mature canopy trees covering a broad range of species and botanical families, as was also the case for the previously recorded Ψ_{50} values. It therefore appears that methodological choices are probably the main reason for the inconsistencies that have appeared across studies. The precautions we took when sampling, combined with the use of the in situ flow-centrifuge technique, makes it unlikely that our measurements were affected by native embolism. Herein, we therefore provide robust results for an ecosystem where the scarcity of data limits our understanding of the hydraulic functioning and fate of tree species (Cochard and Delzon 2013; Delzon and Cochard 2014). Although it has been shown that branch xylem vulnerability to embolism varies along macro- (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012) and micro-environmental scales of water availability (Oliveira et al. 2019), we still must decipher the past and present ecological processes underlying the large

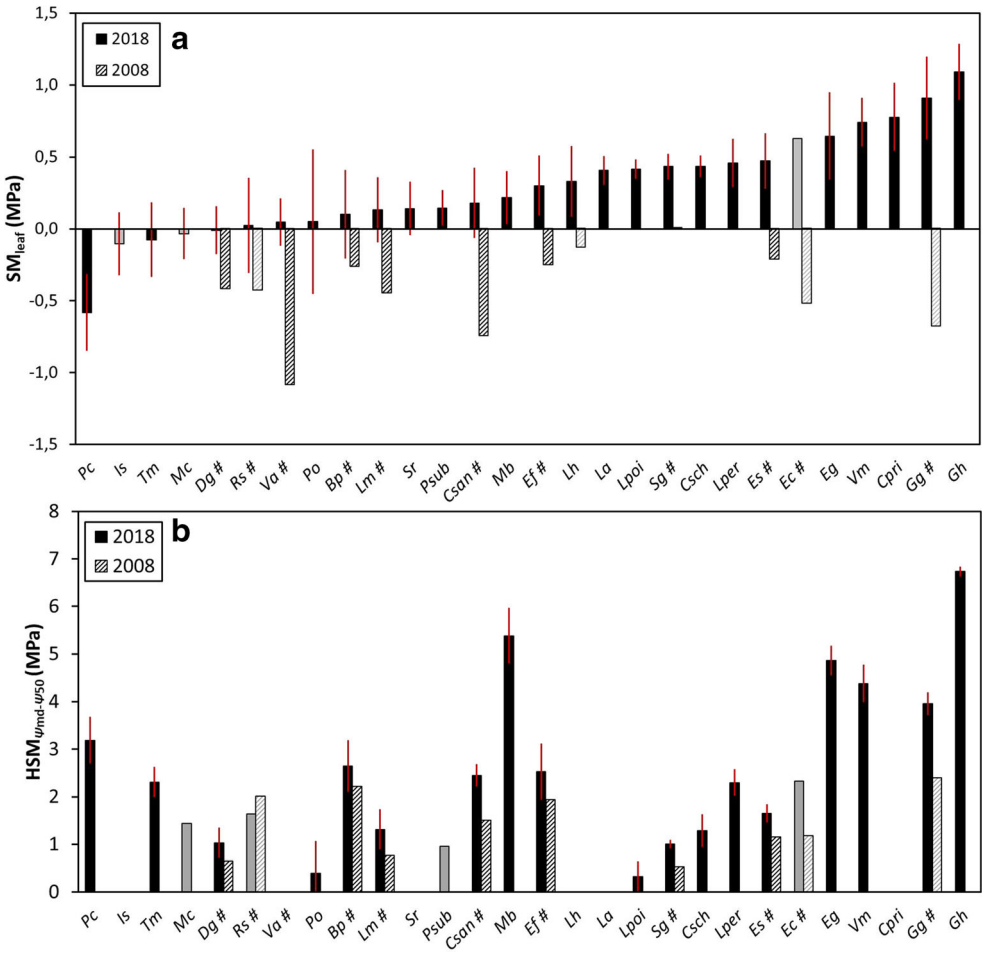


Fig. 3 Leaf safety margin (SM_{leaf}; MPa) and xylem safety margin ($HSM_{\Psi md-\Psi 50}$; MPa) during a normal (2018) and a severe (2008) dry season. **a** SM_{leaf} was calculated as the difference between dry season midday leaf water potential (Ψ_{md}) and the water potential at turgor loss point (π_{tlp}; MPa) for, respectively, 28 and 12 canopy-tree species sampled in French Guiana. Species common to both years are identified by hash signs (#). **b** $HSM_{\Psi md-\Psi 50}$ was calculated as the difference between Ψ_{md} and the water potential at 50% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{50}; MPa) for, respectively, 23 and 12 canopy-tree species sampled in French Guiana. The ranking of species between both years was not retained for SM_{leaf} ($\tau = 0.5$; $n = 8$; ns) but was retained for $HSM_{\Psi md-\Psi 50}$ ($\tau = 0.71$; $p < 0.01$). Each bar represents the species mean for 2018 (black; $n \geq 3$; gray, $n < 3$) and 2008 (black dashes, $n > 3$; gray dashes, $n < 3$) and all error bars represent standard errors of the mean for SM_{leaf} measured in 2018

interspecific variability we found in co-occurring rainforest species in the same habitat. Several approaches may be pertinent, for example, the investigation of trade-offs related to hydraulic safety vs efficiency (Santiago et al. 2018), the existence of contrasting strategies of drought resistance (Pivovaroff et al. 2016), or better knowledge of species biogeographic distribution in relation to water availability (Esquivel-Muelbert et al. 2019).

Low risk of hydraulic failure during a normal dry season Our results show that most of the studied species share a low risk of hydraulic failure during a normal dry season since both xylem hydraulic safety margins were large with regard to critical thresholds of branch embolism (i.e., Ψ_{50} and Ψ_{88}). One of our major findings concerns leaf turgor loss point, for which we gathered one of the largest datasets to date for tropical rainforest tree species. The range of π_{tlp} we found confirms previous findings (Marechaux et al. 2015) while the mean was more negative than what is currently generally accepted for tropical rainforests (Bartlett et al. 2012a, b, 2016; Zhu et al. 2018). However, π_{tlp} was relatively constant along the full range of Ψ_{50}. Our results suggest that turgor loss, which was used in this study as a proxy for stomatal closure, precedes the rapid spread of branch embolism (Brodribb et al. 2003; Creek et al. 2018), regardless of species branch xylem vulnerability to embolism. This result both supports (Mencuccini et al. 2015; Martin-StPaul et al. 2017) and contradicts (Christoffersen et al. 2016) patterns found in recent global meta-analyses, and it is consistent with the rather conservative behavior of rainforest species with regard to water-use (Fisher et al. 2006).

Although we found that higher leaf tolerance to desiccation allows leaves to function at more negative water potentials during the dry season (Fig. 2c; Zhu et al. 2018), our results indicate that in this ecosystem, Ψ_{50} and π_{tlp} are not linearly coupled to ensure the maintenance of leaf functioning. Therefore, lower branch xylem vulnerability to embolism may not involve maintaining gaseous exchanges to maximize carbon gain as long as possible during drought (Jones and Sutherland 1991), but rather maintaining tissue water potential (Martin-StPaul et al. 2017). This indicates that preserving perennial organs (i.e., branches) is usually favored at the expense of cheaper, renewable organs (i.e., leaves). However, the six species that would reach Ψ_{12} before π_{tlp} may be able to tolerate a certain percentage of branch hydraulic conductivity loss or this may indicate that other mechanisms are acting (e.g., at the leaf level) to avoid the initial spread of branch embolism. In order to have a more comprehensive understanding of how the functioning of branches and leaves interact, we need to

investigate leaf drought resistance in greater depth, notably to evaluate the potential role of the loss of leaf conductance prior to turgor loss (i.e., the loss of leaf extra-xilary hydraulic conductance; Scoffoni et al. 2017), hydraulic segmentation (Pivovaroff et al. 2014), vulnerability segmentation (Zhu et al. 2016), and cuticular conductance (Duursma et al. 2019) as potentially determinant drought-resistance features in rainforest tree species.

During our study, we also evaluated whether species exceeded xylem hydraulic safety margins ($HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$) during a normal dry season. Our results show that most of the studied species operate without developing any xylem embolism. Only five showed slightly negative $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 12}$ meaning that branches could have been subjected to some degree of embolism. However, all remained above Ψ_{50} (Fig. 2 and Table 1) and far from Ψ_{88} (> 1 MPa), the threshold water potential thought to cause irreversible hydraulic failure in angiosperms (Table 6 in the Appendices; Urli et al. 2013). However, six species had relatively narrow values of $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$, close to or lower than 1 MPa. Overall, our data support the view that the hydraulic safety margins of most tropical rainforest tree species are wide during a normal dry season (Delzon and Cochard 2014).

Limited risk of hydraulic failure during a severe dry season In 2008, our site experienced the second most severe dry season in the past four decades (Aguilos et al. 2019). The SM_{leaf} values estimated in 2008 were equal to or below zero, indicating that most species had their stomata closed (Fig. 3a and Table 8 in the Appendices). Additional water loss and the resulting decline in water potential from π_{tlp} to Ψ_{md} in 2008 could therefore have been due to cuticular transpiration (Martin-StPaul et al. 2017; Choat et al. 2018; Duursma et al. 2019). In these conditions, water potential gradients between branches and leaves are strongly reduced and midday leaf water potential measured that year can therefore be considered as an estimate of the lowest branch water potential these trees may have experienced in the past four decades (i.e., minimum water potential). However, the same year, though there was a clear decrease in photosynthetic assimilation for most of the trees, it was never null, some trees were not affected (Stahl et al. 2013), no leaf mortality was observed (Clément Stahl, personal communication), and litterfall was similar to other dry seasons (Wagner et al. 2013). Despite considerable diversity of response to drought, this suggests that no leaves were fully embolized.

Additionally, we found no clear pattern in species SM_{leaf} between a normal and a severe dry season (Fig. 3a), indicating that the response to drought might be non-linear and affected by threshold effects depending on the intensity and duration of the dry season. The lack of a clear pattern could also arise from the large uncertainties involved or the low sample size for some of the measured species. For the ten species in common to both years, the calculated $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ was narrower in 2008 than in 2018, but always remained positive (Figs. 3b; Fig. 7 and Table 8 in the Appendices). Unfortunately, Ψ_{md} and therefore $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ were not available in 2008 for some species with the narrowest $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ in 2018. Yet, species' ranking was comparable between the 2 years ($\tau = 0.71$; $p < 0.01$; data not shown), hinting that some species with relatively narrow $HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 50}$ in 2018 could have suffered from reduced branch hydraulic conductivity during the severe 2008 dry season due to partial branch xylem embolism. However, this was not a general rule since our data support that most canopy tree species, which experience steep gradients in evaporative demand even during the rainy season, develop an embolism resistant xylem, and share a limited risk of hydraulic failure during a severe dry season. Such severe dry season droughts due to anthropogenic-induced climate change are projected to increase over the next century in the Eastern-Amazon (Duffy et al. 2015). Though it is believed that previous shifts in species composition occurred throughout the late Pleistocene and Holocene because of dramatic changes in climate and in rainfall seasonality (Bonal et al. 2016), a vast majority of the Amazon basin remained as intact forest (Mayle and Power 2008). At present, there is already evidence that the recruitment of drought-tolerant taxa has increased over the past three decades in Amazonia in areas affected by droughts, while mortality among taxa affiliated to wet conditions has simultaneously increased (Esquivel-Muelbert et al. 2019). However, such changes in tree communities lag behind the pace of climate change, thus raising concern about the fate of these rainforest ecosystems. A trait-based approach encompassing a mechanistic understanding of drought resistance may help decipher what facilitates such changes in species composition and may help predict how long species will be able to avoid reaching catastrophic levels of branch embolism, which still needs to be addressed by modeling approaches.

5 Conclusions

In this study, we report key branch and leaf hydraulic traits related to drought response and resistance for a set of 30 co-occurring Neotropical rainforest canopy-tree species. We found that (i) rainforest canopy-tree species that grow with elevated mean annual precipitation and yearly experience several months of meteorological drought and reduced soil water availability can have high resistance to embolism and are more resistant than what was previously thought and that (ii) most species have a low risk of hydraulic failure and are well able to withstand normal and even severe dry seasons thanks to early leaf turgor loss and low branch xylem vulnerability to embolism. Yet, in the forest we studied, such a severe drought has not occurred in the previous four decades and it is therefore unlikely that canopy-tree species suffered from hydraulic failure during that time, even during severe dry seasons as the one experienced in 2008. Our results therefore support the idea that, at least for the most abundant canopy-tree species, expected climate change over the next decades, at least in terms of water availability, will not directly or severely affect

the survival of these species at the adult stage in *terra-firme* forests of the Guiana Shield. Yet, considering that the studied canopy trees are long-living organisms, they may have previously experienced severe droughts in the past beyond our records and will most likely do in a near future, while considerable uncertainties remain on their capacity to withstand repeated drought episodes. Whether species capacity to avoid hydraulic failure is influencing the slow compositional shift in the Amazon rainforest at the early development stage (Esquivel-Muelbert et al. 2019) in response to increasingly frequent and severe dry seasons is a worthy question. Moreover, little is known about the drought-resistance characteristics of the less-abundant species that compose the vast majority of Neotropical tree communities. We therefore encourage further research in this domain to better predict tree species' and forest communities' fate in a rapidly changing climate (Brodribb 2017).

Acknowledgments We are grateful for the technical assistance of Benoit Burban who also provided climatic data. We thank Fabien Wagner and Maricar Aguilos for providing water availability data and Déborah Corso and Gaëlle Capdeville for assistance with measuring xylem embolism resistance. We also thank the climbing team (Valentine Alt, Samuel Counil, Anthony Percevaux, and Elodie Courtois) for canopy sampling.

Funding information This study is part of the Guyaflux program, under the auspices of SOERE F-ORE-T, and is supported annually by Ecofor, Allenvi, and the French national research infrastructure, ANAEE-F (ANAEE-France: ANR-11-INBS-0001). This study was funded by the GFclim project (FEDER 20142020, Project GY0006894) and an "Investissement d'Avenir" grant from the Agence Nationale de la Recherche (CEBA: ANR-10-LABX-0025; ARBRE, ANR-11-LABX-0002-01). CZ received an assistantship from Pôle A2F, Université de Lorraine, France. AE-M was supported by the NERC TREMOR project and the ERC grants, T-Forces (291585) and TreeMort (758873). The authors have no conflict of interest.

Data availability statement All data corresponding to species' mean trait values are included in this published article (and its supplementary information files). All raw data generated during the current study are not publicly available at the moment because the authors of the study wish to keep them for further analysis. They will then be made public on an online repository. In the meantime, they can nonetheless be made available by the corresponding author on request.

Compliance with ethical standards

Conflicts of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Appendices

Table 3 Species full botanical name, family, species' abbreviation code, and percent of total tree basal area at our site (TBA; %) for the 30 rainforest canopy-tree species sampled in French Guiana

Species	Family	Code	TBA
Bocoa prouacensis Aubl.	Fabaceae	Bp	1.7
Chaetocarpus schomburgkianus (Kuntze)	Peraceae	Csch	0.8
Chrysophyllum prieurii A. DC.	Sapotaceae	Cpri	1.0
Chrysophyllum sanguinolentum (Pierre) Baehni	Sapotaceae	Csan	0.4
Dicorynia guianensis Amshoff	Fabaceae	Dg	2.2
Eperua falcata Aubl.	Fabaceae	Ef	15.4
Eperua grandiflora (Aubl.) Benth.	Fabaceae	Eg	4.7
Eschweilera coriacea (DC.) S.A. Mori	Lecythidaceae	Ec	0.4
Eschweilera sagotiana Miers	Lecythidaceae	Es	8.0
Goupia glabra Aubl.	Goupiaceae	Gg	1.0
Gustavia hexapetala (Aubl.) Sm.	Lecythidaceae	Gh	0.5
Iryanthera sagotiana (Benth.) Warb.	Myristicaceae	Is	0.4
Lecythis persistens Sagot	Lecythidaceae	Lper	2.3
Lecythis poiteaui O. Berg	Lecythidaceae	Lpoi	0.3
Licania alba (Bernouilli) Cuatrec.	Chrysobalanaceae	La	3.4
Licania heteromorpha Benth.	Chrysobalanaceae	Lh	1.6
Licania membranacea Sagot ex Laness.	Chrysobalanaceae	Lm	1.1
Manilkara bidentata (A. DC.) A. Chev.	Sapotaceae	Mb	0.6
Moronobea coccinea Aubl.	Clusiaceae	Mc	1.6
Pradosia cochlearia (Lecomte) T.D. Penn.	Sapotaceae	Pc	2.6
Protium opacum Swart	Burseraceae	Po	0.3
Protium sagotianum Marchand	Burseraceae	Psag	0.1
Protium subserratum (Engl.) Engl	Burseraceae	Psub	0.2
Qualea rosea Aubl.	Vochysiaceae	Qr	2.3
Recordoxylon speciosum (Benoist) Gazel	Fabaceae	Rs	1.5
Sextonia rubra (Mez) van der Werff	Lauraceae	Sr	1.1
Symphonia globulifera L.f. sp. 1	Clusiaceae	Sg	1.9
Tachigali melinonii (Harms) Zarucchi & Her.	Fabaceae	Tm	0.6
Virola michelii Heckel	Myristicaceae	Vm	0.4
Vouacapoua americana Aubl.	Fabaceae	Va	1.9

Table 4 Number of replicates for key branch and leaf hydraulic traits. Water potential at 50% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{50}; MPa), midday leaf water potential during a normal intensity dry season (Ψ_{md}; MPa), leaf water potential at turgor loss point (π_{tlp}; MPa), xylem hydraulic safety margins (HSM; MPa), and leaf safety margin (SM_{leaf}; MPa) derived from leaf and branch hydraulic traits for the 30 canopy-tree species sampled in French Guiana. Results of a one-way ANOVA test for species effect for each studied trait are shown. Only species with at least three measured individuals are included in the analysis

Sp.	n Ψ_{50}	n Ψ_{md}	n π_{tlp}	n $HSM_{\Psi md-\Psi 50}$	n $HSM_{\pi tlp-\Psi 50}$	n SM_{leaf}
Bp	5	8	10	5	5	8
Csch	4	5	7	4	4	5
Cpri	-	3	3	-	-	3
Csan	5	5	6	5	5	5
Dg	6	7	10	5	6	7
Ef	4	5	5	4	3	4
Eg	4	4	7	4	4	4
Ec	1	1	1	1	1	1
Es	5	7	9	5	5	6
Gg	5	5	6	5	5	5
Gh	3	3	5	3	3	3
Is	1	2	3	-	1	2
Lper	5	6	7	5	5	6
Lpoi	4	4	6	4	4	4
La	-	3	3	-	-	3
Lh	-	3	3	-	-	3
Lm	6	6	10	6	6	6
Mb	4	4	7	3	4	4
Mc	1	2	2	1	1	2
Pc	5	6	8	3	5	6
Po	3	3	5	3	3	3
Psag	1	-	-	-	-	-
Psub	1	3	4	1	1	3
Qr	2	3	-	2	-	-
Rs	1	3	4	1	1	3
Sr	-	3	4	-	-	3
Sg	5	6	8	5	5	6
Tm	5	5	5	5	5	5
Vm	6	6	6	6	6	6
Va	-	5	5	-	-	5

Table 5 Key branch and leaf hydraulic traits. Water potential at 12 and 88% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{12}, Ψ_{88}; MPa) and the slope of vulnerability curves (a_x; $\%MPa^{-1}$) for the 25 canopy-tree species sampled in French Guiana. Results of a one-way ANOVA test for species effect for each studied trait are shown. Mean ± SE, *F*, and *p* values are displayed. Only species with at least three measured individuals are included in the analyses

Code	Ψ_{12}	Ψ_{88}	a_x
Bp	− 3.35 ± 0.51	− 5.23 ± 0.26	86 ± 24
Csch	− 1.19 ± 0.29	− 3.68 ± 0.43	52 ± 13
Csan	− 3.61 ± 0.09	− 4.48 ± 0.09	144 ± 37
Dg	− 1.35 ± 0.19	− 3.41 ± 0.15	56 ± 10
Ef	− 2.83 ± 0.80	− 4.88 ± 0.58	89 ± 40
Eg	− 5.38 ± 0.32	− 6.90 ± 0.19	93 ± 30
Ec	− 3.06	− 3.48	240
Es	− 2.56 ± 0.11	− 3.21 ± 0.16	172 ± 19
Gg	− 3.40 ± 0.58	− 6.58 ± 0.22	38 ± 9
Gh	− 6.78 ± 0.62	− 8.49 ± 0.36	109 ± 49
Is	− 1.30	− 6.08	21
Lper	− 2.59 ± 0.34	− 4.56 ± 0.43	59 ± 12
Lpoi	− 1.18 ± 0.20	− 3.10 ± 0.62	98 ± 52
Lm	− 1.41 ± 0.25	− 4.53 ± 0.56	53 ± 24
Mb	− 3.52 ± 1.06	− 10.22 ± 0.69	22 ± 9
Mc	− 2.52	− 3.41	113
Pc	− 4.84 ± 0.95	− 7.67 ± 0.17	68 ± 21
Po	− 1.73 ± 0.31	− 3.10 ± 0.20	100 ± 44
Psag	− 4.58	− 5.30	139
Psub	− 1.44	− 4.41	34
Qr	− 0.99 ± 0.39	− 2.72 ± 0.04	62 ± 15
Rs	− 2.95	− 5.32	42
Sg	− 1.64 ± 0.21	− 2.55 ± 0.04	132 ± 25
Tm	− 2.61 ± 0.41	− 5.66 ± 0.40	44 ± 12
Vm	− 3.83 ± 0.59	− 6.70 ± 0.18	45 ± 9
All	**− 2.83 ± 0.29**	**− 5.03 ± 0.39**	**84 ± 10**
F	**8.3**	**31.8**	**2.7**
p	**< 0.001**	**< 0.001**	**0.002**

Table 6 Xylem hydraulic safety margins (HSM, MPa) derived from leaf and branch hydraulic traits for the 25 canopy-tree species sampled in French Guiana. Results of a one-way ANOVA test for species effect for each studied trait are shown. Mean ± SE, *F*, and *p* values are displayed. Only species with at least three measured individuals are included in the analyses

Code	$HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 12}$	$HSM_{\Psi md\text{-}\Psi 88}$	$HSM_{\pi tlp\text{-}\Psi 12}$	$HSM_{\pi tlp\text{-}\Psi 88}$
Bp	1.70 ± 0.85	3.59 ± 0.28	1.57 ± 0.55	3.45 ± 0.29
Csch	0.04 ± 0.39	2.53 ± 0.43	− 0.43 ± 0.32	2.06 ± 0.41
Csan	2.02 ± 0.2	2.89 ± 0.29	1.84 ± 0.13	2.70 ± 0.06
Dg	0.38	2.07 ± 0.30	0.05 ± 0.23	2.12 ± 0.18
Ef	1.51 ± 0.73	3.55 ± 0.72	1.00 ± 1.10	3.05 ± 0.73
Eg	4.10 ± 0.44	5.62 ± 0.33	3.45 ± 0.33	4.97 ± 0.16
Ec	2.12	2.54	1.49	1.91
Es	1.32 ± 0.14	1.97 ± 0.24	0.97 ± 0.13	1.62 ± 0.14
Gg	2.37 ± 0.42	5.55 ± 0.31	1.46 ± 0.65	4.64 ± 0.23
Gh	5.88 ± 0.53	7.59 ± 0.46	4.79 ± 0.52	6.49 ± 0.46
Is	-	-	− 0.28	4.50
Lper	1.31 ± 0.33	3.28 ± 0.32	0.78 ± 0.29	2.75 ± 0.34
Lpoi	− 0.63 ± 0.15	1.29 ± 0.64	− 1.05 ± 0.21	0.87 ± 0.67
Lm	− 0.25 ± 0.34	2.87 ± 0.65	− 0.38 ± 0.25	2.74 ± 0.5
Mb	2.42 ± 1.07	8.34 ± 0.78	1.40 ± 1.08	8.10 ± 0.67
Mc	0.99	1.88	0.85	1.74
Pc	1.12 ± 0.9	5.26 ± 0.12	3.08 ± 0.93	5.91 ± 0.15
Po	− 0.28 ± 0.86	1.08 ± 0.48	− 0.33 ± 0.39	1.03 ± 0.26
Psag	-	-	-	-
Psub	− 0.53	2.44	− 0.78	2.20
Qr	− 0.41 ± 0.21	1.32 ± 0.64	-	-
Rs	0.45	2.82	1.01	3.38
Sg	0.55 ± 0.18	1.46 ± 0.05	0.04 ± 0.22	0.95 ± 0.03
Tm	0.79 ± 0.43	3.83 ± 0.53	0.87 ± 0.39	3.91 ± 0.42
Vm	2.95 ± 0.62	5.81 ± 0.35	2.21 ± 0.59	5.07 ± 0.20
All	**1.28 ± 0.33**	**3.46 ± 0.42**	**1.03 ± 0.30**	**3.31 ± 0.39**
F	**9.0**	**19.6**	**7.3**	**27.8**
p	**< 0.001**	**< 0.001**	**< 0.001**	**< 0.001**

Table 7 Presence of exudates, mean values, and standard error (SE) of maximum vessel length (MVL, cm) and branch diameter calculated as the average diameter at both ends (mm; including bark) as well as the number of individual replicates for 25 canopy-tree species sampled in French Guiana. Species with MVL > 100 cm were excluded from the sample for measurements of branch resistance to embolism, with the exception of *Eperua falcata*, *Goupia glabra*, and *Licania membranacea* for which we sampled smaller diameter branches, since branch diameter and MVL were positively related (Jacobsen et al. 2012; this study). Results of a one-way ANOVA test for species effect for each studied trait are shown. Mean ± SE, *F*, and *P* values are displayed. Only species with at least three measured individuals are included in the analyses

Species	Exudates	MVL	Diameter	*n*
Bp	-	61.3 ± 1.5	15.3 ± 0.4	6
Csch	-	42.1 ± 2.5	14.3 ± 0.4	10
Csan	Yes	24.1 ± 2.1	15.4 ± 0.7	9
Dg	-	60.0 ± 3.5	15.9 ± 0.6	10
Ef	-	140.5 ± 3.5	19.4 ± 0.6	7
Eg	-	92.8 ± 2.6	17.6 ± 0.7	9
Ec	-	30.0	14.8	1
Es	-	29.4 ± 1.5	14.2 ± 0.9	7
Gg	-	111.5 ± 3.4	16.3 ± 0.8	7
Gh	-	40.1 ± 1.8	14.1 ± 0.5	6
Is	Yes	57.0	15.6	1
Lper	-	49.2 ± 1.7	14.0 ± 0.4	5
Lpoi	-	52.3 ± 3.6	14.3 ± 0.5	8
Lm	-	111.0 ± 3.4	15.9 ± 0.6	13
Mb	Yes	72.6 ± 4.3	16.0 ± 0.6	9
Mc	Yes	71.0	13.6	1
Pc	Yes	44.9 ± 2.0	14.0 ± 0.4	10
Po	-	51.7 ± 1.9	13.9 ± 0.3	5
Psub	-	54.8 ± 3.7	15 ± 0.5	4
Qr	-	49.4 ± 2.2	15.5 ± 0.7	7
Rs	-	93.2 ± 1.7	17.2 ± 0.6	5
Sg	Yes	67.7 ± 3.3	13.4 ± 0.4	5
Tm	-	75.7 ± 3.1	17.3 ± 0.4	5
Vm	Yes	39.6 ± 2.1	14.5 ± 0.7	6
All		**62.2 ± 5.8**	**15.3 ± 0.3**	-
***F* test**		**10.6**	**2.8**	-
***p* value**		**< 0.001**	**< 0.001**	-

Table 8 Mean values and standard error (SE) of midday leaf water potential (Ψ_{md}; MPa) measured during the severe 2008 dry season (Ψ_{md}; MPa; Stahl et al. 2010), the driest in the past decade (Aguilos et al. 2019), and the second driest in the past four decades. Results are shown for the 12 canopy-tree species sampled at the same site in French Guiana in 2008 that are common to our study. Xylem hydraulic safety margins computed from embolism resistance traits ($HSM_{\Psi md-\Psi x}$) or leaf safety margins computed from leaf turgor loss point measured in 2018 (SM_{leaf}) are also shown

Species	n Ψ_{md}	Ψ_{md}	$HSM_{\Psi md-\Psi 12}$	$HSM_{\Psi md-\Psi 50}$	SM_{leaf}
Bp	3	− 2.08 ± 0.26	1.27	2.21	− 0.26
Csan	5	− 2.55 ± 0.18	1.06	1.50	− 0.75
Dg	4	− 1.74 ± 0.09	− 0.39	0.64	− 0.42
Ef	5	− 1.93 ± 0.14	0.90	1.93	− 0.25
Ec	4	− 2.09 ± 0.12	0.97	1.18	− 0.52
Es	4	− 1.74 ± 0.04	0.82	1.14	− 0.22
Gg	1	− 2.60	0.80	2.39	− 0.68
Lh	2	− 1.58 ± 0.33	-	-	-0.13
Lm	5	− 2.21 ± 0.12	− 0.80	0.76	− 0.45
Rs	2	− 2.13 ± 0.02	0.82	2.01	− 0.43
Sg	5	− 1.57 ± 0.12	0.07	0.52	0.01
Va	10	− 3.03 ± 0.08	-	-	− 1.09
All	**-**	**− 2.10 ± 0.13**	**0.55 ± 0.22**	**1.43 ± 0.22**	**− 0.43 ± 0.09**
F	**-**	**18**	**-**	**-**	**-**
p	**-**	**< 0.001**	**-**	**-**	**-**

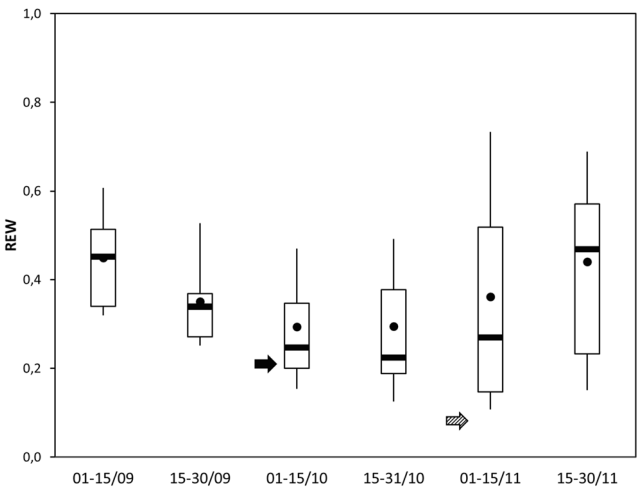


Fig. 4 Box plots showing the bi-monthly variation in relative extractable water (REW) from 2004 to 2018. Boxes show the mean (black dots), median (horizontal bar), 25th and 75th percentiles; error bars show the 10th and 90th percentiles. Mean REW values when measurements of dry season midday leaf water potential were conducted for 2018 (our study; black arrow) and 2008 (Stahl et al. 2010, dashed arrow) are shown

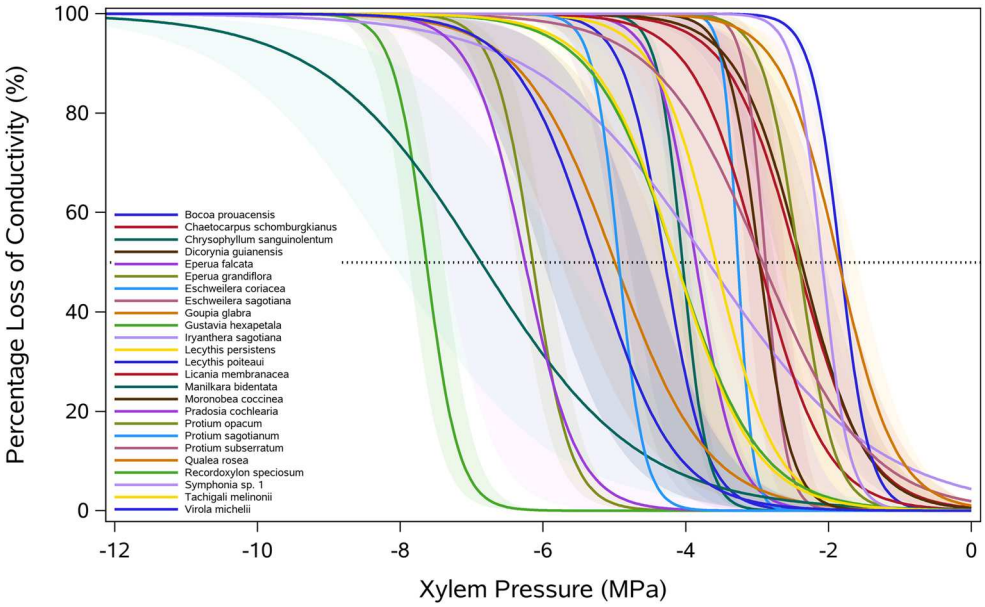


Fig. 5 Mean vulnerability curves for 25 co-occurring species showing the percentage of loss of hydraulic conductivity (%) in the xylem as a function of xylem pressure (Mpa). Shaded bands represent standard errors and 50% loss in conductivity is indicated by a horizontal dotted line

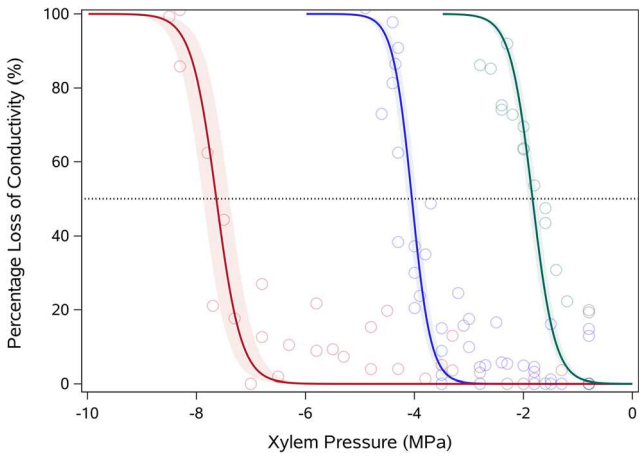


Fig. 6 Mean vulnerability curves for three species showing the percentage of loss of hydraulic conductivity (%) in the xylem as a function of xylem pressure (Mpa). Open circles represent raw data; shaded bands represent standard errors; and a 50% loss in conductivity is indicated by a horizontal dotted line for *Gustavia hexapetala* (red; n = 3), the most resistant species in our dataset, *Chrysophyllum sanguinolentum* (blue; n = 5), an intermediately-resistant species, and *Lecythis poiteaui* (green; n = 4), the least resistant species

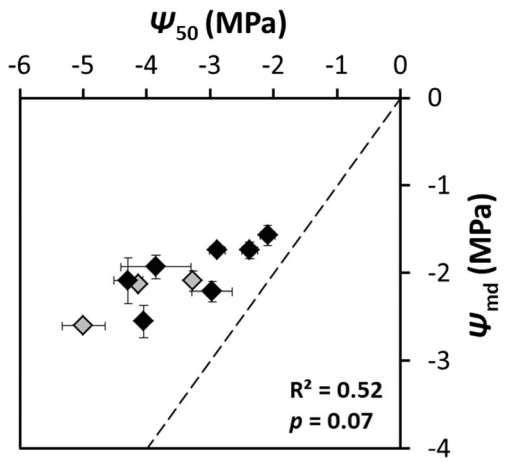


Fig. 7 Relationships between Ψ_{50}, the water potential at 50% loss of branch hydraulic conductivity (Ψ_{50}; MPa), and midday leaf water potential measured during the severe dry season of 2008 (Ψ_{md}; MPa) for 10 canopy-tree species sampled in French Guiana (black $n \geq 3$; gray $n < 3$). All error bars represent standard errors of the mean. The 1:1 line (dashed line) is represented. Coefficients of determination (R^2) and significance levels (p) are shown

Open Access This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made.

References

Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD, Anderegg LDL, Barron-Gafford GA, Beerling DJ, Breshears DD, Brodribb TJ, Bugmann H, Cobb RC, Collins AD, Dickman LT, Duan H, Ewers BE, Galiano L, Galvez DA, Garcia-Forner N, Gaylord ML, Germino MJ, Gessler A, Hacke UG, Hakamada R, Hector A, Jenkins MW, Kane JM, Kolb TE, Law DJ, Lewis JD, Limousin J-M, Love DM, Macalady AK, Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Mitchell PJ, Muss JD, O'Brien MJ, O'Grady AP, Pangle RE, Pinkard EA, Piper FI, Plaut JA, Pockman WT, Quirk J, Reinhardt K, Ripullone F, Ryan MG, Sala A, Sevanto S, Sperry JS, Vargas R, Vennetier M, Way DA, Xu C, Yepez EA, McDowell NG (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. Nat Ecol Evol 1:1285–1291. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x

Aguilos M, Stahl C, Burban B, Hérault B, Courtois E, Coste S, Wagner F, Ziegler C, Takagi K, Bonal D (2019) Interannual and seasonal variations in ecosystem transpiration and water use efficiency in a tropical rainforest. Forests 10:14. https://doi.org/10.3390/f10010014

Anderegg WRL, Flint A, C-y H, Flint L, Berry JA, Davis FW, Sperry JS, Field CB (2015) Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. Nat Geosci 8:367. https://doi.org/10.1038/ngeo2400

Anderegg WR, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AF, Choat B, Jansen S (2016) Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. Proc Natl Acad Sci 113:5024–5029. https://doi.org/10.1073/pnas.1525678113

Bartlett MK, Scoffoni C, Ardy R, Zhang Y, Sun S, Cao K, Sack L (2012a) Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. Methods Ecol Evol 3:880–888. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00230.x

Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L (2012b) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. Ecol Lett 15:393–405. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x

Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L (2016) The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. Proc Natl Acad Sci 113:13098–13103. https://doi.org/10.1073/pnas.1604088113

Bennett AC, McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira KJ (2015) Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. Nat Plants 1:15139. https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139

Bonal D, Burban B, Stahl C, Wagner F, Herault B (2016) The response of tropical rainforests to drought-lessons from recent research and future prospects. Ann For Sci 73:27–44. https://doi.org/10.1007/s13595-015-0522-5

Brodribb TJ (2017) Progressing from 'functional' to mechanistic traits. The New phytologist 215:9–11. https://doi.org/10.1111/nph.14620

Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutierrez MV (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. Plant Cell Environ 26:443–450. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00975.x

Choat B, Sack L, Holbrook NM (2007) Diversity of hydraulic traits in nine Cordia species growing in tropical forests with contrasting precipitation. The New phytologist 175:686–698. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02137.x

Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martinez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Wright IJ, Zanne AE (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature 491:752–755. https://doi.org/10.1038/nature11688

Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, Lopez R, Medlyn BE (2018) Triggers of tree mortality under drought. Nature 558:531–539. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x

Christoffersen BO, Gloor M, Fauset S, Fyllas NM, Galbraith DR, Baker TR, Kruijt B, Rowland L, Fisher RA, Binks OJ, Sevanto S, Xu C, Jansen S, Choat B, Mencuccini M, McDowell NG, Meir P (2016) Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v.1-Hydro). Geosci Model Dev 9:4227–4255. https://doi.org/10.5194/gmd-9-4227-2016

Cochard H, Delzon S (2013) Hydraulic failure and repair are not routine in trees. Ann For Sci 70:659–661. https://doi.org/10.1007/s13595-013-0317-5

Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S (2013) Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. J Exp Bot 64:4779–4791. https://doi.org/10.1093/jxb/ert193

Creek D, Blackman CJ, Brodribb TJ, Choat B, Tissue DT (2018) Coordination between leaf, stem, and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery. Plant Cell Environ 41:2869–2881. https://doi.org/10.1111/pce.13418

Delzon S (2015) New insight into leaf drought tolerance. Funct Ecol 29:1247–1249. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12500

Delzon S, Cochard H (2014) Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. The New phytologist 203:355–358. https://doi.org/10.1111/nph.12798

Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. Plant Cell Environ 33:2101–2111. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02208.x

Duffy PB, Brando P, Asner GP, Field CB (2015) Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. Proc Natl Acad Sci 112:13172–13177. https://doi.org/10.1073/pnas.1421010112

Duursma RA, Blackman CJ, Lopez R, Martin-StPaul NK, Cochard H, Medlyn BE (2019) On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. The New phytologist 221:693–705. https://doi.org/10.1111/nph.15395

Esquivel-Muelbert A, Dexter KG, Lewis SL, Brienen RJW, Feldpausch TR, Lloyd J, Monteagudo-Mendoza A, Arroyo L, Alvarez-Davila E, Higuchi N, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Silveira M, Vilanova E, Gloor E, Malhi Y, Chave J, Barlow J, Bonal D, Davila Cardozo N, Erwin T, Fauset S, Herault B, Laurance S, Poorter L, Qie L, Stahl C, Sullivan MJP, Ter Steege H, Vos VA, Zuidema PA, Almeida E, Almeida de Oliveira E, Andrade A, Vieira SA, Aragao L, Araujo-Murakami A, Arets E, Aymard CG, Baraloto C, Camargo PB, Barroso JG, Bongers F, Boot R, Camargo JL, Castro W, Chama Moscoso V, Comiskey J, Cornejo Valverde F, Lola da Costa AC, Del Aguila Pasquel J, Di Fiore A, Fernanda Duque L, Elias F, Engel J, Flores Llampazo G, Galbraith D, Herrera Fernandez R, Honorio Coronado E, Hubau W, Jimenez-Rojas E, Lima AJN, Umetsu RK, Laurance W, Lopez-Gonzalez G, Lovejoy T, Aurelio Melo Cruz O, Morandi PS, Neill D, Nunez Vargas P, Pallqui Camacho NC, Parada Gutierrez A, Pardo G,

Peacock J, Pena-Claros M, Penuela-Mora MC, Petronelli P, Pickavance GC, Pitman N, Prieto A, Quesada C, Ramirez-Angulo H, Rejou-Mechain M, Restrepo Correa Z, Roopsind A, Rudas A, Salomao R, Silva N, Silva Espejo J, Singh J, Stropp J, Terborgh J, Thomas R, Toledo M, Torres-Lezama A, Valenzuela Gamarra L, van de Meer PJ, van der Heijden G, van der Hout P, Vasquez Martinez R, Vela C, Vieira ICG, Phillips OL (2019) Compositional response of Amazon forests to climate change. Glob Chang Biol 25:39–56. https://doi.org/10.1111/gcb.14413

Ewers FW, Fisher JB (1989) Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. Am J Bot 76:645–656. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1989.tb11360.x

Fargeon H, Aubry-Kientz M, Brunaux O, Descroix L, Gaspard R, Guitet S, Rossi V, Hérault B (2016) Vulnerability of commercial tree species to water stress in logged forests of the Guiana Shield. Forests 7: 105. https://doi.org/10.3390/f7050105

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 Environ 29:151–165. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01407.x

Hochberg U, Rockwell FE, Holbrook NM, Cochard H (2018) Iso/Anisohydry: A Plant-Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. Trends Plant Sci 23:112–120. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.11.002

Jacobsen AL, RB Pratt, MF Tobin, UG Hacke, FW Ewers (2012) A global analysis of xylem vessel length in woody plants. American Journal of Botany 99:1583-1591. https://doi.org/10.3732/ajb.1200140

Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. Plant Cell Environ 14:607–612. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01532.x

Lobo A, Torres-Ruiz JM, Burlett R, Lemaire C, Parise C, Francioni C, Truffaut L, Tomaskova I, Hansen JK, Kjaer ED, Kremer A, Delzon S (2018) Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. For Ecol Manag 424:53–61. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.031

Machado J-L, Tyree MT (1994) Patterns of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: Ochroma pyramidale and Pseudobombax septenatum. Tree Physiol 14:219–240. https://doi.org/10.1093/treephys/14.3.219

Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. Ecology 85: 2184–2199. https://doi.org/10.1890/02-0538

Marechaux I, Bartlett MK, Sack L, Baraloto C, Engel J, Joetzjer E, Chave J (2015) Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. Funct Ecol 29:1268–1277. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12452

Maréchaux I, Bartlett MK, Gaucher P, Sack L, Chave J (2016) Causes of variation in leaf-level drought tolerance within an Amazonian forest. J Plant Hydraul 3:e004. https://doi.org/10.20870/jph.2016.e004

Martin-StPaul N, Delzon S, Cochard H (2017) Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. Ecol Lett 20:1437–1447. https://doi.org/10.1111/ele.12851

Mayle FE, Power MJ (2008) Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. Philos Trans R Soc Lond Ser B Biol Sci 363:1829–1838. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0019

Meinzer FC, Woodruff DR, Domec JC, Goldstein G, Campanello PI, Gatti MG, Villalobos-Vega R (2008) Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. Oecologia 156:31–41. https://doi.org/10.1007/s00442-008-0974-5

Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. Funct Ecol 23:922–930. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01577.x

Mencuccini M, Minunno F, Salmon Y, Martinez-Vilalta J, Holtta T (2015) Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. The New phytologist 208:396–409. https://doi.org/10.1111/nph.13461

Nolf M, Creek D, Duursma R, Holtum J, Mayr S, Choat B (2015) Stem and leaf hydraulic properties are finely coordinated in three tropical rain forest tree species. Plant Cell Environ 38:2652–2661. https://doi.org/10.1111/pce.12581

Oliveira RS, Costa FRC, van Baalen E, de Jonge A, Bittencourt PR, Almanza Y, Barros FV, Cordoba EC, Fagundes MV, Garcia S, Guimaraes ZTM, Hertel M, Schietti J, Rodrigues-Souza J, Poorter L (2019) Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. The New phytologist 221:1457–1465. https://doi.org/10.1111/nph.15463

Pammenter NW, Vander Willigen C (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. Tree Physiol 18:589–593. https://doi.org/10.1093/treephys/18.8-9.589

Phillips OL, van der Heijden G, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Aragao L, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Davila EA, Amaral I, Andelman S, Andrade A, Arroyo L, Aymard G, Baker TR, Blanc L, Bonal D, de Oliveira ACA, Chao KJ, Cardozo ND, da Costa L, Feldpausch TR, Fisher JB, Fyllas NM, Freitas MA, Galbraith D, Gloor E, Higuchi N, Honorio E, Jimenez E, Keeling H, Killeen TJ, Lovett JC, Meir P, Mendoza C, Morel A, Vargas PN, Patino S, Peh KSH, Cruz AP, Prieto A, Quesada CA, Ramirez F, Ramirez H, Rudas A, Salamao R, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Slik JWF, Sonke B, Thomas AS, Stropp J, Taplin JRD, Vasquez R, Vilanova E (2010) Drought-mortality relationships for tropical forests. New Phytol 187:631–646. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x

Pivovaroff AL, Sack L, Santiago LS (2014) Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. The New phytologist 203:842–850. https://doi.org/10.1111/nph.12850

Pivovaroff AL, Pasquini SC, De Guzman ME, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS, Field K (2016) Multiple strategies for drought survival among woody plant species. Funct Ecol 30:517–526. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12518

Powell TL, Wheeler JK, de Oliveira AAR, da Costa ACL, Saleska SR, Meir P, Moorcroft PR (2017) Differences in xylem and leaf hydraulic traits explain differences in drought tolerance among mature Amazon rainforest trees. Glob Chang Biol 23:4280–4293. https://doi.org/10.1111/gcb.13731

Rowland L, da Costa AC, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AA, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, Ferreira LV, Malhi Y, Grace J, Mencuccini M, Meir P (2015) Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. Nature 528:119–122. https://doi.org/10.1038/nature15539

Santiago LS, Bonal D, De Guzman ME, Avila-Lovera E (2016) Drought Survival Strategies of Tropical Trees. In: Goldstein G, Santiago LS (eds) Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment, pp 243–258

Santiago LS, De Guzman ME, Baraloto C, Vogenberg JE, Brodie M, Herault B, Fortunel C, Bonal D (2018) Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. New Phytol 218: 1015–1024. https://doi.org/10.1111/nph.15058

Scoffoni C, Albuquerque C, Brodersen CR, Townes SV, John GP, Bartlett MK, Buckley TN, McElrone AJ, Sack L (2017) Outside-Xylem Vulnerability, Not Xylem Embolism, Controls Leaf Hydraulic Decline during Dehydration. Plant Physiol 173:1197–1210. https://doi.org/10.1104/pp.16.01643

Sperry JS, Tyree MT, Donnelly JR (1988) Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae.

Physiol Plant 74:276–283. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb00632.x

Sperry JS, Hacke UG, Feild TS, Sano Y, Sikkema EH (2007) Hydraulic consequences of vessel evolution in angiosperms. Int J Plant Sci 168:1127–1139. https://doi.org/10.1086/520726

Stahl C, Burban B, Bompy F, Jolin ZB, Sermage J, Bonal D (2010) Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rainforest trees in French Guiana. J Trop Ecol 26:393–405. https://doi.org/10.1017/s0266467410000155

Stahl C, Burban B, Wagner F, Goret J-Y, Bompy F, Bonal D (2013) Influence of seasonal variations in soil water availability on gas exchange of tropical canopy trees. Biotropica 45:155–164. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00902.x

Torres-Ruiz JM, Cochard H, Delzon S (2016) Why do trees take more risks in the Amazon? Journal of Plant Hydraulics 3:e005. https://doi.org/10.20870/jph.2016.e005

Tyree MT, Patiño S, Becker P (1998) Vulnerability to drought-induced embolism of Bornean heath and dipterocarp forest trees. Tree Physiol 18:583–588. https://doi.org/10.1093/treephys/18.8-9.583

Urli M, Porte AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. Tree Physiol 33:672–683. https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030

Wagner F, Rossi V, Stahl C, Bonal D, Hérault B (2012) Water availability is the main climate driver of neotropical tree growth. PLoS One 7:e34074. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034074

Wagner F, Rossi V, Stahl C, Bonal D, Hérault B (2013) Asynchronism in leaf and wood production in tropical forests: a study combining satellite and ground-based measurements. Biogeosciences 10:7307–7321. https://doi.org/10.5194/bg-10-7307-2013

Zhu S-D, Liu H, Xu Q-Y, Cao K-F, Ye Q, Poorter L (2016) Are leaves more vulnerable to cavitation than branches? Funct Ecol 30:1740–1744. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12656

Zhu SD, Chen YJ, Ye Q, He PC, Liu H, Li RH, Fu PL, Jiang GF, Cao KF (2018) Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. Tree Physiol 38:658–663. https://doi.org/10.1093/treephys/tpy013

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Affiliations

Camille Ziegler[1,2] · Sabrina Coste[3] · Clément Stahl[2] · Sylvain Delzon[4] · Sébastien Levionnois[5] · Jocelyn Cazal[2] · Hervé Cochard[6] · Adriane Esquivel-Muelbert[7,8] · Jean-Yves Goret[2] · Patrick Heuret[9] · Gaëlle Jaouen[10] · Louis S. Santiago[11,12] · Damien Bonal[1]

1 Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 54000 Nancy, France

2 INRAE, UMR EcoFoG, AgroParisTech, Cirad, CNRS, Université des Antilles, Université de Guyane, 97310 Kourou, France

3 Université de Guyane, UMR EcoFoG, AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRAE, Université des Antilles, 97310 Kourou, France

4 INRA, University of Bordeaux, UMR BIOGECO, 33615 Pessac, France

5 CNRS, UMR EcoFoG, AgroParisTech, Cirad, CNRS, INRAE, Université des Antilles, Université de Guyane, 97310 Kourou, France

6 Université Clermont-Auvergne, INRAE, PIAF, 63000 Clermont-Ferrand, France

7 School of Geography, University of Leeds, Leeds, UK

8 School of Geography, Environment and Earth Sciences, University of Birmingham, Birmingham, UK

9 AMAP, Univ Montpellier, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Montpellier, France

10 AgroParisTech, UMR EcoFoG, Cirad, CNRS, INRAE, Université des Antilles, Université de Guyane, 97310 Kourou, France

11 Department of Botany & Plant Sciences, University of California, Riverside, CA 92521, USA

12 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Ancon, Republic of Panama

CHAPITRE II

Sensibilité de la densité de flux de sève à un déficit en eau du sol et mécanismes physiologiques associés

1. INTRODUCTION

Les variations saisonnières de la disponibilité en eau du sol en forêt tropicale humide peuvent impacter le fonctionnement des arbres en engendrant notamment une réduction de la transpiration (Bonal *et al.*, 2000a ; Stahl *et al.*, 2013a ; Maréchaux *et al.*, 2018). A l'échelle de l'écosystème, cela peut se refléter par des changements de la dynamique des échanges entre la forêt et l'atmosphère, comme une diminution de l'évapotranspiration, de la productivité primaire brute et de la respiration (Bonal *et al.*, 2008 ; Aguilos *et al.*, 2018, 2019).

En Guyane, il a été montré que lors de la saison sèche, sur un petit échantillonnage d'arbres, environ deux-tiers des arbres de la canopée montrent une diminution de la transpiration, quantifiée via le suivi de la densité de flux de sève (Stahl *et al.*, 2013 ; Maréchaux *et al.*, 2018). Ces différences de réponse ont été attribuées à l'existence de capacités contrastées à extraire l'eau en profondeur par le biais d'un enracinement profond (Stahl *et al.*, 2013ab), ainsi qu'à différents degrés de tolérance à la déshydratation des feuilles (Maréchaux *et al.*, 2018). Dans cette étude, Maréchaux et al., (2018) ont montré pour 22 arbres de canopée que les arbres avec un potentiel hydrique de perte de turgescence des cellules foliaire (P_{tlp}) moins négatif étaient les plus sensibles, soulignant le lien fonctionnel entre P_{tlp} et la fermeture stomatique (Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017). Ce résultat souligne que la réponse de la transpiration des arbres à une diminution de la teneur en eau n'est pas linéaire et dépend en partie de seuils physiologiques. Cela suggère que la proportion d'arbres montrant une sensibilité est susceptible de rapidement augmenter avec l'intensité et la durée des épisodes de sécheresse (Fisher *et al.*, 2007). De plus, le maintien de la turgescence des cellules est nécessaire à la croissance (Muller *et al.*, 2011). On peut donc faire l'hypothèse que les arbres les plus sensibles à une diminution de la teneur en eau du sol ont aussi un taux de croissance plus faible. On sait par ailleurs que le mécanisme de fermeture stomatique joue un rôle déterminant dans la limitation des pertes en eau et l'évitement de l'embolie du système vasculaire des arbres (Tyree & Sperry 1988), qui peut fortement augmenter leur risque de mortalité (Anderegg *et al.*, 2015).

Les études menées en Guyane (i.e. Stahl *et al.*, 2013ab ; Maréchaux *et al.*, 2018) montrent que différents types d'adaptation peuvent intervenir dans la réponse à la sécheresse d'arbres coéxistants dans un même habitat, comme auparavant montré dans une diversité de forêts tropicales (Comita & Engelbrecht 2014 ; Santiago *et al.*, 2018) ou même d'autres écosystèmes (Pivovaroff *et al.*, 2016 ; Vaananen et al., 2019). La fermeture stomatique est l'une des premières réponses mesurables lors d'un stress hydrique et précède d'autres mécanismes impliqués dans la résistance à la sécheresse (*Choat et al.*, 2018), que l'on peut penser impliqués dans la sensibilité de la transpiration des arbres.

D'après les résultats de Maréchaux *et al.*, (2018), on peut faire l'hypothèse que les différences de sensibilité des arbres sont reliées à P_{tlp}. De plus, selon les résultats du Chapitre I, on peut aussi faire l'hypothèse que cette sensibilité pourrait être reliée à divers degrés de résistance à l'embolie de la tige, et donc de marges de sécurité hydraulique (HSM). Une fois les stomates fermés, la conductance minimum foliaire (g_{min}) est la principale cause de pertes en eau, et donc de diminution du potentiel hydrique (Duursma *et al.*, 2019). La limitation de g_{min} permettrait d'atteindre une plus forte sécurité hydraulique et on peut faire l'hypothèse qu'une forte sensibilité de la densité de flux de sève permet de contrebalancer l'effet d'une conductance minimum élevée sur la diminution du potentiel hydrique.

On peut faire l'hypothèse que la segmentation de vulnérabilité hydraulique, dont nous avons mis en évidence la prévalence pour des arbres de forêt tropicale humide en Guyane (Levionnois *et al.*, 2020a), est plus forte chez les arbres les moins sensibles à la sécheresse. Cela aurait pour effet de fortement ralentir la diminution du potentiel hydrique des branches en cas d'embolie des feuilles, lors d'une sécheresse de forte intensité, et de maximiser la survie (Tyree & Zimmermann 2002 ; Blackman *et al.*, 2019). Cependant, d'après la forte variabilité interspécifique du risque hydraulique observée dans le Chapitre I, on peut aussi imaginer que certains arbres sont simplement plus vulnérables que d'autres à une sécheresse édaphique (en termes de survie) et que certains arbres peuvent être caractérisés par une plus forte sureté hydraulique que d'autres arbres. On peut alors imaginer que les arbres les plus sensibles ont aussi de plus faibles valeurs de g_{min} et un plus fort degré de segmentation hydraulique. Cela pourrait par conséquent aussi impliquer une plus faible résistance à l'embolie des feuilles.

Comme montré par Stahl *et al.*, (2013b), les arbres ont des capacités contrastées à extraire de l'eau en profondeur, ce qui peut entrainer des différences considérables dans la réponse des arbres et de l'exposition de leurs tissus à de plus faibles potentiels hydriques (Stahl *et al.*, 2013a). Il a été montré que des espèces de forêt tropicale humide n'ayant pas cette capacité d'évitement de la déshydratation montrent plutôt une stratégie de tolérance, avec une plus forte résistance à l'embolie (Brum *et al.*, 2018a). En élargissant les implications de ce résultat, on peut faire l'hypothèse que pour les arbres les plus sensibles, qui intrinsèquement (i.e. génétiquement) développent un enracinement relativement superficiel, on peut supposer l'importance d'autres mécanismes leur permettant de tolérer ou d'éviter l'exposition à de faibles potentiels hydriques en saison sèche (e.g. faible conductance minimum, segmentation de vulnérabilité hydraulique).

De plus, l'efficience d'utilisation de l'eau des feuilles, caractérisée par la composition isotopique en carbone, varie fortement entre espèces d'arbres (Bonal *et al.*, 2000b), et on peut s'attendre à ce que la diminution de la conductance stomatique en saison sèche chez certains arbres contribue à cette variabilité. De plus, à l'échelle globale et en particulier en forêt tropicale humide, le

compromis entre sureté et efficience hydraulique est faible, avec la coexistance d'espèces exprimant des stratégies diverses (i.e. faible sureté et faible efficience ; forte sureté et faible efficience ; faible sureté et forte efficience ; Gleason *et al.*, 2016 ; Liu *et al.*, 2020). On peut donc faire l'hypothèse supplémentaire que certaines stratégies de résistance à la sécheresse sont reliées à des caractéristiques particulières d'efficience de transport de l'eau, ce qui pourrait avoir des implications dans la sensibilité des arbres.

Enfin, il a été montré que les grands arbres étaient plus vulnérables que les plus petits lors d'épisodes de sécheresse (Nepstad, D. C. *et al.*, 2007 ; da Costa *et al.*, 2010 ; Bennett *et al.*, 2015), ce qui suggère que les dimensions des arbres pourraient aussi être un facteur explicatif de la sensibilité de leur transpiration.

L'étude approfondie de la réponse physiologique des arbres à une diminution de la disponibilité en eau en saison sèche pourrait déterminer en partie comment ils répondront à une augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse (Brum *et al.*, 2018b ; Fontes *et al.*, 2018). Une meilleure connaissance des mécanismes associés à la sensibilité des arbres permettrait aussi de mieux prédire l'impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes, par exemple via l'amélioration de la paramétrisation de modèles (Maréchaux & Chave, 2017). Dans cette optique, il semble primordial d'identifier les mécanismes physiologiques impliqués dans leur réponse en tenant compte de leur diversité et de leur variabilité. Les objectifs de ce chapitre sont alors :

i) d'évaluer le niveau de variabilité de la densité de flux de sève entre arbres en fonction de la diminution de la teneur en eau du sol au cours de la saison sèche,

ii) et de déterminer quels mécanismes physiologiques permettent d'expliquer cette variabilité. Pour cela, j'ai testé si un trait ou une association de traits fonctionnels permettent de prédire la sensibilité de la densité de flux de sève.

Dans ce chapitre, plusieurs indices ont été développés dans le but de caractériser la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol. Les calculs utilisés pour les déterminer sont détaillés dans la partie Matériels et Méthodes. Leur comparaison, afin de tester si ces indices convergent, est montrée dans la partie Résultats.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Site d'étude et design expérimental

2.1.1. La Guyane et le site de Paracou

La Guyane française est une région située en Amérique du Sud entre les latitudes de 3.5° et 5.5° Nord, et fait partie du plateau des Guyanes, une des entités biogéographiques de la forêt amazonienne partagée avec une partie du Venezuela, le Guyana, le Suriname et l'état d'Amapa dans le Nord du Brésil. Environ 95% de la surface totale de la Guyane est couverte par des forêts tropicales humides avec une impressionnante diversité d'habitats. L'Office National des forêts a identifié 20 habitats forestiers différents caractérisés par leur topographie (e.g. plaines, collines, plateaux et hauts reliefs, mangroves et forêts ripicoles) et leur composition floristique (Fig. 1 ; Guitet *et al.*, 2015). Le climat peut être caractérisé d'équatorial, avec une température annuelle moyenne relativement stable et d'importantes précipitations inégalement réparties selon un axe Est-Ouest variant de 2000 à 4000 mm an^{-1}. Les précipitations sont réparties inégalement au cours de l'année et l'on peut distinguer une longue saison sèche de mi-août à mi-novembre, suivie d'une longue saison des pluies concentrant la majeure partie des précipitations, parfois entrecoupée d'une courte période sèche localement appelée « petit été de mars ». L'intensité des pluies dépend fortement des mouvements latitudinaux de la zone de convergence intertropicale (Fig. 2).

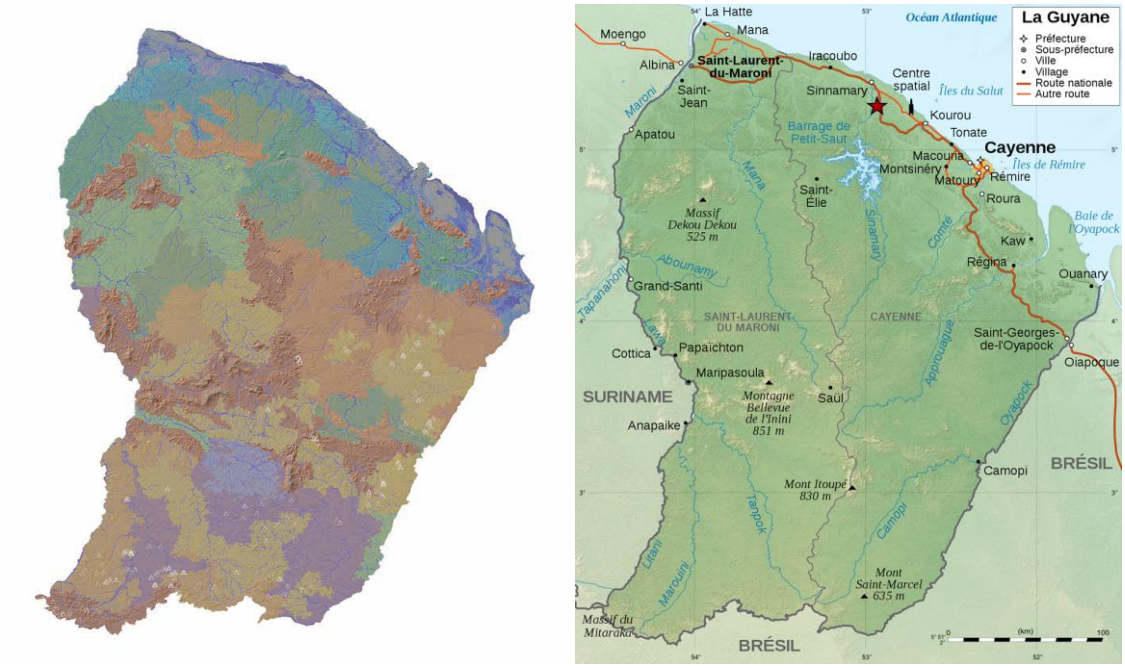


Figure 1 : Carte de la Guyane. Répartition des différents habitats forestiers et localisation de Paracou (étoile rouge), le site étudié. Extrait de Guitet *et al.*, (2015) et wikipédia.org.

L'échantillonnage et les expérimentations en forêt naturelle ont été réalisées sur le site expérimental du CIRAD à Paracou (Fig. 1 ; https://paracou.cirad.fr/website ; 5°16'26''N, 52°55'26''W), situé entre les villes de Kourou et de Sinnamary à environ 20 km de la côte et est établi dans des forêts de collines caractéristiques de forêts tropicales humides de basse altitude du plateau des Guyanes avec une succession de bas-fonds inondés, de pentes et de plateaux jusqu'à 40 m au-dessus du niveau de la mer (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004). La température moyenne annuelle (± SE) est de 25.7°C ± 0.1°C et la pluviométrie annuelle est de 3102 ± 70 mm, avec une saison sèche allant en général de mi-août à mi-novembre. Au cours de la saison sèche, les précipitations peuvent être inférieures à 100 mm mois^{-1} voire 50 mm mois^{-1} et la disponibilité en eau du sol est fortement réduite (Fig. 3 ; Aguilos *et al.*, 2019). La variation annuelle de la photopériode est d'environ 30 min, ce qui induit des variations de rayonnement solaire incident d'environ 15% (Bonal *et al.*, 2008). Dans cette forêt la densité des arbres est d'environ 620 arbres ha^{-1} (> 10 cm de diamètre) avec une forte richesse spécifique d'environ 160 espèces ha^{-1}. La canopée culmine à environ 35 m avec des arbres émergents excédants 45 m de hauteur. A partir de 1984, des parcelles forestières de 6.25 ha ont été établies pour étudier la dynamique forestière en lien avec son exploitation, dont trois parcelles « contrôle » composées de forêts non-perturbées dans lesquelles l'échantillonnage pour ma thèse a été réalisé. Dans toutes ces parcelles, tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre ont été cartographiés, identifiés à l'espèce et leur diamètre est mesuré à une fréquence bisannuelle. Plus de 500 espèces d'arbres ont été identifiées sur ce site, dominées par les familles botaniques des *Lecythidaceae*, des *Chrysobalanaceae*, des *Fabaceae* et des *Sapotaceae* et couvrant environ un tiers de la diversité spécifique répertoriée en Guyane.

Dans cette foret la densité des arbres est d'environ 620 arbres ha-1 (> 10 cm de diamètre) avec une richesse spécifique d'environ 160 espèces ha^{-1}. La canopée culmine à environ 35 m avec des arbres émergents excédants 45 m de hauteur. Nous avons sélectionné 51 arbres de canopée appartenant à 18 espèces relativement abondantes à Paracou (Tableau 1 ; Chapitre I ; Ziegler *et al.*, 2019), dans le but de couvrir une large gamme de diversité fonctionnelle, d'après des travaux antérieurs réalisés en Guyane française sur la tolérance des feuilles à la déshydratation (Maréchaux *et al.*, 2015, 2018), la résistance à l'embolie des branches (Ziegler *et al.*, 2019) et la réponse de la croissance à la sécheresse (Fargeon *et al.*, 2016). Nous avons aussi sélectionné les espèces en fonction de leur abondance afin de pouvoir effectuer des mesures sur plusieurs individus au sein de chaque espèce. Les arbres sélectionnés sont situés en pente et en plateau (*terra firme*) dans une même parcelle (parcelle 15) de 6.25 ha constituée de forêt naturelle intacte, dans lesquelles tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre ont été identifiés à l'espèce et suivis pour leur croissance depuis 1984. Cette parcelle est située sur la colline adjacente à une tour à flux de 57 m (Guyaflux) installée en 2003. Les variables

environnementales utilisées (voir partie *Variables environnementales*) ont été extraites des mesures d'échanges gazeux entre la forêt et l'atmosphère et des données météorologiques à l'échelle semi-horaire récoltées par Guyaflux (Bonal *et al.*, 2008).

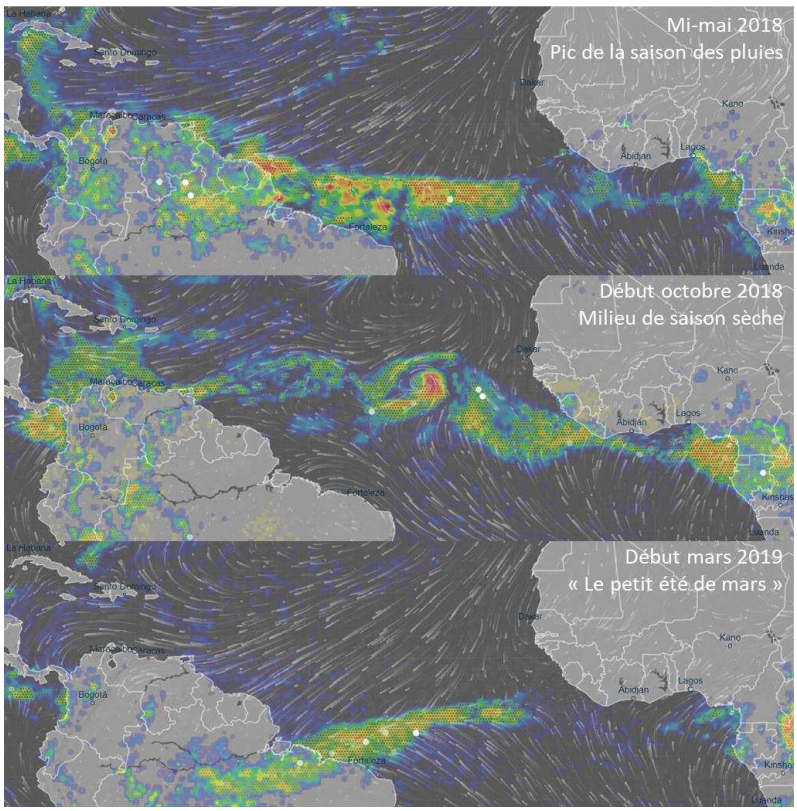


Figure 2 : Variations saisonnières typique des précipitations en fonction de la position de la zone de convergence intertropicale (ZCIT). En octobre lors de la saison sèche, la ZCIT est au Nord de la Guyane (haut), en mai au pic de la saison des pluies, la ZCIT est au-dessus de la Guyane, en mars, lors du « petit été de mars », la ZCIT est au Sud de la Guyane. L'intensité des pluies est renseignée par un gradient de couleurs. La direction et la force des vents par des traits clairs. Images satellites obtenues sur ventusky.com.

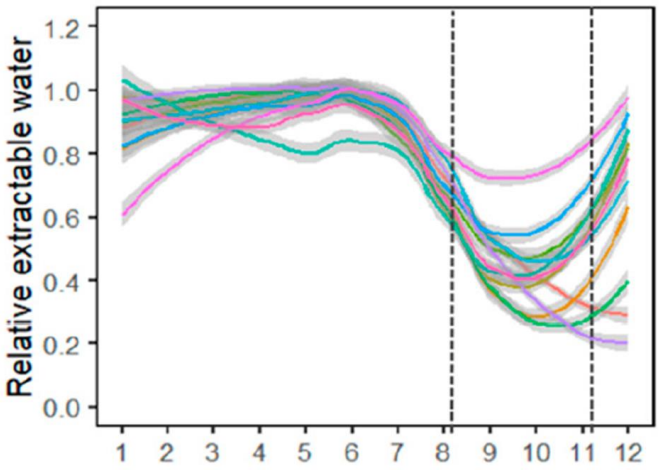


Figure 3 : Variations interannuelles et saisonnières de la disponibilité en eau du sol à Paracou sur la période 2004-2014. Chaque courbe représente une année et les deux lignes verticales représentent les dates moyennes de début et de fin de la période de déficit en eau du sol. Extrait de Aguilos *et al.*, (2019).

2.2. Suivi de la densité de flux de sève

Des mesures de densité de flux de sève ont été réalisées sur 16 arbres en 2017, du 09/08 au 30/12 (jours julien 221 à 364), et sur 35 arbres en 2018, du 11/07 au 08/12 (jours julien 192 à 342), afin de suivre et quantifier la réponse de la densité de flux à une diminution de la teneur en eau du sol tout au long de la saison sèche et jusqu'à la reprise des pluies. Les données récoltées pendant ces deux saisons sèches consécutives sont comparées dans un même jeu de données en fonction de variables environnementales (i.e. évapotranspiration potentielle, PET ; indice de teneur en eau du sol, ISWC) afin de maximiser le nombre d'arbres dans cette étude.

Chaque arbre était équipé de capteurs « Granier » (UP GmbH Headquarters, Ibbenbüren, Germany), qui permettent de calculer la densité de flux de sève toutes les 30 min (kg eau dm-2 aubier heure-1). Un capteur est composé de deux sondes (20 mm de long x 2 mm de diamètre) disposées l'une au-dessus de l'autre avec un espacement de 10 cm et insérées radialement dans l'aubier de l'arbre à une hauteur d'environ 1.5 m. La sonde du haut était chauffée alors que la sonde de référence du bas ne l'était pas. La densité de flux de sève a été estimée via une équation basée sur la différence de température entre les deux sondes (Granier 1987). Les sondes étaient recouvertes d'un isolant thermique multicouche afin de minimiser les biais possibles causés par le rayonnement direct ou le ruissèlement de la pluie sur le tronc. La différence de température entre les sondes était enregistrée à des intervalles de 30 s (CR1000 Datalogger, Campbell Scientific, Shepshed, Leicestershire, UK) et moyennée toute les 30 min. Les densités de flux semi-horaires ont ensuite été sommées pour obtenir

des sommes journalières (D_s ; kg dm^{-2} day^{-1}). Tout le système était alimenté en électricité en continu via un câble tiré directement depuis la tour Guyaflux.

Les données étaient récoltées à une fréquence hebdomadaire en même temps qu'une estimation visuelle de la présence de défoliation, qui a affecté 9 arbres dans notre échantillonnage (Tableau 1). Nous n'avons pas eu la possibilité d'obtenir une estimation de la surface d'aubier conductrice de chaque arbre afin de pouvoir calculer leur transpiration totale. Nous nous sommes donc concentrés sur l'étude des variations de la densité de flux au cours de la saison sèche, et non de la transpiration des arbres.

Tableau 1 : Caractéristiques des 51 arbres sélectionnés pour le suivi de la densité de flux de sève. Le code de chaque arbre correspond au code attribué à son espèce, suivi du numéro unique de l'arbre dans la parcelle où il se trouve. Ce même code sera utilisé dans tout ce chapitre. Le diamètre mesuré en 2018 (DBH ; cm), l'année de mesure et l'occurrence de perte de feuilles (Yes/No) durant la période de mesure sont aussi rapportés.

Code	Species	Family	DBH	Year	Defoliated
Bp68	*Bocoa prouacensis*	*Fabaceae*	44	2017	No
Bp260	*Bocoa prouacensis*	*Fabaceae*	34	2018	Yes
Bp351	*Bocoa prouacensis*	*Fabaceae*	13	2018	Yes
Bp494	*Bocoa prouacensis*	*Fabaceae*	30	2018	Yes
Csch151	*Chaetocarpus schomburgkianus*	*Peraceae*	30	2017	No
Cpri176	*Chrysophyllum prieurii*	*Sapotaceae*	60	2018	No
Cpri278	*Chrysophyllum prieurii*	*Sapotaceae*	38	2018	No
Cpri405	*Chrysophyllum prieurii*	*Sapotaceae*	55	2018	Yes
Dg174	*Dicorynia guianensis*	*Fabaceae*	57	2018	No
Dg572	*Dicorynia guianensis*	*Fabaceae*	54	2017	Yes
Dg574	*Dicorynia guianensis*	*Fabaceae*	24	2018	No
Dg655	*Dicorynia guianensis*	*Fabaceae*	52	2018	No
Dg929	*Dicorynia guianensis*	*Fabaceae*	42	2018	No
Ef874	*Eperua falcata*	*Fabaceae*	47	2018	No

Code	Species	Family	DBH	Year	Defoliated
Ef876	*Eperua falcata*	*Fabaceae*	23	2018	No
Ef934	*Eperua falcata*	*Fabaceae*	64	2017	No
Ef1117	*Eperua falcata*	*Fabaceae*	65	2017	No
Es800	*Eschweilera sagotiana*	*Lecythidaceae*	34	2018	No
Es912	*Eschweilera sagotiana*	*Lecythidaceae*	37	2017	No
Es917	*Eschweilera sagotiana*	*Lecythidaceae*	32	2017	No
Es1017	*Eschweilera sagotiana*	*Lecythidaceae*	32	2018	No
Is143	*Iryanthera sagotiana*	*Myristicaceae*	27	2018	No
Is644	*Iryanthera sagotiana*	*Myristicaceae*	29	2018	No
Lper149	*Lecythis persistens*	*Lecythidaceae*	21	2017	No
Lper657	*Lecythis persistens*	*Lecythidaceae*	20	2017	Yes
La145	*Licania alba*	*Chrysobalanaceae*	25	2018	No
La650	*Licania alba*	*Chrysobalanaceae*	35	2018	No
La1086	*Licania alba*	*Chrysobalanaceae*	32	2018	No
Lh177	*Licania heteromorpha*	*Chrysobalanaceae*	31	2018	No
Lh352	*Licania heteromorpha*	*Chrysobalanaceae*	35	2018	No
Lh684	*Licania heteromorpha*	*Chrysobalanaceae*	33	2018	No
Lh866	*Licania heteromorpha*	*Chrysobalanaceae*	32	2018	No
Mc794	*Moronobea coccinea*	*Clusiaceae*	44	2018	Yes
Mc953	*Moronobea coccinea*	*Clusiaceae*	45	2018	Yes
Pc427	*Pradosia cochlearia*	*Sapotaceae*	16	2017	No
Pc732	*Pradosia cochlearia*	*Sapotaceae*	49	2018	No
Pc875	*Pradosia cochlearia*	*Sapotaceae*	20	2018	No
Pc1096	*Pradosia cochlearia*	*Sapotaceae*	29	2018	No
Psub246	*Protium subserratum*	*Burseraceae*	41	2018	No
Psub340	*Protium subserratum*	*Burseraceae*	39	2017	No

Code	Species	Family	DBH	Year	Defoliated
Sr388	*Sextonia rubra*	*Lauraceae*	69	2017	No
Sr464	*Sextonia rubra*	*Lauraceae*	22	2018	No
Sr640	*Sextonia rubra*	*Lauraceae*	39	2018	Yes
Sd69	*Siparuna decipiens*	*Siparunaceae*	74	2018	No
Spa361	*Swartzia panacoco*	*Fabaceae*	32	2017	No
Sg457	*Symphonia sp. 1*	*Clusiaceae*	34	2017	No
Sg932	*Symphonia sp. 1*	*Clusiaceae*	45	2018	No
Sg967	*Symphonia sp. 1*	*Clusiaceae*	34	2018	No
Sg974	*Symphonia sp. 1*	*Clusiaceae*	36	2018	No
Sg1093	*Symphonia sp. 1*	*Clusiaceae*	41	2017	No
Tm146	*Tachigali melinonii*	*Fabaceae*	42	2017	No

2.3. Variables environnementales

La teneur en eau du sol (SWC ; '*soil water content*' ; m^3 m^{-3}) a été mesurée à partir de sondes (CS616 ; Campbell Scientific. Inc.) placées à différentes profondeurs dans une fosse pédologique à proximité de la tour Guyaflux. A partir de ces mesures, la moyenne journalière d'un indice de teneur en eau du sol (ISWC ; m ; Bonal *et al.*, 2008) entre 0 et 260 cm de profondeur a été calculée. Cet indice prend en compte la valeur de SWC à une profondeur donnée et l'épaisseur de l'horizon de sol que l'on peut considérer qu'il représente, tel que :

$$ISWC = \sum_1^n (SWC_z \times Epaisseur_z) \qquad \text{(Eqn 1)}$$

où SWC_z est la teneur en eau du sol (m^3 m^{-3}) mesurée en continu à la profondeur z et $Epaisseur_z$ est l'épaisseur de l'horizon z. La somme journalière d'évapotranspiration potentielle (PET ; '*Potential EvapoTranspiration*' ; mm day^{-1}) a été calculée à partir des données climatiques semi-horaires recueillies au sommet de la tour Guyaflux (rayonnement, température, humidité relative de l'air, déficit de pression de vapeur d'eau calculé, vitesse et direction du vent ; voir Aguilos *et al.*, 2018).

2.4. Mesure de traits

Afin de tester les relations entre la sensibilité de la densité de flux de sève des arbres à la sécheresse et leurs caractéristiques physiologiques, des mesures de traits fonctionnels ont été réalisées :

(i) **Sur les individus pour lesquels la densité de flux de sève a été suivie**. Ces traits ont été mesurés sur les arbres pour lesquels nous avons suivi la densité de flux de sève. Cependant, pour certains traits foliaires, il n'a pas été possible de les mesurer sur tous ces arbres. Des feuilles seules ou encore attachées à des petits rameaux ont été échantillonnées depuis le sol à l'aide d'une « arbalète » (Big shot, Notch Equipment ; Fig. 4). Le potentiel hydrique de perte de turgescence des cellules foliaire (P_{tlp} ; MPa) a été estimé pour 50 arbres sur 51, la conductance cuticulaire foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) sur 48 arbres, et le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) sur 39 arbres. Par conséquent, la marge de sécurité foliaire (SM_{leaf} ; MPa) n'a été estimée que sur les 39 arbres pour lesquels nous disposions du potentiel de perte de turgescence et du potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (voir Tableau A1 et le calcul dans la partie dédiée). Ces arbres n'ont pas pu être échantillonnés pour des raisons liées aux conditions de travail sur le terrain, le plus généralement à cause de l'invisibilité ou de l'inaccessibilité des houppiers depuis le sol dû à la présence de lianes ou d'autres arbres.

(ii) **Sur d'autres individus de la même espèce.** Afin de pouvoir attribuer des moyennes spécifiques de traits à des arbres pour lesquels la densité de flux de sève a été suivie, mais pour lesquels nous n'avons pas pu mesurer ces traits, certaines valeurs de traits ont été obtenus pour d'autres arbres de ces mêmes espèces. Les moyennes spécifiques ont été calculées dans l'idéal sur au moins 3 individus par espèce. Cela n'a pas été possible dans certains cas, pour lesquels cette particularité a été indiquée (voir Tableau A2). Ces données ont été acquises dans le cadre des expérimentations rapportées dans le Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019), ainsi qu'au cours de la thèse de Sébastien Levionnois (Levionnois, Sébastien, 2019 ; Levionnois *et al.*, 2020ab), lors desquelles des branches de lumière situées dans la partie haute de la canopée ont été échantillonnées par des grimpeurs.

2.4.1. Traits mesurés à l'échelle de l'individu

2.4.1.1. Densité de flux de sève maximale

La densité de flux de sève maximale (D_s_max ; kg dm^{-2} day^{-1}) a été extraite pour chaque arbre lors d'une même journée. Cette journée a été sélectionnée avec un PET élevé (somme de PET > 10 mm $jour^{-1}$) et une forte teneur en eau du sol, en début de saison sèche 2017 ou 2018.

2.4.1.2. Potentiel hydrique de perte de turgescence foliaire

Le potentiel hydrique de perte de turgescence des cellules foliaire (P_{tlp}, MPa) a été estimé en octobre 2017 durant la saison sèche sur des feuilles de lumière en appliquant le même protocole que dans le Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019).

2.4.1.3. Potentiel hydrique foliaire au maximum solaire en saison sèche

Le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) a été mesuré sur des feuilles de lumière avec une chambre à pression (Model 1505D, PMS, USA) en appliquant le même protocole que dans le Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019). Les mesures ont été réalisées en privilégiant les jours avec un ciel dégagé et ensoleillé et donc un fort déficit de pression de vapeur d'eau atmosphérique, pendant la saison sèche en octobre 2017 et 2018. Certains jours étaient cependant partiellement couverts. Le VPD a varié de 0.72 à 1.42 kPa pour une moyenne de 1.18 ± 0.1 kPa lors de la campagne de mesures de 2017 et de 0.87 à 1.82 kPa pour une moyenne de 1.29 ± 0.1 kPa lors de la campagne de mesures de 2018.

2.4.1.4. Marge de sécurité foliaire de perte de turgescence

La marge de sécurité foliaire (SM_{leaf} ; MPa) a été calculée telle que P_{md}-P_{tlp}, en considérant que les stomates sont fermés si $SM_{leaf} < 0$, de manière similaire au Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019).

2.4.1.5. Conductance cuticulaire foliaire

La conductance minimum foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}), a été mesurée en utilisant la méthode de perte de masse (Sack & Scoffoni, 2011). Sur le terrain, une feuille simple de canopée par arbre (ou une foliole pour les espèces à feuilles composées) entièrement intacte a été prélevée après une coupure nette du pétiole avec un cutter. Chaque feuille a été scellée dans un sachet plastique et stockée dans une glacière à l'abri de la lumière. Une fois au laboratoire d'écophysiologie à Kourou, dans une salle maintenue à 25 °C, le pétiole a été scellé avec du vernis afin de limiter les pertes en eau au limbe et éviter une surestimation de g_{min}, et la feuille immédiatement pesée. La surface foliaire a

ensuite été mesurée à l'aide d'un planimètre (Li-3000A, Li-Cor, Lincoln, NE) avant que la déshydratation de la feuille ne cause un retrait ('*leaf shrinkage*'). Chaque feuille a ensuite été placée entre deux grilles exposées à un ventilateur et pesée à intervalles réguliers de 30 min, pendant 6 à 18 h avec une balance de précision (AB 204-S, Mettler Toledo). A chaque pesée, le temps écoulé depuis la première pesée, la température et l'humidité relative ont été enregistrées afin de calculer le VPD. La valeur de g_{min} a été calculée d'après la pente de la relation entre la perte de masse et le temps. La pente était généralement forte durant les premières minutes après le début de la déshydratation suggérant une fermeture stomatique et devenait ensuite plus douce. On peut attribuer cela à la conductance cuticulaire seule, suivie d'une pente très linéaire pendant plusieurs heures. La conductance était ensuite ramenée à la surface de la feuille en tenant compte du VPD.

2.4.1.6. Diamètre et taux de croissance

Le dispositif de Paracou (paracoudata.cirad.fr) nous permet d'obtenir le diamètre (DBH ; cm) de chaque arbre, mesuré à une fréquence biannuelle depuis plus de 30 ans, et d'ainsi de calculer leur taux de croissance sur la période 2008-2018 (RGR ; mm mm^{-1} $year^{-1}$), tel que :

$$RGR = \frac{ln(DBH_{2018}) - ln(DBH_{2008})}{date_{2018} - date_{2008}} \qquad \text{(Eqn 2)}$$

2.4.2. Traits mesurés à l'échelle de l'espèce

Pour certains traits, il n'a pas été possible de réaliser les mesures sur les arbres directement concernés par les mesures de densité de flux de sève. Afin de caractériser néanmoins des valeurs de ces traits par espèce et de pouvoir les comparer avec les observations de densité de flux de sève pour ces espèces, j'ai rassemblé des moyennes de ces traits par espèce issus de mes travaux ou de la littérature.

2.4.2.1. Vulnérabilité à l'embolie des branches

Les valeurs de moyennes spécifiques de la vulnérabilité à l'embolie des branches ont été extraites du Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019). Le potentiel hydrique entraînant l'apparition d'embolie dans les vaisseaux ($P12_{stem}$; MPa ; Meinzer *et al.*, 2009) et la pente de la courbe de vulnérabilité représentant la vitesse de propagation de l'embolie dans les branches (Slope ; $\%MPa^{-1}$; Delzon *et al.*, 2010) ont été extraites. Nous avons choisi d'extraire $P12_{stem}$, et non des valeurs à des seuils critiques d'embolie (i.e. P50, P88), car on sait que la fermeture stomatique contrôle en grande partie la

transpiration des arbres et intervient avant la formation d'embolie, faisant de P12 un seuil potentiellement important.

2.4.2.2. Longueur maximale des vaisseaux du xylème

La longueur maximale des vaisseaux du xylème (MVL ; cm), mesurée en utilisant la technique d'injection d'air (Ewers *et al.*, 1989), a été extraite du Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019).

2.4.2.3. Vulnérabilité à l'embolie des feuilles

Les valeurs de potentiel hydrique foliaire entraînant l'apparition d'embolie dans les feuilles ($P12_{leaf}$; MPa) ont été extraites du travail que j'ai réalisé en collaboration avec S. Levionnois, dans le cadre de sa thèse et de l'article Levionnois *et al.*, (2020a) et mesurées sur les mêmes individus que la vulnérabilité à l'embolie des branches en utilisant la technique optique (Brodribb *et al.*, 2016ab).

2.4.2.4. Marges de sécurité hydraulique et indice de segmentation de vulnérabilité

La marge de sécurité hydrauliques des branches entre P_{md} et $P12_{stem}$ (HSM_{stem} ; MPa), la marge de sécurité hydraulique des feuilles entre P_{md} et $P12_{leaf}$ (HSM_{leaf} ; MPa), ainsi qu'un indice de segmentation hydraulique de vulnérabilité ($P12_{leaf}$-$P12_{stem}$, Seg_{P12} ; MPa), ont été calculés pour chaque espèce à partir des mesures individuelles extraites du Chapitre I (Ziegler *et al.*, 2019) et de la thèse de S. Levionnois (Levionnois *et al.*, 2020a).

2.4.2.5. Composition isotopique et chimique des feuilles

La composition isotopique en carbone ($\delta^{13}C$; ‰ ; un proxy de l'efficience d'utilisation de l'eau) a été déterminée sur des feuilles de lumière échantillonnées sur les mêmes branches que celles utilisées pour la détermination des courbes de vulnérabilité des branches. 10 à 15 feuilles par individu ont été séchées au moins 72h à 60°C et broyées en une poudre fine. Un sous-échantillon d'1 mg de matière sèche a été analysé après combustion avec un spectromètre de masse couplé à un analyseur élémentaire (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, German) à la plateforme Silvatech d'INRAE de Nancy. La composition isotopique en carbone a été calculée telle que :

$$\delta^{13}C(‰) = \frac{R_{sa}-R_{st}}{R_{st}} \times 100 \qquad \text{(Eqn3)}$$

Avec R_{sa} et R_{st} le ratio $\delta^{13}C/\delta^{12}C$ dans l'échantillon et le standard, respectivement.

Pour ces mêmes échantillons, l'analyseur élémentaire a permis d'obtenir les teneurs en azote (N) et en carbone (C) foliaire (mg g^{-1}).

2.4.2.6. Conductivité spécifique des feuilles

La conductivité spécifique des feuilles (LSC ; kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}) a été calculée comme le ratio entre conductivité théorique de la branche et la surface foliaire portée par cette branche. Cette donnée a été extraite du travail que j'ai réalisé en collaboration avec S. Levionnois dans le cadre de sa thèse (Levionnois *et al.*, 2020a).

2.4.2.7. Huber value

La *Huber value* (H_v ; mm^2 mm^{-2} ; Huber 1928) a été calculée comme le ratio entre surface du xylème d'une branche et la surface de feuille portée par cette branche. Cette donnée a été extraite de la thèse de S. Levionnois (2019). Cette mesure quantifie l'investissement en xylème par unité de surface foliaire. Une valeur élevée de H_v traduit une plus forte efficience de transport de l'eau dans la tige et une plus forte résistivité hydraulique à l'interface tige/feuille.

2.4.2.8. Densité du bois

La densité du bois ('*wood specific gravity*' ; WSG ; sans unité) a été mesurée sur les mêmes branches que celles utilisées pour la détermination des courbes de vulnérabilité des branches et extraites du travail que j'ai réalisé en collaboration avec S. Levionnois dans le cadre de sa thèse (Levionnois *et al.*, 2020b).

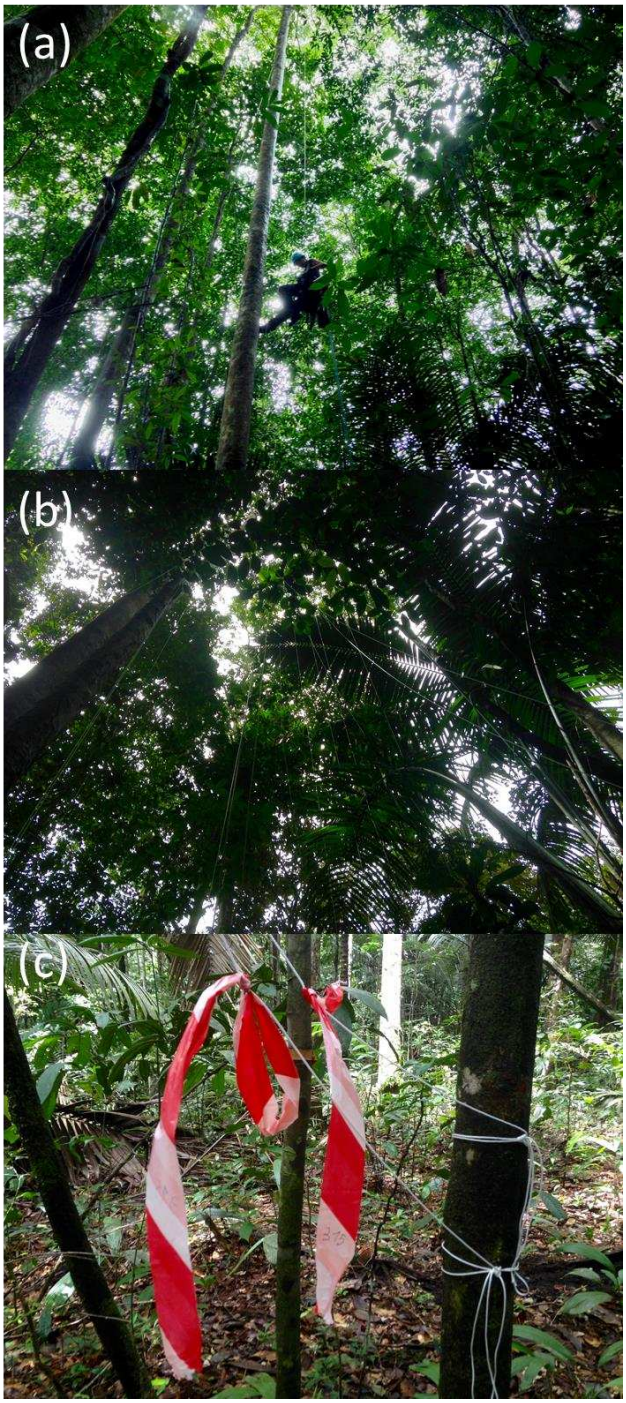


Figure 4 : Photographies montrant (a) une arboriste professionnelle en pleine ascension vers la canopée, (b) des ficelles accrochées à de petits rameaux de canopée et (c) les balises permettant de les reconnaitre, afin d'échantillonner des feuilles de lumière pour les mesures de traits. Photographies : C. Ziegler.

2.5. Analyses statistiques

L'objectif de ces analyses est (i) de déterminer, à partir de données de densité de flux de sève (D_s) au cours de la saison sèche, le niveau de sensibilité de chaque arbre à la diminution de la disponibilité en eau du sol ainsi que (ii) de tester si ces indices de sensibilité sont reliés à des valeurs de traits mesurés. Nous avons dans un premier temps analysé les données d'une manière similaire à Maréchaux *et al.*, (2018) et dans un second temps développé des méthodes originales pour qualifier la diversité des variations de la densité de flux de sève au cours de la saison sèche, notamment par des splines et par inférence bayésienne. De plus, l'utilisation de plusieurs indices nous permet de questionner la robustesse de notre évaluation de la sensibilité des arbres. Les différentes approches utilisées sont résumées dans le Tableau 3.

2.5.1. Prétraitement des données

Cette analyse a porté sur la période s'étendant de la fin de la saison des pluies jusqu'au jour précédent le retour des pluies, en fin de saison sèche, en faisant le choix (i) de ne pas analyser les données après la reprise des pluies (j'ai choisi d'étudier les différences de réponse à la sécheresse entre arbres, et non d'éventuelles différences de résilience), et (ii) en écartant les arbres qui ont subi une défoliation partielle ou totale durant la période de mesure (d'après les observations faites sur le terrain, ainsi qu'en analysant la cinétique de D_s). Pour les arbres mesurés en 2017, cela inclut les jours de 221 à 296 et pour 2018, les jours 192 à 314 du calendrier julien. Une période de référence au cours de laquelle la disponibilité en eau du sol était encore forte a été déterminée, s'étendant du premier jour de mesure (221 en 2017 et 192 en 2018) jusqu'au jour julien 250.

2.5.2. Sensibilité de D_s à des variations de la teneur en eau du sol et de l'évapotranspiration potentielle

Un modèle additif précédemment utilisé par Maréchaux *et al.*, (2018) a d'abord permis de tester la sensibilité de la densité de la densité de flux de sève à des variations d'ISWC et de PET. Nous avons utilisé ce modèle afin de pouvoir tester directement la reproductibilité des résultats obtenus par Maréchaux *et al.*, (2018) montrant que le potentiel de perte de turgescence foliaire était corrélé à la sensibilité de D_s à ISWC. Ce modèle tient compte des variations d'ISWC et de PET mais sans interactions des deux termes, tel que :

$$D_s = \beta_0 + \beta_{PET_add} \times PET + \beta_{ISWC_add} \times ISWC \qquad \text{(Eqn 4)}$$

avec β_0, l'intercept, β_{PET}_add la pente de la relation entre D_s et PET, et β_{ISWC}_add, la pente de la relation entre D_s et ISWC.

2.5.3. Amplitude maximale de variations de D_s en fin de saison sèche

Sachant que PET journalier varie au cours de l'année, en lien essentiellement avec les variations saisonnières du rayonnement solaire incident, et que la densité de flux de sève journalière (D_s) est fortement dépendante de PET (Granier *et al.*, 1996 ; Oren *et al.*, 1999), il est attendu que D_s varie d'un jour à l'autre pour tous les arbres, quel que soit leur sensibilité à une diminution de la disponibilité en eau du sol. Notre objectif étant de comparer les sensibilités de ces arbres à une sécheresse édaphique, en considérant que toute chose par ailleurs est égale, il serait biaisé de considérer l'amplitude de variations de D_s au cours de la saison sèche sans prendre en compte que PET varie avec le temps. Nous avons donc séparé l'effet des variations saisonnières directes de PET de l'effet des variations d'ISWC sur D_s. Pour ce faire, un D_s théorique (D_s_theo) a été prédit tout au long de la période de mesures à partir de la relation linéaire entre D_s et PET lors de la période de référence, en l'absence hypothétique de variations d'ISWC. Le logiciel SAS (SAS Institute, NC, USA) a été utilisé pour ces calculs. Un exemple de ce type de comportement est présenté en Fig. 5. Nous avons ensuite calculé, pour chaque jour, le taux de variation entre D_s et D_s_theo (vardflux ; %). Nous avons aussi calculé pour chaque jour de la période de mesure le taux de variation d'ISWC (PISWC ; %) en fonction du maximum d'ISWC de cette période de référence. Si, pour un jour donné, vardflux est nul ou ne varie pas en fonction de PISWC, alors l'arbre est considéré insensible à des variations de la teneur en eau du sol. Plus vardlfux est négatif, plus l'arbre considéré est sensible à une variation de la teneur en eau du sol. La relation entre vardflux et PISWC nous a permis de caractériser l'amplitude maximum de vardflux en fin de saison sèche (D_s_end ; plus il est négatif, plus l'arbre est sensible ; Fig. 6).

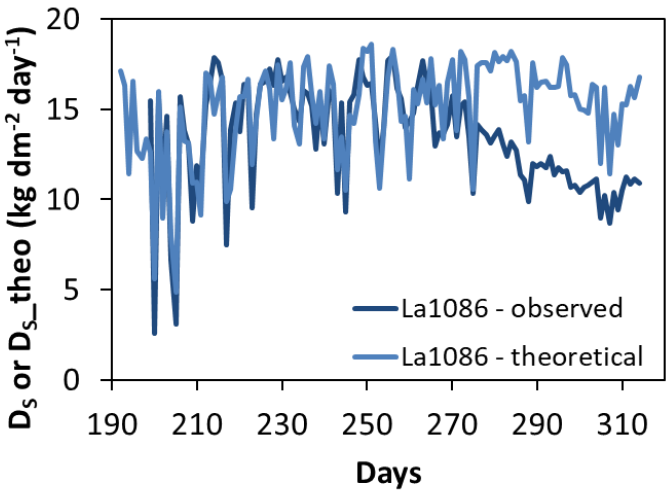


Figure 5 : Evolution temporelle de la densité de flux de sève observée (D_s ; kg dm^{-2} day^{-1}; bleu foncé) et prédite (D_s_theo ; kg dm^{-2} day^{-1} ; bleu clair) pour l'arbre *Licania alba* 1086. L'espace entre les deux courbes, très net à partir du jour 275, correspond à l'expression de la sensibilité de D_s aux variations de disponibilité en eau du sol.

2.5.4. Amplitude moyenne de variations de D_s en fin de saison sèche

Sachant qu'il arrive parfois que des données de D_s soient manquantes (du fait de problèmes techniques sur les capteurs) sur la période de mesure, nous avons recréer les données de D_s manquantes à l'aide d'une approche de type '*spline*', avec 3 nœuds (proc TRANSREG, sous SAS). Cette méthode a pour conséquence de lisser la relation entre vardflux et PISWC à partir de laquelle nous avons calculé la moyenne de vardflux sur toute la gamme de variation de PISWC (D_s_av ; plus il est négatif, plus l'arbre est sensible ; Fig. 6).

2.5.5. Teneur en eau du sol entraînant des variations de D_s

La relation entre vardflux et PISWC nous a aussi permis de caractériser le point d'inflexion (Inflex) pour lequel vardflux commence à chuter (Fig. 6). Ce point d'inflexion traduit le seuil de sensibilité d'un arbre : plus PISWC au point d'inflexion est faible, plus l'arbre est sensible à la sécheresse.

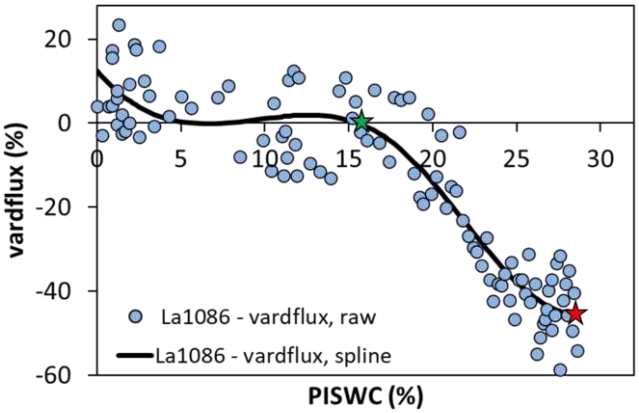


Figure 6 : Evolution du taux de variation entre densité de flux de sève observée et prédite (vardflux ; % ; voir Fig. 5 précédente) et le taux de variation de la disponibilité en eau du sol (PISWC ; %) pour l'arbre *Licania alba* 1086 (valeurs brutes, points bleu clair ; interpolation par *spline*, courbe noir). Le point d'inflexion (Inflex) et l'amplitude maximum de vardflux (D_s_end) sont marqués d'une étoile verte et rouge, respectivement.

2.5.6. Sensibilité de D_s à des variations simultanées de la teneur en eau du sol et de l'évapotranspiration potentielle

Une réponse potentiellement non-linéaire a été mise en évidence à travers la méthode des splines, en particulier la détermination de différences inter-arbres d'Inflex. Nous avons donc aussi choisi de tester, pour chaque arbre, la sensibilité de D_s à des variations d'ISWC et de PET en appliquant aux données un modèle hiérarchique multiplicatif. Ce modèle permet de prendre en compte les effets concomitants que les variables environnementales ont sur D_s, à savoir que la pente de la relation entre D_s et PET peut varier en fonction d'ISWC, ce qu'il n'est pas possible de mettre en évidence avec un modèle additif. En effet, plus la quantité d'eau disponible dans le sol pour les arbres est faible, plus il faudra d'énergie (i.e. PET élevé) pour atteindre le même D_s (Grossiord *et al.*, 2018). Le modèle de type normal utilisé est de la forme :

$$D_{s,i} \sim \mathcal{N}(mean : \beta_{PET,ind} \times PET_i \times ISWC_i{}^{\beta_{ISWC,ind}}, variance : \sigma^2) \qquad \text{(Equ. 5)}$$

Avec pour une observation i d'un individu Ind, la pente de la relation entre D_s et PET ($\beta_{PET,ind}$) est donnée pour chaque individu, l'indice de sensibilité de D_s à ISWC ($\beta_{ISWC,ind}$) est donné pour chaque individu et la variance résiduelle est quantifié par σ^2. Ce modèle ne suppose donc pas de linéarité *a priori*, mais suppose qu'à PET nul, D_s est nul contrairement au modèle additif (sous-partie 2.2.5.2.). Dans la suite de ce chapitre, $\beta_{ISWC,ind}$ sera nommé β_{ISWC} et $\beta_{PET,ind}$ sera nommé β_{PET}.

Si l'intervalle de confiance à 95% de β_{ISWC} chevauche 0, D_s est considéré comme « insensible » à des variations d'ISWC. S'il est strictement supérieur à 0, D_s est considéré comme « sensible » (et de plus en plus sensible plus β_{ISWC} s'éloigne de 0). Ce modèle hiérarchique assume qu'à PET et/ou ISWC nul, D_s est aussi nul, et que la pente de la relation entre D_s et PET augmente avec ISWC. L'estimation de β_{ISWC} peut être donnée selon une relation linéaire de trait fonctionnel comme cela est réalisé plus tard dans ce chapitre. Dans ce cas un tel modèle hiérarchique est plus facile à implémenter avec une approche bayésienne (qu'avec une approche fréquentiste classique).

Les paramètres du modèle hiérarchique ont été estimés par une inférence bayésienne avec un algorithme de Monte-Carlo hamiltonien selon des *prior*s informatifs ou non. Les caractéristiques sur les *priors* sont disponibles dans le Tableau 2. On peut effectuer l'estimation des paramètres par maximisation *a posteriori*. Cette approche a été effectuée dans l'environnement de programmation R (R Core Team 2019) grâce au logiciel Stan par l'intermédiaire du package *brms*. La vérification de la convergence a été réalisée sur la base du $\hat{R}$ (statistique de Gelman-Rubin, si convergence $\hat{R}$ = 1, sinon $\hat{R}$ > 1 ; Gelman *et al.*, 2014). La méthode de sélection de modèles utilisées sont basées sur le critère d'Akaike (AIC) qui est à minimiser.

Tableau 2 : Distributions *à priori des paramètres pour le modèle hiérarchique.*

Paramètre	*Prior*	*Justification*
$\mathrm{slope}_{\mathrm{ind}}$	$\beta_{PET,\mathrm{ind}} > 0, slope_{ind} \sim \mathcal{N}(1,10)$	Effet strictement positif du PET estimé à proche de 1
$\beta_{\mathrm{ISWC,ind}}$	$\beta_{\mathrm{ISWC,ind}} \sim \mathcal{N}(0,10)$	Non informatif
σ	$\sigma \sim Cauchy(0,1)$	Non informatif

Tableau 3 : Synthèse des approches utilisées pour caractériser la sensibilité de la densité de flux de sève (D_s) à des variations de la teneur en eau du sol (ISWC). La liste des indices déterminés est donnée ainsi que les hypothèses sur la dépendance à l'évapotranspiration (PET) de la sensibilité de D_s à des variations d'ISWC et les hypothèses posées par ces approches sur la forme de la relation entre D_s et ISWC. Les relations entre les différents indices de sensibilité ont par la suite été testées deux à deux à l'aide de régressions linéaires simple.

Approche	**Indice**	**Effets de PET sur la sensibilité de D_s à ISWC**	**Relation entre D_s et ISWC**
Modèle additif	β_{ISWC}_add	Indépendant	Linéarité
	Inflex	Indépendant	Pas d'*a priori*
Spline	D_s_end	Indépendant	Pas d'*a priori*
	D_s_av	Indépendant	Pas d'*a priori*
Modèle hiérarchique	β_{ISWC}	Dépendant	Pas d'*a priori*

2.5.7. Corrélation entre indices de sensibilité et traits mesurés

L'objectif de ces analyses est de tester si des traits pris seuls ou en combinaison permettent d'expliquer les différences de sensibilité de la densité de flux de sève à la sécheresse entre les arbres, d'après les indices développés dans la partie précédente.

Dans un premier temps, des analyses multivariées ont été réalisées sous la forme d'analyses en composante principale (ACP), à l'aide des packages *FactoMineR* et *factoextra,* pour visualiser les potentielles intercorrélations ou indépendances entre variables. Lorsqu'un trait n'était pas disponible pour un individu, la valeur a été approximée en utilisant la moyenne spécifique calculée pour ce trait.

Dans un second temps, les relations entre indices (β_{ISWC}, Inflex, D_s_end, D_s_av) et traits mesurés à l'échelle individuelle (D_s_max, RGR, DBH, P_{md}, P_{tlp}, SM_{leaf}, g_{min}) et spécifique ($P12_{stem}$, $Slope_{stem}$, $P12_{leaf}$, seg_{P12}, HSM_{stem}, HSM_{leaf}, $\delta^{13}C$, H_v, LSC, MVL, WSG) ont été testées à l'aide de modèles linéaires simple. Pour cette analyse, seuls les 27 arbres étant caractérisés comme « sensibles », c'est-à-dire montrant une sensibilité de D_s à des variations d'ISWC, ont été utilisés. L'objectif étant de tester l'influence de

traits sur cette sensibilité, inclure des arbres étant « insensibles » aurait été susceptible de brouiller le signal. En effet, nous ne sommes pas en mesure de tester si leur insensibilité est due à des caractéristiques physiologiques particulières ou à un enracinement profond, que les dimensions de l'arbre ne sauraient prédire convenablement (Stahl *et al.*, 2013b).

Dans un troisième temps, les traits corrélés deux à deux avec des indices de sensibilité ($p < 0.05$) ont été testés ensemble avec des régressions linéaires multiples, en utilisant des modèles additifs à l'aide du package *glmulti* sous R. Cette analyse permet une sélection automatique de modèles basée sur le rang des r^2 ajustés et la minimisation des valeurs d'AIC (Akaike's Information Criteron). Les régressions multiples ont d'abord été testées avec les traits mesurés à l'échelle individuelle. Afin de ne pas exclure d'individus pour lesquels il manque des valeurs de traits, les valeurs manquantes ont parfois été remplacées par les valeurs moyennes de trait à l'échelle spécifique (voir Tableau 2).

Les régressions multiples ont ensuite été testées en ajoutant aux traits mesurés à l'échelle individuelle, les traits pour lesquels nous disposions seulement de valeurs moyennes spécifiques, que nous avons attribuées à chaque individu. Étant donné que les traits mesurés à l'échelle spécifique n'ont pas été mesurés sur toutes les espèces étudiées et afin de réaliser l'ajout successif de variables sur le même nombre d'individus, seules les espèces pour lesquelles tous les traits étaient disponibles ont été conservées dans cette partie de l'analyse (n max = 21). Nous avons donc réalisé ces analyses sur deux jeux de données : l'un prenant en compte tous les individus pour lesquels nous disposions de valeurs de traits, l'autre excluant les espèces pour lesquelles les traits à l'échelle spécifique n'étaient pas disponibles. Enfin, si deux traits explicatifs ou plus étaient corrélés entre eux, seul le plus explicatif a été gardé dans le modèle final afin de ne pas produire de valeurs de r^2-ajusté artificiellement élevées.

Le pouvoir explicatif des traits mesurés à l'échelle de l'individu (D_s_max, RGR, DBH, P_{md}, P_{tlp}, SM_{leaf}, g_{min}) dans la sensibilité de D_s à ISWC a aussi été testé à partir du modèle hiérarchique bayésien (Eqn 5). Pour ce faire, nous avons testé si une relation linéaire de variables avait un effet sur β_{ISWC} (les distributions a priori des paramètre des traits sont non informatives), ou en d'autres termes si leur addition avait un effet significatif sur la relation entre D_s et ISWC, tel que :

$$\beta_{\mathrm{ISWC}} \sim trait_1 + trait_2 + \cdots + trait_n \qquad \text{(Eqn 6)}$$

De manière similaire à l'analyse employant des régressions multiples, cette analyse a été réalisée sur le groupe d'arbres ayant été considérés comme « sensibles ». Si l'intervalle de confiance à 95% de β_{ISWC} après ajout d'une variable chevauche 0, la variable est considérée comme n'ayant pas d'effet sur la sensibilité de D_s à ISWC. Au contraire, si l'intervalle de confiance à 95% de β_{ISWC} après ajout d'une variable ne chevauche pas 0, la variable est considérée comme ayant un effet net sur la sensibilité de D_s à ISWC. Si l'effet sur β_{ISWC} est positif, l'augmentation de la valeur de la variable est reliée à une augmentation de la sensibilité des arbres. S'il est négatif, l'augmentation de la valeur de

la variable est reliée à une diminution de la sensibilité des arbres. L'écriture du modèle hiérarchique et les analyses qui en dépendant ont été réalisées avec l'aide précieuse de Guillaume Salzet (UMR BETA, Bureau d'Economie Théorique et Appliquée ; UMR Ecofog).

Pour finir, nous avons testé si les différences de sensibilité entre groupes (« sensibles » et « insensibles ») étaient reliées à des caractéristiques physiologiques particulières. Pour ce faire, nous avons testé si les valeurs moyennes des traits différaient entre groupes à l'aide de tests de Student (ajustés en fonction de l'homoscédasticité des séries de données). Le seuil de significativité considéré est $p < 0.05$. Le coefficient de détermination est noté « r^2 ».

3. RESULTATS

3.1. Variabilité saisonnière des conditions climatiques

La valeur d'ISWC en saison des pluies, lorsque la disponibilité en eau est maximale, varie entre 0.9 et 1.0 m. Lors du suivi de la densité de flux de sève que nous avons réalisé, la valeur d'ISWC est descendue à 0.69 en 2017 et 0.67 en 2018 (Fig. 7). La somme de PET journalière a varié de 2.4 mm, typiquement lors de journées couvertes et/ou pluvieuses, à 15.8 mm, typiquement lors de journées chaudes et ensoleillées (Fig. 8). Les fortes similarités entre les deux saisons sèches d'un point de vue des conditions climatiques dont résultent ISWC et PET permettent d'analyser ensemble la réponse des arbres mesurés en 2017 et en 2018.

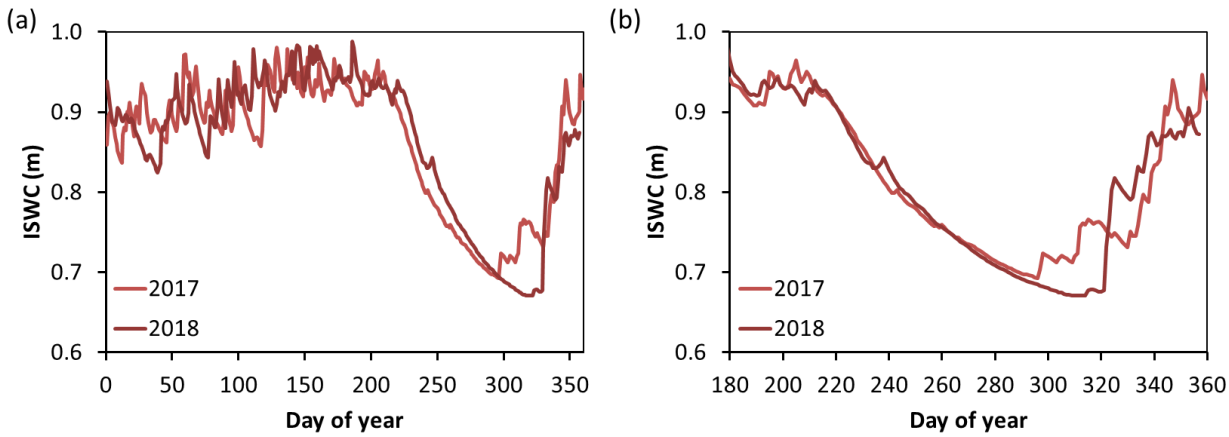


Figure 7 : Variations de l'indice de teneur en eau du sol (ISWC ; m) entre 0 et 260 cm de profondeur pour 2017 (rouge clair) et 2018 (rouge foncé). Les variations annuelles sont présentées (a). En « zoomant » sur la période de mesure de flux de sève et en décalant de 8 jours les données de 2018 afin que les courbes se superposent au mieux, on constate que la cinétique d'ISWC est similaire entre les deux années (mis à part un petit épisode pluvieux en 2018) (b). La saison sèche a été un peu plus intense et la reprise des pluies est arrivée 23 jours plus tard en 2018 qu'en 2017 (jour 314 vs jour 296).

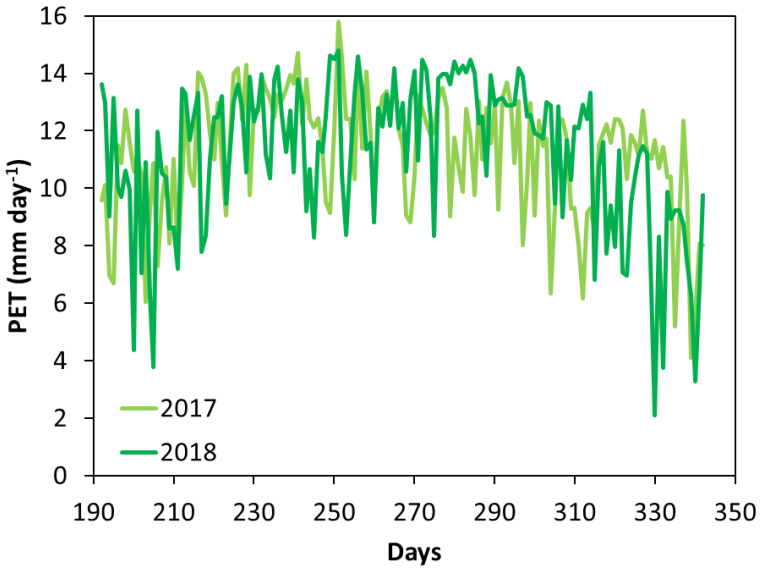


Figure 8 : Variations saisonnières de l'évapotranspiration potentielle (PET ; mm day^{-1}) pour 2017 (vert clair) et 2018 (vert foncé), qui atteint un maximum annuel autour du jour 250 puis diminue graduellement, du fait de l'inclinaison de la terre par rapport au soleil. Les fluctuations inter-jours à une courte échelle de temps sont dues à des variations de la nébulosité (nuages) et donc du rayonnement incident.

3.2. Variabilité inter-arbre de la densité de flux de sève maximale avant la saison sèche

Lors d'une journée ensoleillée, lorsque le PET est élevé (somme de PET > 10 mm jour^{-1}), la variabilité inter-arbres de la densité de flux de sève maximale (D_s_max) a varié de 3.6 à 16.5 kg dm^{-2} d^{-1}, pour une moyenne de 9.16 kg dm^{-2} d^{-1}. Ces valeurs sont tout à fait dans l'ordre de grandeur des valeurs observées dans la littérature pour des arbres de la canopée en forêt tropicale humide (Bonal *et al.*, 2000a ; Link *et al.*, 2020). Le taux de croissance (RGR) a varié de 0.00 à 0.31 mm mm^{-1} year^{-1} pour une moyenne de 0.05 mm mm^{-1} year^{-1}. Deux arbres, Tm146 et Lh352, se démarquent avec des RGR beaucoup plus forts (0.26 et 0.31 mm mm^{-1} year^{-1}, respectivement).

Les variations inter-arbres de D_s_max ne sont pas reliées aux dimensions de l'arbre approximées par le DBH (Fig. 9a). En revanche, nous observons que D_s_max est significativement corrélé au taux de croissance en diamètre de ces arbres (RGR ; Fig 9b). Cette relation est faiblement significative, mais néanmoins elle suggère que les arbres présentant les plus forts D_s_max ont aussi les plus forts RGR (p = 0.03), et cette relation tient toujours lorsqu'on retire les deux arbres avec un fort RGR de l'analyse (r^2 = 0.14 ; p = 0.019).

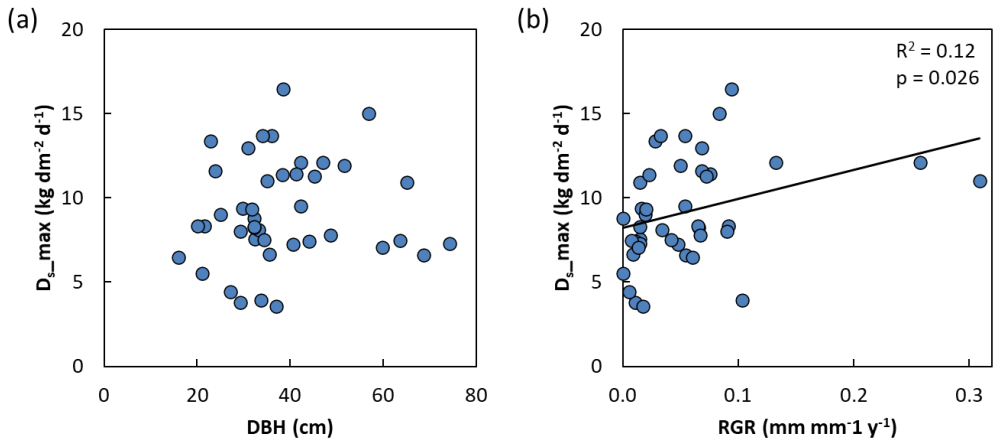


Figure 9 : Relation entre la densité de flux de sève maximale (D_s_max ; kg dm^{-2} d^{-1}) et (a) le diamètre (DBH ; cm ; gauche) ou (b) le taux de croissance en diamètre (RGR ; mm mm^{-1} y^{-1}) pour 42 arbres de canopée. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

3.3. Sensibilité de la densité de flux de sève à des variations de d'évapotranspiration potentielle

Comme on pouvait s'y attendre, sur les 42 arbres analysés, tous présentent une relation positive et significative entre D_s et PET, que ce soit en appliquant des régressions linéaires simples, arbre par arbre, ou en appliquant le modèle hiérarchique (Fig. 10). La pente de la relation entre D_s et PET (β_{PET} ; voir Matériels et Méthodes) est toujours positive et significativement supérieure à 0 pour ces 42 arbres. Etant donné que PET diminue au cours de la saison sèche (Fig. 8) à cause de l'inclinaison de la terre, tous les arbres sont donc susceptibles d'expérimenter une diminution de D_s, quelle que soit leur sensibilité à des variations de la disponibilité en eau du sol (PISWC). Les arbres avec le plus fort β_{PET} ont les plus fortes valeurs de D_s_max (r^2 = 0.92 ; p < 0.001 ; non-montrée).

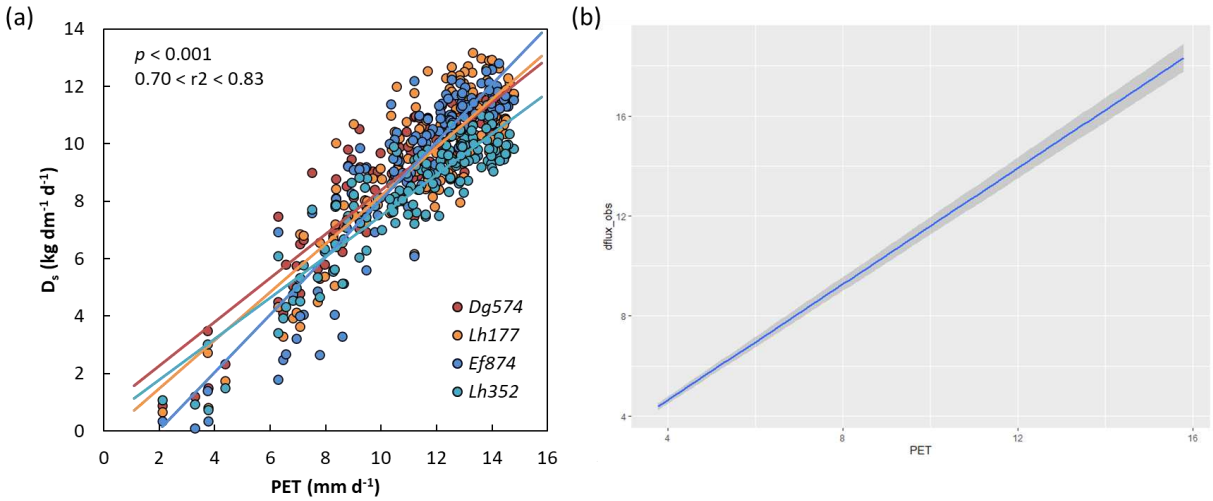
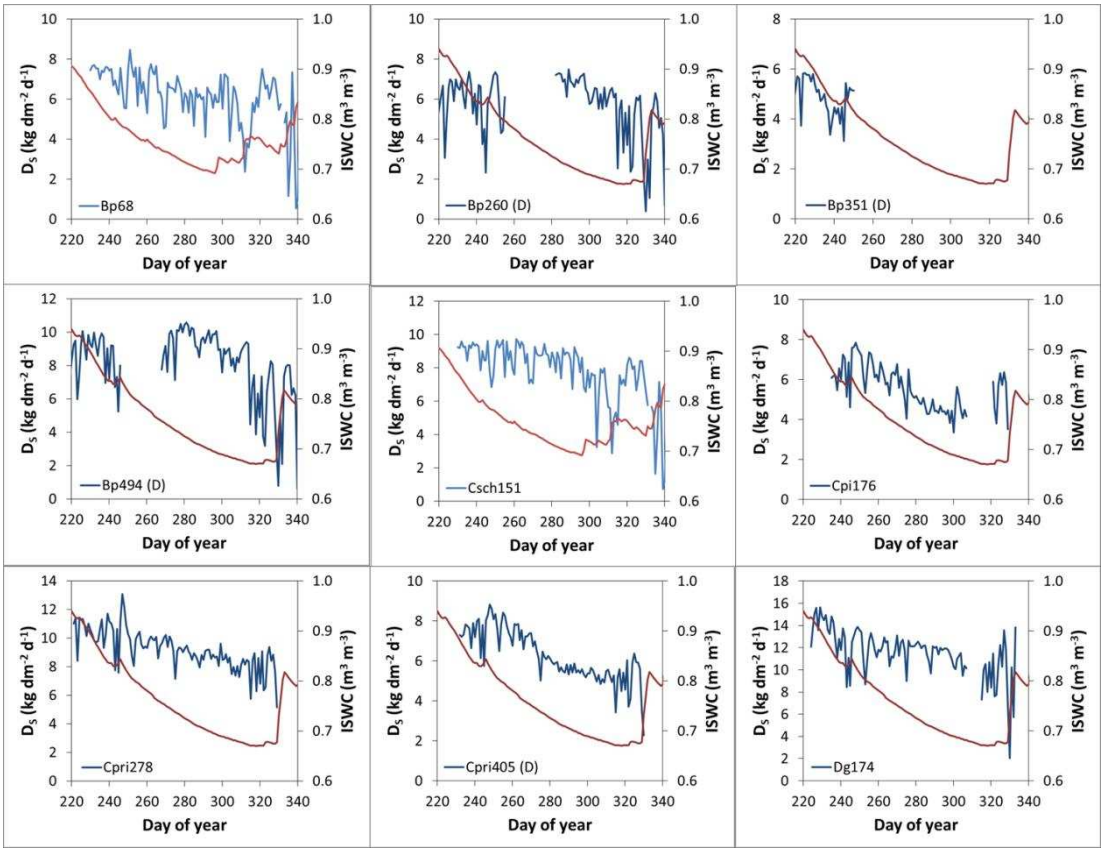


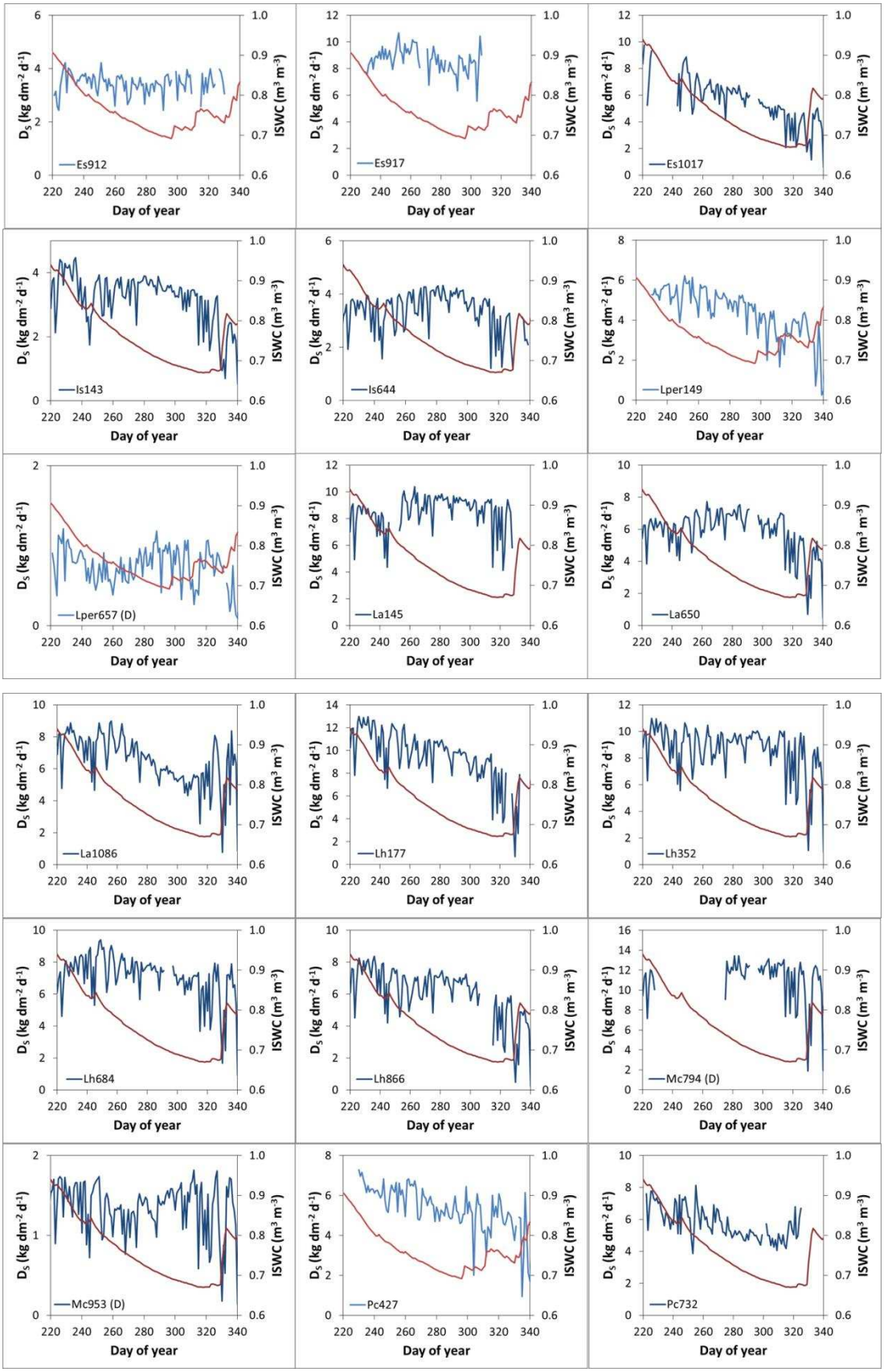
Figure 10 : Relation entre la densité de flux de sève (D_s ; kg dm^{-2} d^{-1}) et l'évapotranspiration potentielle (PET ; mm d^{-1}) pour (a) deux arbres sensibles (Dg574 et Lh177) et deux arbres insensibles (Ef874 et Lh352) à une diminution de la teneur en eau du sol ainsi (b) qu'une estimation de l'effet marginal du PET dans le modèle hiérarchique comprenant tous les arbres pour lesquels D_s a été analysé. L'effet marginal est l'estimation médiane de l'effet d'une variable donnée (e.g. PET) sur la variable de réponse (e.g. D_s) sachant toutes les autres variables prise à leur valeur médiane (e.g. ISWC). La droite bleue est la courbe médiane et l'enveloppe grise correspond à l'intervalle de crédibilité à 95%. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

3.4. Variabilité de la densité de flux de sève au cours de la saison sèche

Au cours de la saison sèche, une très grande diversité de réponse de D_s au sein de la communauté d'arbres étudiés a été observée (Fig. 11). Durant la saison sèche 2017, 2 arbres sur 18 ont renouvelé une partie ou la totalité de leur feuillage (arbres appelés « défoliés »). Durant la saison sèche 2018, 7 arbres sur 35 mesurés ont également été défoliés. Sur 51 arbres étudiés, on a donc 9 arbres qui ont été impactés par un phénomène phénologique particulier au cours de la saison sèche, parmi lesquels on retrouve les deux *Moronobea coccinea* et 3 des 4 *Bocoa prouacensis* étudiés. Ces 9 arbres défoliés ont été retirés des analyses sur les variations de D_s, qui ont été réalisées sur les 42 arbres non-défoliés (Tableau 1).

Pour les arbres n'ayant pas défolié, on observe des variations contrastées de D_s au cours de la saison sèche : certains arbres ont un D_s très stable, alors que d'autres présentent clairement une forte diminution (Fig. 11).


Bp68
Bp260 (D)
Bp351 (D)
Bp494 (D)
Csch151
Cpi176
Cpri278
Cpri405 (D)
Dg174
Dg572 (D)
Dg574
Dg655
Dg929
Ef874
Ef876
Ef934
Ef1117
Es800
Day of year
D_S (kg dm^{-2} d^{-1})
ISWC (m^3 m^{-3})


Es912
Es917
Es1017
Is143
Is644
Lper149
Lper657 (D)
La145
La650
La1086
Lh177
Lh352
Lh684
Lh866
Mc794 (D)
Mc953 (D)
Pc427
Pc732
Day of year
ISWC (m³ m⁻³)

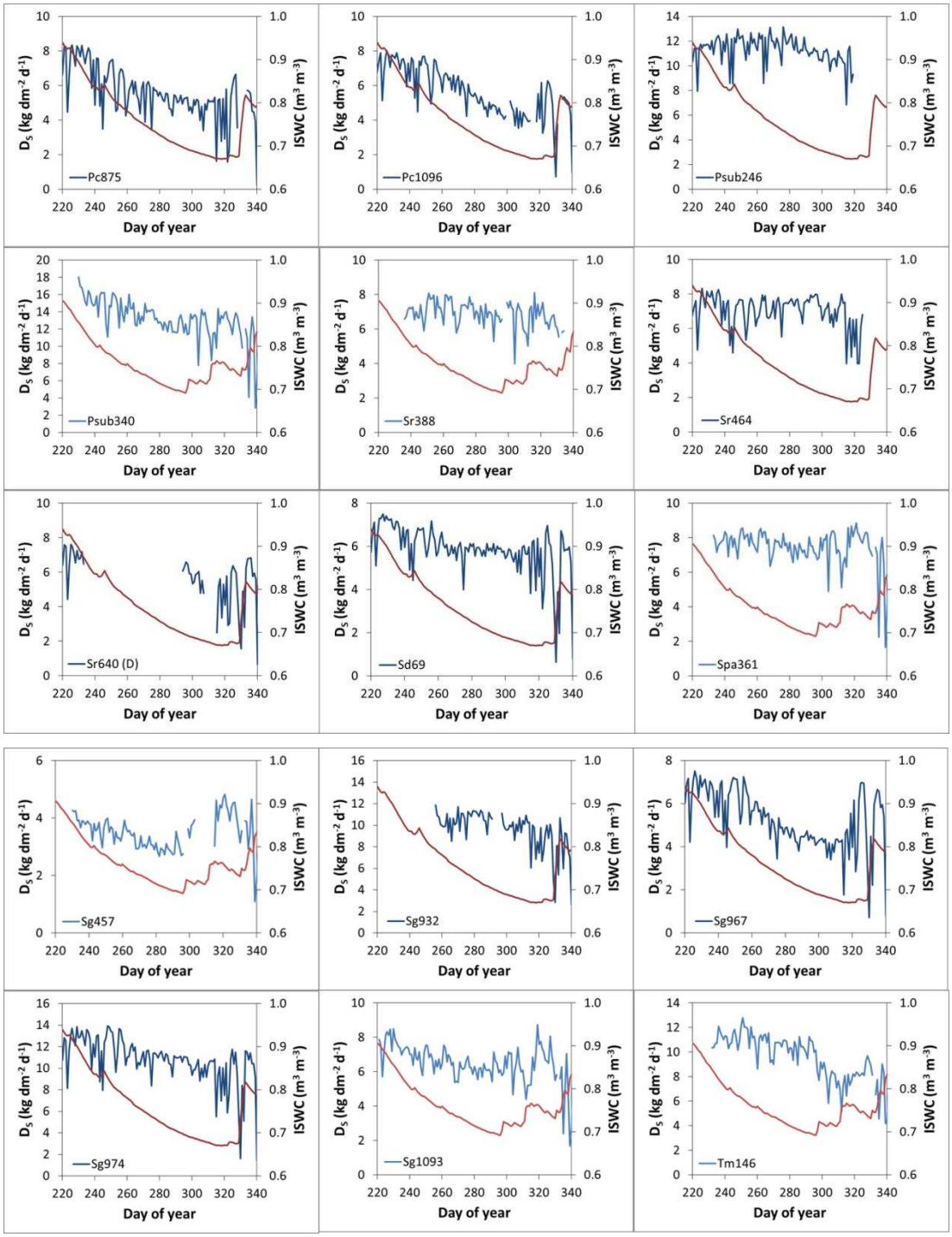


Figure 11 : Suivi de la densité de flux de sève journalière (D_s ; kg dm^{-2} day^{-1} ; bleu) pour 51 arbres de la canopée et de l'indice de teneur en eau du sol (ISWC, m ; rouge) en fonction du temps au cours de la saison sèche et jusqu'à la reprise des pluies en 2017 (nuance de couleurs claires) et 2018 (nuance de couleurs foncées). Les arbres ayant en partie ou totalement défoliés au cours de la saison sèche sont marqués avec un « (D) ». Les codes des noms des arbres sont donnés en bas à gauche du graphique. Les arbres sont classés ici par ordre des noms des arbres. Les périodes sans données correspondent aux données manquantes.

3.5. Sensibilité de la densité de flux de sève à des variations de teneur en eau du sol

Afin de prendre en compte les variations de D_s dues à PET et mieux appréhender l'effet des variations d'ISWC, nous avons éliminé l'effet de PET sur D_s par le calcul de différents indices (voir Matériels et Méthodes). Nous avons obtenu des profils de variation très contrastés de vardflux (le taux de variation entre D_s et D_s_theo) en fonction de PISWC (Fig. 6). PISWC a varié de 0 à 28.6% de son maximum au cours de l'étude. Pour 15 arbres sur 42 (36% des arbres), ces variations n'ont pas entraîné de différences entre D_s et D_s_theo et par conséquent, vardflux n'a que très peu ou pas varié avec PISWC. Ces arbres peuvent donc être considérés comme « très peu sensibles », voire « insensibles » à la diminution de la disponibilité en eau au cours de la saison sèche.

Pour les 27 autres arbres (64% des arbres), D_s diminue par rapport à D_s_theo au fur et à mesure de la saison et des variations de PISWC. Ces arbres, caractérisés comme « sensibles », ont montré une large gamme de variations de D_s_end en fin de saison sèche, de -4.96% (faible sensibilité) à -72.35% (forte sensibilité). On peut considérer que les 8 arbres (~30% des arbres sensibles) ayant subi une diminution de 50 à 72% de leur densité de flux de sève au cours de la sécheresse sont « très sensibles ».

Le PISWC pour lequel leur D_s commence à chuter (Inflex) varie de 8.67% (forte sensibilité) à 22.80% (faible sensibilité). Par conséquent, le D_s_av de ces arbres a varié de -0.31% à -24%, alors qu'il a varié de +6.38% à -3.58% pour les arbres « insensibles ».

Cette large gamme de variations de la sensibilité de D_s à la sécheresse a également été bien reproduite par le modèle hiérarchique, même si l'adéquation des résultats n'est pas totale. La gamme de β_{ISWC} est de -0.67 à 1.60 (Fig. 12). Le groupe des 15 arbres « insensibles » se caractérise par des valeurs de β_{ISWC} négatives ou proches de 0, avec un intervalle de confiance à 95% qui intègre 0, pour une moyenne de -0.15. Le groupe de 27 arbres « sensibles » se caractérise par des valeurs de β_{ISWC} supérieures à 0, avec un intervalle de confiance à 95% qui n'intègre jamais 0, avec une moyenne de 0.69 (Fig. 12 et 13). L'ensemble des valeurs des indices de sensibilité et des traits mesurés à l'échelle de l'individu sont résumées dans le Tableau A1 en Annexes.

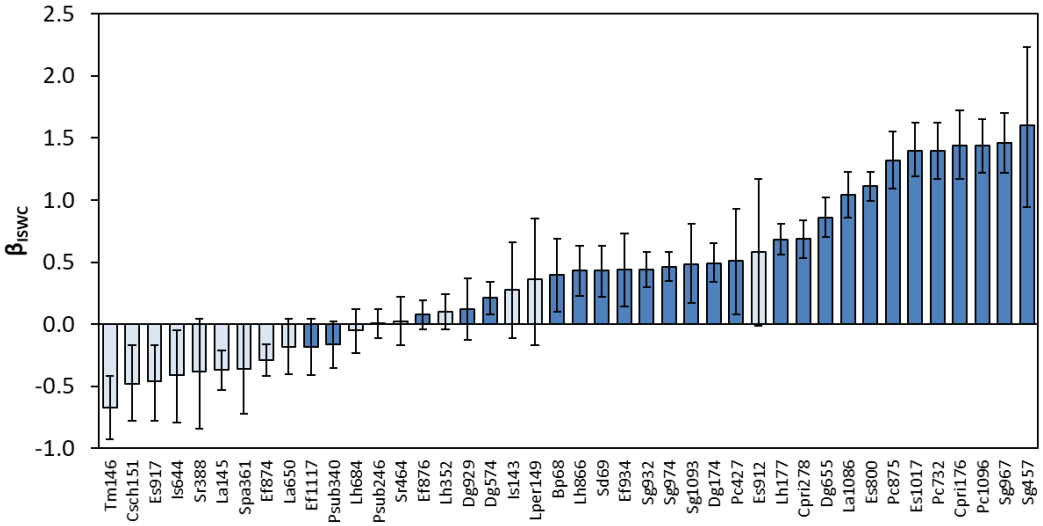


Figure 12 : Histogramme de la valeur de β_{ISWC} pour 15 arbres dont la densité de flux de sève est « insensible » (bleu clair) et 27 arbres dont la densité de flux de sève est « sensible » (bleu foncé) à une diminution de la teneur en eau du sol au cours de la saison sèche. Les barres d'erreur indiquent l'intervalle de confiance à 95%.

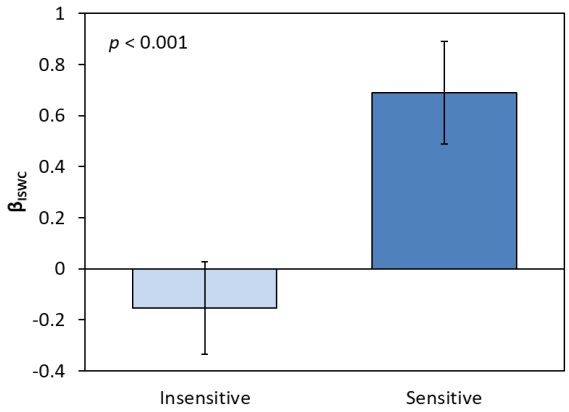


Figure 13 : Valeurs moyennes de β_{ISWC} pour 15 arbres dont la densité de flux de sève est « insensible » (bleu clair) et 27 arbres dont la densité de flux de sève est « sensible » (bleu foncé) à une diminution de la teneur en eau du sol au cours de la saison sèche. Les barres d'erreur indiquent l'intervalle de confiance à 95%.

3.6. Corrélations entre indices de sensibilité et caractérisation de la sensibilité des arbres

Dans cette partie, je présente les relations entre les différents indices de sensibilité utilisés pour classer les arbres, en soulignant que leur classification dépend aussi du caractère linéaire ou non de la réponse de la densité de flux de sève aux variations de la disponibilité en eau du sol. Trois indices de sensibilité, à savoir D_s_end, D_s_av et β_{ISWC} sont fortement corrélés ($p < 0.001$; Figure 14a-b-d) et indépendants d'Inflex (Fig. 14c-e-f). Les deux indices de sensibilités calculés à partir du modèle additif proposé par Maréchaux *et al.*, (2018) sont aussi en adéquation avec les indices développés dans cette étude, quoique les r^2 de ces relations ne soient pas très forts (Fig. 15a). On remarque aussi que la sensibilité des arbres au PET (β_{PET}) est positive et concordante, quel que soit le modèle utilisé (Fig. 15b). Il n'y a pas de relation entre β_{PET} et β_{ISWC} (non-montrée).

La relation entre D_s et ISWC peut prendre différentes formes, de concave ($0 < \beta_{ISWC} < 1$) à convexe ($\beta_{ISWC} > 1$) en passant par linéaire ($\beta_{ISWC} = 1$; Fig. 16a). De plus certains arbres ont une augmentation de D_s avec la diminution d'ISWC ($\beta_{ISWC} < 0$; Fig. 12). Cette représentation moyenne de tous les arbres, qui montre globalement, malgré l'insensibilité de certains arbres, qu'une diminution d'ISWC entraîne une diminution de D_s (ou dflux_obs sur la figure), ne confère cependant pas une idée précise de la diversité de réponse observée.

Cependant, cette représentation est utile pour comprendre pourquoi nous avons caractérisé 5 arbres comme « sensibles » alors que l'intervalle de confiance à 95% de leur β_{ISWC} intègre 0 (Ef1117, Psub340, Psub246, Ef876 et Dg929 ; Fig. 12). Ces arbres ont en commun une faible sensitivité avec des D_s_end peu négatifs, mais suivent des trajectoires différentes avec la diminution d'ISWC. Les arbres Ef1117 et Psub340 ont des valeurs d'Inflex « moyennes » (15.6 et 15.9%) puis une faible pente, l'arbre Ef876 a une valeur d'Inflex faible (9.2%) puis une très faible pente (forme convexe), l'arbre Psub246 a une valeur d'Inflex élevé (21.4%) puis une forte pente (forme concave) et l'arbre Dg929 a une valeur d'Inflex moyenne (13.7%), une pente moyenne mais avec une dispersion relativement importante des points de mesure. Si l'on n'inclut que les arbres « sensibles », la relation est plus prononcée (Fig. 16b). Pour ces 27 arbres « sensibles », et comme prédit par le modèle, on observe que β_{PET}, c'est-à-dire la sensibilité de D_s à PET (i.e. la pente de la relation), diminue significativement avec la diminution d'ISWC, et pour un PET fixe, D_s diminue avec ISWC (Fig. 17).

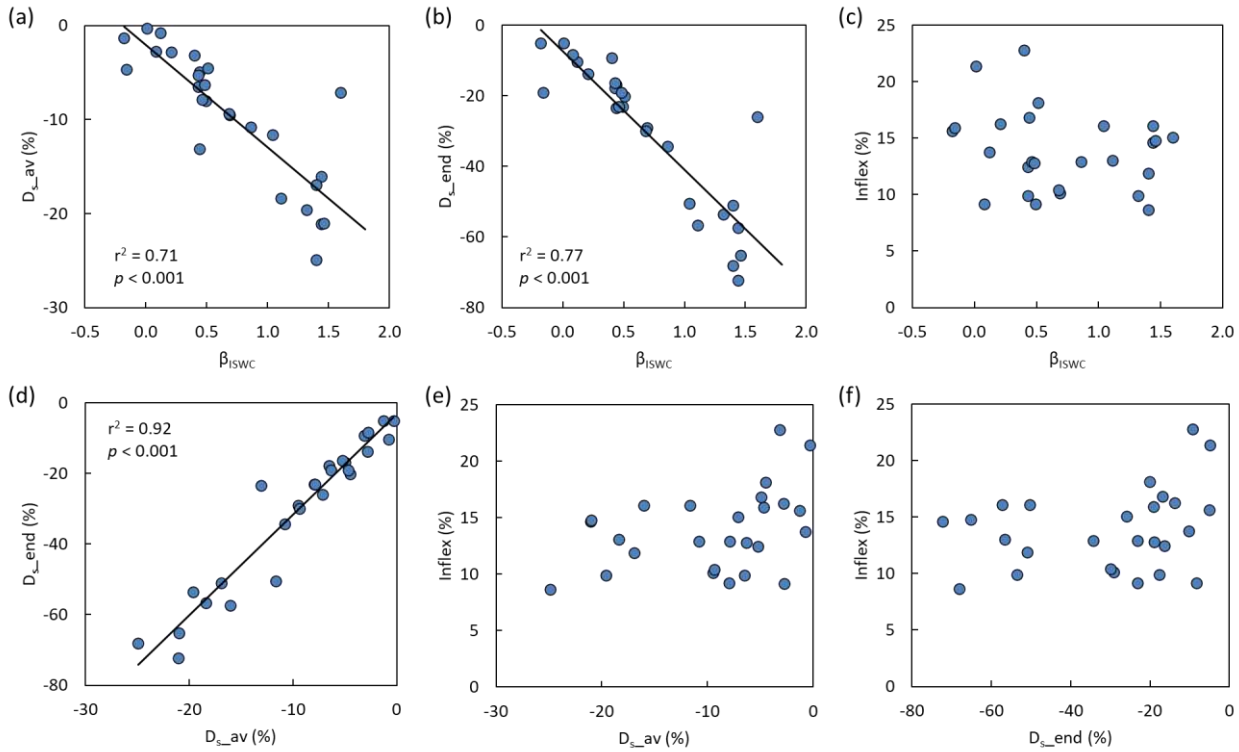


Figure 14 : Relations entre indices de sensibilité, (a) entre β_{ISWC} et D_s_av, (b) entre β_{ISWC} et D_s_end, (c) entre β_{ISWC} et Inflex, (d) entre D_s_av et D_s_end, (e) entre D_s_av et Inflex et (f) entre D_s_end et Inflex pour 27 arbres de canopée dont la densité de flux de sève est sensible à des variations de la teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

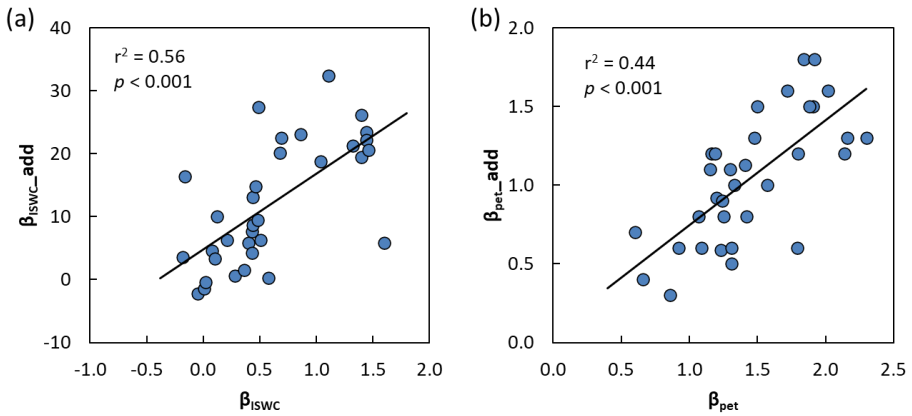


Figure 15 : Comparaison des pentes entre la densité de flux de sève et (a) la teneur en eau du sol (β_{ISWC}) ou (b) l'évapotranspiration potentielle (β_{PET}) issues de modèles multiplicatifs et additifs (β_{ISWC}_add) pour 42 arbres de canopée incluant ceux dont la densité de flux de sève est sensible et insensible à des variations de teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

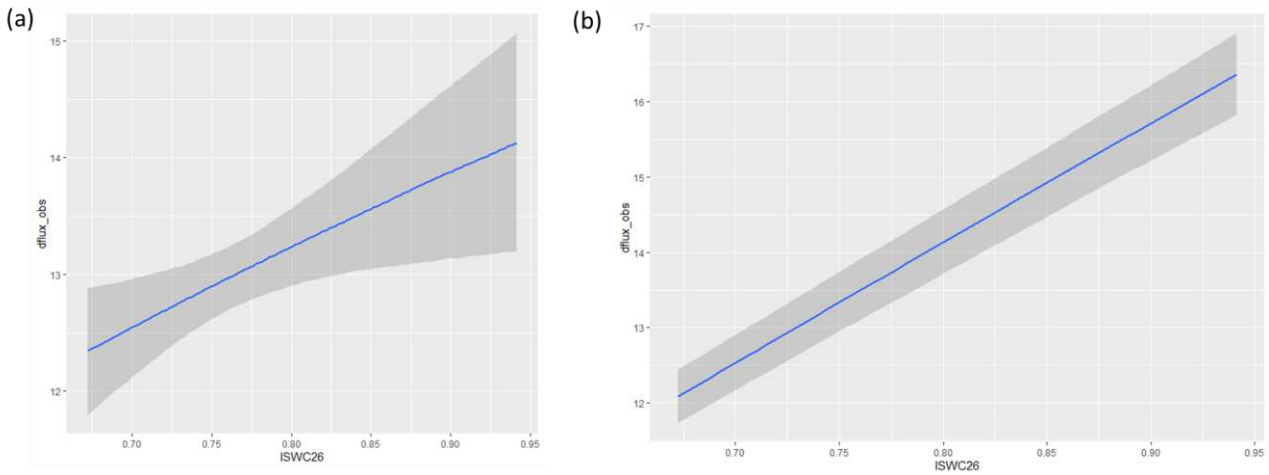


Figure 16 : Sorties du modèle avec la fonction 'marginal effects' dans le package *brms* représentant la relation entre la densité de flux de sève (dflux_obs ; kg dm^{-2} d^{-1}) et la teneur en eau du sol (ISWC26 ; m^3 m^{-3}) pour (a) les 42 arbres analysés (gauche) ou (b) seulement les 27 arbres considérés comme « sensibles » (droite).

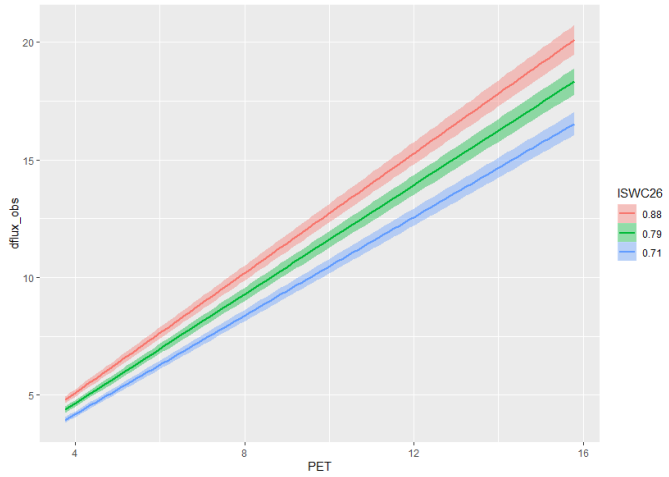


Figure 17 : Sortie du modèle avec la fonction *marginal effects* dans le package *brms* représentant la relation positive et linéaire entre densité de flux de sève (dflux_obs ; kg dm^{-2} d^{-1}) et l'évapotranspiration potentielle (PET ; mm) pour 3 niveaux de teneur en eau du sol (ISWC26 ; m^3 m^{-3}).

3.7. Relations entre sensibilité de la densité de flux de sève et les traits mesurés à l'échelle inter-arbres

Dans cette partie, j'ai réalisé une analyse multivariée à l'échelle inter-arbres sous la forme d'une analyse en composante principale (ACP) afin de dégager les syndromes de traits potentiellement impliqués dans la sensibilité de la densité de flux de sève des arbres. Ensuite, pour les traits mesurés à l'échelle inter-arbres, des analyses corrélatives deux à deux entre les indices de sensibilité et les traits mesurés ont été réalisées avec une sélection des meilleurs modèles prédictifs. Lorsqu'une valeur de trait est manquante pour un arbre, j'ai procédé à un « gapfilling » des données en attribuant à l'individu la valeur moyenne spécifique pour ce trait. L'importance des traits mesurés à l'échelle inter-arbres a aussi été évaluée avec une approche bayésienne.

Le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md}) varie de -0.55 à -2.85 MPa. Quatre arbres se démarquent dans la distribution des valeurs : Es917 et Lh177 ont des valeurs de P_{md} supérieure à -1.0 MPa tandis que Bp494 et PC1096 ont des valeurs de P_{md} inférieures à -2.5 MPa. Le potentiel hydrique de perte de turgescence foliaire (P_{tlp}) varie de –1.13 à -2.40 MPa. La marge de sécurité foliaire (SM_{leaf}) varie de –1.22 à 1.23 MPa, avec un tiers des arbres présentant des valeurs de SM_{leaf} inférieures à 0. Quatre arbres se démarquent dans la distribution des valeurs : Cpri405 et Es917 ont des valeurs de SM_{leaf} supérieure à 1.0 MPa tandis que Bp494 et PC1096 ont des valeurs de SM_{leaf} proches ou inférieures à -1.0 MPa. La conductance minimum foliaire (g_{min}) varie de 0.94 à 22.48 mmol m^2 s^{-1}, avec une majorité des arbres ayant des valeurs de g_{min} inférieures à 10 mmol m^2 s^{-1}. Toutes les valeurs de traits sont reportées en Annexes dans les Tableaux A1.

L'ACP (Fig. 18) a été réalisée avec 11 traits mesurés à l'échelle inter-arbres (4 indices de sensibilité et 7 traits potentiellement importants dans la réponse des arbres à la sécheresse) sur 27 arbres considérés comme « sensibles » à des variations de teneur en eau du sol. Deux traits ont été projetés en tant que variable quantitative supplémentaire (SM_{leaf} dépend de P_{md} et de P_{tlp} ; et les informations portée par D_s_av sont redondantes avec celles de D_s_end). Les résultats de l'ACP montrent que les deux premières dimensions expliquent une forte proportion (50%) de la variabilité interspécifique. Le troisième axe n'explique pas assez cette variabilité pour être intégré dans cette analyse. Le premier axe décrit principalement la sensibilité de la densité du flux de sève des arbres à des variations de la teneur en eau du sol. Le deuxième axe décrit principalement la capacité des arbres à fermer leurs stomates plus tardivement et dans une moindre mesure leur capacité à limiter les pertes en eau après fermeture stomatique, leur taux de croissance en diamètre et la teneur en eau du sol entraînant une diminution de leur densité de flux de sève. A partir des deux axes principaux de l'ACP, j'ai effectué un regroupement arbitraire (je n'ai pas fait de statistiques pour les déterminer) des espèces en plusieurs groupes :

- Groupe 1 : tout à gauche de l'ACP, ces 7 arbres sont caractérisés par i) la plus forte sensibilité de D_s à des variations d'ISWC et ii) une forte diminution de D_s en fin de saison sèche.
- Groupe 2 : tout à droite de l'ACP, ces cinq arbres sont caractérisés par i) une faible sensibilité de D_s à des variations d'ISWC et ii) une faible diminution de D_s en fin de saison sèche, avec iii) deux arbres se démarquant des autres avec une sensibilité de D_s intervenant seulement à de fortes diminutions de la teneur en eau du sol (forte valeurs d'Inflex).
- Groupe 3 : tout en haut de l'ACP, ces 7 arbres sont caractérisés par i) des valeurs de P_{tlp} peu négatives et ii) une réponse plus précoce de D_s à des variations d'ISWC (faible valeurs d'Inflex), ainsi que par iii) les plus fortes valeurs de g_{min}, RGR et D_s_max.
- Groupe 4 : tout en bas de l'ACP, un arbre est caractérisé par une très faible valeur de P_{tlp}.
- Groupe 5 : proche du milieu, quatre arbres n'ont pas de caractéristique particulières au regard des traits mesurés et ont un comportement « moyen ».

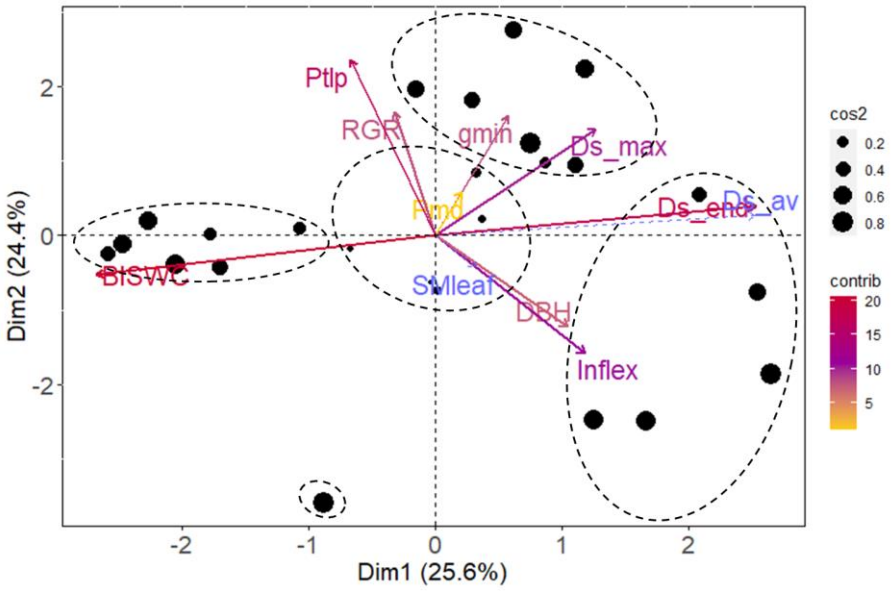


Figure 18 : Analyse en composante principale incluant 7 traits potentiellement importants dans la réponse des arbres à la sécheresse (P_{md}, P_{tlp}, SM_{leaf}, g_{min}, D_s_max, DBH, RGR) ainsi que 4 indices caractérisant la sensibilité de ces arbres (β_{ISWC}, Inflex, D_s_end et D_s_av) mesurés à l'échelle inter-arbres. D'après ces indices, ces 27 arbres de canopée sont considérés comme « sensibles » à des variations de teneur en eau du sol. La contribution relative des traits (%) est représentée par un gradient de couleur. Les variables supplémentaires sont représentées par des pointillés bleus et les individus projetés dans le plan par des points noirs, dont la taille représente la qualité de leur représentation. Afin de ne pas exclure d'individus pour lesquels il manque des valeurs de traits, les valeurs manquantes ont été remplacées par les valeurs moyennes de trait à l'échelle spécifique (5 arbres pour P_{md} et SM_{leaf}, 1 arbre pour g_{min}).

Pour β_{ISWC}, il n'y a pas de relation deux à deux avec les traits mesurés à l'échelle inter-arbres (RGR, DBH, P_{md}, P_{tlp}, SM_{leaf}, g_{min}) sauf avec D_s_max (r^2 = 0.25 ; *p* = 0.008 ; Fig. 19a). A noter que les deux points qui s'éloignent de la tendance pour P_{md} et SM_{leaf} appartiennent à l'espèce *Pradosia cochlearia* (Pc732 et Pc1096 ; points rouge), qui ont tendance à renouveler leurs feuilles lors de la saison sèche (Loubry 1994). On peut faire l'hypothèse que ces valeurs de P_{md} correspondent à des feuilles en sénescence, le potentiel hydrique foliaire pouvant décliner durant une période de défoliation (Wolfe *et al.*, 2016). En retirant ces deux arbres, la relation avec SM_{leaf} devient significative (r^2 = 0.21 ; *p* = 0.045 ; Fig. 19b). Le meilleur modèle incluant une sélection de traits mesurés à l'échelle inter-arbres augmente un peu la prédiction pour 24 arbres (*adjusted*-r^2 = 0.29 ; *p* = 0.011), tel que :

$$\beta_{ISWC} \sim D_{s_{max}} + SM_{leaf}$$

Pour D_s_av et D_s_end, il n'y a pas de relation deux à deux avec les traits mesurés à l'échelle inter-arbres.

Pour Inflex, il n'y a pas de relation deux à deux avec les traits mesurés à l'échelle inter-arbres sauf avec P_{tlp} (r^2 = 0.17 ; *p* = 0.037 ; Fig. 19c). Le meilleur modèle est donc :

$$Inflex \sim P_{tlp}$$

Les capacités prédictives des traits mesurés à l'échelle inter-arbres ont été testées en ajoutant ces traits au modèle hiérarchique bayésien utilisé pour déterminer β_{ISWC}. Cette approche révèle que parmi les arbres montrant une sensibilité de D_s à une diminution d'ISWC, une plus forte sensibilité est associée à un plus fort DBH, des valeurs de P_{tlp} peu négatives ainsi que des valeurs de g_{min} et de D_s_max faibles (Tableau 4 ; l'intervalle de crédibilité à 95% ne comprend pas 0). Le RGR et le P_{md} n'ont pas d'influence sur leur sensibilité (Tableau 4 ; l'intervalle de crédibilité à 95% comprend 0). Les valeurs absolues de la moyenne de l'estimation des paramètres et de leur intervalle de crédibilité ne permettent pas d'évaluer la variance expliquée par l'effet de chacun des traits sur β_{ISWC}. D'après les résultats du modèle hiérarchique, le meilleur modèle prédictif de la sensibilité de D_s à des variations d'ISWC est :

$$\beta_{ISWC} \sim P_{tlp} + g_{min} + DBH + D_{s_{max}}$$

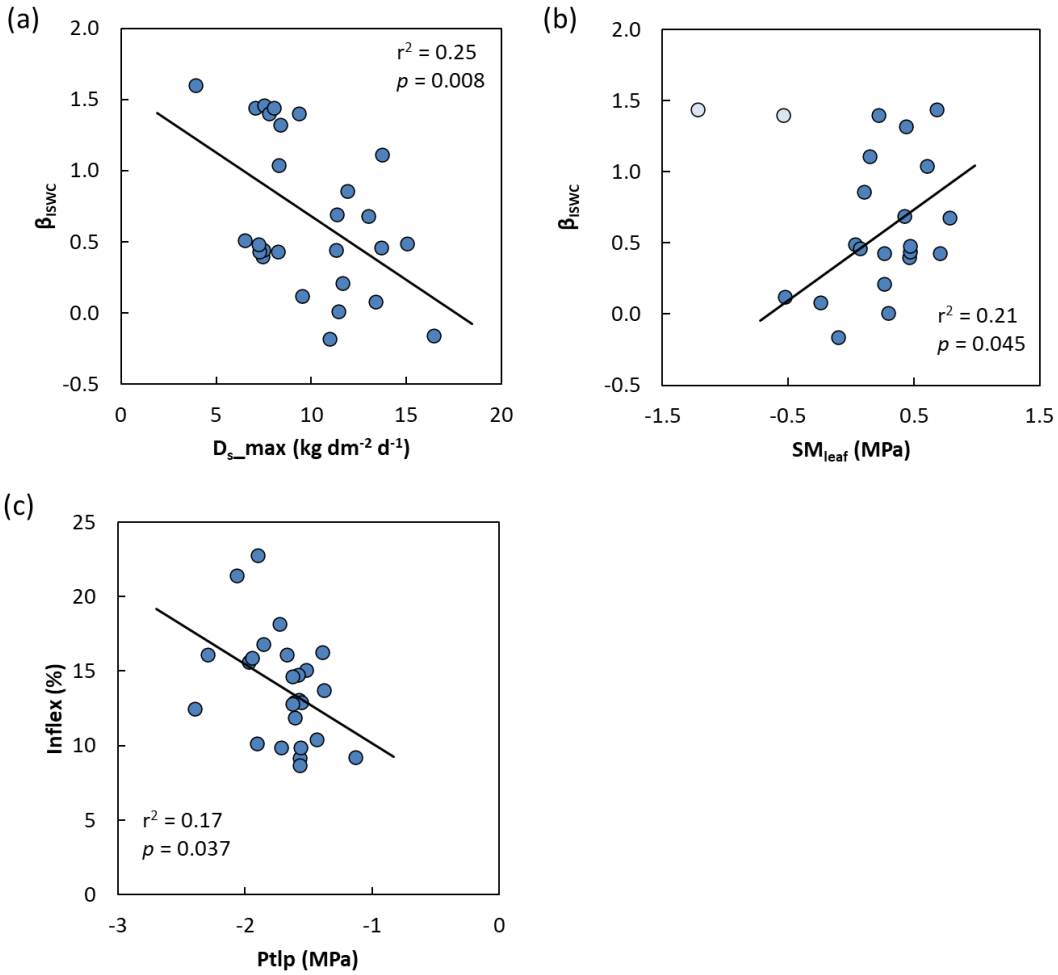


Figure 19 : Relations entre sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol et les traits mesurés à l'échelle inter-arbres. (a) La relation entre β_{ISWC} (la pente de la relation entre la densité de flux de sève et la teneur en eau du sol) et la densité de flux de sève maximale (D_s_max ; kg dm^{-2} d^{-1}), (b) entre β_{ISWC} et la marge de sécurité entre P_{md} et P_{tlp} (SM_{leaf} ; MPa) ainsi que (c) la relation entre la teneur en eau du sol entraînant un déclin de la densité de flux de sève (Inflex ; %) et le point de perte de turgescence (P_{tlp} ; MPa) pour 27 arbres dont la densité de flux de sève est considérée « sensible » à une diminution de la teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

Tableau 4 : Estimation moyenne et intervalle de crédibilité à 95% de l'effet des traits sur la sensibilité de la densité de flux de sève à des variations de la teneur en eau du sol (β_{ISWC}). Les traits dont l'augmentation de la valeur entraîne une plus forte sensibilité de D_s à des variations d'ISWC sont indiqués en bleu, ceux dont l'augmentation de la valeur entraîne une plus faible sensibilité sont indiqués en orange, ceux dont l'augmentation de la valeur n'entraîne pas d'effet sont indiqués en gris. Les valeurs absolues de la moyenne de l'estimation des paramètres et de leur intervalle de crédibilité ne permettent pas d'évaluer la variance expliquée par l'effet de chacun des traits sur β_{ISWC}.

Paramètre	Estimation moyenne	Intervalle de crédibilité à 95%
DBH	0.00	[0.00 ; 0.01]
D_s_max	-0.06	[-0.08 ; -0.05]
g_{min}	-0.04	[-0.06 ; -0.03]
P_{md}	-0.06	[-0.16 ; 0.05]
P_{tlp}	0.70	[0.51 ; 0.89]
RGR	0.48	[-0.44 ; 1.38]

3.8. Relations entre sensibilité de la densité de flux de sève et les traits mesurés à l'échelle interspécifique

Dans cette partie, à la manière de la précédente, des analyses corrélatives deux à deux entre indices de sensibilité et traits mesurés ont été réalisées avec une sélection des meilleurs modèles prédictifs pour les traits mesurés à l'échelle interspécifique. Le Tableau 5 résume les meilleurs modèles pour chaque indice de sensibilité et pour chaque échelle considérée (i.e. inter-arbres et interspécifique).

Certains traits ont été obtenus à l'échelle spécifique en moyennant les valeurs mesurées sur d'autres individus de la même espèce pour 7 espèces, dont la longueur maximale des vaisseaux du xylème (MVL ; cm), le potentiel hydrique associé à la formation d'embolie dans les feuilles ($P12_{leaf}$; MPa) et les branches ($P12_{stem}$; MPa), la pente des courbes de vulnérabilité des branches ($Slope_{stem}$; $\%MPa^{-1}$), la marge de sécurité hydraulique entre P_{md} et $P12_{leaf}$ (HSM_{leaf} ; MPa), celle entre P_{md} et $P12_{stem}$ ($HSM_{P12stem}$; MPa), la Huber-value (H_v mm^2 mm^{-2}), la conductivité spécifique des feuilles (LSC ; kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}), la densité du bois des branches ('*wood specific gravity*' ; WSG ; sans unité) et la composition isotopique en carbone des feuilles ($\delta^{13}C$; ‰). Toutes les valeurs de traits sont reportées en Annexes dans le Tableaux A2.

Pour β_{ISWC}, en attribuant aux arbres la valeur moyenne des traits mesurés à l'échelle spécifique, on obtient des relations significatives avec $Slope_{stem}$ (r^2 = 0.35 ; *p* = 0.007), Seg_{P12} (r^2 = 0.29 ; *p* = 0.019), LSC (r^2 = 0.36 ; *p* = 0.007) et $\delta^{13}C$ (r^2 = 0.45 ; *p* = 0.003). Les arbres les plus sensibles ont des courbes de vulnérabilité des branches avec une plus forte pente, un plus fort degré de segmentation hydraulique, une plus faible conductivité spécifique des feuilles et un $\delta^{13}C$ plus négatif (Fig. A1). Le meilleur modèle augmente un peu la prédiction pour 19 arbres (adjusted-r^2 = 0.52 ; *p* = 0.003), tel que :

$$\beta_{\mathrm{ISWC}} \sim Slope_{stem} + \delta^{13}C$$

Pour D_s_av, en attribuant aux arbres la valeur moyenne des traits mesurés à l'échelle spécifique, on obtient des relations significatives avec $Slope_{stem}$ (r^2 = 0.23 ; *p* = 0.026), Seg_{P12} (r^2 = 0.41 ; *p* = 0.002), LSC (r^2 = 0.33 ; *p* = 0.006) et $\delta^{13}C$ (r^2 = 0.23 ; *p* = 0.017). Pour D_s_end, on obtient des relations significatives avec Seg_{P12} (r^2 = 0.39 ; *p* = 0.002), LSC (r^2 = 0.28 ; *p* = 0.014) et $\delta^{13}C$ (r^2 = 0.22 ; *p* = 0.034). Les arbres les plus sensibles ont des courbes de vulnérabilité des branches avec une plus forte pente, un plus fort degré de segmentation hydraulique, une plus faible conductivité spécifique des feuilles et un $\delta^{13}C$ plus négatif (Fig. A2 et A3). Le meilleur modèle augmente un peu la prédiction pour 21 arbres tel que D_s_av ~ seg_{P12} + LSC + $\delta^{13}C$ (r^2 = 0.49 ; *p* = 0.004) et D_s_end ~ seg_{P12} + LSC + $\delta^{13}C$ (r^2 = 0.45 ; *p* = 0.007). Il y a une intercorrélation entre seg_{P12}, LSC et $\delta^{13}C$. Le modèle retenu est alors celui avec SegP12 (r^2 = 0.41 ; p = 0.002), tel que :

$$D_{s_{av}} \text{ ou } D_{s_{end}} \sim Seg_{P12}$$

Pour Inflex, en attribuant aux arbres la valeur moyenne des traits mesurés à l'échelle spécifique, on obtient des relations significatives avec P_{tlp} (r^2 = 0.39 ; *p* = 0.003) et HSM_{leaf} (r^2 = 0.24 ; *p* = 0.029). Les arbres les plus sensibles ont un point de perte de turgescence moins négatif et de plus faibles HSM des feuilles. L'inclusion de HSM_{leaf} n'augmente pas les prédictions du modèle établi à l'échelle inter-arbres avec P_{tlp}, si ce n'est qu'il est plus explicatif avec cet échantillonnage réduit de 21 arbres qu'avec 26 arbres. De plus, les arbres avec un P_{tlp} plus négatif ont aussi des valeurs de $P12_{leaf}$ plus négatives (r^2 = 0.29 ; *p* = 0.012) et des HSMleaf plus fortes (r^2 = 0.50 ; *p* < 0.001) dans cet échantillonnage (Fig. A4 ; je ne discuterai pas ces deux relations significatives car elles disparaissent lorsqu'on prend en compte les 50 arbres pour lesquels on dispose de P_{tlp} et de $P12_{leaf}$ dans notre base de données globale de Paracou). Le meilleur modèle prédictif reste alors :

$$Inflex \sim P_{tlp}$$

Tableau 5 : Résumé des meilleurs modèles prédictifs incluant des traits mesurés à l'échelle inter-arbre et à l'échelle spécifique prédisant la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol. La p-value, le r^2 ajusté, le nombre d'arbres utilisés ainsi que le nombre de degrés de liberté est indiqué.

Index	Traits	Best model	*p*-value	Adjusted-r^2	nb trees	DF
β_{ISWC}	Ind.	D_s_max + SM_{leaf}	0.011	0.29	24	21
	Ind. hiérarchique	P_{tlp} + g_{min} + DBH + D_s_max	-	-	27	-
	Ind. + Spe.	$Slope_{stem}$ + $\delta^{13}C$	0.003	0.52	19	16
D_s_av	Ind.	-	-	-	-	-
	Ind. + Spe.	Seg_{P12}	0.002	0.41	21	19
D_s_end	Ind.	-	-	-	-	-
	Ind. + Spe.	Seg_{P12}	0.002	0.39	21	19
Inflex	Ind.	P_{tlp}	0.037	0.17	26	23
	Ind. + Spe.	P_{tlp}	0.003	0.39	20	18

2.3.9. Comparaison des valeurs de traits entre groupes de sensibilité

Pour rappel, les groupes de sensibilité sont issus de l'analyse de la sensibilité de la densité de flux de sève des arbres à une diminution de la teneur en eau du sol. Différents indices de sensibilité ont permis de former trois groupes d'arbres, ceux considérés comme sensibles, ceux considérés comme insensibles et ceux qui ont en partie ou totalement défolié durant la saison sèche.

Pour la majorité des 16 traits étudiés, il n'y a pas de différence entre groupes ($p > 0.05$). On observe des différences seulement pour la moyenne de $P12_{leaf}$ ($p = 0.014$; Fig. 20), plus négative pour le groupe d'arbres « sensibles » (-2.9 ± 0.1 MPa) que pour le groupe d'arbres « insensible » (-2.2 ± 0.3 MPa). On peut cependant noter que les valeurs de $P12_{leaf}$ ne sont pas disponibles pour plus de la moitié des arbres du groupe « insensible ». Une analyse multivariée incluant DBH, RGR, P_{tlp}, P_{md}, SM_{leaf} et g_{min} mesurés à l'échelle de l'individu montre que les espaces fonctionnels occupés par les groupes d'arbres « sensibles », « insensibles » et « défoliés » se chevauchent largement (Fig. 21).

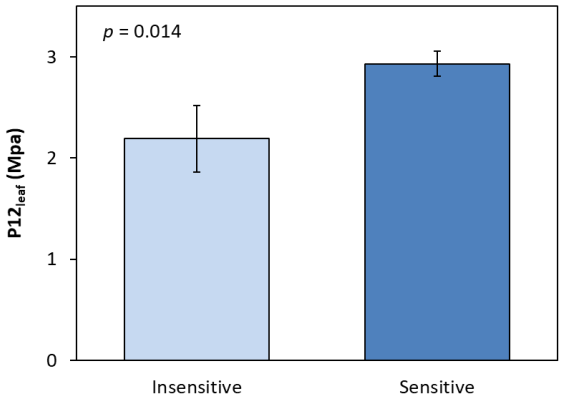


Figure 20 : Valeurs moyennes de $P12_{leaf}$ (MPa) pour 7 arbres 'insensibles' (sur 15 ; bleu clair) et 21 arbres 'sensibles' (sur 27 ; bleu foncé) à une diminution de la teneur en eau du sol au cours de la saison sèche. Les barres d'erreur indiquent l'erreur standard.

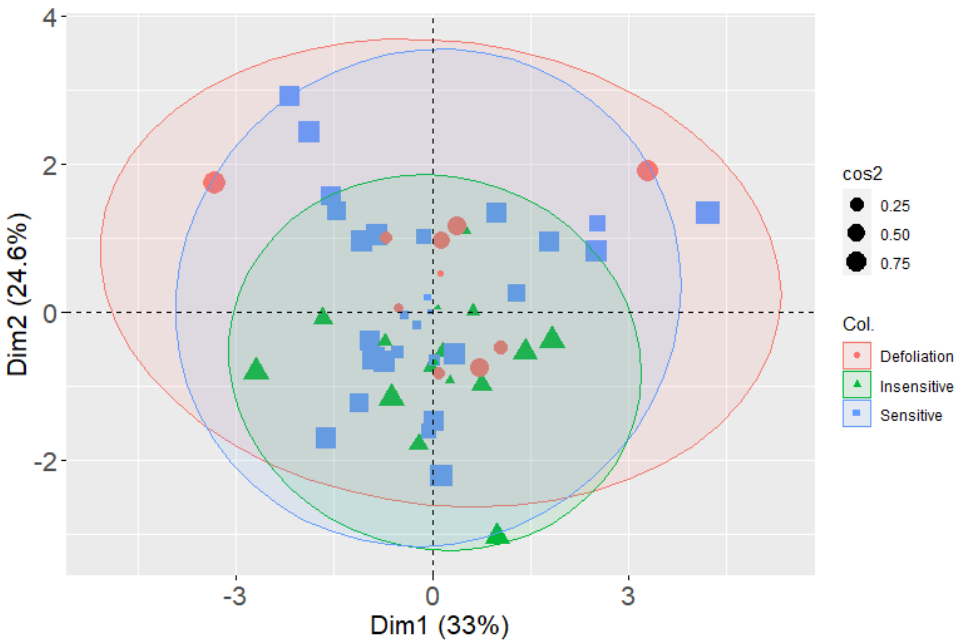


Figure 21 : Analyse en composante principale incluant 6 traits potentiellement discriminants dans la réponse à la sécheresse des arbres (P_{md}, P_{tlp}, SM_{leaf}, g_{min}, DBH, RGR) mesurés à l'échelle inter-arbres pour 51 arbres dont la densité de flux de sève est sensible (carrés bleus) ou insensible (triangles verts) à des variations de teneur en eau du sol, ainsi que pour des arbres ayant défolié pendant la saison sèche (ronds rouges). Chaque point représente un arbre dont la taille représente la qualité de leur représentation. Les ellipses représentent l'intervalle de confiance à 95% de la projection des différents groupes. On voit dans cette projection que les trois groupes occupent le même espace fonctionnel.

4. DISCUSSION

L'objectif principal de ce travail consistait à déterminer la variabilité inter-arbre de la sensibilité à la sécheresse de la densité de flux de sève (D_s), au cours de la saison sèche. Pour ce faire, sachant l'ensemble des effets connus de nombreuses variables climatiques (autres que la teneur en eau du sol) sur D_s, j'ai procédé tout d'abord à l'élimination de l'effet systématique de PET (et par conséquent des autres variables climatiques qui sont fortement corrélées à PET, e.g. la température et l'humidité relative de l'air, le rayonnement solaire, la vitesse du vent) sur D_s. Cela m'a permis de déterminer la sensibilité de D_s à des variations d'ISWC via l'utilisation de différents indices (Inflex, β_{ISWC}, D_s_av et D_s_end).

4.1. Sensibilité de la densité de flux de sève à des variations de PET

Dans notre échantillonnage, la densité de flux de sève (D_s) de tous les arbres est très sensible à des variations de PET avec une forte variation inter-arbres (Fig. 10). Plusieurs études ont montré que cette sensibilité était fortement et positivement reliée à la conductance stomatique (Oren *et al.*, 1999 ; Delzon *et al.*, 2004). Les variations d'ISWC entraînant une diminution de la sensibilité de D_s à PET (Fig. 17), il faudrait donc en période de sécheresse un plus fort PET (~ '*sensible heat*') pour atteindre le même D_s que lorsque la disponibilité en eau n'est pas limitante. Ceci confirme que l'effet de la diminution de PET au cours de la saison sèche en Guyane, à cause de l'inclinaison de la terre par rapport au plan de l'écliptique, s'ajoute inévitablement à l'effet de la diminution de la teneur en eau sur D_s, lors de saisons sèches de forte intensité comme de très forte intensité (Stahl *et al.*, 2013a ; Brum *et al.*, 2018a ; Fontes *et al.*, 2018 ; Maréchaux *et al.*, 2018).

4.2. Sensibilité de la densité de flux de sève à des variations de teneur en eau du sol

Nous avons observé une forte variabilité inter-arbre et interspécifique dans la réponse de la densité de flux de sève (standardisée par PET) à des variations de teneur en eau du sol en saison sèche (Fig. 12). Les importantes différences entre arbres établis sur un même site et sur un même habitat confirment les résultats d'études précédentes en Guyane française montrant que certains arbres (environ 2/3) sont très sensibles à une diminution de la disponibilité en eau du sol, alors que d'autre ne le sont pas (Stahl *et al.*, 2013a ; Maréchaux *et al.*, 2018). De plus, dans notre échantillonnage, certains arbres ont montré une augmentation de D_s à de plus faibles teneurs en eau du sol, ce qui pourrait indiquer qu'ils ont été avantagés dans leur accès à l'eau lorsque d'autres arbres voisins ont diminué leur absorption d'eau dans le sol (Fig. 12 ; Silvertown *et al.*, 2015).

Parmi les arbres sensibles, nous avons distingué différentes expressions de leur sensibilité. Trois indices, β_{ISWC}, D_s_av et D_s_end, sont très fortement corrélés, mais ces trois métriques ne sont pas corrélées à Inflex, la teneur en eau du sol responsable du déclin de D_s (Fig. 14). Nous avons donc mis en évidence deux types de réponses indépendantes : l'une liée à un seuil de disponibilité en eau qui varie entre les arbres (Inflex), l'autre liée à la vitesse de diminution de D_s en fonction d'ISWC (β_{ISWC}, D_s_av et D_s_end), qui peut être couplée et/ou suivie de la première. De plus, l'adéquation entre les résultats des modèles additifs et multiplicatifs est forte mais pas totale (Fig. 15), ce qui suggère que la prise en compte du caractère potentiellement non-linéaire de la réponse de D_s à des variations d'ISWC, matérialisée par l'existence d'un seuil (i.e. Inflex) permet de mieux caractériser la réponse des arbres à la sécheresse. On peut donc faire l'hypothèse que ces deux caractéristiques de la sensibilité des arbres reposent sur des mécanismes sous-jacents eux-aussi indépendants entre eux.

4.3. Importance du point de perte de turgescence

La sensibilité de la densité de flux de sève de certains arbres est globalement peu expliquée par des traits physiologiques (Tableau 5). Cependant, le point de perte de turgescence semble important.

D'après les résultats de l'ACP (Fig. 18), hormis les indices de sensibilité dérivés du suivi de la densité de flux de sève (D_s), P_{tlp} est le trait qui participe le plus à caractériser la variabilité inter-arbres de la sensibilité à la sécheresse. De plus, P_{tlp} permet en partie de prédire, à travers un modèle linéaire et un modèle hiérarchique, si D_s est sensible à une faible ou une forte diminution de la teneur en eau du sol (ISWC) en saison sèche (Fig. 19c ; Fig. A4 ; Tableau 4). La diminution d'ISWC étant reliée au temps, du fait du nombre de jours sans précipitations, P_{tlp} permettrait donc d'estimer quels arbres expriment leur sensibilité en premier. La valeur des indices de sensibilité de D_s déterminés avec l'approche utilisée par Maréchaux *et al.*, (2018) ou avec l'approche développés dans cette étude sont bien reliés, et l'on aurait donc pu s'attendre à retrouver les mêmes conclusions que Maréchaux *et al.*, (2018) en appliquant la même approche corrélative. Mais pour nos 27 arbres, P_{tlp} n'est pas relié à β_{ISWC} et nos données ne confirment pas non plus leurs résultats lorsque l'analyse est réalisée sur tous les arbres, quel que soit leur sensibilité. P_{tlp} ne semble donc pas être un indicateur du degré de diminution de la densité de flux de sève en saison sèche.

Cependant, nous avons aussi analysé l'effet de la variation des traits sur la sensibilité de D_s à ISWC, en utilisant un modèle hiérarchique. La plus-value de cette approche est qu'elle permet de prendre en compte la forme de la relation entre D_s et ISWC, si bien que la valeur de β_{ISWC} comprend à la fois la pente de la relation, mais aussi dans une certaine mesure le point d'inflexion de cette relation. Comme révélé par la relation entre Inflex et P_{tlp}, les arbres avec des valeurs de P_{tlp} moins négatives

apparaissent comme plus sensibles (Tableau 4). Ainsi, s'il est vrai que nos résultats ne corroborent pas directement les résultats de Maréchaux *et al.*, (2018), ils semblent cependant permettre d'affiner leurs conclusions. En effet, on peut ici faire l'hypothèse que la perte de turgescence cellulaire au niveau des feuilles détermine non pas seulement la pente de D_s en fonction d'ISWC ou le degré de diminution de D_s, mais aussi son initiation via la fermeture stomatique (Brodribb *et al.*, 2003 ; Bartlett *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Chapitre III).

Pour ces arbres, la somme des densités de flux de sève journalière n'est jamais nulle, même en fin de saison sèche (Fig. 11), ce qui signifie qu'aucun arbre n'avait ses stomates fermés tout au long de la journée. La disponibilité en eau était certainement suffisante pour permettre le maintien d'une certaine densité de flux. On peut faire l'hypothèse que le nombre d'heures par jours pendant lesquelles les stomates sont ouverts diminue au cours de la saison sèche, et que la variabilité inter-arbres de D_s intégrée sur ce temps pourrait être dû à la variabilité de P_{tlp}. Cependant, cet effet pourrait s'annuler si l'on considère que la sensibilité de D_s à PET diminue lorsque la teneur en eau du sol diminue (Fig. 17).

Enfin, si P_{tlp} permet de faire des prédictions sur la régulation de l'utilisation de l'eau à l'échelle de l'arbre entier, ce trait est potentiellement un bon indicateur de la performance des arbres en saison sèche (Maréchaux *et al.*, 2018). En effet, les arbres ayant un P_{tlp} plus négatif peuvent maintenir leurs échanges gazeux à des potentiels hydriques plus négatifs, indépendamment de leur résistance à l'embolie, tout en conservant un faible risque de défaillance hydraulique (Ziegler *et al.*, 2019 ; Chapitre I ; sur un plus grand nombre d'individus que dans cette étude). De nombreux traits fonctionnels couramment mesurés ne permettent que de prédire une petite partie de la sensibilité de la croissance des arbres en saison sèche (Wagner *et al.*, 2014). En forêt tropicale humide, la disponibilité eau est le facteur climatique le plus important pour la croissance des arbres (Wagner *et al.*, 2012), probablement par ce que la croissance est souvent limitée par le maintien de la turgescence des tissus (Muller *et al.*, 2011), en particulier pour les grands arbres (Woodruff *et al.*, 2004). D'après nos résultats, on pourrait faire l'hypothèse que le point de perte de turgescence pourrait expliquer une partie de la sensibilité de la croissance des arbres à la sécheresse, mais nous ne disposons par de données de croissance à une résolution intra-annuelle. Il serait cependant d'un intérêt certain de tester si les arbres avec un P_{tlp} plus négatif ont la capacité de mieux maintenir leur croissance en saison sèche.

4.4. Compromis entre sensibilité de D_s et sécurité hydraulique

Plusieurs traits hydrauliques sont reliés à la sensibilité de la densité de flux de sève des arbres à une diminution de la teneur en eau du sol (Fig. A1 à A4 ; Tableau 5).

L'absence de relation entre Inflex et SM_{leaf} semble indiquer que les arbres ayant des potentiels hydriques au maximum solaire plus négatifs que P_{tlp} ne sont pas nécessairement ceux pour les lesquels D_s diminue le plus, ce à quoi on se serait attendu si P_{tlp} correspondait à la fermeture stomatique complète. Sans pour autant remettre en cause le lien de causalité entre P_{tlp} et la fermeture stomatique, on peut alors questionner l'utilisation de P_{tlp} comme proxy précis de la fermeture stomatique (Chapitre III).

La relation entre SM_{leaf} et β_{ISWC} montre la tendance opposée à celle attendue, à savoir que les arbres avec un SM_{leaf} proche de 0 ou négatif, seraient « sensés » montrer une plus forte sensibilité de D_s. De même, quel que soit le seuil d'initiation de l'embolie dans les feuilles (i.e. $P12_{leaf}$) et dans les branches (i.e. $P12_{stem}$), les arbres avec le plus fort degré de segmentation de vulnérabilité, qui bénéficient visiblement d'un mécanisme permettant d'éviter la propagation d'embolie dans les branches (Levionnois *et al.*, 2020a), sont aussi les plus sensibles. De plus, l'inclusion de g_{min} dans le modèle hiérarchique montre que les arbres les plus sensibles, dont les stomates se fermeraient plus tôt, ont aussi des valeurs de g_{min} les plus faibles (Tableau 4). Ce résultat peut être interprété de différentes manières.

Pour tenter d'expliquer cet apparent paradoxe, on peut une nouvelle fois questionner les conséquences fonctionnelles de la perte de turgescence foliaire en termes d'échanges gazeux, comme évoqué quelques paragraphes plus haut. Cependant, plusieurs de nos résultats convergent pour dire qu'il semble exister un lien mécaniste entre P_{tlp} et la sensibilité de la densité de flux de sève. L'hypothèse la plus vraisemblable est pour moi que parmi le groupe d'arbres sensibles, et ce sans prendre en comptes d'autres caractéristiques physiologiques, ceux qui ne peuvent pas extraire de l'eau en profondeur sont plus sensibles que ceux qui le peuvent (i.e. groupe 1 et 2 dans l'ACP ; Fig. 18). On peut alors penser que les résultats obtenus pour β_{ISWC}, D_s_end et D_s_av, sont en partie dépendants de la profondeur d'extraction de l'eau des arbres. Les arbres les moins sensibles auraient la capacité d'extraire de l'eau dans des couches relativement profondes, sans pour autant que leur absorption d'eau soit suffisante pour compenser la demande évapotranspirative (i.e. ce qui les rendrait insensibles). Les arbres les plus sensibles auraient la majorité de leurs racines dans les couches superficielles du sol et auraient un accès limité à l'eau en profondeur en saison sèche. En compensation, ils auraient des valeurs de traits favorisant la résistance à la sécheresse, défini comme la maximisation du temps de dessiccation (Blackman *et al.*, 2016). Ce type de compromis a déjà été mis en évidence en forêt tropicale humide avec un compromis entre profondeur d'extraction de l'eau

et résistance à l'embolie des branches (Brum *et al.*, 2018a). Dans notre étude, on peut faire l'hypothèse que les arbres qui ne peuvent pas extraire de l'eau en profondeur en saison sèche, et qui sont de ce fait plus sensibles, ont une fermeture stomatique précoce, une faible conductance cuticulaire, de faibles HSM des feuilles et un plus fort degré de segmentation de vulnérabilité (Fig. 18 et 19 ; Fig. A1 à A4 ; Tableau 4 et 5). En saison sèche, la fermeture stomatique précoce pour des arbres avec une faible HSM des feuilles, permettrait de retarder la propagation de l'embolie dans les feuilles, comme montré par Creek *et al.*, (2020), couplée à une faible conductance minimum des feuilles qui ralentirait d'autant plus la diminution du potentiel hydrique (Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Duursma *et al.*, 2019). Si lors d'une sécheresse de forte intensité, les feuilles sont totalement embolisées, le plus fort degré de segmentation de vulnérabilité des arbres les plus sensibles pourrait permettre de retarder voire d'éviter la propagation de l'embolie dans les branches, comme montré expérimentalement par Blackman *et al.*, (2019) et théoriquement par Levionnois *et al.*, (soumis). De plus, on observe aussi que les arbres pour lesquels la propagation de l'embolie des branches est rapide (plus forte pente de la courbe de vulnérabilité) ont plus fortement régulé leur D_s au cours de la sécheresse (Fig. A1a et A2a). On peut de nouveau faire l'hypothèse de l'expression d'une stratégie d'évitement d'une rapide propagation de l'embolie (i.e. '*runaway embolism*' ; Tyree *et al.*, 1989).

Les relations entre D_s_av, D_s_end et LSC ainsi qu'entre D_s_av, D_s_end, β_{ISWC} et $\delta^{13}C$ montrent que certains arbres qui montrent une forte sensibilité de D_s à la sécheresse ont aussi une faible efficience de transport de l'eau (LSC faible) et une faible efficience d'utilisation de l'eau ($\delta^{13}C$ très négatif ; Fig. A1 à A3). On peut ici invoquer le faible compromis entre efficience et sécurité hydraulique, avec la coexistence d'espèces/d'individus montrant des degrés divers d'efficience et de sécurité (Gleason *et al.*, 2016), ce qui est particulièrement vrai en forêt tropicale humide (Santiago *et al.*, 2018 ; Liu *et al.*, 2020).

De plus, d'après les résultats du modèle hiérarchique, la densité de flux de sève de plus gros arbres (i.e. avec un plus fort DBH) seraient plus sensibles à une diminution de la teneur en eau du sol (Tableau 4). On peut a priori écarter l'hypothèse selon laquelle ils auraient un enracinement plus superficiel que les petits arbres. En effet, Stahl *et al.*, (2013b) ont montré que sur le même site, les plus grands arbres extrayaient préférentiellement de l'eau en profondeur en saison sèche. De plus, l'idée que les arbres extraient de l'eau en profondeur lorsqu'ils sont de petite taille mais plus lorsqu'ils atteignent de grandes dimensions parait contre-intuitive. Par ailleurs sur ce site, une couche relativement argileuse et imperméables pourrait limiter l'infiltration de l'eau en profondeur (Ferry *et al.*, 2010), ce qui pourrait limiter l'efficience l'absorption d'eau des racines profondes, principalement en *terra firme*. Fait de l'existence de cette couche et du fait de la distance à la nappe dans cet habitat, la disponibilité en eau dépendrait plus des précipitations, et on peut faire l'hypothèse qu'à partir de

certaines dimensions, la capacité d'extraction de l'eau des racines des grands arbres en saison sèche augmenterait moins vite que la biomasse aérienne. De plus, les grands arbres ont généralement leurs couronnes plus exposées à l'irradiation et sont donc potentiellement soumis à une plus forte demande évapotranspirative (Nepstad *et al.*, 2007), et toutes choses étant égales par ailleurs, il semblerait donc qu'ils soient exposés à de plus forts gradients de potentiels hydriques. Ces considérations pourraient permettre d'expliquer une fermeture stomatique et une diminution de D_s plus précoce que des arbres plus petits et participer à l'explication de la plus forte diminution de leur taux de croissance et leur plus forte vulnérabilité lors d'évènements de sécheresse (Bennett *et al.*, 2015).

Inclure plusieurs traits dans un modèle multiple nous a permis d'augmenter la force de prédiction des indices de sensibilité (Tableau 5). Cependant, nous n'avons pas réussi à expliquer plus de 50% de la variabilité de la sensibilité de D_s à la sécheresse, même si un certain nombre de traits étaient significativement reliés aux indices développés. Le fait que plusieurs traits soient reliés à au moins un indice de sensibilité, et le fait qu'un certain nombre de ces indices soient corrélés entre eux, indique que la résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide dépend d'un espace multivarié de traits physiologiques, en plus d'autres caractéristiques physiologiques et morphologiques que nous n'avons pas étudiées (i.e. profondeur d'enracinement ; Pivovaroff *et al.*, 2016). La recherche d'un modèle pour prédire efficacement la sensibilité des arbres n'est pas évidente étant donné la difficulté à mesurer certains de ces traits et du faible pouvoir prédicteur des traits pris séparément. D'après les travaux antécédents entrepris en Guyane française (Maréchaux *et al.*, 2018) et cette étude, P_{tlp} est un bon trait candidat facilement mesurable pour décrire la sensibilité de D_s à ISWC. De plus, il serait d'un grand intérêt d'estimer les contributions respectives de P_{tlp} et de g_{min} dans la caractérisation de la sensibilité des arbres et d'inclure plus de traits relatifs à la sécurité hydraulique dans un modèle hiérarchique tel que celui développé dans cette étude.

4.5. Comparaison entre différents types de comportement

Quand on compare les valeurs moyennes de traits des arbres dans les différents groupes de sensibilité (i.e. arbres « sensibles » et « insensibles »), on n'observe pas de différences, à l'exception de $P12_{leaf}$, qui ne s'est pas révélé être un trait explicatif de la sensibilité des arbres (Fig. 20). Si on ne peut pas établir de lien fort entre différences de sensibilité entre groupes et valeurs de traits, on peut faire l'hypothèse alors que les arbres insensibles le sont grâce à un enracinement profond, ce qui leur permettrait de conserver un accès à l'eau en saison sèche. On peut alors tenter d'interpréter ces différences de $P12_{leaf}$ par le compromis entre profondeur d'extraction de l'eau et tolérance à de faibles potentiels hydriques (partie précédente ; Brum *et al.*, 2018a), avec dans notre cas précis des arbres avec un enracinement superficiel ayant une plus forte résistance à l'embolie des feuilles. Le

recouvrement des espaces fonctionnels des groupes d'arbres déterminés à partir des traits mesurés à l'échelle inter-arbres (Fig. 21) semble indiquer que ces groupes se différencient par des facteurs que nous n'avons pas estimés. Dans notre étude, nous n'avons pas pu estimer la profondeur d'extraction de l'eau, qui peut être déterminante pour le maintien de la transpiration en saison sèche (Muñoz-Villers *et al.*, 2018).

Dans cette étude menée sur une colline voisine à notre site d'étude (< 500 m) et sur un même habitat, Stahl *et al.*, (2013b) ont montré que la profondeur moyenne d'extraction de l'eau entre arbres est très variable, avec environ 25% des arbres extrayant de l'eau à une profondeur inférieure à 1 mètre. On peut raisonnablement estimer qu'il en est de même dans notre échantillonnage. De plus, comme dans notre étude, Stahl *et al.*, (2013a) ont trouvé qu'environ 30% des arbres ne montrent aucune sensibilité de D_s à une diminution d'ISWC. On peut alors émettre l'hypothèse que seuls les arbres qui extraient l'eau à une profondeur bien inférieure à 1 m sont insensibles en saison sèche. Sachant que la grande majorité de la biomasse racinaire (qui inclut les grosses racines d'ancrage et les racines fines qui sont fonctionnelles pour l'acquisition de l'eau) est généralement concentrée dans les couches superficielles du sol (Fisher *et al*., 2007), cela indique qu'une faible proportion de racines joue un rôle disproportionné dans le maintien de la densité de flux en saison sèche (Nepstad *et al.*, 1994 ; Stahl *et al.*, 2013a). Il serait alors intéressant d'estimer (i) à partir de quelle profondeur d'extraction de l'eau, les arbres ne montrent pas de sensibilité de D_s en saison sèche, et (ii) si ces arbres ont des caractéristiques physiologiques particulières (Brum *et al.*, 2018a). On peut faire l'hypothèse que leur capacité à maintenir leur conductance hydraulique et leurs échanges gazeux en saison sèche leur confère un avantage en termes de productivité, la disponibilité en eau du sol étant le paramètre climatique le plus important pour la croissance après la disponibilité en rayonnement (Wagner *et al.*, 2012).

On peut aussi s'interroger, en termes de stratégie de réponse des arbres de cette forêt à une contrainte hydrique édaphique, sur les raisons de l'occurrence de phénomènes de défoliation au cours de la saison sèche. En effet, ces arbres représentent une proportion non-négligeable de la population étudiée (9 arbres sur 51, soit 18%). Il est peu probable que cette proportion soit due à une particularité des saisons sèches de 2017 et 2018 car des proportions similaires ont été rapportées dans d'autres études en Guyane française lors de saisons sèches d'intensité « normale » (Maréchaux *et al.*, 2018) et « sévère » (Stahl *et al.*, 2013a). De plus, et contrairement à des forêt tropicales sèches (Santiago *et al.*, 2016 ; Wolfe *et al.*, 2016), la défoliation ne semble pas associée à une vraie stratégie d'évitement de la sécheresse (i.e. réduction de la surface transpirante) en forêt tropicale humide de Guyane française, mais plutôt à la variation saisonnière de l'irradiance (i.e. facteur exogène) couplée à une combinaison de facteurs propres à l'espèce et à l'individu (i.e. facteurs endogènes sous contrôle génétique ; Loubry,

1994ab). Dans notre étude, l'absence de caractéristiques physiologiques particulières de ces arbres par rapport aux arbres n'ayant pas défolié, dépendamment ou pas de la sensibilité de D_s à une diminution de la teneur en eau du sol, confirme cette observation.

5. CONCLUSIONS

Dans ce chapitre, nous avons vu que la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche varie fortement entre les arbres, comme précédemment démontré. Nos résultats montrent de plus que la réponse de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol n'est pas nécessairement linéaire et peut dépendre :

i) de seuils physiologiques propres à chaque arbre, dont le point de perte de turgescence foliaire et plusieurs traits relatifs à la résistance à l'embolie, comme la marge de sécurité foliaire et le degré de segmentation de vulnérabilité ;

ii) de la conductance minimum foliaire qui définirait la vitesse à laquelle le potentiel hydrique chute une fois les stomates fermés ;

iii) de la taille des arbres ;

iv) de la disponibilité en eau au niveau des racines, qui dépend à la fois de la cinétique de diminution de la teneur en eau du sol et à la profondeur d'extraction de l'eau des arbres (et donc en partie de leur profondeur d'enracinement).

Ces travaux suggèrent alors que l'effet de la sécheresse intervient en plusieurs phases. Une première phase de la diminution de la teneur en eau du sol, au début de saison sèche, ne causerait pas de diminution de la densité de flux de sève, du fait des propriétés intrinsèques propres à chaque arbre. Une fois un certain seuil de teneur en eau du sol atteint, correspondant à la valeur traduit par la variable Inflex, et en partie dépendant du point de perte de turgescence, la densité de flux de sève diminuerait suivant une cinétique qui est propre à chaque arbre, et correspondant à β_{ISWC}, pour atteindre une valeur minimale en fin de saison sèche (i.e. D_s_end). Les variations de la densité de flux de sève durant cette phase seraient dues seulement en partie à des caractéristiques physiologiques associées à la sécurité hydraulique mais aussi potentiellement à la profondeur d'extraction de l'eau des arbres.

6. ANNEXES

Tableau A1 : Indices de sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche (Inflex, % ; D_s_end, % ; D_s_av, % ; β_{ISWC}) et caractéristiques physiologiques (D_s_max, kg dm^{-2} day^{-1} ; RGR, mm mm^{-1} year^{-1} ; P_{md}, MPa ; P_{tlp}, MPa ; SM_{leaf}, MPa ; g_{min}, mmol m^{-2} s^{-1}) pour 51 arbres de canopée classé en trois groupes (S, « sensibles » ; I, « insensibles » ; D, « défoliés »). Pour certains arbres, certains traits n'ont pas pu être mesurés et la valeur moyenne spécifique (en italique) a été utilisée.

Code	Class	Inflex	D_s_end	D_s_av	β_{ISWC}	β_{PET}	D_s_max	RGR	P_{md}	P_{tlp}	SM_{leaf}	g_{min}
Bp68	S	22.8	-9.2	-3.2	0.4	1.2	7.4	0.01	-1.44	-1.90	0.46	3.1
Bp260	D	-	-	-	-	-	-	0.01	*-1.74*	-1.81	*0.10*	2.4
Bp351	D	-	-	-	-	-	-	0.06	-1.48	-2.12	0.64	2.1
Bp494	D	-	-	-	-	-	-	0.02	-2.76	-1.77	-0.99	3.0
Csch151	I	-	-	0.2	-0.5	1.23	9.4	0.02	*-1.16*	*-1.54*	*0.44*	*8.2*
Cpri176	S	16.1	-57.3	-16.0	1.4	1.31	7.1	0.01	-1.61	-2.29	0.68	3.0
Cpri278	S	10.1	-29.1	-9.5	0.7	1.79	11.4	0.02	-1.48	-1.91	0.43	1.9
Cpri405	D	-	-	-	-	-	-	0.03	-1.02	-2.24	1.23	0.9
Dg174	S	9.2	-23.1	-8.0	0.5	2.16	15.0	0.08	-1.10	-1.13	0.03	7.0
Dg572	D	-	-	-	-	-	-	0.04	*-1.36*	-1.28	*-0.01*	6.0
Dg574	S	16.3	-13.9	-2.8	0.2	1.72	11.6	0.07	-1.13	-1.39	0.27	12.2
Dg655	S	12.9	-34.3	-10.8	0.9	1.88	11.9	0.05	-1.51	-1.62	0.10	12.1
Dg929	S	13.7	-10.2	-0.8	0.1	1.42	9.5	0.05	-1.91	-1.38	-0.53	*7.6*
Ef874	I	-	-	1.8	-0.3	1.56	12.1	0.13	-1.15	-1.58	0.44	4.4
Ef876	S	9.2	-8.3	-2.8	0.1	1.84	13.4	0.03	-1.82	-1.57	-0.24	2.4
Ef934	S	16.8	-16.8	-5.0	0.4	1.25	7.5	0.01	*-1.29*	-1.85	*0.30*	1.1
Ef1117	S	15.6	-5.0	-1.3	-0.2	1.57	10.9	0.01	*-1.29*	-1.97	*0.30*	2.1
Es800	S	13.1	-56.7	-18.4	1.1	2.3	13.7	0.03	-1.43	-1.57	0.15	2.6
Es912	I	-	-	-0.5	0.6	0.66	3.6	0.02	-1.58	-1.42	-0.16	1.5
Es917	I	-	-	0.6	-0.5	1.22	8.8	0.00	-0.55	-1.60	1.05	1.2
Es1017	S	8.7	-68.2	-24.9	1.4	1.48	9.3	0.02	-1.35	-1.57	0.22	3.0
Is143	I	-	-	-2.0	0.3	0.6	4.4	0.01	-1.46	-1.57	0.11	1.4
Is644	I	-	-	6.4	-0.4	0.51	3.8	0.01	-1.80	-1.47	-0.32	7.8
Lper149	I	-	-	-1.0	0.4	0.92	5.5	0.00	-1.86	-1.95	0.09	3.2

Code	Class	Inflex	D_s_end	D_s_av	β_{ISWC}	β_{PET}	D_s_max	RGR	P_{md}	P_{tlp}	SM_{leaf}	g_{min}
Lper657	D	-	-	-	-	-	-	0.01	*-1.38*	-1.76	*0.46*	3.2
La145	I	-	-	4.9	-0.4	1.26	9.0	0.02	-1.45	-1.74	0.29	10.9
La650	I	-	-	3.2	-0.2	0.98	6.7	0.01	-1.33	-1.65	0.32	18.3
La1086	S	16.1	-50.4	-11.6	1.0	1.41	8.3	0.01	-1.07	-1.67	0.61	11.0
Lh177	S	10.4	-29.9	-9.4	0.7	1.92	13.0	0.07	-0.65	-1.43	0.78	5.5
Lh352	I	-	-	-3.6	0.1	1.5	11.0	0.31	*-1.12*	-1.58	*0.33*	5.1
Lh684	I	-	-	-1.2	-0.1	1.16	8.1	0.03	-1.41	-1.35	-0.06	22.5
Lh866	S	9.9	-17.7	-6.5	0.4	1.19	8.2	0.07	-1.30	-1.56	0.27	12.6
Mc794	D	-	-	-	-	-	-	0.11	*-1.69*	-1.85	*-0.03*	2.3
Mc953	D	-	-	-	-	-	-	0.03	-1.86	-1.64	-0.21	13.5
Pc427	S	18.2	-20.1	-4.5	0.5	1.09	6.5	0.06	*-2.25*	-1.73	*-0.58*	3.7
Pc732	S	11.9	-51.0	-16.9	1.4	1.31	7.8	0.07	-2.15	-1.61	-0.54	4.5
Pc875	S	9.9	-53.6	-19.6	1.3	1.3	8.4	0.06	-1.28	-1.71	0.44	1.7
Pc1096	S	14.6	-72.3	-21.1	1.4	1.33	8.0	0.09	-2.85	-1.63	-1.22	4.8
Psub246	S	21.4	-5.0	-0.3	0.0	1.8	11.4	0.08	-1.77	-2.07	0.29	8.0
Psub340	S	15.9	-19.1	-4.7	-0.2	2.14	16.5	0.09	-2.05	-1.94	-0.10	5.0
Sr388	I	-	-	1.1	-0.4	1.03	6.6	0.05	-1.04	-1.54	0.51	4.3
Sr464	I	-	-	-1.5	0.0	1.15	8.3	0.09	-1.36	-1.37	0.01	3.5
Sr640	D	-	-	-	-	-	-	0.07	-1.49	-1.39	-0.10	6.2
Sd69	S	12.5	-16.4	-5.3	0.4	1.07	7.3	0.01	-1.69	-2.40	0.71	4.1
Spa361	I	-	-	-0.3	-0.4	1.11	7.6	0.01	-	-1.49	-	-
Sg457	S	15.1	-25.9	-7.1	1.6	0.86	3.9	0.10	*-1.15*	-1.52	*0.43*	2.5
Sg932	S	-	-23.4	-13.1	0.4	1.91	11.3	0.07	-1.15	-1.62	0.47	5.4
Sg967	S	14.8	-65.3	-21.0	1.5	1.24	7.5	0.04	*-1.15*	-1.58	*0.43*	5.5
Sg974	S	12.9	-23.1	-7.9	0.5	2.02	13.7	0.05	-1.49	-1.56	0.07	7.6
Sg1093	S	12.8	-19.0	-6.3	0.5	1.23	7.2	0.05	-1.16	-1.63	0.47	7.0
Tm146	I	-	-	0.5	-0.7	1.44	12.1	0.26	-2.25	-1.73	-0.52	3.0

Tableau A2 : Caractéristiques physiologiques et anatomiques ($P12_{stem}$, MPa ; $Slope_{stem}$, $\%MPa^{-1}$; $P12_{leaf}$, MPa ; seg_{P12}, MPa ; HSM_{stem}, MPa ; HSM_{leaf}, MPa ; $\delta^{13}C$, ‰ ; H_v, $mm^2\ mm^{-2}$; LSC, kg MPa $m^{-1}\ s^{-1}$; MVL, cm ; WSG, g cm^{-3}) pour 51 arbres de canopée classé en trois groupes (S, « sensibles » ; I, « insensibles » ; D, « défoliés »). Les valeurs attribuées à chaque arbre sont des moyennes spécifiques calculées pour au moins 3 individus par espèce. Dans le cas contraire, les valeurs sont représentées en italique. Pour MVL, la plupart des valeurs ont été mesurées à l'échelle de l'arbre.

Code	Class	$P12_{stem}$	$Slope_{stem}$	$P12_{leaf}$	seg_{P12}	HSM_{stem}	HSM_{leaf}	$\delta^{13}C$	H_v	LSC	MVL	WSG
Bp68	S	-3.35	86	*-3.71*	*-0.64*	1.70	*2.53*	-30.5	1.1E-04	1.1E-04	61	0.82
Bp260	D	-3.35	86	*-3.71*	*-0.64*	1.70	*2.53*	-30.5	1.1E-04	1.1E-04	61	0.82
Bp351	D	-3.35	86	*-3.71*	*-0.64*	1.70	*2.53*	-30.5	1.1E-04	1.1E-04	61	0.82
Bp494	D	-3.35	86	*-3.71*	*-0.64*	1.70	*2.53*	-30.5	1.1E-04	1.1E-04	61	0.82
Csch151	I	-1.19	52	-2.46	-1.03	0.04	1.34	-31.2	*1.7E-04*	*6.8E-04*	42	*0.63*
Cpri176	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cpri278	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cpri405	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dg174	S	-1.35	56	-2.70	-1.59	-	*0.43*	-29.5	1.0E-05	3.2E-04	60	0.58
Dg572	D	-1.35	56	-2.70	-1.59	-	*0.43*	-29.5	1.0E-05	3.2E-04	41	0.58
Dg574	S	-1.35	56	-2.70	-1.59	-	*0.43*	-29.5	1.0E-05	3.2E-04	60	0.58
Dg655	S	-1.35	56	-2.70	-1.59	-	*0.43*	-29.5	1.0E-05	3.2E-04	43	0.58
Dg929	S	-1.35	56	-2.70	-1.59		*0.43*	-29.5	1.0E-05	3.2E-04	55	0.58
Ef874	I	-2.83	89	-3.16	-0.50	1.51	1.76	-29.4	3.9E-05	2.5E-04	171	*0.52*
Ef876	S	-2.83	89	-3.16	-0.50	1.51	1.76	-29.4	3.9E-05	2.5E-04	111	*0.52*
Ef934	S	-2.83	89	-3.16	-0.50	1.51	1.76	-29.4	3.9E-05	2.5E-04	140	*0.52*
Ef1117	S	-2.83	89	-3.16	-0.50	1.51	1.76	-29.4	3.9E-05	2.5E-04	140	*0.52*
Es800	S	-2.56	172	-1.98	0.54	1.32	0.92	-32.5	3.4E-05	7.8E-05	22	0.70
Es912	I	-2.56	172	-1.98	0.54	1.32	0.92	-32.5	3.4E-05	7.8E-05	37	0.70
Es917	I	-2.56	172	-1.98	0.54	1.32	0.92	-32.5	3.4E-05	7.8E-05	31	0.70
Es1017	S	-2.56	172	-1.98	0.54	1.32	0.92	-32.5	3.4E-05	7.8E-05	28	0.70
Is143	I	*-1.30*	*21*	*-1.19*	*0.11*	-	-	-	*1.2E-04*	*1.8E-04*	*57*	*0.50*
Is644	I	*-1.30*	*21*	*-1.19*	*0.11*	-	-	-	*1.2E-04*	*1.8E-04*	*57*	*0.50*
Lper149	I	-2.59	59	-	-	1.31	-	-32.3	2.3E-05	3.4E-05	49	0.72
Lper657	D	-2.59	59	-	-	1.31	-	-32.3	2.3E-05	3.4E-05	49	0.72
La145	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	238	-

Code	Class	$P12_{stem}$	$Slope_{stem}$	$P12_{leaf}$	seg_{P12}	HSM_{stem}	HSM_{leaf}	$\delta^{13}C$	H_v	LSC	MVL	WSG
La650	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	238	-
La1086	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	238	-
Lh177	S	-	-	-	-	-	-	-32.9	-	-	82	-
Lh352	I	-	-	-	-	-	-	-32.9	-	-	111	-
Lh684	I	-	-	-	-	-	-	-32.9	-	-	94	-
Lh866	S	-	-	-	-	-	-	-32.9	-	-	111	-
Mc794	D	*-2.52*	*113*	-	-	*0.99*	-	-	*1.5E-04*	*7.4E-05*	*71*	-
Mc953	D	*-2.52*	*113*	-	-	*0.99*	-	-	*1.5E-04*	*7.4E-05*	*71*	-
Pc427	S	-4.84	68	-3.59	0.79	1.12	1.18	-31.0	*1.5E-04*	9.0E-05	46	0.59
Pc732	S	-4.84	68	-3.59	0.79	1.12	1.18	-31.0	*1.5E-04*	9.0E-05	46	0.59
Pc875	S	-4.84	68	-3.59	0.79	1.12	1.18	-31.0	*1.5E-04*	9.0E-05	64	0.59
Pc1096	S	-4.84	68	-3.59	0.79	1.12	1.18	-31.0	*1.5E-04*	9.0E-05	48	0.59
Psub246	S	*-1.44*	*34*	*-3.49*	*-2.05*	*-0.53*	*1.52*	-	*2.8E-06*	*2.6E-04*	21	*0.64*
Psub340	S	*-1.44*	*34*	*-3.49*	*-2.05*	*-0.53*	*1.52*	-	*2.8E-06*	*2.6E-04*	62	*0.64*
Sr388	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*71*	-
Sr464	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*71*	-
Sr640	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*71*	-
Sd69	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Spa361	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sg457	S	-1.64	132	-2.45	-0.66	0.55	1.39	-31.4	8.3E-05	4.8E-05	68	0.67
Sg932	S	-1.64	132	-2.45	-0.66	0.55	1.39	-31.4	8.3E-05	4.8E-05	102	0.67
Sg967	S	-1.64	132	-2.45	-0.66	0.55	1.39	-31.4	8.3E-05	4.8E-05	68	0.67
Sg974	S	-1.64	132	-2.45	-0.66	0.55	1.39	-31.4	8.3E-05	4.8E-05	68	0.67
Sg1093	S	-1.64	132	-2.45	-0.66	0.55	1.39	-31.4	8.3E-05	4.8E-05	50	0.67
Tm146	I	-2.61	44	-3.36	-0.83	0.79	1.61	-28.7	*3.8E-05*	*1.1E-04*	66	0.81

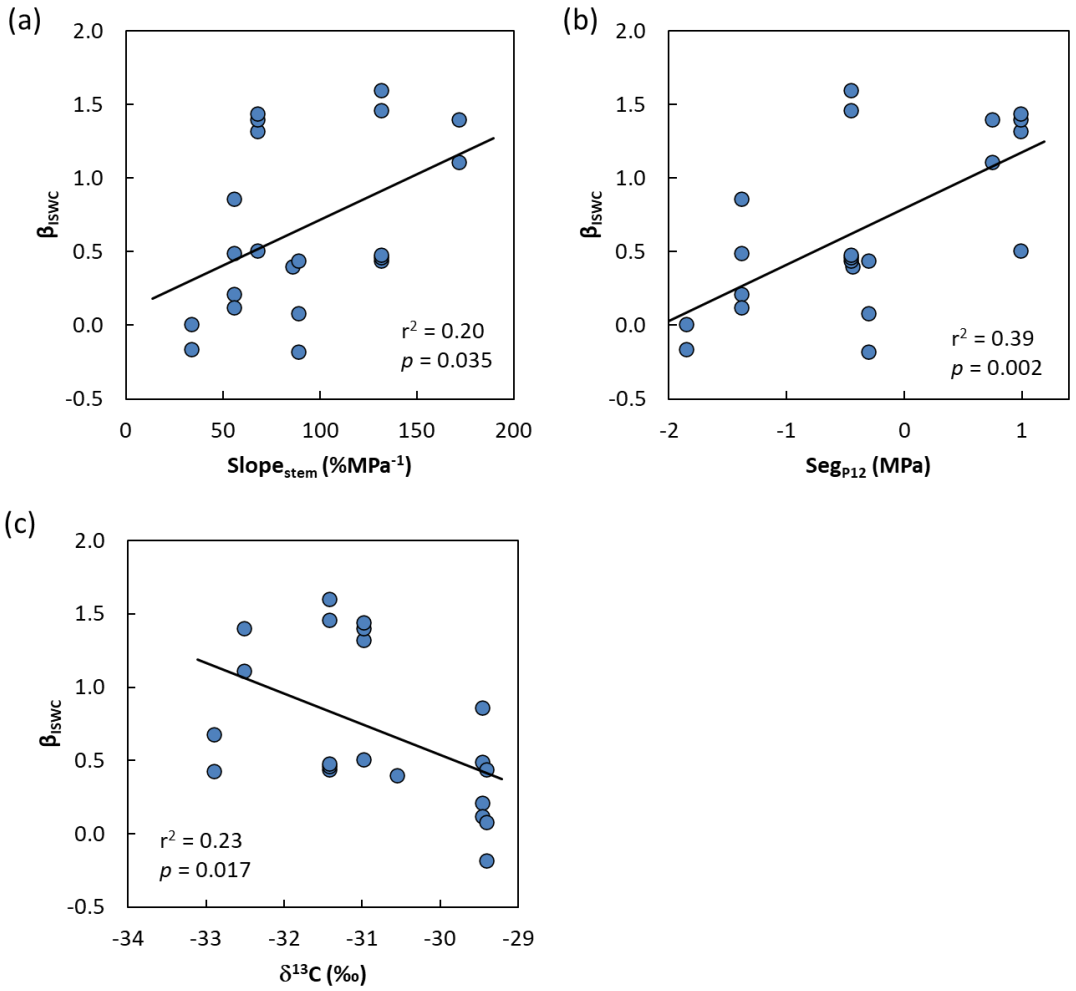


Figure A1 : Relation entre β_{ISWC} (la pente de la relation entre la densité de flux de sève et la teneur en eau du sol) et (a) la pente de la courbe de vulnérabilité des branches ($Slope_{stem}$; $\%MPa^{-1}$), (b) le degré de segmentation de vulnérabilité (Seg_{P12} ; MPa) et (c) la composition isotopique en carbone des feuilles ($\delta^{13}C$; ‰) pour 21 arbres dont la densité de flux de sève est considérée « sensible » à une diminution de la teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

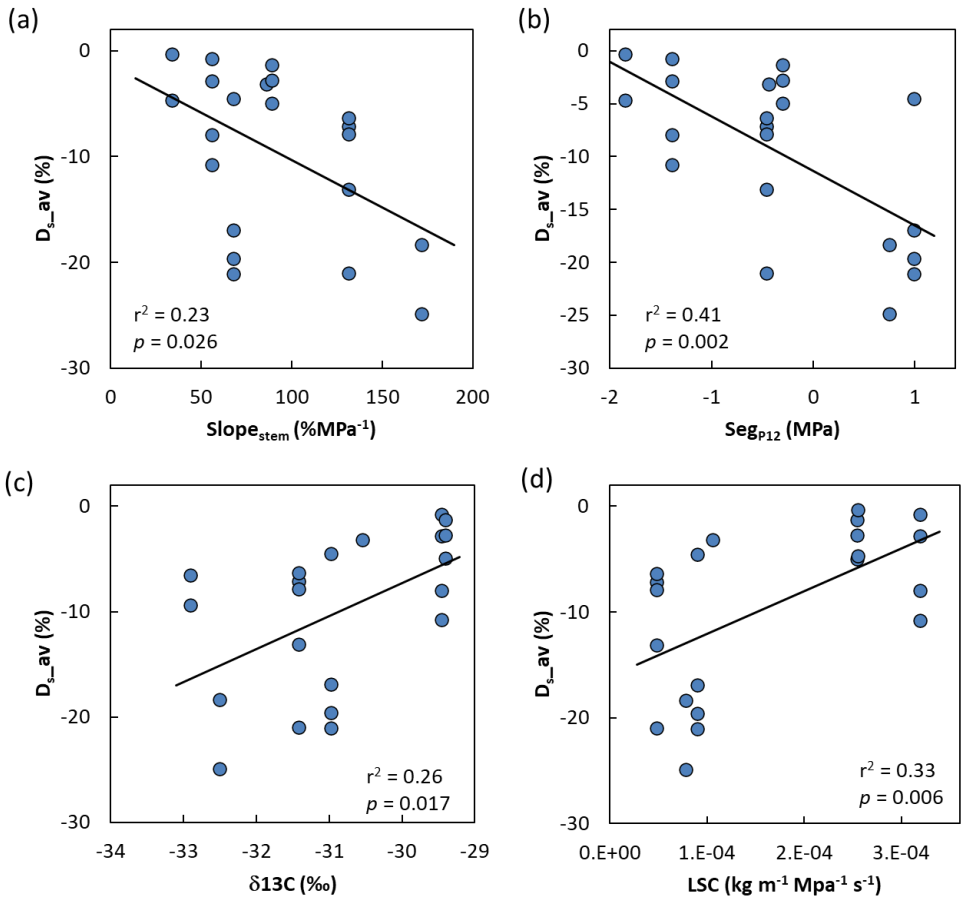


Figure A2 : Relation entre la variation moyenne de la densité de flux de sève au cours de la saison sèche (D_s_av ; %) et (a) la pente de la courbe de vulnérabilité des branches ($Slope_{stem}$; %MPa^{-1}), (b) le degré de segmentation de vulnérabilité (Seg_{P12} ; MPa), (c) la composition isotopique en carbone des feuilles ($\delta^{13}C$; ‰) et (d) la conductivité spécifique des feuilles (LSC ; kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}) pour 21 arbres dont la densité de flux de sève est considérée « sensible » à une diminution de la teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

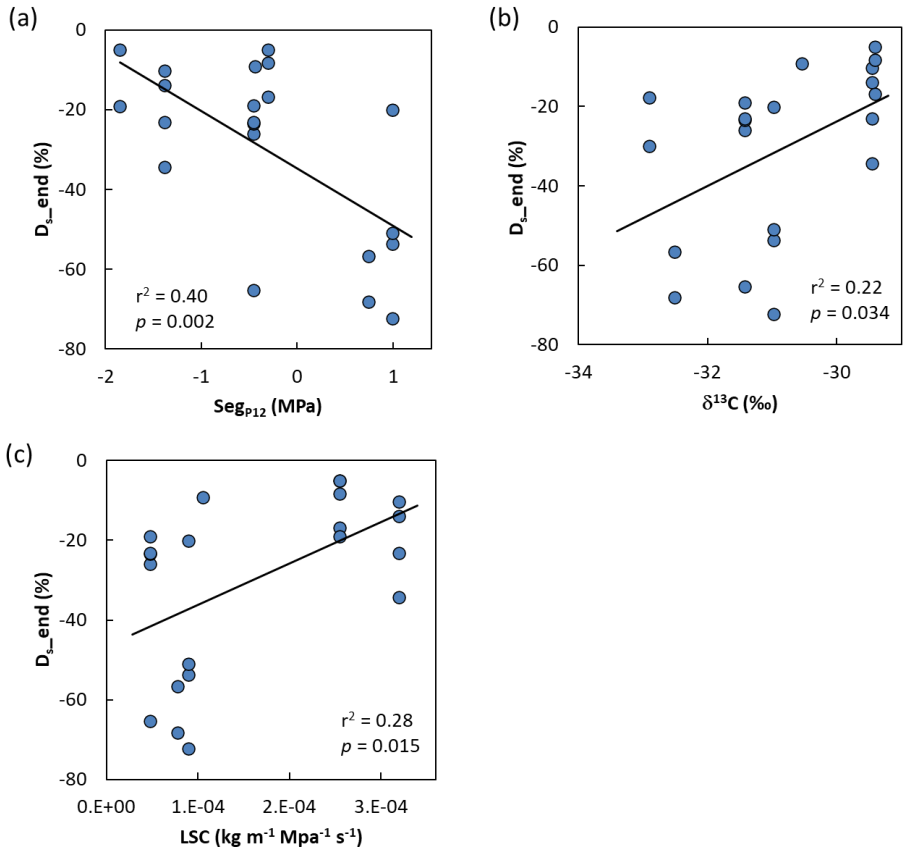


Figure A3 : Relation entre le pourcentage de diminution de la densité de flux de sève en fin de saison sèche (D_s_end ; %) et le degré de segmentation de vulnérabilité (Seg_{P12} ; MPa), la composition isotopique en carbone des feuilles ($\delta^{13}C$; ‰) et la conductivité spécifique des feuilles (LSC ; kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}) pour 21 arbres dont la densité de flux de sève est considérée « sensible » à une diminution de la teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. Les droites de régressions indiquent les relations significatives.

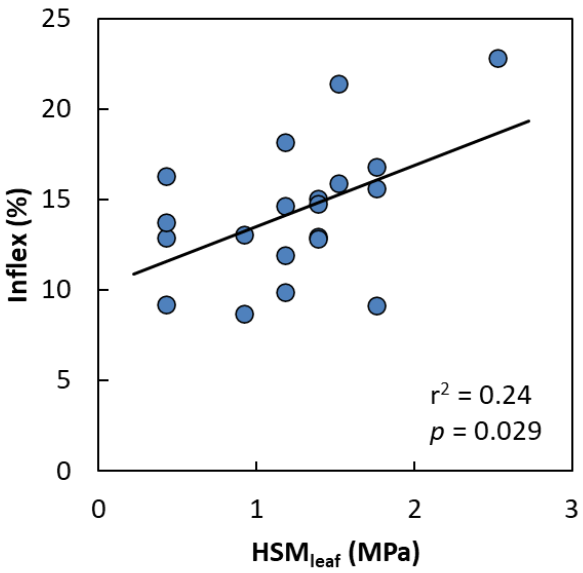


Figure A4 : Relation entre la teneur en eau du sol entraînant un déclin de la densité de flux de sève (Inflex ; %) et la marge de sécurité hydraulique des feuilles (HSM_{leaf} ; MPa) pour 20 arbres dont la densité de flux de sève est considérée « sensible » à une diminution de la teneur en eau du sol. Chaque point représente un arbre. La droite de régression indique une relation significative.

PARTIE II

Jeunes arbres en serre

MATERIELS ET METHODES

1. Mise en place et conditions de l'expérimentation

1.1. Sélection d'espèces

Cette partie de mon travail a été réalisée sur 11 espèces d'arbres de forêt tropicale humide en Guyane Française appartenant à 5 familles botaniques et couvrant une grande diversité phylogénétique (Rosidées, Asteridées, Magnolidées ; Fig. 1 et 2 ; Tableau 1). Ces espèces ont été sélectionnées selon des caractéristiques connues ou potentielles de résistance à la sécheresse, afin de couvrir une large gamme de résistance à la sécheresse (Baraloto *et al.*, 2006, 2007 ; Fortunel *et al.*, 2014 ; Marechaux *et al.*, 2015), de préférences d'habitats (i.e. bas-fonds et *terra firme* ; Allié *et al.*, 2015) et en fonction de la disponibilité de graines et plantules durant la phase de collecte. En plus, de façon opportuniste (des graines étaient disponibles au laboratoire), j'ai intégré dans cette étude une espèce (*Heritiera utilis*) native des forêts tropicales humides d'Afrique de l'Ouest, généralement plus sèches que leur homologues amazoniennes (Jiang *et al.*, 2019). Les espèces qui exsudent un latex abondant depuis les surfaces coupées ont été exclues, car cela peut occlure les vaisseaux du xylème lors des mesures hydrauliques (Melcher *et al.*, 2012).

Figure 1 : Récolte de jeunes plantules de *Jacaranda copaia* (a) et d'*Eperua falcata* (b) en forêt naturelle sur le site de Paracou. Photographies : C. Ziegler.

Tableau 1 : Liste des 12 espèces d'arbres étudiées (nom, famille botanique et code utilisé par la suite) ainsi que leur taille avant le début de la manipulation des teneurs en eau dans les pots (diamètre basal, hauteur et volume de la tige). Les noms d'espèces (*Genre espèce*) sont donnés en entier dans le texte mais sous forme de leur code respectif lors de l'énumération d'une liste d'espèces (e.g. dans les deux phrases suivantes). Parmi les 12 espèces étudiées, 11 sont relativement communes en forêt tropicale humide de Guyane et une espèce, *Heritiera utilis*, est native des forêts tropicales humides d'Afrique de l'Ouest. Ec et Sr ont des feuilles simples, Dg, Ef, Eg, Hu, Jc, Po, Rs, Sp, Tm et Va ont des feuilles composées.

Species	**Family**	**Code**	**Run**	**Basal diameter** (mm)	**Height** (cm)	**Volume** (cm^3)
Dicorynia guianensis Amshoff	Fabaceae	*Dg*	3	5.9 ± 0.2	35 ± 2	23 ± 2
Eschweilera coriacea (DC.) S.A. Mori	Lecythidaceae	*Ec*	3	7.8 ± 0.2	50 ± 3	44 ± 4
Eperua falcata Aubl.	Fabaceae	*Ef*	1	4.7 ± 0.1	51 ± 2	26 ± 1
Eperua grandiflora (Aubl.) Benth.	Fabaceae	*Eg*	1	6.9 ± 0.2	46 ± 2	34 ± 2
Heritiera utilis (Sprague) Sprague	Malvaceae	*Hu*	2	13.4 ± 0.4	92 ± 4	137 ± 9
Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don	Bignoniaceae	*Jc*	2	13.6 ± 0.3	78 ± 2	113 ± 4
Pterocarpus officinalis Jacq.	Fabaceae	*Po*	1	6.6 ± 0.3	63 ± 3	49 ± 4
Recordoxylon speciosum (Benoist) Gazel ex Barneby	Fabaceae	*Rs*	3	7.1 ± 0.3	40 ± 2	33 ± 3
Sterculia pruriens (Aubl.) K. Schum	Sterculiaceae	*Sp*	3	10.8 ± 0.3	74 ± 2	85 ± 4
Sextonia rubra (Mez) van der Werff	Lauraceae	*Sr*	2	8.3 ± 0.3	48 ± 2	46 ± 4
Tachigali melinonii (Harms) Zarucchi & Herend.	Fabaceae	*Tm*	2	7.4 ± 0.2	78 ± 4	64 ± 4
Vouacapoua americana Aubl.	Fabaceae	*Va*	1	6.0 ± 0.2	30 ± 1	20 ± 1

1.2. Collecte de graines et de plantules, et conditions de culture

Des graines ou des plantules (< 1 an) d'au moins trois « arbres-mère » différents par espèce ont été collectées entre Mai 2016 et Mars 2017 dans deux forêts distinctes en Guyane française (Paracou, 5°16'26"N, 52°55'26"W, pour 10 espèces et Bafog, 5°36'36''N, 53°52'48''W, pour *Eschweilera coriacea* ; Fig. 1 et 2). Les graines ont été mises à germer et les plantules repiquées dans des sacs pépinière de 4L contenant un mélange de 2:3 de sol forestier proche de Kourou et de 1:3 de sable blanc. Les plantules ont été élevées dans une serre « tunnel » couverte par une ombrière et recevaient ~ 7% de l'irradiance totale (Fig. 3a). Elles étaient arrosées pendant 10 min toutes les 8 h par des goutteurs afin de maintenir le sol à une humidité relative proche de la capacité au champ.

Après au moins 4 mois dans ces conditions, et jusqu'à 15 mois maximum, pour chaque espèce, 112 plants ont été sélectionnés et rempotés dans des sacs pépinière en plastique de 19 L (25x40 cm) contenant le même substrat, avec 3 cm de graviers au fond pour favoriser l'écoulement de l'eau et limiter l'anoxie du sol. Ils ont été placés dans une grande serre vitrée (de 21 m de long et de 12 m de large) équipée d'une ombrière neutre laissant passer 19 ± 0% de l'irradiance totale (calculée entre 7:00 et 18:30 durant 30 jours ; Fig. 3b).

L'humidité relative, la température de l'air et le rayonnement incident (PAR) ont été mesurés toutes les 30 min à l'aide de capteurs HOBO (modèle UA002-64, HOBO Tem Light – 64k et modèle U23-001, HOBO Pro V2 Temp/RH Data logger) durant la majeure partie de l'expérience. La moyenne (± SE) de température diurne était de 30.7 ± 0.1 et a varié de 3.0°C entre la saison sèche et la saison des pluies (32.9°C et 29.9°C, respectivement). La moyenne (± SE) de température nocturne était de 26.7 ± 0.0 et a varié de 1.0°C entre la saison sèche et la saison des pluies (27.5°C et 26.5°C, respectivement). La température moyenne entre saisons a varié de 4°C. La moyenne (± SE) de l'humidité relative diurne était de 71.8 ± 0.3% et a varié de 9.8% entre la saison sèche et la saison des pluies (64.5% et 74.4% respectivement). La moyenne (± SE) de l'humidité relative nocturne était de 85.7 ± 0.2% et a varié de 3.2% entre la saison sèche et la saison des pluies (83.4% et 86.6%, respectivement. L'humidité relative moyenne entre saisons a varié de 13.9%.

Les plants étaient arrosés manuellement selon une fréquence trihebdomadaire afin de maintenir leur sol proche de la capacité au champ. Ils ont été élevés pendant 3 mois dans ces conditions avant le début de la manipulation des teneurs en eau dans les pots. Les plantules ont été fertilisées deux fois avec de l'engrais à libération lente (Jarditropic 12 :12 :17) après avoir été rempotés dans les sacs de 19L et avant le début des expérimentations (Fig. 3b).

Figure 2 : Photographies des feuilles des 12 espèces étudiées (de gauche à droite et de haut en bas) ; *Dicorynia guianensis, Eschweilera coriacea, Eperua falcata, Eperua grandiflora, Heritiera utilis Jacaranda copaia* (et son iguane), *Pterocarpus officinalis, Recordoxylon speciosum, Sterculia pruriens, Sextonia rubra, Tachigali melinonii, Vouacapoua americana*. Photographies : C. Ziegler.

Figure 3 : Photographies de (a) la serre « tunnel » dans laquelle les plants ont été élevés et (b) la grande serre vitrée dans laquelle se sont déroulées les expérimentations. Au premier plan, *Dicorynia guianensis* (gauche) et *Eschweilera coriacea* (droite). Photographies : C. Ziegler.

1.3. Design expérimental

L'expérience a été réalisée en serre à l'UMR Ecofog à Kourou, Guyane française (5°10' N, 52°40' W), de juin 2017 à février 2020 et a été divisée en 3 cycles ('*runs*') consécutifs, chacun contenant 4 espèces (Fig. 2 ; run 1, *Eperua falcata, Eperua grandiflora, Pterocarpus officinalis, Vouacapoua americana*, du 24/05/2017 au 01/02/2018 ; run 2, *Heritiera utilis, Jacaranda copaia, Sextonia rubra, Tachigali melinonii*, du 29/03/2018 au 02/11/2018 ; run 3, *Dicorynia guianensis, Eschweilera coriacea, Recordoxylon speciosum, Sterculia pruriens*, du 17/10/2018 au 11/04/2019). Pour chaque espèce, parmi les 112 plants sélectionnés ci-dessus, 72 plants ont été placés dans 3 groupes (24 plants par groupe) de différents régimes hydriques en prenant soin de distribuer les plants de manière homogène en fonction de l'arbre-mère dont ils provenaient. Pour chacun des 3 runs, les plants ont été placés dans 3 blocs distincts afin de prendre en compte les variations potentielles de l'environnement local de la serre (Fig. 4). Dans chaque bloc, 8 plants de chacun des traitements hydriques ont été répartis en 3 sous-blocs placés au hasard, mais tel que deux sous-blocs de la même espèce ne soient pas des voisins directs. Pour chaque espèce, l'homogénéité de la hauteur et du diamètre des plants entre blocs, sous-blocs et traitements ont été testée en utilisant des ANOVAs.

Les trois traitements hydriques appliqués ont été pensés afin de simuler différents types de sécheresses (Fig. 5) :

(i) un traitement caractérisé comme une sécheresse extrême (XDRY), dans lequel les plants ne recevaient aucun arrosage tout au long de l'expérimentation. L'échantillonnage destructif final a été réalisé lorsque les plants atteignaient un stade de flétrissement 'sévèrement flétri', c'est-à-dire lorsque l'angle des feuilles était proche de 90° par rapport à l'horizontal et/ou que 20 à 50% des feuilles étaient brunes et/ou nécrosées (Fig. 6 ; Tyree *et al.*, 2002 ; Tyree *et al.*, 2003 ; Engelbrecht *et al.*, 2007b ; Kursar *et al.*, 2009) ;

(ii) un traitement caractérisé comme une sécheresse modérée (DRY), dans lequel les plants n'étaient pas arrosés pendant 4 à 8 semaines jusqu'à atteindre le point de flétrissement observable des feuilles, c'est-à-dire proche du potentiel hydrique de fermeture stomatique. Ces plants étaient à un stade de flétrissement 'légèrement flétri', lorsque l'angle des feuilles est plus prononcé que chez les plants du traitement WET et/ou que les nervures des feuilles deviennent plus saillantes, ou 'flétri', lorsque l'angle des feuilles a fortement diminué par rapport aux plants du traitement WET et ou que les limbes sont en partie roulés, avec très peu ou pas de zones brunes (Fig. 6). A ces stades, on s'attend à ce que le potentiel hydrique diminue suffisamment pour que les cellules des feuilles perdent leur turgescence, ce qui entraînerait une fermeture stomatique partielle ou totale. Ils étaient ensuite maintenus pendant au moins 10 semaines supplémentaires à ce stade (jusqu'à 22 semaines pour deux espèces) ;

(iii) un traitement « contrôle » (WET), sans sécheresse apparente, dans lequel les plants étaient maintenus bien arrosés.

La teneur en eau du sol des pots a été suivie de façon gravimétrique en pesant les pots manuellement à intervalles réguliers, c'est-à-dire en général toutes les deux semaines et lors de chaque mesure de trait fonctionnels (cf. ci-dessous) pour tous les plants des traitements de sécheresse modéré (DRY) et extrême (XDRY), et environ tous les mois pour tous les plants du groupe témoin (WET). Nous avons utilisé une balance de type CB64EDX-N (Sartorius) pour ces pesées. Dans le traitement WET, les plants étaient arrosés manuellement selon une fréquence trihebdomadaire et l'objectif était que la masse du pot soit maintenue entre 96 et 98% de sa masse initiale (100% étant la capacité au champ). Dans le traitement DRY, les plants ont été laissés sans arrosage jusqu'à 86 à 88% de la masse initiale du pot et maintenus à ce niveau en remplaçant de manière hebdomadaire à bihebdomadaire l'eau perdue par évapotranspiration, en négligeant cependant le gain en biomasse lié à la croissance (Fig. 5).

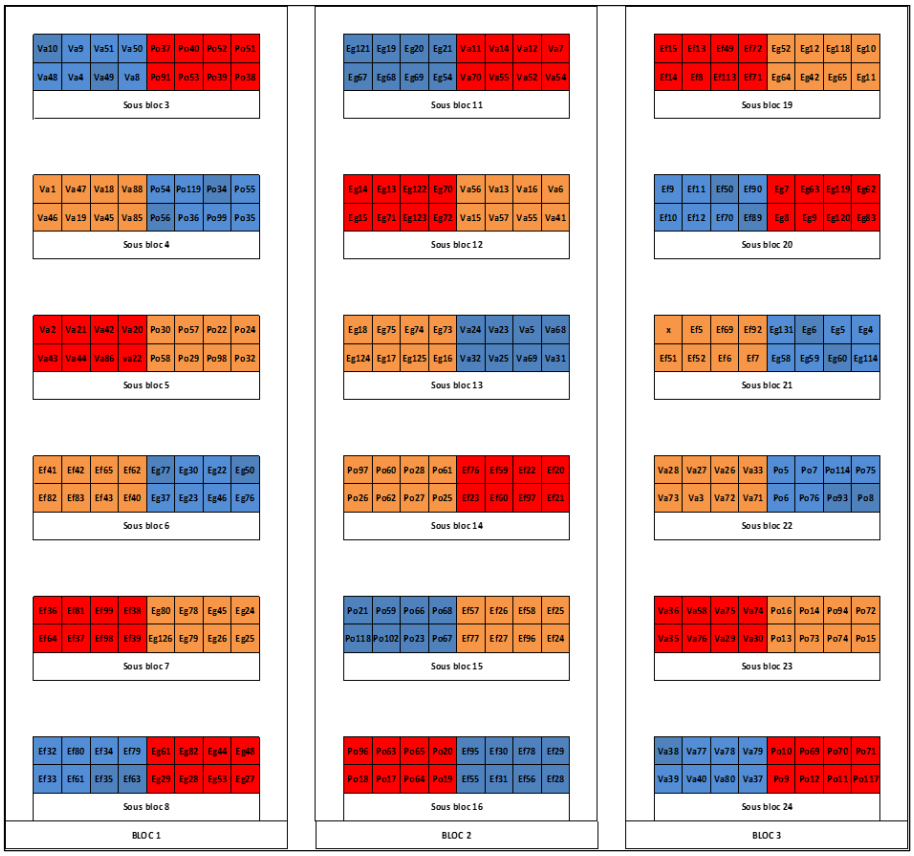


Figure 4 : Représentation schématique du design expérimental du run 1 avec 4 espèces réparties dans les traitements WET (bleu), DRY (orange) et XDRY (rouge), une case représentant une des 72 plantules par espèce présentes dans les blocs (le code attribué à chaque individu est noté en noir). Ce design a ensuite été reproduit pour les 8 autres espèces (runs 2 et 3).

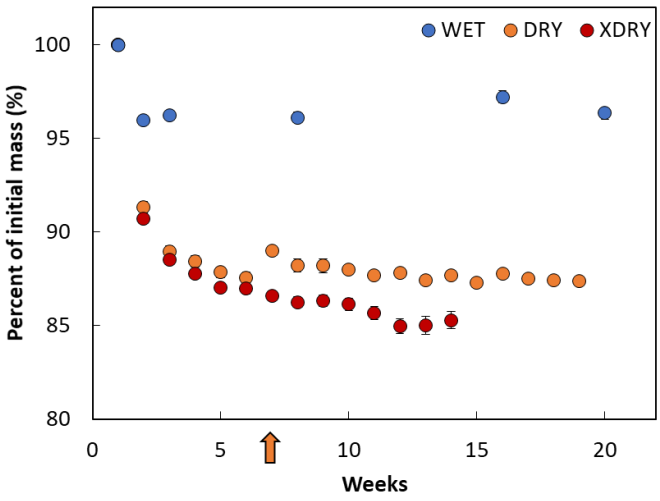


Figure 5 : Variations moyennes de la masse relative des pots dans les différents traitements hydriques imposés en fonction du temps pour *Eperua falcata*. Un point représente la moyenne par pour chaque campagne de pesée. La flèche orange correspond au premier ré-arrosage pour les plants du traitement DRY. Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

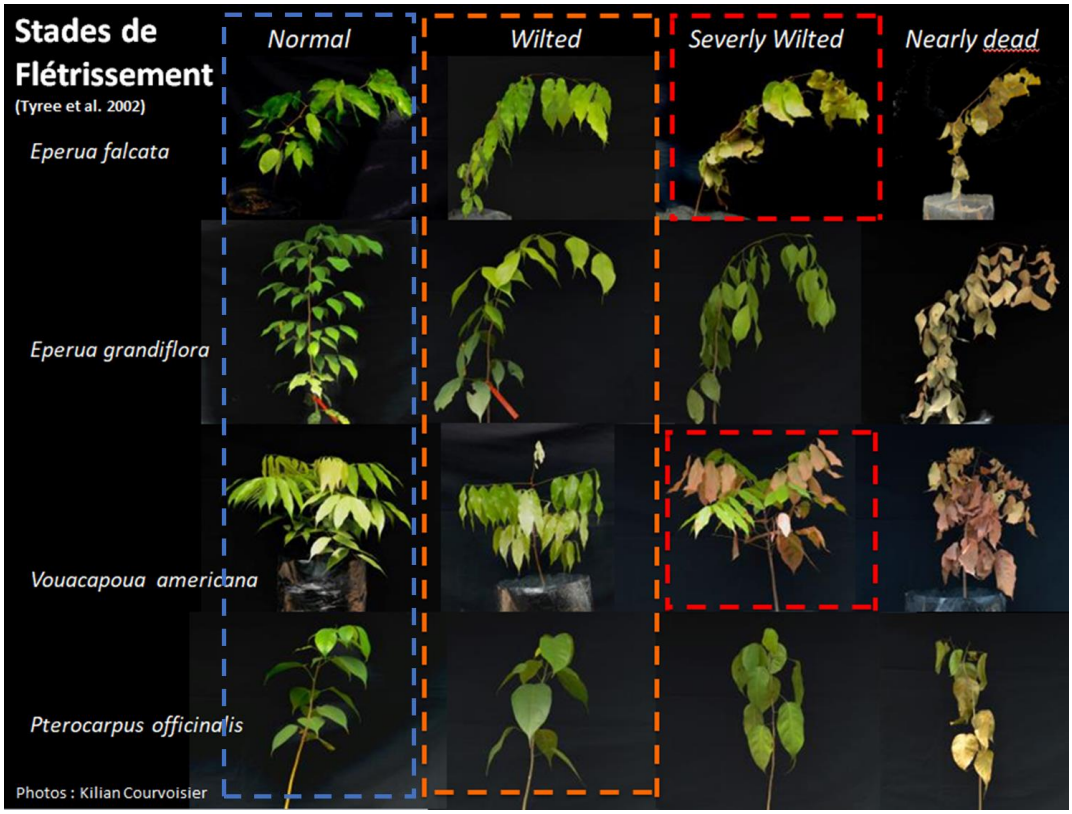


Figure 6 : Photographies de plants de quatre espèces pris à différents stades de flétrissement dans les trois traitements respectifs. Les pointillés représentent l'apparence typique de plants du traitement WET (bleu ; '*Normal*'), qui sont fréquemment et abondamment arrosés ; des plants du traitement DRY (orange ; '*Wilted*') dont les feuilles sont flétries et/ou dont l'angle des feuilles est plus fort que ceux du traitement WET et/ou dont les nervures des feuilles sont plus apparentes ; des plants du traitement XDRY (rouge ; '*Severely Wilted*') dont une partie des feuilles est brune/nécrosée. Les plants au stade 'Nearly dead' ont une grande partie de leurs feuilles qui est brune/nécrosée, mais leur tige est encore verte sous l'écorce. Photographies : Kilian Courvoisier.

1.4. Conditions climatiques dans la serre

L'expérimentation en serre s'est étalée sur trois périodes englobant à la fois la saison des pluies et la saison sèche, avec d'importantes variations des conditions climatiques dues à la nébulosité (et donc au rayonnement incident), les précipitations, la température et l'humidité relative de l'air. De ce fait, le déficit de pression de vapeur d'eau (VPD ; kPa) a fortement varié, notamment entre les campagnes de mesure de la conductance stomatique (g_s ; Fig. 7). Lors de la saison sèche (~ entre les jours 140 et 260 puis entre les jours 520 et 630), le VPD pouvait être fort lors de journées ensoleillées (jusqu'à > 2.0 kPa) et potentiellement induire une réduction de g_s, même pour des plants bien alimentés en eau (voir *Conductance stomatique*). Le VPD a significativement varié entre les différents

runs (Run 1 > Run 2 > Run 3 ; $p < 0.001$). Il était en moyenne (± SE) de 1.31 ± 0.30 kPa lors du Run 1 couvrant l'intégralité de la saison sèche en 2017 (n = 236 jours de mesure), de 0.99 ± 0.23 kPa lors du Run 2 (n = 138 jours de mesure) et de 0.87 ± 0.17 kPa lors du Run 3 (n = 173 jours de mesure). La conductance stomatique étant très sensible à des variations de VPD, la transpiration (E) a été estimée pour chaque valeur de g_s en multipliant g_s par VPD (voir 2.2.11. *Conductance stomatique et transpiration*).

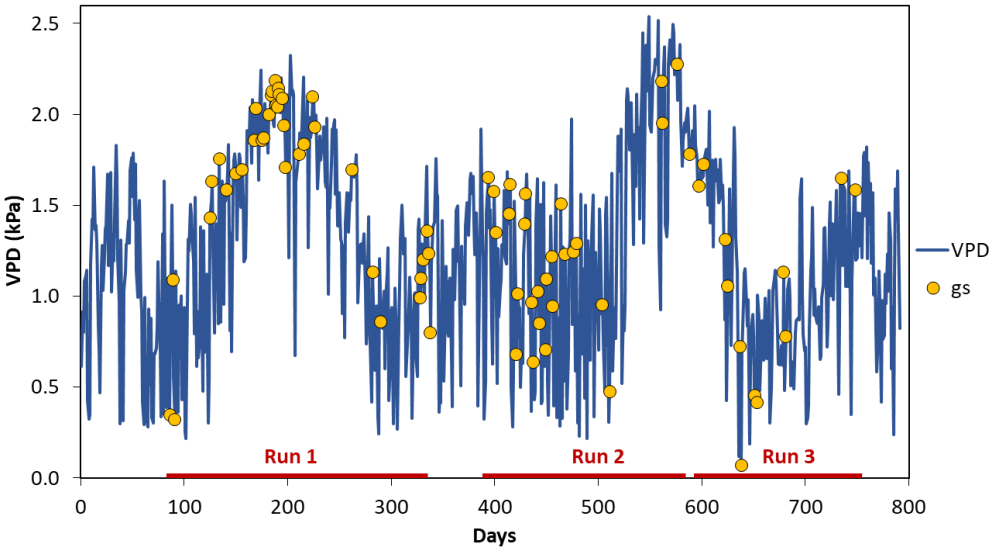


Figure 7 : Variations inter-journalières du déficit de pression de vapeur d'eau (VPD ; kPa ; bleu) entre 8:00 et 11:00 tout au long de l'expérimentation en serre. Les campagnes de mesure de la conductance stomatique (g_s) sont indiquées par des points jaunes et les différents 'runs' sont indiqués par des barres rouges.

2. Mesures de traits

Durant toute la durée des expérimentations et pour tous les traitements, les stades de flétrissement (voir *Design expérimental* ; 2.1.3.), le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md}, MPa) et la conductance stomatique (g_s ; mmol m^{-2} s^{-1}) ont été suivis régulièrement. La hauteur et le diamètre des plants ont été mesurés en début et en fin d'expérimentation. L'assimilation photosynthétique (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}) a été mesurée avant le début et à la fin des expérimentations pour les plants du traitement WET et DRY. Le potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence cellulaire (P_{tlp} ; MPa) a été mesuré à la fin des expérimentations pour les plants du traitement WET et DRY, alors que la conductance minimum foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) a été mesurée sur les plants WET.

Des échantillonnages destructifs ont été réalisés à trois reprises (Tableau 2) :

i) avant le début des traitements,

ii) au stade sévèrement flétri pour les plants XDRY,

iii) après au moins 10 semaines après le premier ré-arrosage pour les plants DRY.

Le potentiel hydrique foliaire (P_{leaf} ; MPa) a alors été mesurés sur tous les plants. La teneur en carbohydrates non-structuraux (NSC ; comprenant les sucres solubles, SS et l'amidon, Starch) des feuilles, tiges et racines (SS_{leaf}, SS_{stem}, SS_{root}, $Starch_{leaf}$, $Starch_{stem}$, $Starch_{root}$; mg g^{-1}), ainsi que la densité du bois de la tige (WSG) et la masse surfacique des feuilles (LMA ; g m^{-2}) ont été mesurés sur un sous-échantillonnage de plants.

Un sous-échantillonnage de 20 plants supplémentaires (parmi les 112 plants sélectionnés) était également soumis au traitement XDRY pour augmenter le nombre de plants pour la détermination du potentiel seuil pour la survie (P_{leth} ; MPa). Un autre sous-échantillonnage de 20-30 plants supplémentaires constituant le restant des plants a été utilisé pour la mesure de la résistance à l'embolie des feuilles et de la tige.

Le nombre de mesures réalisées pour les différents traits varie entre traits, campagnes de mesure, organes et espèces. Ces différences sont dues au choix de la réplication minimale souhaitée afin d'obtenir des résultats robustes mais aussi en fonction de contraintes méthodologiques (durée de la mesure, disponibilité du/des opérateurs) et financières. Le détail des effectifs mesurés sont détaillés pour chaque trait.

Tableau 2 : Stades de flétrissement des plants pour l'échantillonnage destructif.

	WET	XDRY	DRY
Echantillonnage initial	7 plants "normaux" (non flétris)		
Echantillonnage final	7 plants "normaux" en même temps que les plants DRY	Tous les plants au stade sévèrement flétri	Tous les plants légèrement flétris ou flétris après > 10 semaines après réarrosage

2.1. Croissance

Une marque à la peinture a été faite à quelques cm au-dessus du collet où le diamètre ainsi que la hauteur totale jusqu'au dernier bourgeon (c.-à-d. longueur de l'axe principal) ont été mesurés avant le début et à la fin des expérimentations pour tous les traitements. La hauteur de tige entre la marque de peinture juste au-dessus du collet et l'apex (H ; cm) a été mesurée avec un mètre ruban et le diamètre basal au collet (D ; mm) avec un pied à coulisse (Digimatic micrometer, Mitutoyo, Japan) sur tous les plants au début de l'expérimentation et lors de l'échantillonnage destructif. Le volume de tige a été déterminé comme le volume d'un cône dont la largeur suivrait une fonction décroissante constante du collet à l'apex. Cette estimation nous permet d'avoir une meilleure représentation de la biomasse et donc des volumes d'eau impliqués et ne discrimine pas les espèces à croissance continue *vs* en flush. Le taux de croissance en volume (RGR ; $cm^3\ cm^{-3}\ year^{-1}$) a ensuite été calculé tel que :

$$RGR = \frac{[\ln(Vol_{fin}) - \ln(Vol_{ini})]}{(t_{fin} - t_{ini})} \qquad \text{(Equ. 1)}$$

Avec Vol_{ini} et Vol_{fin} les volumes de tige au début et en fin d'expérimentation, et la différence entre t2 et t1 le nombre de jours entre les deux mesures du volume. Pour les plants du traitement WET, le RGR a été calculé sur toute la durée des traitements (159 à 261 jours selon les espèces ; moyenne 193 ± 9) sur 6 à 13 plants par espèce (Fig. 8).

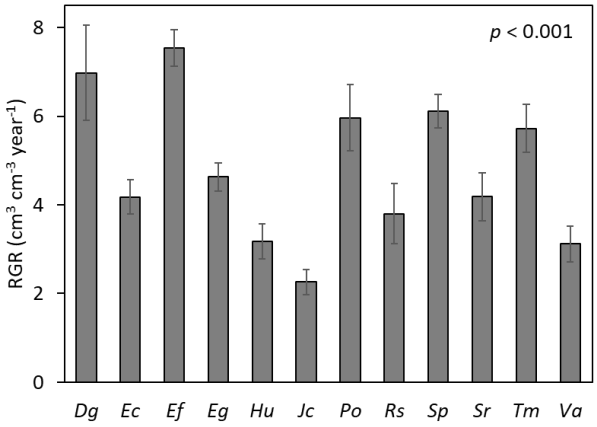


Figure 8 : Moyennes spécifiques du taux de croissance relatif moyen en volume de la tige (RGR ; cm^3 cm^{-3} $year^{-1}$) des plants du traitement WET. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard. Les différences interspécifiques ont été testées avec une ANOVA.

Le RGR a été calculé pour comparer les espèces uniquement dans le traitement WET (voir Chapitre IV). Le problème de l'approche consistant à calculer le RGR ce cette manière pour chaque traitement afin de tester l'effet des traitements sur la croissance est que i) le temps d'exposition des plants aux traitements a varié entre traitements et que ii) la mesure de volume initiale a été réalisée de 10 à 30 jours avant le début des traitements. Pour les plants du traitement DRY et du traitement XDRY, le RGR calculé est donc surestimé. Le traitement DRY étant relativement long, l'influence de ce biais est certainement relativement faible. Cependant, pour les plants du traitement XDRY, le RGR calculé est pour quelques espèces supérieur au RGR du traitement DRY ce qui est contre-intuitif et certainement pas une réalité purement biologique, mais simplement par ce que le temps entre la mesure initiale du volume et l'arrêt de l'arrosage, marquant le début des traitements, est non-négligeable par rapport au temps entre l'arrêt de l'arrosage et la mesure finale au moment de l'échantillonnage destructif. Pour tester l'effet des traitements sur la croissance (Chapitre V), j'ai plutôt choisi de calculer le taux de variation en volume de la tige entre le début et la fin des expérimentations pour chaque plant et moyenné ce taux à l'espèce pour chaque traitement. Le taux de variation (%) entre le traitement DRY et WET (DevRGR_DRY) ainsi qu'entre XDRY et WET (DevRGR_XDRY) a ensuite été calculé.

2.2. Potentiel hydrique foliaire

Le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) a été mesuré entre 11:00 et 13:00 sur des discs de 6,4 mm de diamètre prélevés sur des feuilles nouvellement matures, par la méthode psychrométrique avec un PSYPRO (Wescor, USA). Nous avons utilisé des psychromètres à thermocouples munis d'un emporte-pièce ('*leaf cutter psychrometers*' 76-1.5VC ; JRD Merill, USA), qui ont été gardés dans une glacière jusqu'à être mis à équilibrer dans un bain d'eau à une température constante proche de 25.0 °C pour au moins 5 h, avant d'effectuer les mesures au laboratoire d'écophysiologie d'INRAE Kourou situé à côté des serres. Le P_{md} a été mesuré à intervalles d'une à deux semaines (pour un total de 6 à 10 campagnes de mesure pour chaque espèce) et à chaque campagne de mesure de traits (conductance stomatique, assimilation photosynthétique) sur 3 à 17 plantules par traitement. Dans quelques rares cas, des donnés n'étaient disponibles que pour deux plants, mais sur l'ensemble des campagnes, il y avait en moyenne des données pour 8 plants par campagne. Dans les Chapitres III et IV, la moyenne de P_{md} pour les individus du traitement WET a été calculée sur 36 à 102 mesures individuelles de P_{md} par espèce, toutes campagnes confondues. Dans le Chapitre V, la cinétique de P_{md} a été analysée pour chaque traitement.

Au moment de l'échantillonnage destructif en fin d'expérimentation, le potentiel hydrique foliaire (P_{leaf} ; Mpa) a été mesuré au laboratoire entre 13:00 et 16:00 sur trois feuilles nouvellement matures avec une chambre à pression (1505D-EXP, PMS). Dans le Chapitre V, pour tester l'effet des traitements sur P_{leaf}, les taux de variation (%) entre les traitements DRY et WET ainsi qu'entre XDRY et WET ont ensuite été calculés.

2.3. Potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence

Le potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence (P_{tlp} ; MPa) a été mesuré en même temps sur 10 plants WET et 10 plants DRY avant l'échantillonnage destructif final avec un osmomètre (VAPRO, Wescor). Une feuille par plant a été échantillonnée et immédiatement placée à réhydrater dans un sachet plastique « fraicheur » fermé contenant du papier absorbant humide puis placée à 5 °C pour la nuit dès le retour au laboratoire (Vendramini *et al.*, 2002 ; Vaieratti *et al.*, 2007). Au moment de la mesure, un disque de 7 mm de diamètre a été placé dans de l'azote liquide pour au moins 2 min puis inséré dans l'osmomètre. La concentration en soluté à l'équilibre (C0 ; mmol kg^{-1}) a été enregistrée lorsque la différence entre deux mesures consécutives était inférieure à 5 mmol kg^{-1}. Cette valeur a été convertie pour déterminer le potentiel osmotique à pleine turgescence (P_{osm} ; MPa) d'après Bartlett *et al.,* (2012) et Maréchaux *et al.*, (2015) à l'aide de l'équation de van't Hoff reliant la concentration en solutés à la pression de vapeur tel que :

$$P_{osm} = \left(\frac{2.5}{1000}\right) \times C_0 \quad \text{(Equ. 2)}$$

La valeur de P_{tlp} a ensuite été estimée à partir de P_{osm} tel que :

$$P_{tlp} = 0.832 \times P_{osm} - 0.631 \quad \text{(Equ. 3)}$$

L'effet de la disponibilité en eau sur le point de perte de turgescence a été estimé en comparant les valeurs de P_{tlp} sur 6 à 17 plants par espèce entre le traitement DRY et le traitement WET mesurés en fin d'expérimentation et DeltaP_{tlp} (MPa) a été calculé comme la différence entre le P_{tlp} moyen dans chaque traitement (voir Chapitre V).

2.4. Résistance à l'embolie du xylème des tiges

Des courbes de vulnérabilité (VC) ont été construites avec la technique de '*bench dehydration*' (Sperry *et al.*, 1988) en prenant en compte les conseils méthodologiques de Wheeler *et al.*, (2013) et Torres-Ruiz *et al.,* (2015), afin d'éviter les artefacts de mesure liés à la coupe du xylème sous tension. Les plants ont été dépotés en serre en prenant soin de ne pas casser les racines puis transportés au laboratoire dans des sacs plastiques opaques. Ils ont ensuite été mis à déshydrater hors des sacs à une température constante proche de 25 °C pour des durées croissantes de sorte à couvrir une large gamme de potentiels hydriques. Lors de la déshydratation, les feuilles prévues pour la mesure du potentiel hydrique ont été mises en sachet afin de limiter le gradient de potentiel hydrique entre la tige et les feuilles. En effet, les feuilles sèchent très vite dans un environnement sec et leur statut hydrique, une fois fortement déshydraté, ne reflète pas correctement celui de la tige. Après déshydratation, les plants entiers étaient mis en sachet pendant au moins 12 h afin de permettre l'équilibre des potentiels hydriques. Un segment de 5 cm de long et de 3-5 mm de diamètre environ était ensuite coupé sous l'eau à l'aide d'un sécateur bien aiguisé et utilisé pour déterminer le pourcentage de perte de conductance hydraulique. Le potentiel hydrique de la tige était estimé à partir du potentiel hydrique foliaire (les deux étant théoriquement à l'équilibre) avec une chambre à pression (1505D-EXP PMS) sur 3-5 feuilles portées ou adjacentes au segment de tige précédemment coupé.

Pour les mesures hydrauliques, cinq segments étaient connectés en même temps, à l'aide d'un manifold, à un XYL'EM (Bronkhorst, France) en respectant le sens « naturel » du débit de sève. Le XYL'EM mesure le débit d'un réservoir pressurisé rempli d'une solution de 10mM KCl et 0.1 mM CaCl2 dans de l'eau dégazée et filtrée (0.2µm) et permet de calculer la conductance hydraulique (kg s^{-1} MPa^{-1}) tel que :

$$K = F/\Delta P \quad \text{(Equ. 4)}$$

Avec F le débit (kg s^{-1}) et ΔP la '*driving-force*' représentée par la différence de pression entre le réservoir et le segment mesuré (MPa). La conductance native a d'abord été mesurée (K') à faible pression (5 kPa), suivi de '*flushs*' successifs à haute pression (0.2 MPa) afin de retirer l'air des vaisseaux embolisés. La coupe de la section de tige était « rafraîchie » avant chaque mesure à l'aide d'une lame de rasoir, en particulier pour les espèces produisant des exsudats pouvant boucher les vaisseaux conducteurs. La conductance hydraulique maximale (K'') a ensuite été mesurée et enregistrée lorsque la conductance atteignait un plateau. Le PLC a été calculé selon Cochard *et al.*, (2006) tel que :

$$PLC = 100 \times (1 - K'/K'') \quad \text{(Equ. 5)}$$

Une fonction sigmoïdale (Pammenter & Vander Wiligen 1998) a été appliquée aux mesures appariés de PLC et de potentiel hydrique de chaque individu à l'aide du package *fitPLC* (Duursma & Choat 2017) tel que :

$$PLC = \frac{100}{\left[1+\exp\left(\frac{a_{x_P50stem}}{25}\times(P_{stem}-P50_{stem})\right)\right]} \quad \text{(Equ. 6)}$$

avec P_{stem} (MPa) le potentiel hydrique mesuré, $P50_{stem}$ (MPa) la pression induisant 50% de perte de conductance hydraulique et $a_{x,P50stem}$ (%MPa^{-1}) la pente de la VC à P50. La pression induisant 12 et 88% de PLC a aussi été déterminée ($P12_{stem}$ et $P88_{stem}$, respectivement).

Il a été impossible de construire une courbe de vulnérabilité pour l'espèce *Sterculia pruriens*, probablement raison d'une importante production d'exsudats.

2.5. Résistance à l'embolie du xylème des feuilles

La résistance à l'embolie des feuilles a été mesurée avec la technique optique (Brodribb *et al.*, 2016ab). Cette méthode permet de visualiser les évènements d'embolie dans les feuilles car la transmittance de la lumière varie lorsqu'un vaisseau fonctionnel devient embolisé. La veille de la mesure, les plants encore en pots étaient placés à une température constante proche de 25 °C, immergés dans environ 20 cm d'eau et les parties aériennes entièrement couvertes d'un sac plastique opaque afin de limiter la transpiration. Le jour de la mesure, les plants étaient dépotés en prenant soin de garder le système racinaire intact, et ensuite placés dans un sac plastique opaque. Le système aérien était ensuite exposé à l'air ambiant, maintenu à 25 °C dans une pièce climatisée. Une feuille mature intacte était sélectionnée et scotchée sur la vitre d'un scanner à haute résolution (6400 dpi, Epson Perfection V800 ; Epson America Inc., Long Beach, CA, USA). Une zone de 15 x 30 mm centrée sur une nervure secondaire était choisie et scannée à intervalles de 4min tout au long du dessèchement à l'aide du logiciel Vuescan x64 et d'un script R, avec l'assomption que cette zone est représentative de la feuille entière. Les scans ont ensuite été analysés par paires successives avec le logiciel ImageJ afin de

détecter les évènements d'embolie traduisant « un pourcentage de perte de pixels fonctionnels » (PEP ; %) en fonction du temps, avec l'assomption qu'il y a une correspondance directe avec le pourcentage de perte de conductance hydraulique.

Simultanément, le potentiel hydrique était mesuré en continu grâce à un psychromètre automatique (PSY1, stem psychrometer, ICT International, Armidale, NSW, Australia) fixé sur la tige à au moins 40 cm du collet et à environ 40 cm de la feuille scannée, avec l'hypothèse que les potentiels hydriques de la tige et des feuilles sont équilibrés une fois les stomates fermés. Pour ce faire, la tige était écorcée afin de découvrir 1 cm^2 de xylème. Le thermocouple était fixé dans l'axe longitudinal de la tige, imperméabilisé avec de la vaseline et scellé avec du film plastique afin d'éviter le contact avec l'air ambiant. L'évolution linéaire du potentiel hydrique au cours du temps était mesurée à des intervalles de 20min avec le logiciel ICT instrument Device Chooser, qui, couplé à l'évolution du PEP a permis de construire des VC sur lesquelles une fonction sigmoïdale a été appliquée, similairement aux VC des tiges. $P12_{leaf}$, $P50_{leaf}$ et $P88_{leaf}$ étaient ensuite déterminé grâce aux VC.

Pour chaque espèce, deux à trois VC ont pu être construites, ce qui dépendait du nombre de plants disponibles et du taux de réussite de la mesure. Deux espèces, *Jacaranda copaia* et *Heritiera utilis*, n'ont pas donné de résultats satisfaisants. Chez *Jacaranda copaia*, aucun évènement d'embolie n'a pu être détecté. Chez *Heritiera utilis*, les premiers évènements d'embolie ont été détectés bien avant les variations du potentiel hydrique. Cela suggère que les potentiels hydriques de tige et de feuille n'étaient pas équilibrés lors de la déshydratation des plants.

2.6. Symptômes de mortalité et estimation du potentiel hydrique létal

La mort peut être définie comme une « perte définitive par une entité vivante (organe, individu, tissu ou cellule) des propriétés caractéristiques de la vie, entraînant sa destruction » (Larousse). Il est alors essentiel de définir quelles sont les caractéristiques de la vie chez les plantes et chez les arbres en particulier. Les arbres n'ont pas d'organes que l'on peut définir comme vitaux, et morts ou vifs, les arbres restent la plupart du temps immobiles, contrairement aux animaux qui sont nombreux à avoir un système nerveux central. La terminologie utilisée est d'ailleurs un zoocentrisme, les arbres n'étant pas « vifs » au sens littéral (Hallé, 1999 ; Hartmann *et al.*, 2018).

Plusieurs symptômes peuvent cependant permettre d'estimer la condition d'un arbre lorsque celui-ci n'a pas subi de dommages mécaniques majeurs. Dans les expérimentations de sécheresse contrôlées sur de grands arbres (e.g. Nepstad *et al.*, 2007) ou sur des plantules (Engelbrecht *et al.*, 2003 ; Tyree *et al.*, 2003 ; Engelbrecht *et al.*, 2006 ; Brodribb & Cochard 2009 ; Brodribb *et al.*, 2010 ; Lu *et al.*, 2010 ; Hartmann *et al.*, 2013ab ; Urli *et al.*, 2013 ; O'Brien *et al.*, 2014 ; Li *et al.*, 2016), la

majeure partie des études évaluent qu'une plante est morte s'il ne reste aucun tissu vert sous l'écorce. En effet, la mortalité des cellules cambiales empêche la croissance de nouveaux méristèmes. Le diagnostic de mortalité est généralement validé pour des plantules ou de jeunes arbres après avoir réarrosé les individus, ce qui permet d'estimer un taux de survie et de tester la capacité des plants à refaire des bourgeons et/ou à rejeter, les racines pouvant encore être vivantes lorsque la tige est desséchée. Dans une expérimentation en serre sur des espèces d'arbre de forêt tropicale humide, Kursar *et al.*, (2009) ont observé que la mort de la tige coïncidait avec la mort de la plante entière pour 28 espèces, mais que 5 espèces pouvaient rejeter depuis la base de la tige ou les racines. Cela suggère que s'intéresser au compartiment racinaire peut s'avérer important. En plus de l'observation de l'état de dessèchement de la tige et d'une phase où les plants sont réarrosés, plusieurs études se basent sur l'arrêt des échanges gazeux, notamment la respiration de la tige (Hartmann *et al.*, 2013a ; Mitchell *et al.*, 2013 ; Mitchell *et al.*, 2014) et des racines (Hartmann *et al*., 2013b) dont dépend la production d'énergie métabolique, ou par un test de coloration des cellules encore vivantes (Sevanto *et al.*, 2014). Ces méthodes suggèrent des mesures fréquentes et/ou destructives. Estimer le moment de la mortalité effective semble donc être un réel défi, surtout pour de grands arbres. La compréhension des processus entraînant la mortalité et la capacité à estimer une probabilité de mortalité, que l'on peut a priori prédire par des seuils physiologiques (e.g. Urli *et al.*, 2013) ou un ralentissement de la croissance (Cailleret *et al.*, 2017) semble donc cruciale pour modéliser la réponse des forêts tropicales humides à une augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse (Hartmann *et al.*, 2018).

Dans cette étude, le potentiel hydrique seuil pour la survie (potentiel létal ; P_{leth} ; MPa), défini comme le potentiel hydrique induisant au moins 50% de mortalité (Brodribb & Cochard 2009 ; Kursar *et al.*, 2009 ; Brodribb *et al.*, 2010 ; Urli *et al.*, 2013), a été estimé à partir de mesures du potentiel hydrique foliaire de 10 à 30 plants (moyenne de 21 ± 2) sévèrement flétris par espèce ('*Severely wilted*' ; SW, Tableau X), tous soumis à un arrêt complet de l'arrosage. Une fois le stade SW atteint, le potentiel hydrique au maximum solaire, P_{md}, était mesuré par méthode psychrométrique (voir description dans la partie « potentiel hydrique foliaire »). Les plants ont ensuite été immédiatement abondamment réarrosés puis ont reçu un arrosage trihebdomadaire régulier. Après deux mois, le taux de mortalité a été estimé : certains plants étaient morts (tige cassante et brune sous l'écorce) alors que d'autres avaient maintenu ou produit de nouvelles feuilles, avaient leur tige encore verte sous l'écorce, ou avaient produit des rejets de la racine si la tige était morte. Le potentiel hydrique moyen au stade SW (P_{md}_SW ; MPa) a été calculé, puis P_{leth} a ensuite été estimé selon Kursar *et al.*, (2009) tel que $P_{leth} = 1.11 \times P_{md}$_SW (équation obtenue pour 33 espèces d'arbres au stade plantule au Panama).

Le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC ; %) des feuilles ou des tiges associé à P_{leth} estimé a ensuite été estimé grâce aux VC tel que :

$$PLC = \frac{100}{\left[1+\exp\left(\frac{a_x}{25}\times(P_{leth}-P50)\right)\right]} \qquad \text{(Equ. 7)}$$

avec P_{leth} (MPa) le potentiel hydrique létal, $P50_{stem}$ (MPa) la pression induisant 50% de perte de conductance hydraulique et a_x (%MPa^{-1}) la pente de la VC à P50. Pour les tiges, ce calcul est basé sur l'hypothèse que le potentiel hydrique des feuilles est des tiges sont égaux une fois que le potentiel hydrique foliaire est inférieur ou égal au potentiel hydrique de fermeture stomatique (Meinzer *et al.*, 2016).

2.7. Pourcentage de perte de conductance hydraulique

L'évolution du pourcentage de perte de conductance hydraulique, PLC, des tiges a été estimé pour chaque campagne de mesure de P_{md} (Chapitre V) à partir des équations spécifiques des courbes de vulnérabilité (Chapitre III). Nous avons considéré, que les potentiels hydriques des feuilles et des tiges d'un plant étaient égaux une fois passé le potentiel hydrique de fermeture stomatique et que le PLC pouvait donc être correctement estimé dans la tige, en particulier pour les plants du traitement XDRY. Pour les plants du traitement WET et DRY, l'estimation du PLC de la tige à partir du potentiel hydrique foliaire est probablement moins précis. Cependant, la transpiration au niveau des feuilles étant faible voire nulle lors de l'apparition de l'embolie dans la tige, on peut faire l'hypothèse que les potentiels hydriques des feuilles et de la tige sont proches et l'estimation de niveaux non-nuls d'embolie est relativement fiable. En l'absence de '*refilling*' des vaisseaux conducteurs du xylème sous tension (e.g. Cochard *et al.*, 2013), la valeur prédite de PLC n'a pu que croitre au cours du traitement. En d'autres termes, lorsque le PLC estimé lors de la campagne « n+1 » était inférieur à celui de la campagne « n », le PLC de la campagne « n » a été attribué (Fig. 9 ; voir Chacon *et al.*, 2020). Pour chaque espèce, un modèle polynomial du troisième ordre a été appliqué aux données ($0.86 < r^2 < 0.99$), sauf pour *Recordoxylon speciosum* (modèle linéaire ; $r^2 = 0.93$) afin de déterminer le temps en semaines pour atteindre P_{leth}. L'évolution du PLC des feuilles n'a pas été estimé car le taux d'embolie des feuilles n'est *a priori* pas directement lié à la survie, même si une plus faible résistance à l'embolie des feuilles participe à une plus forte segmentation de vulnérabilité (voir Chapitre III).

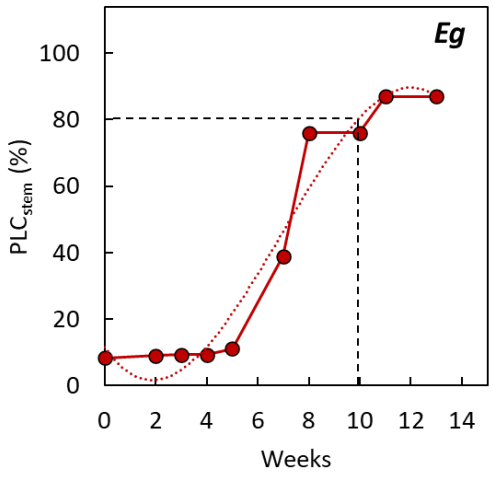


Figure 9 : Estimation de l'évolution du pourcentage de perte de conductance hydraulique des tiges (PLC_{stem} ; %) en fonction du temps, illustrée pour l'espèce *Eperua grandiflora*, à l'aide de la cinétique du potentiel hydrique (P_{md}) et des courbes de vulnérabilité du xylème des tiges. Chaque point représente une campagne de mesure de P_{md}. La ligne pointillée représente un modèle polynomial du troisième ordre appliqué aux données. Les lignes tiretées permettent de déterminer le temps jusqu'au potentiel létal à partir du PLC seuil pour la survie.

2.8. Temps jusqu'au potentiel létal et temps de dessiccation

Le temps pour que le potentiel hydrique des plants atteigne leur P_{leth} (P_{leth}_Time) a été estimé à partir du suivi du PLC des tiges des plants du traitement XDRY (voir Fig. 8 et le Chapitre V). Le temps jusqu'à dessication (Blackman *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017) a été estimé pour chaque espèce comme la différence entre P_{close}_time et P_{leth}_time (Blackman *et al.*, 2016).

2.9. Marges de sécurité et segmentation de vulnérabilité hydraulique

Plusieurs marges de sécurité hydraulique (HSM ; MPa) ont été estimées, car elles permettent d'estimer le degré de sécurité hydraulique des plants. Les HSM ont été estimée d'après la différence entre P_{tlp} ou P_{close} et les différents seuils d'embolie ($P12_{leaf}$, $P50_{leaf}$, $P88_{leaf}$, $P12_{stem}$, $P50_{stem}$ et $P88_{stem}$; Meinzer *et al.*, 2009 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017). La détermination d'un potentiel létal spécifique nous permet de définir des marges de sécurité hydraulique plus mécanistes liées au seuil de mortalité pour chaque espèce.

Les marges de sécurité entre P_{md} pour les plants du traitement WET en début d'expérimentation et P_{tlp} ou P_{close} (SM_{leaf}_P_{tlp} et SM_{leaf}_P_{close} ; MPa) ont aussi été estimées afin d'appréhender le comportement stomatique au maximum solaire. Les HSM calculées avec P_{close} ont

été préférées à celles calculées avec P_{tlp} du fait que ce trait décrit plus mécanistiquement le potentiel hydrique de fermeture stomatique. Le degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Seg_{P50} ; MPa) a été estimé comme la différence entre $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$. Le critère choisi pour déterminer si les espèces sont positivement segmentées ou non est l'intervalle de confiance à 95% autour de la moyenne de Seg_{P50} (voir Duursma & Choat 2017 ; Levionnois *et al.*, 2020a) : s'il ne chevauche pas 0, avec $P50_{leaf} > P50_{stem}$, alors les espèces sont positivement segmentées. S'il chevauche 0, elles ne le sont pas.

2.10. Note sur les différentes méthodes de la détermination du potentiel hydrique

Au cours de cette expérimentation, plusieurs méthodes de détermination du potentiel hydrique ont été utilisées.

(i) Le suivi dans le temps du potentiel hydrique foliaire (P_{md}) ainsi que le potentiel hydrique au stade SW pour la détermination de P_{leth} ont été réalisés avec les psychromètres de feuille ('*leaf cutter psychrometers*' 76-1.5VC ; JRD Merill, USA) connectés à un PSYPRO (Wescor, USA).

(ii) Lors de l'échantillonnage destructif ainsi que pour la réalisation des courbes de vulnérabilité des tiges (sur des feuilles préalablement équilibrées), le potentiel hydrique a été déterminé au laboratoire avec la chambre à pression (1505D-EXP, PMS).

(iii) Le potentiel hydrique pour la réalisation des courbes de vulnérabilité des feuilles a été mesuré en continu avec des psychromètres automatiques des tiges (PSY1, stem psychrometer, ICT International, Armidale, NSW, Australia).

(iv) Enfin, le potentiel hydrique foliaire de perte de turgescence a été estimé à la suite d'une mesure de l'osmolalité des feuilles avec un osmomètre (VAPRO, Wescor).

La multiplication des méthodes de mesure peut causer des différences dans les résultats obtenus. Cependant, chaque méthode comporte ses avantages et ses inconvénients que l'on peut discuter. La méthode par la chambre à pression est certainement la méthode la plus couramment utilisée qui fait figure de référence. Cependant, les psychromètres de feuille sont moins destructifs (un disque de feuille au lieu d'une feuille entière) et très pratiques pour réaliser un grand nombre de mesures en peu de temps si l'on en a beaucoup à disposition. Mais leur manque de précision aux potentiels hydriques peu négatifs, demande une forte réplication. Nous avons choisi de prioriser la mesure d'un maximum de plants à chaque campagne (n = 10) en utilisant un capteur par plant au lieu de maximiser le nombre de capteurs par plant. Dans cette étude, j'ai comparé les potentiels hydriques obtenus à destruction entre la méthode à la chambre à pression et la méthode psychrométrique et réalisé des courbes de conversion pour chaque espèce, les potentiels hydriques foliaires mesurés par

psychrométrie étant bien reliés ($0.73 < r^2 < 0.97$) et généralement plus négatifs que ceux mesurés à la chambre à pression (Fig. 10). Ceci pourrait être dû d'une part à la méthode en elle-même mais aussi à un gradient de potentiels sur des feuilles transpirantes (ou pas parfaitement équilibrées). En effet, le potentiel hydrique mesuré à la chambre à pression est celui du pétiole qui prend en compte la feuille entière, alors que celui mesuré avec les psychromètres représente des disques du limbe. Les valeurs de potentiels hydriques mesurés par méthode psychrométrique rapportés dans cette thèse sont ceux obtenus après conversion en utilisant les courbes de conversion spécifiques.

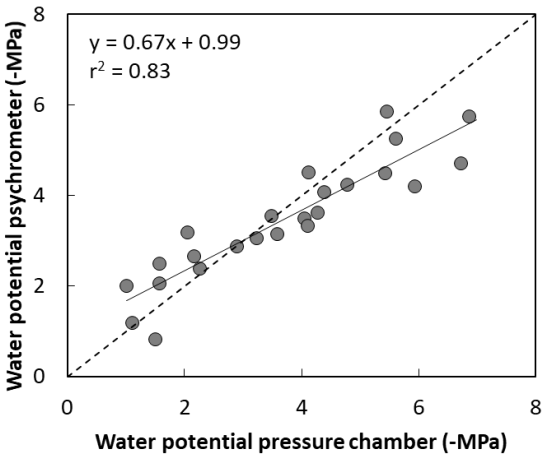


Figure 10 : Relation entre le potentiel hydrique foliaire (-MPa) mesuré par méthode psychrométrique avec des psychromètres de feuille et avec la chambre à pression chez *Recordoxylon speciosum*. Un point représente un plant. La droite de régression, son équation, ainsi que le r^2 correspondant sont montrés. La droite en tirets représente la ligne 1:1.

Le suivi du potentiel hydrique avec les psychromètres de tige (PSY1, stem psychrometer, ICT International, Armidale, NSW, Australia) a aussi été validé de nombreuses fois pour monitorer le potentiel hydrique des feuilles depuis l'apparition de la technique optique (Brodribb *et al.*, 2016ab). L'estimation du potentiel hydrique foliaire de perte de turgescence à la suite de la conversion du potentiel osmotique à pleine turgescence, obtenu après détermination de l'osmolalité des feuilles, a d'abord été validée par Bartlett *et al.*, (2012) puis par Maréchaux *et al.*, (2016) sur des arbres de forêt tropicale humide de Guyane, mais pas sur des jeunes plants en serre comme dans mon expérimentation. On peut cependant estimer que cette méthode devrait permettre d'estimer convenablement P_{tlp} par rapport à la méthode des courbes pression-volume. En conclusion, les différentes mesures utilisées pour la détermination des différents potentiels hydriques semblent être en accord. Cela me permet de laisser de côté les considérations purement méthodologiques liées à cette mesure pour la suite de ces chapitres et d'interpréter mes résultats d'un point de vue biologique,

même si je suis conscient des précautions que je dois prendre quand j'interprète des données issues de méthodes différentes.

2.11. Conductance stomatique et transpiration

La conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s ; mmol m^{-2} s^{-1}) a été mesurée avec un poromètre (AP4 Porometer, Delta-T Devices) lors de journées ensoleillées entre 08:00 et 11:00 sur la face abaxiale d'une feuille nouvellement mature par plant et ce sur 3 à 28 plantules par traitement. Dans quelques rares cas, des donnés n'étaient disponibles que pour deux plants, mais sur l'ensemble des campagnes, il y avait en moyenne des données pour 8 plants par campagne. La fréquence de mesure était d'abord hebdomadaire afin de saisir au mieux les variations de g_s lors de la fermeture stomatique. Ensuite, elle était bimensuelle pour les plants XDRY jusqu'à ce que g_s ne puisse plus être déterminé, ou mensuelle pour les plants WET et DRY jusqu'à la fin de l'expérimentation. L'analyseur ayant une limite de détection de 5 mmol m^{-2} s^{-1}, certains plant ne montraient aucune conductance stomatique, en particulier dans les traitements DRY et XDRY. Pour ces plants, afin de faire au mieux pour garder un nombre identique de mesures entre les différents traitements ou espèces, une valeur comprise entre 0 et 5 mmol m^{-2} s^{-1} leur a été attribuée aléatoirement en utilisant la fonction *RAND()* dans *Microsoft Excel*. Pour chaque mesure, l'évapotranspiration (E ; mmol m^{-2} s^{-1} kPa) a été calculée telle que :

$$E = g_s \frac{VPD}{P_{atm}} \qquad \text{(Equ. 8)}$$

où E représente la quantité d'eau transpirée par unité de surface foliaire (mmol m^{-2} s^{-1}), g_s la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (mmol m^{-2} s^{-1}), VPD le déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (*vapor pressure deficit* ; kPa) et Patm la pression atmosphérique (kPa). La conductance stomatique maximale (g_{smax}) et la transpiration maximale (E_{max}) ont été déterminées comme la moyenne des 10 mesures les plus fortes réalisées tout au long de l'expérimentation sur des plants du traitement WET, en excluant les '*outliers*' (souvent des valeurs extrêmement élevées).

Le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close}, MPa), correspondant à 90% de perte d'évapotranspiration, a été déterminé à partir de la relation entre E et P_{md}, en appliquant un modèle sigmoïdal aux données (voir Fig. A1 et A2 en Annexes du Chapitre III). La mesure de P_{md} et de g_s n'étant pas réalisée au même moment de la journée, il est possible que P_{close} soit alors sous-estimé, le P_{md} mesuré étant généralement plus négatif qu'à l'heure de mesure de g_s et de E. On peut cependant faire l'hypothèse qu'au fur et à mesure de la déshydratation, les différences horaires entre potentiels hydriques deviennent minimes du fait de la fermeture stomatique. C'est pourquoi j'ai décidé d'utiliser

P_{close}, correspondant à 90% de perte de E, mais de ne pas utiliser le potentiel hydrique de perte de 50% de E. Un modèle exponentiel a aussi été appliqué aux données et a donné le même résultat que la fonction sigmoïdale.

2.12. Variations de la transpiration et temps jusqu'à fermeture stomatique

Pour chaque campagne de mesure de la transpiration (E), le pourcentage de variation de E des plants des traitements DRY et XDRY par rapport aux plants du traitement WET a été calculé (E relative to WET ; % ; Fig. 11). Pour les plants du traitement DRY, la dernière campagne de mesure de E a été retenue pour quantifier l'effet d'une sécheresse longue et modérée sur E (varE ; %). Le temps jusqu'à fermeture stomatique (P_{close}_Time ; semaines) a été estimé à partir du suivi de la transpiration des plants du traitement XDRY par rapport aux plants du traitement WET. Pour chaque espèce, un modèle polynomial du second ou troisième ordre a été appliqué aux données ($0.86 > r^2 > 1$), sauf pour *Recordoxylon speciosum* (modèle exponentiel ; $r^2 = 0.96$) afin de déterminer le temps pour atteindre 10% de la transpiration par rapport aux plants soumis au traitement WET. Les campagnes de mesures postérieures au début de l'échantillonnage destructif des plants du traitement XDRY, défini comme le temps moyen jusqu'à destruction des 10 premiers plants, ont été retirées de cette analyse. En effet, sur la population de plants du traitement XDRY, si l'on retire systématiquement les plants détruits il ne reste que les plants les moins sensibles à la sécheresse et la transpiration moyenne est surestimée (voir Chapitre V).

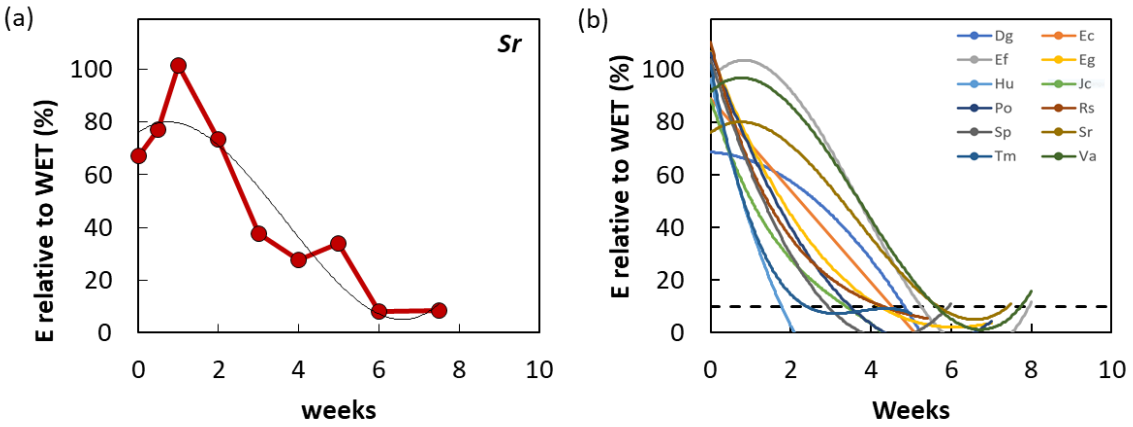


Figure 11 : Evolution de la transpiration (E relative to WET ; %) des plants du traitement XDRY par rapport aux plants du traitement WET en fonction du temps. Illustration des résultats obtenus pour *Sextonia rubra* (a) et pour l'ensemble des 12 espèces étudiées (b). Chaque point représente une campagne de mesure de E, avec 5 à 18 individus mesurés par campagne. Les courbes de tendance représentent un modèle polynomial du deuxième ou troisième ordre appliqué aux données.

2.13. Teneur en eau du sol entraînant la fermeture stomatique

La sensibilité de la conductance stomatique aux variations de la disponibilité en eau du sol a été estimée en analysant les variations de g_s à l'échelle du plant tout au long des traitements relativement à la valeur de départ. Pour chaque campagne de mesure de g_s, les pots ont été pesés et la disponibilité en eau du sol a été estimée en calculant le pourcentage de perte de masse relative (PMR ; %) par rapport à la masse initiale de chaque pot en début d'expérience, tous les pots ayant plus ou moins la même masse initiale (26.1 ± 0.0 kg), en analysant tous les traitements confondus pour couvrir la plus large gamme de PMR possible. La valeur de PMR entraînant 90% de perte de g_s a été déterminée en appliquant aux données une fonction polynomiale de régression locale sur les plants mesurés en début d'expérience puis encore au moins 2 fois lors des traitements avec des mesures simultanées de g_s et de masse de pots. Ces conditions étaient réunies pour un total de 6 à 11 plants par espèce. Les valeurs de PMR à 12 et 50% de perte de conductance stomatique n'ont pas été extraites du fait du peu de points de mesure dans la gamme de faibles PMR et du fait de la variabilité observée de la forme possible de la relation entre le pourcentage de perte de g_s et PMR (voir Chapitre V).

2.14. Conductance foliaire minimum

La conductance foliaire minimum, ou conductance épidermique résiduelle (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}), a été mesurée sur une feuille intacte nouvellement mature par plant, sur 10 plants du traitement WET. Les feuilles ont été échantillonnées tôt le matin, chacune mise dans un sachet plastique « fraicheur » et ramenée au laboratoire dans une glacière. Chaque pétiole a été immédiatement scellé avec du vernis afin de limiter les pertes en eau du limbe. La masse puis la surface ont été déterminées, puis la face abaxiale de la feuille a été exposée à un ventilateur à une température constante proche de 25 °C. Les feuilles ont été pesées régulièrement pendant la déshydratation (AB 204-S, Mettler Toledo), d'abord toutes les 30 min puis à des intervalles plus longs (quelques heures). La température et l'humidité relative ont été enregistrées à chaque pesée afin de déterminer le VPD. La perte de masse a ensuite été tracée en fonction du temps et g_{min} a été calculée à partir de la pente de la relation après fermeture stomatique (Sack & Scoffoni 2011), en prenant en compte la surface foliaire initiale, tel que :

$$g_{min} = pente/(VPD \times 2LA) \qquad \text{(Equ. 9)}$$

avec 2LA, la surface foliaire totale de la feuille ou d'une foliole dans le cas des feuilles composées (deux fois la surface projetée ; cm^2) et VPD, le déficit de pression de vapeur d'eau (kPa).

2.15. Assimilation photosynthétique

L'assimilation photosynthétique nette à lumière saturante (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}) a été mesurée avec un Li-6400 XT (Licor, Lincoln, USA) lors de journées ensoleillées entre 08:00 et 11:00 sur une feuille nouvellement mature par plant et ce sur 10 plants WET et 10 plants DRY par traitement, au début et à la fin de l'expérimentation. A partir de ces valeurs, l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau (WUE ; mmol CO_2 mol^{-1} H_2O) a été estimée tel que :

$$WUE = A_{sat}/g_s \quad \text{(Equ. 10)}$$

avec A_{sat} et g_s mesurés simultanément par le Li-6400. L'efficience photosynthétique d'utilisation de l'azote ('*photosynthetic nitrogen-use efficiency*' ; PNUE ; µmol CO_2 g^{-1} N s^{-1}) a été estimé comme le ratio entre A_{sat} et N_{area}, la teneur surfacique en azote foliaire (g m^{-2}). Pour tester l'effet du traitement DRY sur A_{sat} ($varA_{sat}$; %) et WUE (varWUE ; %), le taux de variation (%) entre le traitement DRY et WET a été calculé.

2.16. Teneur en carbohydrates non-structuraux

Les échantillons pour la détermination de la teneur en carbohydrates non-structuraux (NSC ; mg g^{-1} matière sèche) ont été collectés lors de la destruction des plants, entre 11:00 et 16:00 après le '*morning sugar loading*' (Kingston-Smith *et al.*, 1998 ; Walter *et al.*, 2005). Deux à cinq feuilles représentatives du feuillage du plant, des segments de tige de la partie basal et apicale, et des sous-échantillons de racines pivot et de racines fines, ont été coupées et immédiatement plongés dans de l'azote liquide pour au moins 10 min. Ils ont ensuite été stockés à -18 °C puis lyophilisés à -50 °C pour 48 h et enfin réduits en poudre à l'aide d'un broyeur à billes. Un sous-échantillon d'au moins 40 mg a été envoyé au laboratoire SILVATECH (INRAE Nancy) pour être analysé pour la teneur en amidon et en sucres solubles. Sept plants par traitement ont été échantillonnés au hasard en début d'expérimentation, puis 7 autres plants lors de l'échantillonnage destructif final. Ces derniers ont été sélectionnés en préférant ceux détruits dans un même laps de temps, au sein desquels ont été choisis ceux présentant une homogénéité dans les potentiels hydriques foliaires à destruction.

Il est important de noter que le temps entre le moment où les plants ont commencé à être réarrosés et le moment de l'échantillonnage destructif pour les plants du traitement DRY a varié entre espèces, de 10.1 semaines pour *Vouacapoua americana* jusqu'à 22.7 semaines pour *Eperua grandiflora* (Tableau 3*)*. Au sein d'une même espèce, les plants ayant été détruits au même moment, on ne peut pas séparer l'effet dû à l'espèce de l'effet dû au temps sur la variabilité des valeurs de trait, ce qui pourrait être important en particulier pour les variations des teneurs en NSC. A l'échelle interspécifique, on observe que les taux de variation de la densité du bois de la tige et de la teneur en amidon des feuilles varient en fonction du temps. Cependant, ces relations sont influencées par Eperua grandiflora et Pterocarpus officinalis qui ont passé le plus de temps dans l'expérimentation (Fig. A3 en Annexes du Chapitre V).

Tableau 3 : Temps en semaines entre le premier réarrosage et l'échantillonnage destructif en fin d'expérimentation des plants du traitement WET et DRY.

Species	**Weeks**
Dg	15.8
Ec	17.9
Ef	14.9
Eg	22.7
Hu	16.4
Jc	20.3
Po	20.8
Rs	17.1
Sp	17.1
Sr	18.1
Tm	19.3
Va	10.1

2.17. Effet des traitements sur les teneurs en NSC

Pour chaque traitement de sécheresse (i.e. DRY et XDRY), le taux de variation par rapport à la moyenne des plants du traitement WET a été calculé pour les teneurs en sucres solubles (SS) et en amidon (Starch) pour chaque organe de chaque individu suivant :

$$\text{NSC deviation from control} = \frac{(NSC_{ind} - NSC_{WET})}{NSC_{WET}} \times 100 \qquad \text{(Equ. 11)}$$

où NSC_{ind} la teneur en sucres solubles ou en amidon d'un organe d'un individu soumis au traitement DRY ou XDRY et NSCWET la moyenne de cette teneur pour les plants du traitement WET en fin d'expérimentation. Pour chaque variable/traitement, « NSC deviation from control » est noté varNSCorgane_traitement. Par exemple $varSS_{leaf}$_DRY correspond au pourcentage de variation de SS_{leaf} dans le traitement DRY par rapport à WET (voir Chapitre V).

2.18. Composition isotopique et chimique des feuilles

La composition isotopique du carbone foliaire ($\delta^{13}C$; ‰ ; un proxy de l'efficience d'utilisation de l'eau ; Farquhar *et al.*, 1982 ; Farquhar *et al.*, 1989) a été déterminée sur des feuilles de 7 plants par espèce bien alimentés en eau avant le début des traitements. 8 à 12 feuilles par individu ont été séchées pendant au moins 72h à 60°C et broyées en une poudre fine. Un sous-échantillon d'1 mg de matière sèche a été analysé après combustion avec un spectromètre de masse '*isotope ratio*' (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, German) à la plateforme Silvatech d'INRAE de Nancy. La composition isotopique en carbone a été calculée telle que :

$$\delta^{13}C\,(‰) = \frac{R_{sa} - R_{st}}{R_{st}} \times 100$$

Avec R_{sa} et R_{st} le ratio $^{13}C/^{12}C$ dans l'échantillon et le standard, respectivement.

En amont de la mesure isotopique, les teneurs en azote (N_{mass}) et en carbone (C_{mass}) foliaire (%) ont été déterminées par l'analyseur élémentaire positionné en amont du spectromètre de masse. La concentration en azote par unité de surface foliaire (N_{area} ; g m^{-2}) a été estimée selon le produit de N_{mass} et de LMA.

2.19. Surface d'une feuille

La surface d'une feuille ou d'une foliole dans le cas des feuilles composées (LA ; cm^2) a été considéré comme un trait à part entière et représente une unité fonctionnelle indépendamment de si l'on a à faire à une espèce à feuilles simples ou à feuilles composées (c'est-à-dire la définition morphologique d'une feuille). Le choix des folioles était à l'origine guidé par le protocole de mesure

de g_{min} et l'on pourrait certainement mieux approximer la taille moyenne d'une foliole pour toutes les espèces en mesurant un plus grand nombre de feuilles.

2.20. Masse surfacique des feuilles

La masse surfacique des feuilles (LMA ; *'leaf mass per area'* ; g m^{-2}) a été mesurée lors de l'échantillonnage destructif pour 10 plants du traitement WET et 10 plants du traitement DRY sur une feuille nouvellement mature par plant. Pour chaque feuille, cinq disques de limbe de 8 mm de diamètre ont été prélevés et séchés à 60 °C pendant 72h, puis pesés pour calculer le LMA en divisant la masse sèche par la surface (valeur constante connue) des disques.

2.21. Densité du bois de la tige

Lors de l'échantillonnage destructif, un segment de 2 cm de bois à la base de la tige a été prélevée pour 10 plants du traitement WET et 10 plants du traitement DRY. Ces segments ont été mis à saturation d'eau dans un tube scellé et stockés à 5 °C. Le jour de la mesure, l'écorce et la moelle ont été retirées et le volume saturé a été estimé à l'aide d'un kit de détermination de la densité (Sartorius, Goettingen, Germany), basé sur le principe de déplacement d'eau. Après mesure du volume saturé, les échantillons ont été séchés à 103 °C pendant 72h et la masse sèche a été déterminée. La densité du bois (WSG, *'wood specific gravity'* ; sans unité) a été mesurée en divisant la masse sèche par le volume saturé (Williamson *et al.*, 2010 ; Fortunel *et al.*, 2014).

2.3. Des controverses aux origines méthodologiques

La discipline de l'hydraulique des plantes a été, et est toujours traversée par des controverses majeures, dont une grande partie trouvent leur origine dans des biais méthodologiques. Les arbres transportent de grandes quantités d'eau dans un état métastable sur des dizaines de mètres de hauteur et sont donc à risque de développer de l'embolie. Les méthodologies appliquées échouent parfois à estimer précisément le pourcentage de perte de conductance hydraulique du fait qu'une perturbation ou un endommagement des vaisseaux du xylème est susceptible de causer des évènements de cavitation. La majorité de ces controverses s'articulent autour de la vulnérabilité des arbres à l'embolie : sont-ils très résistants à une diminution du potentiel hydrique, l'embolie ne survenant que lors de sécheresses très intenses, ou subissent-ils régulièrement de forts taux d'embolie et ont la capacité de recouvrir leur fonctionnement à l'échelle d'une journée ?

Les premières courbes de vulnérabilité ont été obtenues avec la technique de '*bench dehydration'* (Sperry *et al.*, 1988), lors de laquelle des plants entiers ou des branches sont déshydratées

en laboratoire, et pour chacun de ces échantillons, le pourcentage de perte de conductance est associé à un potentiel hydrique. Cette technique est généralement fiable (mais voir '*Wheeler effect*' plus bas) et a longtemps représenté le '*golden standard*' mais elle est laborieuse et nécessite un grand nombre d'échantillons. Les courbes obtenues sont généralement sigmoïdales (en « S ») et représentent généralement une grande résistance à l'embolie par rapport au potentiels hydriques que la plante expérimente chaque jour, soulignant le caractère rare de l'embolie et le rôle mécaniste et protecteur de la fermeture stomatique intervenant à des potentiels hydriques moins négatifs (Fig. 12 ; Tyree & Sperry 1989). Le développement de nouvelles méthodes basées sur la centrifugation (Alder *et al.*, 1997) et l'injection d'air (Cochard *et al.*, 1992) ont permis de construire des courbes de vulnérabilité sur un grand nombre d'espèce. Cependant, une partie de ces courbes montrent une très grande vulnérabilité à l'embolie avec une forme exponentielle (en « R »), en particulier pour les espèces à vaisseaux longs, signifiant que de forts niveaux d'embolie se forment dès que le potentiel hydrique diminue en cours de journée. En effet, on trouve dans la littérature une très grande quantité de données rapportant des valeurs de P50 moins négatives que -1 MPa (et parfois même de l'ordre de -0.1 MPa ; Choat *et al.*, 2012), tension qui est largement excédée au maximum solaire même en dehors de périodes de sécheresse du fait de la demande évapotranspirative. Cela voudrait dire que ces espèces ont des marges de sécurité hydraulique négatives et sont constamment exposées à de fort niveaux d'embolie. De même, plusieurs études rapportent des mesures de pourcentage de perte de conductance hydraulique qui varient au cours d'une journée avec des vaisseaux faiblement embolisés le matin, fortement embolisés en milieu de journée, puis de nouveau faiblement embolisés le matin suivant, ce qui suggère un mécanisme de réparation lorsque le xylème est sous tension qui a été nommé '*refilling*' (Holbrook *et al.*, 1999 ; Tyree *et al.*, 1999). On observe aussi des données sur la segmentation de vulnérabilité hydraulique indiquant une forte segmentation négative, c'est-à-dire que les branches sont bien plus vulnérables à l'embolie que les feuilles, ce qui contredit des hypothèses fondatrices du fonctionnement hydraulique des plantes (Tyree & Zimmermann 2002). De plus, un certain nombre d'articles rapportent que la vulnérabilité à l'embolie des branches augmente avec la hauteur de l'arbre (Rowland *et al.*, 2015 ; Olson *et al.*, 2018), ce qui pourrait paraitre contre-intuitif du fait que les branches plus hautes sont exposées à des plus forts gradients de potentiels hydriques.

Plusieurs études ont montré que l'existence d'espèces extrêmement vulnérables à l'embolie était purement artéfactuelle (Cochard *et al.*, 2013 ; Wheeler *et al.*, 2013). La procédure habituelle est de couper les échantillons sous l'eau avant de les mesurer, mais il apparait que couper une branche sous tension peut induire une surestimation du taux d'embolie, et que cette surestimation augmente avec la tension. Ce phénomène a été nommé le '*open-vessel artefact*' ou '*Wheeler effect*'. De ce fait, quel que soit la technique utilisée, des échantillons coupés à différents moments de la journée et donc

à des potentiels hydriques différent, auront des degrés d'embolie différents, mais ne reflétant pas le degré d'embolie natif (Salleo *et al.*, 1996). De même, pour la construction de courbes de vulnérabilité, le taux d'embolie augmente fortement à des potentiels hydriques peu négatifs générant des courbes en R. Cette démonstration a été répliquée dans un grand nombre d'études (Martin-StPaul *et al.*, 2014 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2014) notamment via des techniques non-invasives (Torres-Ruiz *et al.*, 2015 ; Charrier *et al.*, 2016 ; Lamarque *et al.*, 2018 ; Choat *et al.*, 2019). Si plusieurs équipes ont tenté de montrer la validité de ces méthodes jugées biaisées (Sperry *et al.*, 2012 ; Tobin *et al.*, 2013 ; Venturas *et al.*, 2015), leur utilisation est de moins en moins fréquente et les l'hypothèses pensées pour expliquer les résultats biaisés, comme le refilling « miraculeux » du xylème sous tension, sont peu parcimonieuses et ont été fortement mises à mal par la communauté des hydraulicien.ne.s.

Il est maintenant admis qu'un phénomène de '*refilling*' existe chez de nombreuses espèces sous pression positive (Schenk, Jansen & Hölttä 2020) mais l'existence de ce phénomène sous tension est toujours très loin de faire l'objet d'un consensus (Cochard *et al.*, 2019). Une large partie de la communauté semble convaincue et de plus en plus d'études « filtrent » les courbes de vulnérabilité en R pour éviter les biais, notamment les méta-analyses qui sont d'une importance majeure (Bartlett *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017), mais ce n'est pas toujours le cas (Janssen *et al.*, 2020). Certains auteurs de certaines études controversés, par exemple sur la plus grande vulnérabilité à l'embolie des grands arbres (e.g. Rowland *et al.*, 2015) ont cependant remis en question ces résultats (Bittencourt *et al.*, 2020). Quoi qu'il en soit, ce type de données est encore présent dans certaines études, y compris dans les tropiques (De Guzman *et al.*, 2017 ; Powell *et al.*, 2017 ; Santiago *et al.*, 2018 ; Barros *et al.*, 2019 ; Oliveira *et al.*, 2019) et le concept de '*refilling*' est toujours l'objet de nombreuses publications (McCulloh *et al.*, 2015 ; Trifilo *et al.*, 2015 ; Klein *et al.*, 2018 ; McCulloh *et al.*, 2019).

Ces méthodes peuvent toutefois donner des résultats valides si des précautions sont prises lors de la préparation de l'échantillon en prenant compte de la longueur des vaisseaux du xylème (Wheeler *et al.*, 2013 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2015 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2017). Les centrifuges les plus courantes ont un diamètre permettant de mesurer des espèces avec des vaisseaux relativement courts mais échouent à correctement mesurer les espèces à vaisseaux longs. Un prototype d'un diamètre de 1 m, le Cavi1000, a été mis en place à l'UMR BIOGECO et permet de mesurer des espèces à vaisseaux plus longs (e.g. *Quercus* ; Lobo *et al.*, 2018), potentiellement des espèces tropicales à vaisseaux longs. Le développement de méthodes non-invasives est en pleine expansion, comme la microtomographie à rayon X qui est rapidement devenue une référence (Choat *et al.*, 2015 ; Cochard *et al.*, 2015) et la méthode optique (Brodribb et al., 2016ab) qui est de plus en plus utilisée (Skelton *et al.*, 2017a ; Creek *et al.*, 2018 ; Skelton *et al.*, 2018 ; Creek *et al.*, 2020 ; Gauthey *et al.*, 2020 ; Levionnois *et al.*, 2020a). La méthode par centrifugation demandant beaucoup d'investissements un étant relativement

restreinte à un laboratoire fixe, d'autres méthodes sont de plus en plus utilisées. La méthode pneumatique (Pereira *et al.*, 2016) permet de mesurer un grand nombre d'échantillons de manière simple et peu coûteuse, et a permis l'augmentation très forte de la quantité de données de résistance à l'embolie d'espèces amazonienne ces dernières années (Brum *et al.*, 2018a ; Oliveira *et al.*, 2019 ; Barros *et al.*, 2019 ; Bittencourt *et al.*, 2020 ; Fontes *et al.*, 2020). Cette technique a positivement été évaluée pour des espèces à vaisseaux relativement courts (Zhang *et al.*, 2018) mais ne semble pas toujours adapté pour des espèces à vaisseaux longs et peut donner des résultats inconsistantes avec les méthodes de référence (Sergent *et al.*, 2020). Cela amène à questionner la validité d'un certain nombre de mesures, notamment celles ayant donné des courbes en R et réalisées pour la plupart sur des espèces de forêt tropicale humide dont une certaine fraction avec de long vaisseaux. Presque toutes les méthodes employées ne semblent donc pas immunes à la production de données biaisées et requièrent un certain niveau d'expertise. Cela souligne que le paradigme à adopter devrait être celui de la faible vulnérabilité à l'embolie et du caractère rare des phénomènes d'embolie, et que des courbes de vulnérabilité exponentielles en R devraient être considérées comme invalides (Cochard *et al.*, 2013 ; Delzon & Cochard 2013).

Ma thèse n'a pas vocation à développer ou à tester l'efficacité des différentes méthodologies existantes. Cependant, j'ai dû en utiliser plusieurs et étant donné leur importance dans le domaine, j'ai dû prendre en compte ces considérations méthodologiques, de la construction des courbes de vulnérabilité jusqu'à l'interprétation des résultats et à la lecture critique de la littérature.

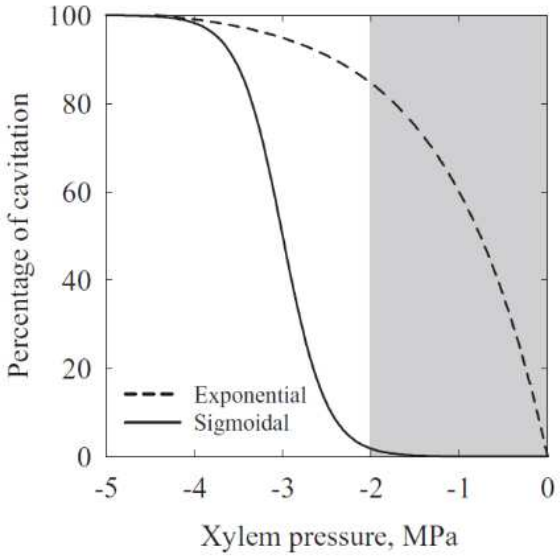


Figure 12 : Représentation schématique de courbes de vulnérabilité à l'embolie de forme sigmoïdale (en « S ») et exponentielle (en « R »). La courbe en S indique une large gamme de potentiels hydriques sans développement d'embolie (zone grisée), alors que le taux d'embolie augmente fortement à des potentiels hydriques peu négatifs. Extrait de Cochard *et al.*, (2013).

2.4. Analyses statistiques

Les différences interspécifiques de valeurs de traits ont été testées avec des ANOVA à un facteur, avec 'espèce' comme facteur, si et seulement si le nombre d'observations par espèce était supérieur ou égal à 5. Pour certains traits pour lesquels d'autres facteurs rentrent en compte (i.e. les facteurs 'organe' ou 'traitement'), les différences interspécifiques ont été testées avec des ANOVA à deux facteurs, avec 'espèce' et 'traitement' ou 'espèce' et 'organe' comme facteurs.

Pour certains traits comme P_{close} ou $P50_{stem}$, la valeur moyenne spécifique a été déterminée en construisant des courbes nécessitant de nombreux points de mesure correspondant chacun à un plant. Pour ces traits, la moyenne spécifique n'a donc pas été calculée à partir de valeurs obtenues à l'échelle des individus. Pour ces traits, les différences interspécifiques ont été évaluées en tenant compte de l'intervalle de confiance à 95% autour de la moyenne, c.à.d. que deux espèces avec des intervalles de confiances qui ne se chevauchent pas sont considérées comme ayant des valeurs de traits significativement différentes (Choat & Duursma 2017).

Pour certains traits estimés selon des différences de valeurs moyennes entre traits (e.g. HSM), il n'est pas possible d'évaluer statistiquement les différences interspécifiques. Cependant, l'amplitude de variations, leur valeur absolue et leur signification d'un point de vue du fonctionnement des espèces sont discutées.

Les différences entre traits pris deux à deux, par exemple entre traitements pour une même campagne (e.g. E) ou entre deux organes (e.g. Starch) ont été testées avec des tests de Student (ajustés en fonction de l'homoscédasticité des séries de données) ou de Mann-Whitney-Wilcoxon en fonction de la normalité des données.

Les relations deux à deux entre traits ont été d'abord explorées *via* des diagrammes de corrélation de Pearson du package *corrplot* puis testées en utilisant des régressions orthogonales (SMA) avec le package *smatr* dans R (Warton *et al.*, 2012). Pour certains traits (e.g. les teneurs en sucres solubles entre organes), un paramètre supplémentaire testant si la pente est différente ou non de 1 a été utilisé (la relation est isométrique si la pente n'est pas différente de 1). La conservation du rang des espèces entre les traitements WET et DRY pour P_{tlp} et WSG a été testée en calculant le coefficient de corrélation de Kendall (τ). Pour tester les différences de WSG entre les plants du traitement WET et du traitement DRY, une autre approche a été utilisée. En effet, le WSG mesuré correspond à la moyenne de WSG du bois formé avant et après les traitements et l'effet de l'ontogénie sur WSG dû à la croissance en diamètre peut potentiellement occulter l'effet de la sécheresse sur la variabilité de WSG, en particulier par ce que les plants du traitement DRY ont une croissance réduite par rapport à ceux du traitement WET. Pour séparer ces effets, une analyse par la méthode des moindres carrés a été réalisée, dans laquelle la densité du bois formé lors des traitements est estimée

pour chaque traitement en tenant compte du taux de croissance en diamètre des plants et de la densité mesurée, sous l'hypothèse que le WSG est similaire entre traitements au début de l'expérimentation. La plasticité du LMA entre les plants des traitements WET et DRY n'a pas été rapportée car il n'était pas certain que toutes les espèces aient produit de nouvelles feuilles lors du traitement DRY. De ce fait, le LMA a pu être mesuré sur des feuilles de plants du traitement DRY ayant été mises en place avant une diminution de la teneur en eau du sol. On sait cependant qu'a priori le LMA ne varie pas en réponse à la sécheresse en forêt tropicale humide et n'est donc pas un trait qui peut être utilisé pour caractériser cette réponse (Binks *et al.*, 2016b ; Marechaux *et al.*, 2017 ; Maréchaux *et al.*, 2019). Pour certaines corrélations, il arrive qu'une espèce s'écarte de la tendance formée par les autres espèces. Dans ce cas-là, j'ai retiré l'espèce de l'analyse en faisant l'hypothèse que des associations particulières de traits peuvent révéler le comportement singulier d'une espèce.

Des analyses multivariées ont aussi été réalisées sous la forme d'analyses en composante principale (ACP) à l'aide des packages *FactoMineR* et *factoextra*. Certains traits mathématiquement auto-corrélés ou redondants ont été retirés de l'analyse, par exemple les variables relatives à P50 ont été préférées à P12 et P88. D'autres variables ont été conservées dans l'ACP en tant que variables quantitatives supplémentaires, comme les HSM calculées à partir de traits déjà présents dans l'ACP (e.g. P50).

Dans tous les chapitres, le seuil de significativité considéré est $p < 0.05$. Le coefficient de détermination est noté « r^2 ».

CHAPITRE III

Variabilité interspécifique de la séquence de potentiels hydriques au cours d'une sécheresse chez de jeunes arbres de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide

1. INTRODUCTION

La résistance à la sécheresse est déterminée par de multiples traits, qui caractérisent des mécanismes fonctionnant en synergie ou de manière séquentielle (Pivovaroff *et al.*, 2016 ; Choat *et al.*, 2018). La compréhension des relations entre ces mécanismes est de mieux en mieux connue à l'échelle globale (Bartlett *et al.*, 2016). Cependant, un certain nombre de controverses subsistent quant à la coordination des mécanismes clés impliqués dans la réponse et la résistance à la sécheresse, ce qui est particulièrement vrai pour des espèces d'arbres de forêt tropicale humide, notamment en Amazonie où le peu de données disponibles limite notre compréhension du fonctionnement et de la vulnérabilité des espèces (Rowland *et al.*, 2015 ; Powell *et al.*, 2017 ; Torres-Ruiz *et al.*, 2016). De plus, une faille majeure dans les connaissances actuelles est la capacité à caractériser le degré de vulnérabilité des espèces de forêt tropicale humide, à savoir de pouvoir prédire par des traits quelles espèces sont et seront potentiellement plus à risque de mortalité en période de sécheresse, comme montré dans d'autres biomes (Anderegg *et al.*, 2016). On peut faire l'hypothèse que de jeunes arbres avec un enracinement superficiel et donc exposés à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche ont des caractéristiques leur permettant de survivre à ces contraintes, ce qui a pour conséquence de permettre la régénération des peuplements. On peut aussi faire l'hypothèse de l'existence de fortes différences interspécifiques avec des espèces exprimant des valeurs de traits contrastées, potentiellement liées à des degrés divers de résistance à la sécheresse. Tout au long de ce chapitre, je discuterai principalement de la variabilité interspécifique du fonctionnement des espèces. J'aborderai cependant à plusieurs reprises également la question de la variabilité intraspécifique. Je préciserai alors l'échelle à laquelle je me place. Dans ce chapitre, je détermine quelle est la séquence de potentiels hydriques observée chez de jeunes plants en serre lors d'une période de dessèchement et les corrélations entre ces différents potentiels à l'échelle interspécifique. Plus spécifiquement, je tente de répondre aux questions suivantes :

- La fermeture stomatique est-elle une conséquence de la perte de turgescence des cellules des feuilles ?
- Quelle est l'amplitude des marges de sécurité hydrauliques entre le potentiel de fermeture stomatique et les différents seuils d'embolie des feuilles et des tiges ?
- Quel est le degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique et quels en sont les déterminants ?
- Quel pourcentage d'embolie dans les feuilles et les tiges correspond au potentiel hydrique seuil pour la survie et peut-on le prédire à partir d'autre traits ?

Tableau 1 : Liste des traits utilisés dans ce chapitre.

Abbreviation	Unit	Trait
$P12_{leaf}$	Mpa	Water potential at 12% of leaf embolism
$P50_{leaf}$	Mpa	Water potential at 50% of leaf embolism
$P88_{leaf}$	Mpa	Water potential at 88% of leaf embolism
$P12_{stem}$	Mpa	Water potential at 12% of stem embolism
$P50_{stem}$	Mpa	Water potential at 50% of stem embolism
$P88_{stem}$	Mpa	Water potential at 88% of stem embolism
$a_{x,Pclose}$	% 10^{-2} Mpa^{-1}	Slope of the decrease of transpiration as a function of P_{md}
$a_{x,P50leaf}$	% Mpa^{-1}	Slope of the leaf vulnerability curve
$a_{x,P50stem}$	% Mpa^{-1}	Slope of the stem vulnerability curve
P_{tlp}	Mpa	Turgor loss point
P_{close}	Mpa	Water potential at stomatal closure
P_{md}	Mpa	Midday water potential
P_{md}_SW	Mpa	Water potential of severely wilted plants
Mortality	%	Percent mortality of Severely wilted plants
P_{leth}	Mpa	Water potential associated with 50% mortality
PLC at P_{leth}	%	Percent loss of leaf or stem hydraulic conductance due to embolism at P_{leth}
P_{tlp}-P_{close}	MPa	Difference between P_{tlp} and P_{close}
SM_{leaf}_P_{tlp}	MPa	Safety margin between P_{md} and P_{tlp}
SM_{leaf}_P_{close}	MPa	Safety margin between P_{md} and P_{close}
$HSM_{PtlpPxleaf}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{tlp} and $P12_{leaf}$, $P50_{leaf}$ or $P88_{leaf}$
$HSM_{PclosePxleaf}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{close} and $P12_{leaf}$, $P50l_{eaf}$ or $P88_{leaf}$
$HSM_{PtlpPxstem}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{tlp} and $P12_{stem}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ or P_{leth}
$HSM_{PclosePxstem}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{close} and $P12_{stem}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ or P_{leth}
Seg_{P50}	MPa	Index of vulnerability segmentation between $P50_{leaf}$ and $P50_{stem}$

2. RESULTATS

2.1. Potentiel hydrique foliaire au maximum solaire, potentiel hydrique au point de perte de turgescence et potentiel hydrique de fermeture stomatique

Le potentiel hydrique au maximum solaire (P_{md}) varie de -1.3 à -2.9 MPa entre les 12 espèces étudiées ($p < 0.001$; Fig. 1). Le potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence (P_{tlp}) varie de -1.5 à -2.2 MPa ($p < 0.001$), pour une moyenne de -1.8 ± 0.1 MPa. Le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; potentiel hydrique causant 90% de perte de transpiration) varie de -1.7 à -4.0 MPa, soit trois fois plus que P_{tlp}, pour une moyenne de -2.5 ± 0.2 MPa et la pente de la courbe de fermeture stomatique ($a_{x,Pclose}$) varie de -0.2 à -0.5 MPa^{-1} entre espèces, pour une moyenne de -0.4 ± 0.0 MPa^{-1} (Fig. 2a ; Tableau A1). P_{tlp} et P_{close} sont significativement corrélés ($r^2 = 0.50$; $p = 0.010$; Fig. 2b) ; cependant, d'après le chevauchement ou non des intervalles de confiance à 95%, P_{close} est toujours inférieur ou égal à P_{tlp}, avec P_{close} significativement plus négatif que P_{tlp} pour 8 espèces et équivalent à P_{tlp} pour 4 espèces (*Dg, Hu, Sp, Sr* ; Fig. 2). Toutes les moyennes spécifique de valeurs de traits sont résumées dans les tableaux Tableau A1 à A5 en Annexes.

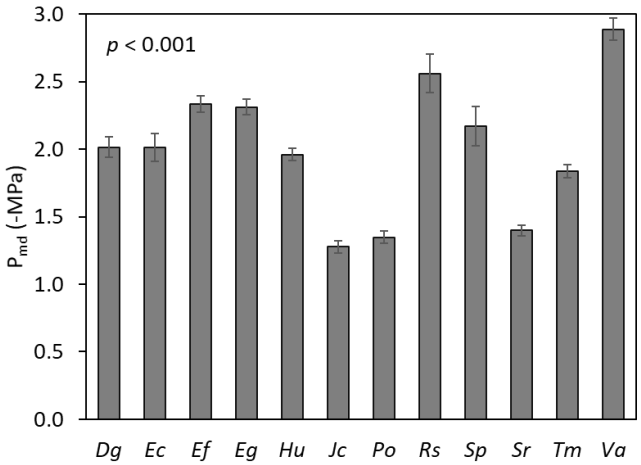


Figure 1 : Moyennes spécifiques du potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) pour les 12 espèces étudiées. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques ont été testées à l'aide d'une ANOVA.

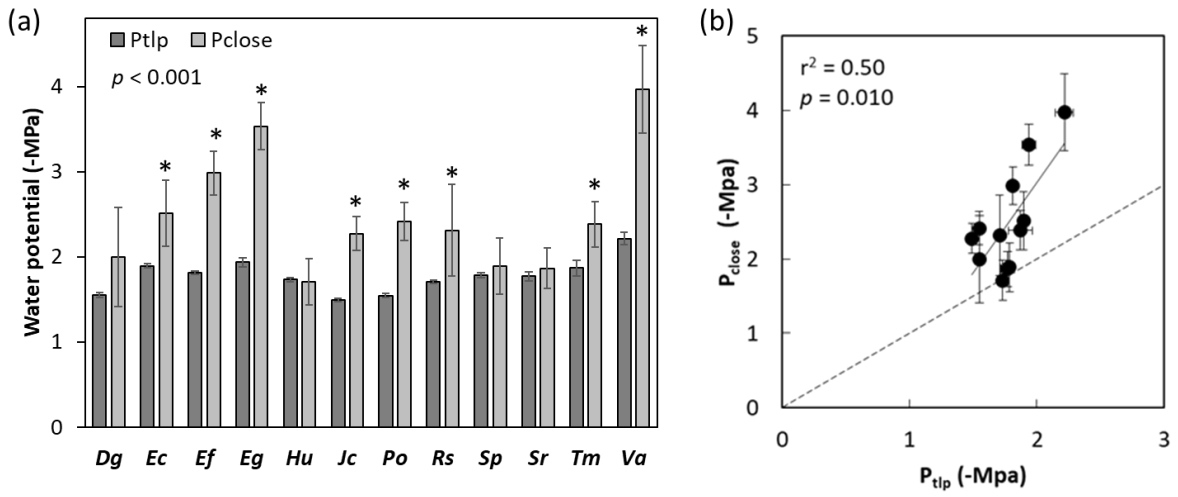


Figure 2 : (a) Moyennes spécifiques du potentiel hydrique foliaire de perte de turgescence (P_{tlp} ; MPa) et de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et (b) relation entre P_{tlp} et P_{close}. Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur indiquent l'erreur type. La ligne pointillée à droite correspond à la ligne 1:1. La droite de régression indique une relation significative ($p < 0.05$).

2.2. Résistance à l'embolie des feuilles et des tiges

On observe une importante variabilité interspécifique dans la résistance à l'embolie des feuilles et des tiges, avec des potentiels critiques variant presque du simple au triple entre les 12 espèces étudiées (Fig. 3). Le potentiel hydrique induisant le début de l'embolie dans les feuilles ($P12_{leaf}$) varie de -0.9 à -2.6 MPa, le potentiel hydrique induisant 50% d'embolie dans les feuilles ($P50_{leaf}$) varie de -1.3 à -3.2 MPa, et le potentiel hydrique induisant 88% d'embolie dans les feuilles ($P88_{leaf}$) varie de -1.6 à -3.8 MPa. La pente de la courbe de vulnérabilité des feuilles ($ax,_{leaf}$) varie de 62 à 243 MPa^{-1} (Fig. 3a ; Tableau A2).

Le potentiel hydrique induisant le début de l'embolie dans les tiges ($P12_{stem}$) varie de -0.8 à -3.0 MPa entre les 12 espèces, le potentiel hydrique induisant 50% d'embolie dans les tiges ($P50_{stem}$) varie de -2.0 à -4.9 MPa, et le potentiel hydrique induisant 88% d'embolie dans les tiges ($P88_{stem}$) varie de -3.1 à -6.1 MPa. La pente de la courbe de vulnérabilité des tiges ($ax,_{stem}$) varie de 18 à 109 MPa^{-1} entre espèces (Fig. 3a ; Tableau A2). La variabilité interspécifique est plus forte pour $P88_{stem}$ du fait des différences de pente entre espèces, surtout pour les tiges avec une distribution bimodale des valeurs (voir Fig. 13).

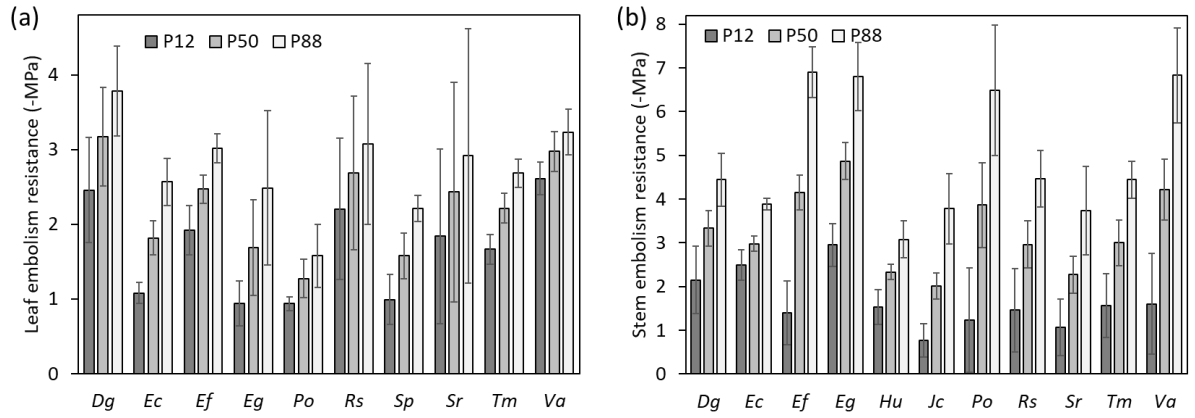


Figure 3 : Moyennes spécifiques des différents seuils de résistance à l'embolie (P12, P50, P88 ; MPa) dans (a) les feuilles et (b) les tiges. Les barres d'erreur indiquent l'erreur type. Les courbes de vulnérabilité établies pour chaque espèce sont disponibles en annexes.

2.3. Comportement stomatique et seuils d'embolie au maximum solaire

La marge de sécurité entre P_{md} et P_{tlp} ($SM_{leaf}_P_{tlp}$) varie de -0.9 à 0.4 MPa entre espèces. P_{md} est plus négatif ou égal à P_{tlp} pour 9 espèces ($SM_{leaf}_P_{tlp} \leq 0$), qui dépassent donc leur point de perte de turgescence au maximum solaire, et moins négatif pour 3 espèces dont le potentiel hydrique ne dépasse pas leur P_{tlp} (Tableau A1). La marge de sécurité entre P_{md} et P_{close} ($SM_{leaf}_P_{close}$) varie de -0.3 à 1.2 MPa entre espèces. P_{md} est moins négatif ou égal à P_{close} pour 8 espèces. Cela suggère que ces espèces ne fermeraient pas leurs stomates au maximum solaire. P_{md} est plus négatif pour 4 espèces, suggérant que ces espèces fermeraient leurs stomates au maximum solaire (*Dg, Hu, Rs, Sp* ; Tableau A1). Il y a une relation positive entre P_{md} et P_{tlp} (p = 0.011 ; r^2= 0.50 ; Fig. 4a), et entre P_{md} et P_{close} (p = 0.041 ; r^2 = 0.35 ; Fig. 4b) : les espèces avec un P_{tlp} et un P_{close} plus négatif ont aussi un P_{md} plus négatif.

Les variations de P_{md} entre espèces ne sont pas reliées à celles de $P50_{leaf}$ (p = 0.19), ni de $P50_{stem}$ (p = 0.067 ; Fig. 5). La relation devient toutefois significative entre P_{md} et $P50_{stem}$ si l'on écarte *Pterocarpus officinalis* de l'analyse (point gris ; qui conserve un P_{md} peu négatif malgré un $P50_{stem}$ relativement négatif ; r^2 = 0.55, p = 0.014). Toutes les espèces ont un P_{md} strictement moins négatif que $P50_{stem}$, sauf *Recordoxylon speciosum* avec un P_{md} équivalent à $P50_{stem}$ (Fig. 5b). Seulement 3 espèces ont un P_{md} strictement moins négatif que $P50_{leaf}$ (*Dg, Sr, Tm*). Les autres ont un P_{md} équivalent à $P50_{leaf}$, sauf *Eperua grandiflora* avec un P_{md} légèrement plus négatif que $P50_{leaf}$ (Fig. 5a).

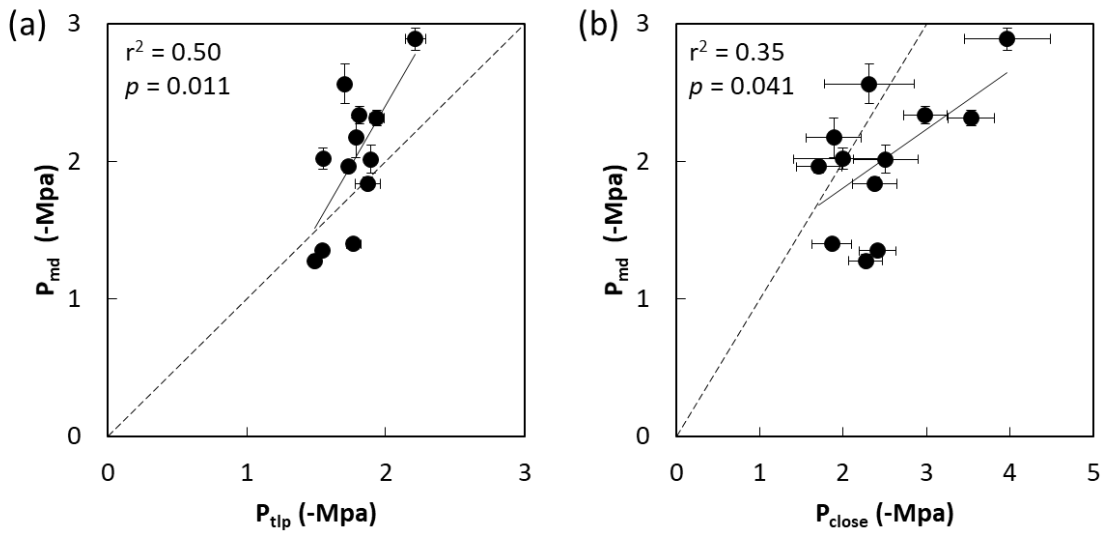


Figure 4 : Relations entre le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) et (a) le potentiel hydrique de perte de turgescence (P_{tlp} ; MPa) ou (b) le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et les lignes pointillées représentent la ligne 1:1. La droite de régression indique une relation significative ($p < 0.05$).

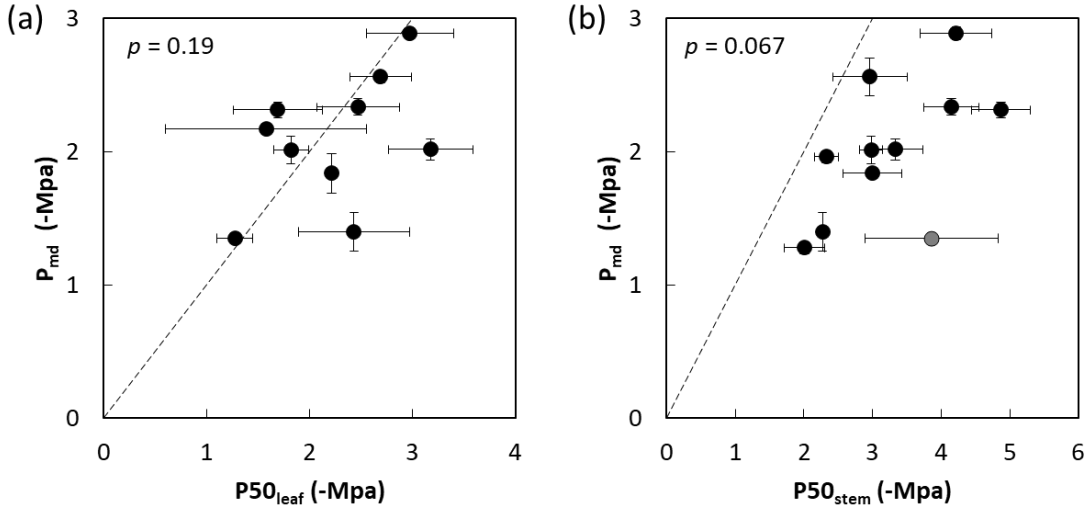


Figure 5 : Relations entre le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) et (a) les potentiels hydriques causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa) et (b) les tiges ($P50_{stem}$; MPa). Chaque point représente une espèce. Le point gris en (a) représente *Pterocarpus officinalis*. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et les ligne pointillées représentent la ligne 1:1.

2.4. Marges de sécurité hydrauliques

Dans ce manuscrit, J'ai fait le choix d'utiliser en priorité P_{close} pour estimer les différentes marges de sécurité hydrauliques. En effet, même si P_{tlp} est parfois utilisé comme variable de prédiction de P_{close}, mes données montrent que ce n'est pas une généralité pour les espèces étudiées (Fig. 2). Cependant, toutes les valeurs des HSM sont reportées dans le Tableau A3 et A4.

Dans les feuilles, à l'échelle interspécifique, $P50_{leaf}$ n'est relié ni à P_{tlp} ($p = 0.68$) ni à P_{close} ($p = 0.76$; Fig. 6a-b). Les espèces avec les plus fortes valeurs de $P50_{leaf}$ ont aussi des plus fortes valeurs de $HSM_{PtlpP50leaf}$ ($p < 0.001$; non-montrée), alors que les espèces avec les plus fortes valeurs de P_{close} ont aussi des plus fortes valeurs de $HSM_{PcloseP50leaf}$ ($p = 0.021$; non-montrée). Les espèces dont les stomates se ferment dans une faible gamme de potentiels hydriques ont une plus grande résistance à l'embolie des feuilles ($r^2 = 0.41$; $p < 0.046$; Fig. 6c). La marge de sécurité hydraulique entre Pclose et $P12_{leaf}$ ($HSM_{PcloseP12leaf}$) varie de -2.6 à 0.5 MPa pour une moyenne de -0.9 ± 0.3 MPa. La marge de sécurité hydraulique entre P_{close} et $P50_{leaf}$ ($HSM_{PcloseP50leaf}$) varie de -1.8 à 1.2 MPa pour une moyenne de -0.3 ± 0.3 MPa (Fig. 8). La marge de sécurité hydraulique entre P_{close} et $P88_{leaf}$ (HSMPcloseP8leaf) varie de -1.0 à 1.8 MPa pour une moyenne de 0.2 ± 0.3 MPa. Cela suggère que les feuilles de la majorité des espèces s'embolisent avant fermeture stomatique complète.

Dans la tige, à l'échelle interspécifique, $P50_{stem}$ est positivement relié à P_{close} ($r^2 = 0.68$; $p = 0.001$) mais pas à P_{tlp} ($p = 0.13$; Fig. 7). Les espèces avec les plus fortes valeurs de $P50_{stem}$ ont aussi des plus fortes valeurs de $HSM_{PcloseP50stem}$ ($p < 0.001$; $r^2 = 0.95$; non-montrée). De même, les variations de $HSM_{PcloseP50stem}$ sont reliées à $P50_{stem}$ ($p = 0.030$; $r^2 = 0.42$) mais pas à P_{close} (non-montrée). Il y a une relation telle que plus $P50_{stem}$ est négatif, plus la différence entre P_{tlp} et P_{close} augmente ($p < 0.001$; Fig. 7c). La marge de sécurité hydraulique entre P_{close} et $P12_{stem}$ ($HSM_{PcloseP12stem}$) varie de -2.1 à 0.3 MPa, pour une moyenne de -0.7 ± 0.2 MPa. La marge de sécurité hydraulique entre P_{close} et $P50_{stem}$ ($HSM_{PcloseP50stem}$) varie de -0.3 à 1.8 MPa, pour une moyenne de 1.0 ± 0.2 MPa (Fig. 8). La marge de sécurité hydraulique entre P_{close} et $P88_{stem}$ ($HSM_{PcloseP88stem}$) varie de 1.5 à 4.5 MPa, pour une moyenne de 2.7 ± 0.3 MPa (Tableau A3 et A4).

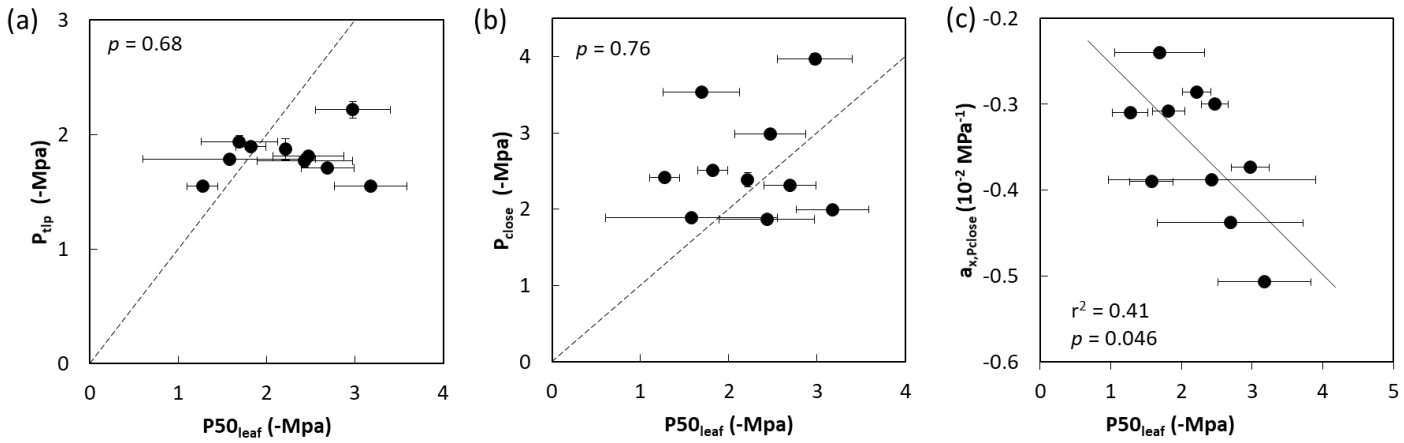


Figure 6 : Relations entre le potentiel hydrique de perte de 50% de la conductance hydraulique du xylème des feuilles ($P50_{leaf}$; MPa) et (a) le potentiel hydrique de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa), (b) le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et (c) la pente de la courbe de fermeture stomatique ($a_{x,Pclose}$; 10^{-2} MPa^{-1}). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et les lignes pointillées représentent la ligne 1:1. La droite de régression indique une relation significative ($p < 0.05$).

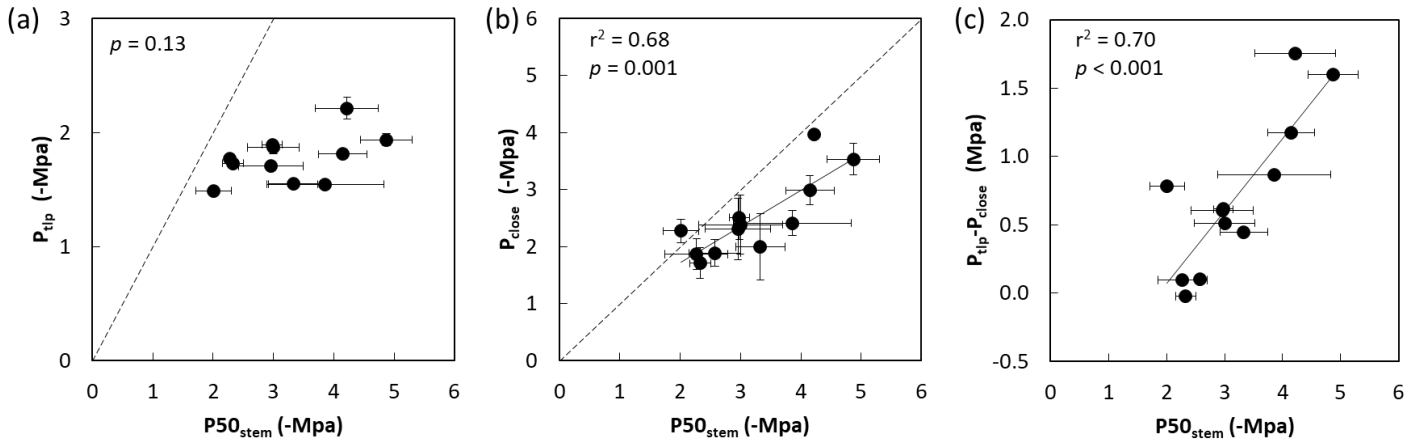


Figure 7 : Relations entre le potentiel hydrique de perte de 50% de la conductance hydraulique du xylème de la tige ($P50_{stem}$; MPa) et (a) le potentiel hydrique de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa), (b) le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa), ainsi que (c) la relation entre la différence entre P_{tlp} et P_{close} et $P50_{stem}$. Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et les lignes pointillées représentent la ligne 1:1. La droite de régression indique une relation significative ($p < 0.05$).

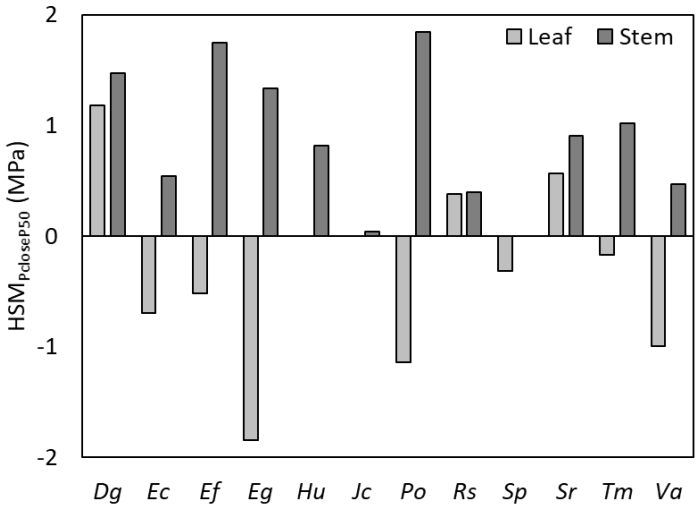


Figure 8 : Marges de sécurité hydrauliques entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et le potentiel hydrique de perte de 50% de la conductance hydraulique du xylème pour les feuilles (gris clair) ou les tiges (gris foncé) ($P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$, respectivement ; MPa).

2.5. Segmentation de la vulnérabilité hydraulique

Le degré de segmentation de vulnérabilité entre $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$ varie de -0.5 à 3.2 MPa, pour une moyenne de 1.0 ± 0.3 MPa (Fig. 9b). Sur les 9 espèces pour lesquelles $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$ sont tous les deux disponibles, 6 sont positivement segmentées ($P50_{stem}$ < $P50_{leaf}$; *Ec*, *Ef*, *Eg*, *Po*, *Tm* et *Va*) et 3 non-segmentées ($P50_{stem}$ = $P50_{leaf}$; *Dg*, *Rs* et *Sr* ; Fig. A2). Il n'y a pas de relation entre $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$ (p = 0.59 ; Figure 9a). Le degré de segmentation hydraulique varie avec $P50_{stem}$ (p = 0.007) et P50l $P50_{leaf}$ eaf (p = 0.030), tel que plus $P50_{stem}$ est négatif et moins $P50_{leaf}$ est négatif, plus Seg_{P50} est élevé (Fig. 10a). De plus, Seg_{P50} est négativement corrélé à $HSM_{PcloseP50leaf}$, tel que les espèces les plus segmentées sont celles qui possèdent les marges de sécurité $HSM_{PcloseP50leaf}$ les plus négatives (p = 0.001, r^2 = 0.79 ; Fig. 10b). Aucun corrélation n'a été observée entre Seg_{P50} et $HSM_{PcloseP50stem}$ (p = 0.098 ; Fig. 10b).

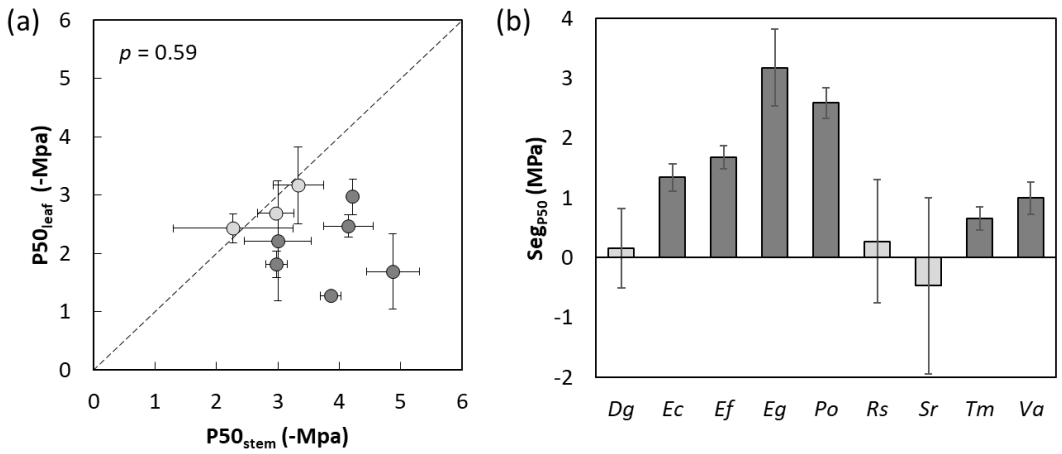


Figure 9 : (a) Relation entre et le potentiel hydrique de perte de 50% de la conductance hydraulique du xylème des feuilles ($P50_{leaf}$; MPa) et des tiges ($P50_{stem}$; MPa) et (b) le degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Seg_{P50} ; MPa). Chaque point représente une espèce. Les points en gris clair représentent les espèces non-segmentées. Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

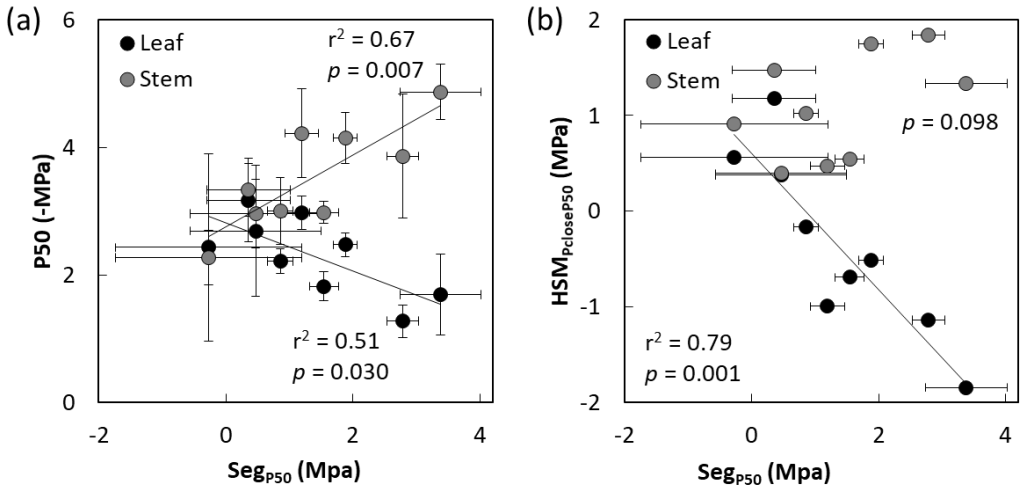


Figure 10 : Relation entre le degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Seg_{P50} ; MPa) et (a) le potentiel hydrique de perte de 50% de conductance hydraulique du xylème des feuilles ($P50_{leaf}$; MPa) ou des tiges ($P50_{stem}$; MPa), ainsi qu'avec (b) la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et $P50_{leaf}$ ou $P50_{stem}$ ($HSM_{PcloseP50leaf}$ et $HSM_{PcloseP50stem}$, respectivement ; MPa). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative ($p < 0.05$).

2.6. Potentiel létal

Le potentiel hydrique des plants au stade sévèrement flétris (P_{md}_SW) varie fortement entre les espèces, de -3.5 à -6.3 MPa ($p < 0.001$). Il est associé à des taux de mortalité très variables, de 6 à 85 % selon les espèces et pour une moyenne de 41 ± 7 % (Tableau A5). A ces valeurs de potentiel hydrique, seulement 3 espèces ont des taux de mortalité supérieurs à 50% (*Ec*, 85% ; *Sp*, 74% ; *Tm*, 70%). Le potentiel hydrique associé à 50% de mortalité (P_{leth}) varie de -3.9 à -7.0 MPa entre les espèces étudiées ($p < 0.001$; Fig. 11a). Les pourcentages de perte de conductance hydraulique associés aux P_{leth} estimés pour nos 12 espèces varient de 96 à 100% dans les feuilles, pour une moyenne de 99 ± 1 % ($p = 0.09$), alors qu'ils varient de 80 à 100% dans les tiges pour une moyenne de 88 ± 2 % ($p < 0.001$; Figure 11b ; Tableau A5). Plusieurs traits varient avec P_{leth} : plus P_{leth} est négatif, plus P_{close} ($p = 0.008$), $P50_{stem}$ ($p = 0.001$; Fig. 12a) et $P88_{stem}$ ($p = 0.007$; non-montrée) sont négatifs et plus Seg_{P50} est élevé ($r^2 = 0.71$; $p = 0.004$; Fig. 12b). De plus, plus P_{leth} est négatif, plus $HSM_{PcloseP88stem}$ est élevé ($r^2 = 0.42$; $p = 0.031$) et plus $HSM_{PcloseP50leaf}$ ($r^2 = 0.60$; $p = 0.009$) et $HSM_{PcloseP88leaf}$ ($r^2 = 0.59$; $p = 0.009$) sont faibles (non-montrées). La marge de sécurité hydraulique entre P_{tlp} et P_{leth} ($HSM_{PtlpPleth}$) varie de 2.4 à 5.3 MPa entre espèces, pour une moyenne de 4.0 ± 0.3, et la marge de sécurité hydraulique entre P_{close} et P_{leth} ($HSM_{PclosePleth}$) varie de 1.6 à 4.4 MPa, pour une moyenne de 3.3 ± 0.2 MPa (Tableau A5).

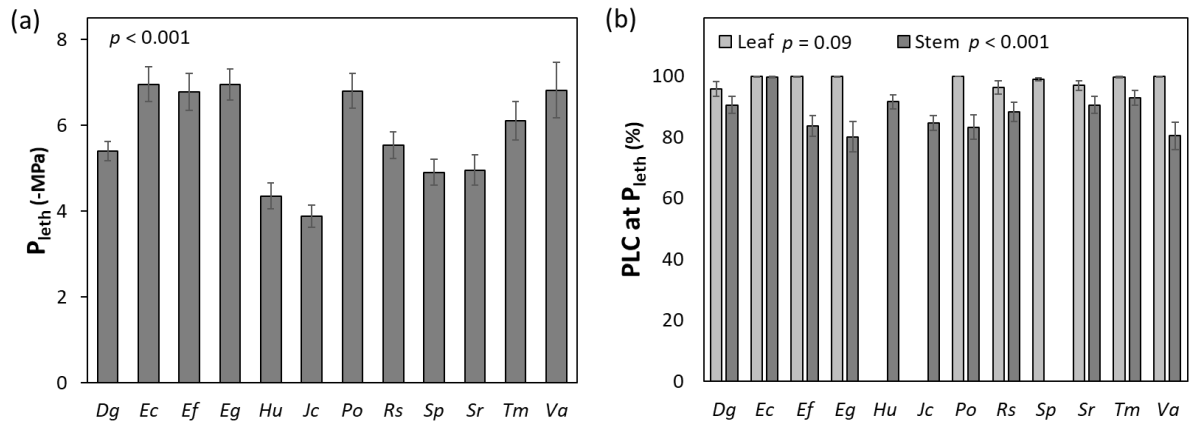


Figure 11 : Moyennes spécifiques des (a) potentiel hydrique causant 50% de mortalité (P_{leth} ; MPa) et des (b) pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC ; %) des feuilles et des tiges estimés pour P_{leth}. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques de valeurs de traits ont été testé avec des ANOVA à un facteur.

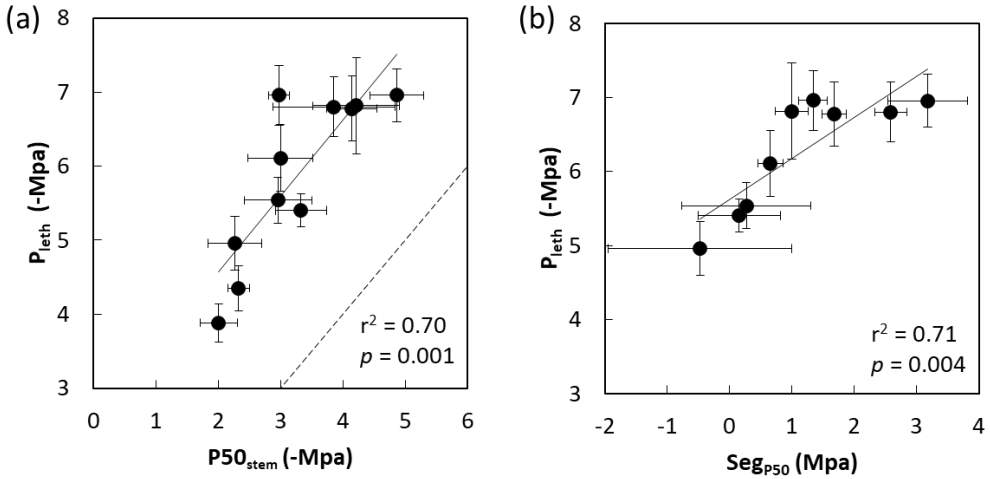


Figure 12 : Relations entre le potentiel hydrique causant 50% de mortalité (P_{leth} ; MPa) et (a) le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique du xylème des tiges ($P50_{stem}$; MPa), ou (b) le degré de segmentation de vulnérabilité (Seg_{P50} ; MPa). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et la ligne pointillée représente la ligne 1:1. La droite de régression indique une relation significative ($p < 0.05$).

2.7. Résolution de la séquence de potentiels hydriques

Sur la base des valeurs des potentiels hydriques mesurés et estimés et des corrélations entre traits, la séquence de seuils de potentiel à l'échelle interspécifique a été déterminée (Fig. 13). Ainsi, de faibles niveaux d'embolie dans les feuilles et les tiges ($P12_{leaf}$ et $P12_{stem}$) sont atteints au point de perte de turgescence (P_{tlp}) et précèdent $P50_{leaf}$, la fermeture stomatique (P_{close}) puis $P88_{leaf}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ et enfin P_{leth}. Les valeurs de potentiel hydrique au maximum solaire (P_{md}) recouvrent celles des potentiels hydriques de $P12_{leaf}$ et $P12_{stem}$. Idem pour P_{tlp} à $P50_{leaf}$ et P_{close}. Il existe des différences entre espèces en fonction du degré de segmentation de vulnérabilité et des différences entre P_{tlp}, P_{close} et $P50_{leaf}$ (voir Fig. A5). Cependant, pour toutes les espèces, la fermeture stomatique et la perte de conductance hydraulique des feuilles interviennent avant la perte de conductance dans les tiges.

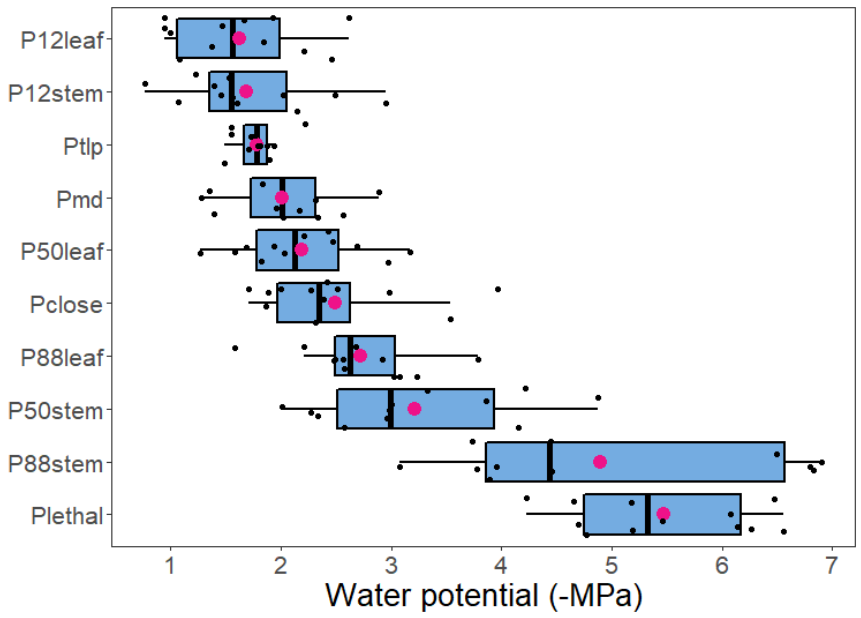


Figure 13 : Séquence de potentiels hydriques clés pour 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide au stade juvénile. Les bandes noires représentent la médiane et les points rose la moyenne, selon laquelle les traits ont été classés. Les boites représentent les 25ème et 75ème centile et les barres d'erreur représentent les valeurs min et max (sauf *outliers*). Les moyennes spécifiques pour chaque trait sont représentées par des points noirs.

3. DISCUSSION

Les mesures réalisées sur les jeunes plants de ces 12 espèces dans des conditions de sécheresse variées permet de montrer que la perte de turgescence cellulaire précède la fermeture stomatique complète et donc que prédire P_{close} en utilisant P_{tlp} peut comporter des risques d'erreur, en particulier lors du calcul des marges de sécurité hydrauliques. De plus, cela a des implications fortes pour la compréhension relié du comportement stomatique des espèces vis-à-vis des différents seuils d'embolie dans les feuilles et la tige. Toutefois, chez les jeunes plants de ces espèces, la fermeture stomatique précède toujours la propagation d'embolie dans les tiges, mais pas nécessairement dans les feuilles. Le potentiel létal est bien relié à la résistance à l'embolie de la tige mais pas à celle des feuilles. La plupart des espèces montrent une segmentation de vulnérabilité positive, qui est le trait prédisant le mieux le potentiel létal. Enfin, les marges de sécurité entre la fermeture stomatique et le potentiel létal sont larges, ce qui devrait conférer une bonne résistance à la sécheresse pour ces espèces.

3.1. La perte de turgescence précède la fermeture stomatique

Nos résultats permettent de montrer que les espèces avec les valeurs de Ptlp les plus négatives gardent leurs stomates ouverts sur une plus grande gamme de potentiels hydriques que celles avec les valeurs de P_{tlp} les moins négatives (i.e. P_{tlp} et P_{close} covarient ; Fig. 4b ; Fig. A3), et que la perte de turgescence précède généralement la fermeture stomatique (Fig. 2a-b). La différence entre P_{tlp} et P_{close} augmente avec P_{close} (Fig. 2b), c'est-à-dire que plus une espèce a une valeur de P_{close} négative, plus l'écart entre P_{close} et Ptlp sera important. De plus, les variations de P_{close} entre espèces sont plus importantes que celles de P_{tlp}. Cependant, quand je confronte les données moyennes des 12 espèces, je n'observe pas de relation significative entre P_{close} d'une espèce et l'erreur type de P_{close} de cette espèce. En d'autres termes, l'augmentation de la différence observée entre P_{tlp} et P_{close} n'est pas simplement mathématique du fait de l'augmentation de la valeur absolue de P_{close}. Le P_{tlp} a été mesuré sur des plants bien arrosés alors que P_{close} a été déterminé lors d'une déshydratation (absence d'arrosage) : on ne peut pas complètement écarter l'existence de l'effet potentiel d'un ajustement osmotique au cours de la déshydratation des plants. Cependant, ces plants n'ont reçu aucun apport d'eau durant la déshydratation qui était relativement brève (quelques semaines) et les plants n'ont pas été préalablement exposés à un traitement d'acclimatation à la sécheresse ('*drought hardening*' ; e.g. Blackman *et al.*, 2019 ; Li *et al.*, 2019), ce qui rend moins probable l'hypothèse d'un tel ajustement osmotique sur ce laps de temps.

Si plusieurs études démontrent que la fermeture stomatique est bien reliée (Brodribb *et al.*, 2003, Li *et al.*, 2018), voire même engendrée (Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2016), par la perte de turgescence cellulaire des feuilles, P_{tlp} correspond en général dans ces études, au potentiel hydrique induisant 50% de diminution de la conductance stomatique, plutôt qu'à celui induisant la fermeture stomatique complète (~ 90% de perte de g_s). Cette relation est bien illustrée par les résultats de Li *et al.*, (2018) qui ont travaillé sur 12 espèces d'arbres sur un large gradient climatique en Australie. Ils ont montré que la relation entre P_{tlp} et P_{close} différait de la ligne 1:1, et augmentait avec $P50_{stem}$, en accord avec nos résultats (Fig. 7c). En revanche, nos résultats sont contradictoires avec deux méta-analyses globale qui ont trouvé que P_{tlp} était très similaire à P_{close} (Bartlett *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017). L'utilisation de P_{tlp} comme un indicateur de la sensibilité des stomates afin de comparer le comportement des espèces parait donc pertinente, surtout sur un large échantillonnage à l'échelle interspécifique. En revanche, ces résultats suggérèrent que P_{tlp} n'apporte pas toujours une estimation précise de P_{close}, ce qui pourrait être problématique pour estimer précisément des marges de sécurité hydraulique.

3.2. Covariation entre fermeture stomatique et résistance à l'embolie de la tige

La relation entre P_{md} et P_{close} montre que les espèces avec un P_{close} très négatif peuvent maintenir leurs stomates plus ouverts au maximum solaire que celles avec des P_{close} moins négatifs (Fig. 4b). Cependant, si les stomates de la plupart des espèces ne se ferment pas totalement, leur potentiel hydrique au point de perte de turgescence est souvent dépassé (Fig. 4a). De plus, il semblerait qu'un contrôle stomatique s'exerce, ayant pour conséquence que le P_{md} ne dépasse pas $P50_{stem}$ au cours de la journée (Fig. 5b ; Fig. A1). En effet, la perte de turgescence cellulaire et la fermeture stomatique précèdent toujours le $P50_{stem}$, avec des HSM positives (Fig. 7a-b), en accord avec une majorité d'études (Mencuccini *et al.*, 2015 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Li *et al.*, 2018). Mais contrairement à celles de P_{close}, les variations de P_{tlp} ne sont pas reliées à celles de $P50_{stem}$ (Fig. 7a).

A partir de ces observations, nous pouvons proposer deux hypothèses, en apparence contradictoires, sur la coordination entre la régulation stomatique et la résistance à l'embolie de la tige chez ces espèces :

- La fermeture stomatique, que l'on estime à partir du potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence cellulaire, n'est pas reliée à la résistance à l'embolie des tiges et précèderait, aussi bien à l'échelle journalière que pendant un épisode de sécheresse, le seuil de propagation rapide de l'embolie dans les tiges (i.e. $P50_{stem}$). Il y aurait donc un potentiel hydrique foliaire seuil à partir duquel les cellules des feuilles perdraient leur turgescence (avec pour conséquence la fermeture stomatique partielle ou complète), quel que soit le $P50_{stem}$, ce

qui favoriserait la préservation de l'intégrité hydraulique de la tige en ralentissant la diminution du potentiel hydrique de la plante. La sélection d'une plus grande résistance à l'embolie des tiges n'aurait alors pas pour conséquence le maintien des échanges gazeux le plus longtemps possible pendant la sécheresse (Jones & Sutherland 1991) mais avant tout le maintien du statut hydrique et la minimisation du risque de défaillance hydraulique. L'existence de larges marges de sécurité hydraulique favorisant l'évitement de l'apparition et de la propagation de l'embolie aurait pu permettre la survie lors d'épisodes de sécheresse extrêmes et la colonisation d'habitats plus xériques (à de longues échelles temporelles), au dépend d'une plus forte croissance lors d'épisodes de sécheresse modérés (Martin-StPaul *et al.*, 2017). Cette hypothèse est corroborée par les résultats de deux méta-analyses à l'échelle globale selon lesquelles les valeurs de HSM entre P_{tlp} et $P50_{stem}$ sont positives et augmentent avec la résistance à l'embolie, quel que soit le stade de développement considéré (Mencuccini *et al.*, 2015, Martin-StPaul *et al.*, 2017). Cette stratégie semble s'appliquer aussi bien à des jeunes plants (Fig. 5a) qu'à des arbres matures de canopée en forêt tropicale humide guyanaise (Ziegler *et al.*, 2019 ; Chapitre I).

- La fermeture stomatique est reliée à la résistance à l'embolie des tiges et précèderait le seuil de propagation rapide de l'embolie dans les tiges (i.e. $P50_{stem}$) : les espèces les plus résistantes à l'embolie pourraient maintenir ainsi constants leurs échanges gazeux « plus longtemps » au cours de la période de sécheresse, grâce à leur grande capacité à tolérer une plus forte diminution du potentiel hydrique, par exemple au maximum solaire ou lors d'épisodes de sécheresse. Cette hypothèse, dont la généralisation a pris de l'ampleur depuis la publication du modèle de Tyree & Sperry (1988), est corroborée par la théorie de maximisation de l'acquisition du carbone (« *carbon-maximisation optimisation theory* » ; Sperry *et al.*, 2016, 2017 ; Wolf *et al.*, 2016 ; Anderegg *et al.*, 2018a) qui postule que les plantes optimisent leur assimilation carbonée en favorisant les échanges gazeux relativement au risque de dommages du système hydraulique. La fermeture stomatique interviendrait alors (juste) avant le seuil de propagation de l'embolie et permettrait d'éviter le '*runaway embolism*'. Cette hypothèse n'est pas vérifiée dans cette étude quand on analyse les résultats des 12 espèces ensemble, mais quand l'espèce *Pterocarpus officinalis* (qui conserve un P_{md} peu négatif malgré un $P50_{stem}$ relativement négatif) est retirée de l'analyse, on observe que la relation entre P_{md} et $P50_{stem}$ devient significative (Fig. 5b). Ainsi, quand on analyse les 11 espèces, ces résultats suggèrent que les espèces les plus résistantes à l'embolie peuvent tolérer de plus importantes diminutions de potentiel hydrique, ce qui coïncide avec une fermeture stomatique plus tardive

(sur une échelle de potentiels hydriques), pour les espèces les plus résistantes à l'embolie (Fig. 7b ; Fig. A3). On peut néanmoins postuler qu'une condition nécessaire à cette stratégie serait que les espèces avec les plus fortes résistances à l'embolie au niveau des tiges (qui ferment leurs stomates à des potentiels hydriques plus négatifs) aient aussi des feuilles plus résistantes à l'embolie. En effet, si le maintien des échanges gazeux (transpiration et assimilation photosynthétique) dépend de l'ouverture stomatique, il dépend aussi du maintien de la conductance hydraulique foliaire, et il est donc impératif que leur intégrité hydraulique soit préservée, une feuille embolisée n'ayant par définition plus de conductance hydraulique (Sack & Holbrook 2006 ; Reich 2014). Or, cette tendance n'existe pas parmi les 12 espèces étudiées (absence de coordination entre $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$; Fig. 9a) et ce mécanisme pourrait s'appliquer seulement à quelques espèces, notamment celles où l'on constate une absence de segmentation de vulnérabilité ($P50_{leaf}$ ~ $P50_{stem}$; Fig. 9b). Plus généralement, en termes de bilan de carbone, la plus-value pour chaque espèce serait limitée par la capacité de ses feuilles à résister à l'embolie, quelle que soit la relation ou l'écart entre $P50_{stem}$ et $P50_{leaf}$.

On peut noter que de manière similaire à notre étude, Li *et al.*, (2018) ont montré que les espèces avec la plus faible différence entre P_{tlp} et P_{close} étaient celles avec le $P50_{stem}$ le moins négatif (Fig. 7c). La différence entre P_{tlp} et P_{close} pourrait être causée par un gradient entre le potentiel hydrique foliaire « moyen » des cellules subsidiaires et les cellules de garde (Mott & Franks 2001). La perte de turgescence des cellules de la feuille précèderait alors la perte de turgescence des cellules de garde entraînant mécaniquement, mais avec une certaine inertie, la fermeture stomatique. A ce signal hydraulique s'ajoute l'influence moindre mais cependant variable de l'émission d'acide abscissique (Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2016), que nous n'avons cependant pas exploré. Ce gradient de potentiels hydriques au sein d'une feuille serait à son tour relié à la résistance à l'embolie des tiges. Il est cependant difficile de trouver une relation mécaniste entre résistance à l'embolie de la tige, principalement déterminée par des caractéristiques anatomiques des ponctuations des vaisseaux (Li *et al.*, 2016 ; Levionnois *et al.*, 2020b), et le point de perte de turgescence cellulaire des feuilles, déterminé principalement par une concentration en osmolytes (Bartlett *et al.*, 2012). La fermeture stomatique et la résistance à l'embolie de la tige seraient plutôt le résultat d'une convergence fonctionnelle (i.e. une co-sélection de valeurs de traits, comme suggéré par Li *et al.*, 2018 et Sanchez-Martinez *et al.*, 2020) ayant pour effet de maximiser l'assimilation carbonée en limitant le risque de défaillance hydraulique causée par l'embolie des tiges (Tyree & Sperry 1988 ; Sperry 2004 ; Klein 2014 ; Bartlett *et al.*, 2016 ; Sperry *et al.*, 2016, 2017 ; Wolf *et al.*, 2016 ; Anderegg *et al.*, 2018a).

En replaçant ces résultats dans le contexte de la relation entre $P50_{stem}$, P_{tlp} et P_{close}, on peut donc se demander si P_{tlp} pourrait être un bon estimateur de P_{close} pour des espèces « peu résistantes » à l'embolie, mais qu'à partir d'un certain seuil de $P50_{stem}$, P_{tlp} serait relativement invariant comparé à P_{close} qui deviendrait de plus en plus négatif. Cette considération pourrait en partie expliquer les différences dans les relations entre $P50_{stem}$ et P_{close}. Dans leur méta-analyse, Martin-StPaul *et al.*, (2017) ont utilisé P_{tlp} comme prédicteur de P_{close} et ont trouvé une relation segmentée entre $P50_{stem}$ et P_{close} : ces deux traits sont linéairement reliés entre espèces avec un $P50_{stem}$ moins négatif que -5.9 MPa, puis la relation devient « plate » passé ce seuil avec P_{tlp} toujours moins négatif que -3.0 MPa. Nous avons pu confirmer l'existence de ce seuil et l'absence de relation entre P_{tlp} et $P50_{stem}$ pour des arbres de canopée en Guyane (Ziegler *et al.*, 2019 ; Chapitre I). En revanche, Bartlett *et al.*, (2016) ont trouvé une relation linéaire entre $P50_{stem}$, P_{tlp} et P_{close}, mais ces auteurs n'ont pas pris en compte une aussi grande gamme de variations de $P50_{stem}$. Cependant, ces deux méta-analyses ont trouvé une bonne correspondance entre P_{tlp} et P_{close} sur une plus large gamme de $P50_{stem}$ que la présente étude, ce qui laisse ouverte la question de la variabilité de la relation entre P_{tlp} et P_{close}.

Afin de mieux comprendre la relation entre fermeture stomatique et résistance à l'embolie des tiges, il serait intéressant de mesurer de très nombreuses valeurs de P_{close}, en plus des valeurs de P_{tlp}, sur des arbres dans des écosystèmes tropicaux et sur une large gamme de $P50_{stem}$ (comme celle trouvée à Paracou ; Chapitre I). En effet, les espèces les plus résistantes à l'embolie dans les bases de données des deux analyses citées précédemment (Bartlett *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017) se retrouvent dans des environnements méditerranéens et semi-désertiques. On peut faire l'hypothèse que le couplage entre forte résistance à l'embolie et fermeture stomatique « précoce » soit le fruit d'une forte sélection par l'environnement qui a pour conséquence de maximiser la survie dans des environnements fréquemment exposés à de faibles disponibilité en eau et ce pendant une longue durée. Mais les stratégies pourraient être différentes pour des espèces d'arbre en forêt tropicale humide, moins exposées à des épisodes de sécheresse très marquée. A l'échelle de l'Amazonie entière, certaines observations de l'influence de la sécheresse sur la mortalité des arbres sont contradictoires. À la suite de la saison sèche très marquée de 2005 liée au phénomène El-niño, une augmentation de la mortalité des grands arbres a généralement été observée mais dépendait de certains sites plus impactés que d'autres (Phillips *et al.*, 2009, 2010). Au contraire, Esquivel-Muelbert *et al.*, (2019) ont montré que sur les 30 dernières années, les taux de mortalité des petits arbres (principalement ceux affiliés à des environnements humides) étaient plus fortement impactés que ceux des plus gros arbres, qui avaient tendance à devenir plus abondants. Cependant en Guyane, les arbres sont exposés à une saison sèche saisonnière qui peut être forte, mais dont les effets sur la mortalité des grands arbres sont globalement peu marqués, et d'ailleurs peu évidents à bien identifier (Pillet *et al.,* 2018). Un fort

découplage de P_{close} et $P50_{stem}$ favorisant la sûreté hydraulique ne serait alors pas forcément la stratégie la plus stable d'un point de vue évolutif pour ces arbres de forêt tropicale humide. En effet, la disponibilité en eau influence disproportionnellement plus la croissance que la mortalité (Wagner *et al.*, 2012 ; Pillet *et al.*, 2018 ; Fargeon *et al.*, 2016) et un avantage compétitif émergerait donc plutôt d'une plus importante efficience dans l'utilisation de l'eau que via une stratégie plus conservatrice.

De mon point de vue, malgré l'accumulation de données à l'échelle globale, je considère que la question de la coordination entre le comportement stomatique et la résistance à l'embolie des tiges/branches n'est pas tranchée et pourrait dépendre fortement du contexte local. De plus, la variabilité interspécifique parfois observée à l'échelle locale dans la résistance à l'embolie, et dans une moindre mesure dans le comportement stomatique, est relativement importante (quoique plus faible) en comparaison de celle à l'échelle globale. Il est admis que des différences dans l'environnement locale (i.e. topographie, disponibilité en eau) peuvent entraîner des différences en termes de résistance à l'embolie (Oliveira *et al.*, 2019), mais au sein d'un même habitat, il est aussi probable que des facteurs historiques rentrent en considération (e.g. climat passé et présent, histoire évolutive des espèces) dans le façonnement de la variabilité interspécifique observée. De plus, d'autres facteurs pourraient rentrer en compte, comme des compromis avec d'autres fonctions du bois (e.g. mécaniques) ou d'autres mécanismes de résistance à la sécheresse (e.g. limitation des pertes en eau résiduelles).

3.3. Absence de covariation entre fermeture stomatique et résistance à l'embolie des feuilles

Concernant la résistance à l'embolie des feuilles, il semble qu'il n'y ait pas de covariation avec la fermeture stomatique (Fig. 6a-b), mais l'on observe que plus les stomates se ferment rapidement, dans une faible gamme potentiels hydriques, plus les feuilles sont résistantes à l'embolie (Fig. 6c ; Fig. A3). On aurait pu s'attendre à un compromis entre ces deux traits, afin qu'une fermeture stomatique rapide prévienne la propagation de l'embolie dans les feuilles pour les espèces avec la plus faible résistance à l'embolie. On peut interpréter cette relation en postulant que certaines espèces maximisent la sécurité hydraulique des feuilles alors que d'autres la minimisent, ce qui maximiserait en retour le degré de segmentation de vulnérabilité et donc la sécurité hydraulique de la tige. Dans cette étude, le potentiel hydrique entraînant 50% de perte de conductance hydraulique des feuilles est atteint en même temps ou après le potentiel de perte de turgescence, mais généralement avant la fermeture stomatique complète (Fig. 6 ; Fig. A1), avec une grande variabilité de HSM entre espèces (Fig. 8).

Pour des plants bien arrosés, il est surprenant d'estimer d'importants niveaux d'embolie dans les feuilles et ce de manière routinière au maximum solaire (Fig. 5a), qui plus est lorsque les stomates

sont encore ouverts (Fig. 4b). Nos résultats sont en désaccord avec une étude sur 3 espèces d'arbre montrant que les stomates se ferment avant l'apparition d'embolie dans les feuilles (Creek *et al.*, 2020), mais en accord avec les études de Nolf *et al.*, (2015) et de Trueba *et al.*, (2019) selon lesquelles la perte de turgescence cellulaire (équivalente à la fermeture stomatique dans l'étude de Trueba *et al.*) intervient en moyenne à des potentiels hydriques entre $P50_{leaf}$ et $P88_{leaf}$. Dans une étude récente sur 5 espèces d'arbres de forêt tropicale guyanaise au stade plantule (Manzi *et al.*, soumis) nous avons montré qu'au terme du traitement de sécheresse imposé aux plants, ceux-ci présentaient des niveaux d'embolie élevés dans les feuilles. Toutefois, après réarrosage, un retour aux valeurs pré-sécheresse des potentiels hydriques foliaires mais aussi de la conductance stomatique a été observé en moins de 14 jours, suggérant une récupération relativement rapide du fonctionnement des feuilles de ces espèces une fois la tension relâchée ce qui suggère l'existence d'un mécanisme qui pourrait par exemple être lié à une pression positive dans les vaisseaux (Schenk, Jansen & Hölttä, 2020). De manière similaire, Skelton *et al*. (2017a) ont trouvé qu'après un épisode de sécheresse, les espèces ayant subi de l'embolie dans leurs feuilles mettaient plus de temps à recouvrir leurs échanges gazeux que celles qui avaient maintenu des HSM positives dans leurs feuilles. Il serait alors important d'explorer les mécanismes permettant la résilience chez nos espèces, car cela pourrait expliquer l'absence de covariation entre la régulation stomatique et la résistance à l'embolie des feuilles dans notre échantillonnage (Fig. 6b), ce qui pourrait être le signe que la maximisation de la productivité « la plupart du temps » est privilégiée sur la sureté hydraulique des feuilles lors d'évènements de sécheresse intenses relativement rares dans cet écosystème.

Toutefois, si le P_{tlp} est utilisé comme prédicteur de la fermeture stomatique, les stomates se ferment avant $P50_{leaf}$, comme mis en évidence par Creek *et al.*, (2020) et Manzi *et al.*, (soumis) ou au niveau de $P50_{leaf}$, comme montré par Scoffoni & Sack 2017 et Scoffoni *et al.,* (2017a), excepté pour *Pterocarpus officinalis* dont P_{tlp} est plus négatif que $P50_{leaf}$. On pourrait invoquer une nouvelle fois l'hypothèse d'un ajustement osmotique pour expliquer les différences entre P_{close} et $P50_{leaf}$. On sait que P_{tlp}, qui est relié à P_{close}, est un trait très plastique (voir Bartlett *et al.*, 2014 pour une méta-analyse et Binks *et al.*, 2016a et Inoue *et al.*, 2017 pour des études contemporaines à l'étude de Bartlett *et al.*, sur des espèces tropicales). Malgré la relativement faible gamme de variation de P_{tlp} à l'échelle intra- et interspécifique pour les espèces d'arbre en Guyane (Maréchaux *et al.*, 2015 ; Ziegler *et al.*, 2019), P_{tlp} aurait pu varier à la suite d'un ajustement osmotique tout au long de l'expérimentation à cause de changements de conditions de culture représentent une forte variation dans la demande évapotranspirative. En effet, la majorité des plants utilisés dans cette expérimentation ont été collectés en forêt à une irradiance très faible (en général 1 à 5 % du rayonnement total), puis élevés en serre et très bien arrosés (3 fois par jour) à un rayonnement de ~10%, et enfin acclimatés pendant

plusieurs mois à un arrosage trihebdomadaire à une irradiance de 19%. Parallèlement, les études centrées sur la plasticité de la résistance à l'embolie du xylème des arbres sont peu nombreuses et principalement dédiées au xylème des branches. Certaines montrent un ajustement de $P50_{stem}$ lors d'une sécheresse (Awad *et al.*, 2010 ; Tomasella *et al.*, 2018) mais la plupart révèlent une plasticité limitée (Martinez-Vilalta *et al.*, 2009 ; Lamy *et al.*, 2014 ; Anderegg, 2015 ; Bouche *et al.*, 2016), notamment pour des arbres en forêt tropicale humide (Bittencourt *et al.*, 2020). À ma connaissance, seules trois études ont exploré la plasticité de la résistance à l'embolie des feuilles et ont montré un ajustement simultané du potentiel hydrique de perte de turgescence et de la résistance à l'embolie des feuilles (Cardoso *et al.*, 2018, *Helianthus annuus* ; Pritzkow *et al.*, 2020, *Eucalyptus obliqua* ; Sorek *et al.*, 2020, *Vitis vinifera*). Sachant cela, mais toutefois en l'absence de données de référence pour des feuilles d'arbres de forêt tropicale humide, on peut donc postuler qu'une différence d'ajustement entre P_{tlp} et $P50_{leaf}$ pour nos espèces est possible mais pas soutenue par les connaissances actuelles.

Dans la présente étude, la résistance à l'embolie des feuilles est inversement corrélée avec le maintien d'une forte assimilation photosynthétique (voir Chapitre IV), mais n'est pas reliée au potentiel létal. On peut alors imaginer que le potentiel de fermeture stomatique puisse en effet correspondre à des niveaux d'embolie élevés dans les feuilles. Le lien entre résistance à l'embolie et survie serait alors exprimé via une autre stratégie que celle de la tolérance à la sécheresse. Une faible résistance à l'embolie des feuilles avec un faible contrôle stomatique sur la propagation de l'embolie aurait pour conséquence de maximiser la productivité, au risque de la perte de fonctionnalité des feuilles. Il est probable que la mortalité que l'on peut observer chez de jeunes plants en saison sèche (Pillet *et al.*, 2018 ; Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019) soit liée à leur enracinement peu profond, limité aux couches superficielles du sol. En effet, lorsque celles-ci s'assèchent en saison sèche, l'enracinement superficiel de ces plants ne leur permettrait pas d'extraire l'eau encore présente dans les couches plus profondes. Ceci est bien illustré par un plus fort maintien du potentiel hydrique de base chez des arbres adultes de forêt guyanaise que chez des plus petits arbres ou des plantules en saison sèche (Fortunel *et al.*, 2020). La stratégie de ces espèces de maximiser la productivité au risque de dépasser un seuil critique d'embolie dans les feuilles pourrait être efficace si cela permet aux jeunes plants en forêt d'avoir une croissance racinaire plus importante lorsque les conditions sont propices. De ce fait, ils pourraient échapper un peu plus à la sécheresse, ou plus rapidement atteindre des dimensions leur permettant d'extraire l'eau du sol plus profondément. Lors de la saison sèche, on observe en moyenne un épisode pluvieux tous les 22 ± 8 jours (Svensk *et al.*, 2020). A l'exception de certaines saisons sèches très marquées (61 jours, soit 8.7 semaines en 2001 ; Svensk *et al.*, 2020), on peut faire l'hypothèse que cette durée n'est généralement pas suffisante, surtout à faible irradiance en sous-bois (faible demande évapotranspirative ; voir Chapitre V sur l'effet des traitements hydriques), pour régulièrement

engendrer la perte des feuilles, ou du moins pas assez fréquente pour empêcher la régénération d'un peuplement de jeunes plants pour la majorité des espèces. De plus, la lumière est le principal facteur limitant pour la croissance des jeunes plants en sous-bois (Kitajima 1994 ; Poorter 1999 ; Baraloto *et al.*, 2005) : maximiser la croissance pourrait alors être vu comme un avantage compétitif et serait en compromis avec la maximisation de la tolérance à la sécheresse.

3.4. Segmentation de la vulnérabilité hydraulique et potentiel létal

Contrairement à l'hypothèse émise à l'échelle globale, selon laquelle les plantes en forêt tropicale humide ne présenteraient pas ou peu de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Zhu *et al.*, 2016), les résultats de mes travaux corroborent que ce mécanisme n'est pas rare pour les jeunes plants en forêt tropicale humide (Fig. 9), comme nous avons pu récemment le démontrer sur des arbres de canopée en Guyane Française (Levionnois *et al.*, 2020a). Le degré de segmentation varie même jusqu'à 3.2 MPa en fonction des variations de $P50_{stem}$ et de $P50_{leaf}$. Malgré l'absence de relation entre la résistance à l'embolie des feuilles et la résistance à l'embolie des tiges, ces deux caractéristiques sont déterminantes dans le degré de segmentation (Fig. 10a). En effet, un corolaire de la maximisation de la segmentation de vulnérabilité est une plus faible résistance à l'embolie des feuilles. On peut cependant noter que les intervalles de confiance de $P50_{leaf}$ pour Dg, Rs et Sr sont grands et il est donc périlleux de conclure sur leur degré de segmentation de vulnérabilité.

Un plus fort degré de segmentation a pour conséquence des marges de sécurité hydraulique des feuilles plus petites, ce qui pourrait avoir comme effet de maximiser l'effet « valve de sécurité » (Fig. 10b ; Pivovaroff *et al.*, 2014) une fois les feuilles embolisées (qui agiraient comme des fusibles), et maximiser les chances de survie à des potentiels hydriques très négatifs en période de sécheresse. De plus, une plus grande résistance à l'embolie des tiges ($P50_{stem}$), une plus importante marge de sécurité entre la fermeture stomatique et $P50_{stem}$ ($HSM_{PcloseP50stem}$), et plus encore le degré de segmentation hydraulique (Seg_{P50}), permettent en partie de prédire P_{leth} (Fig. 12). Cependant, la résistance à l'embolie des feuilles seule ne permet pas d'expliquer les variations de P_{leth} et nous avons estimé que toutes les espèces avaient leurs feuilles totalement embolisées à P_{leth}. En opposition, le PLC dans les tiges observé au P_{leth} moyen correspond au seuil d'embolie généralement rapporté pour la survie (i.e. $P88_{stem}$; Kursar *et al.*, 2009, Urli *et al.*, 2013 ; Fig. 11b), mais l'on observe une grande variabilité interspécifique, comme déjà observé pour 5 espèces tempérées, des valeurs de PLC_{stem} proches de 100% (Li *et al.*, 2016). L'utilisation de P_{leth} en tant que mesure de la résistance à la sécheresse ne s'applique peut-être pas aux espèces capables de perdre massivement leurs feuilles au cours de la période de sécheresse, ou de produire des rejets à partir des racines ou au niveau du collet. Dans mon étude, certains individus ont rejeté par les racines, mais ce phénomène était rare et non-

spécifique. En revanche, certains individus de *Heritiera utilis* ont défolié rapidement pendant la sécheresse sans que la tige, qui possède un mucilage abondant, ne paraisse très desséchée. De plus, ils peuvent, une fois réarrosés, produire de nouvelles feuilles. C'est aussi le cas de *Pterocarpus officinalis* dont les feuilles de presque tous les individus ont continué à se dessécher peu après la mesure du potentiel hydrique (jusqu'à ce qu'elles tombent toutes), et qui ont produit des feuilles de nouveau après plusieurs semaines de réarrosage. Ces considérations pourraient en partie permettre d'expliquer la très large gamme de taux de mortalité observés au stade SW (6 à 85 % ; Tableau A5). Mise à part des différences de P_{leth} entre espèces, une raison expliquant cette variabilité pourrait être que l'augmentation du taux de mortalité avec la diminution de potentiel hydrique varie entre espèces : en passant de P_{md}_SW à P_{leth}, le taux de mortalité augmenterait fortement chez certaines espèces mais pas pour d'autres (e.g. Kursar *et al.*, 2009). Le résultat selon lequel la segmentation de vulnérabilité est reliée à P_{leth}, ainsi que la validité de P_{leth} pour déterminer la résistance à la sécheresse, est conforté par une récente étude de notre groupe montrant que la segmentation de vulnérabilité hydraulique confère un plus long temps de dessiccation pour des arbres matures de canopée en forêt tropicale humide (Levionnois *et al.*, soumis). Cela voudrait dire que la présente mesure du potentiel limite pour la survie (P_{leth}) ainsi que le potentiel hydrique des plants sévèrement flétris (Kursar *et al.*, 2009) permettent d'estimer la résistance à la sécheresse des espèces (au sens de maximiser le temps jusqu'à dessiccation et permettre la survie ; Blackman *et al.*, 2016 ; Blackman *et al.*, 2019). Ces résultats suggèrent aussi que la segmentation de vulnérabilité est une caractéristique importante dans la résistance à la sécheresse.

Prévenir l'embolie des tiges via la fermeture stomatique et/ou l'embolie des feuilles semble alors « non-négociable » chez les 12 espèces étudiées. En l'absence consensuelle de « refilling » du xylème des tiges sous pression négative (Cochard & Delzon 2013 ; Wheeler *et al.*, 2013 ; Cochard *et al.*, 2015), la récupération de la conductance hydraulique des tiges dépend de la croissance secondaire et de la production de nouveaux vaisseaux conducteurs du xylème (Brodribb *et al.*, 2010), ce qui représente un coût non-négligeable (en énergie et en temps) pour la plante, contrairement au renouvellement des feuilles qui intervient régulièrement au cours de la vie des individus, et dont le potentiel '*refilling*' n'a pas encore été suffisamment étudié. En effet, nos résultats montrent que prévenir l'embolie des feuilles n'apparait pas comme un mécanisme déterminant pour la résistance à la sécheresse (varie indépendamment de P_{leth} ; Fig. 11b ; Fig. A3), les feuilles de toutes les espèces étant très fortement embolisées à P_{leth}. Cependant, la résistance à l'embolie des feuilles pourrait être reliée à d'autres fonctions. On peut faire une première hypothèse sur le fait qu'une plus forte tolérance à la diminution du potentiel hydrique foliaire permettrait de maximiser l'assimilation photosynthétique même sous contraintes hydriques. Or, il n'y a pas de relation entre $P50_{leaf}$ et P_{close} ou

P_{tlp} (Fig. 6a-b), ce qui suggère que les espèces les plus résistantes à l'embolie des feuilles ne ferment pas leurs stomates à des potentiels hydriques plus négatifs et ne peuvent donc pas maintenir l'assimilation photosynthétique plus longtemps. Une deuxième hypothèse serait que les espèces les plus résistantes à l'embolie des feuilles peuvent maximiser la durée de vie des feuilles. En effet, les espèces les plus résistantes à l'embolie des feuilles ne présentant pas de segmentation de vulnérabilité et ont de plus grandes marges de sécurité foliaire, ce qui diminue le risque d'embolie des feuilles par rapport aux espèces segmentées, et faciliterait le recouvrement des échanges gazeux une fois que les conditions redeviennent favorables (Skelton *et al.*, 2017a). Cela est peut-être aussi le cas pour les espèces étudiées ici et on peut faire l'hypothèse qu'en réduisant le risque de défoliation dû à une embolie totale des feuilles, ces espèces pourraient aussi « s'affranchir » plus souvent de remplacer les feuilles, ce qui pourrait éventuellement compenser une faible assimilation photosynthétique à l'échelle de plusieurs saisons sèches (voir Chapitre IV).

4. CONCLUSIONS

A travers cette étude menée sur des jeunes plants en serre de 12 espèces d'arbres de la forêt tropicale humide, on retrouve globalement à l'échelle interspécifique la séquence de Bartlett *et al.*, (2016) déterminée à l'échelle globale sur un grand nombre d'espèces (voir aussi Trueba *et al.*, 2019). Néanmoins, une différence apparait, dans notre jeu de données, sur la place du P_{tlp} dans la séquence des potentiels hydriques, qui précède généralement $P50_{leaf}$ (Fig. 13). L'estimation d'un potentiel létal spécifique permet d'estimer des marges de sécurité hydraulique avec le potentiel hydrique de fermeture stomatique ($HSM_{PclosePleth}$). Cette valeur de HSM est plus mécaniste et donne une meilleure précision que celles les plus souvent employées (calculs entre P_{tlp} ou P_{close} et $P50_{stem}$ ou $P88_{stem}$). Ces HSM estimées ici sont élevées pour toutes les espèces, ce qui leur confère une bonne sécurité hydraulique lors d'épisodes de sécheresse (Tableau A5). Il serait maintenant important d'évaluer si à l'échelle interspécifique, une plus grande $HSM_{PclosePleth}$ confère également un plus long temps de dessiccation à ces espèces. On peut aussi postuler que ce temps de dessication est lié à d'autres traits importants dans la résistance à la sécheresse, en particulier la conductance minimum foliaire, qui détermine les pertes résiduelles en eau une fois que les stomates sont fermés. Il serait aussi important de tester si ce temps jusqu'à dessiccation surpasse la durée des périodes sans précipitations auxquelles les plants sont soumis *in natura*, ce qui permettrait de diminuer les taux de mortalité en saison sèche une fois que la disponibilité en eau du sol diminue.

5. ANNEXES

Tableau A1 : Valeurs moyennes (± SE) du potentiel hydrique au maximum solaire (P_{md} ; MPa), du potentiel hydrique au point de perte de turgescence foliaire (P_{tlp}; MPa), du potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close}; MPa) et de la pente de la courbe de vulnérabilité de la transpiration ($a_{x,Pclose}$; 10^{-2} MPa^{-1}), ainsi que des marges de sécurité entre P_{md} et P_{tlp} ou P_{close} (SM_{leaf} ; MPa) pour les 12 espèces étudiées. La variabilité interspécifique a été testée avec une ANOVA ; la *p-value* des différences interspécifiques est indiquée.

Species	**P_{md}** (MPa)	**P_{tlp}** (MPa)	**P_{close}** (MPa)	**$a_{x,Pclose}$** (10^{-2} MPa^{-1})	**$SM_{leaf,Ptlp}$** (MPa)	**$SM_{leaf,Pclose}$** (MPa)
Dg	-2.0 ± 0.1	-1.5 ± 0.0	-2.0 ± 0.6	-0.51	-0.5	0.0
Ec	-2.0 ± 0.1	-1.9 ± 0.0	-2.5 ± 0.4	-0.31	-0.1	0.5
Ef	-2.3 ± 0.1	-1.8 ± 0.0	-3.0 ± 0.3	-0.30	-0.5	0.7
Eg	-2.3 ± 0.1	-1.9 ± 0.1	-3.5 ± 0.3	-0.24	-0.4	1.2
Hu	-2.0 ± 0.0	-1.7 ± 0.0	-1.7 ± 0.3	-0.31	-0.2	-0.3
Jc	-1.3 ± 0.0	-1.5 ± 0.0	-2.3 ± 0.2	-0.38	0.2	1.0
Po	-1.3 ± 0.0	-1.5 ± 0.0	-2.4 ± 0.2	-0.31	0.2	1.1
Rs	-2.6 ± 0.1	-1.7 ± 0.0	-2.3 ± 0.6	-0.44	-0.9	-0.2
Sp	-2.2 ± 0.1	-1.8 ± 0.0	-1.9 ± 0.3	-0.39	-0.4	-0.3
Sr	-1.4 ± 0.0	-1.8 ± 0.1	-1.9 ± 0.2	-0.39	0.4	0.5
Tm	-1.8 ± 0.0	-1.9 ± 0.1	-2.4 ± 0.3	-0.29	0.0	0.5
Va	-2.9 ± 0.1	-2.2 ± 0.1	-4.0 ± 0.5	-0.37	-0.7	1.1
Mean	-2.0 ± 0.1	-1.8 ± 0.1	-2.5 ± 0.2	-0.35 ± 0.0	-0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.2
p	< 0.001	< 0.001	-	-	-	-

Tableau A2 : Valeurs moyennes (± SE) des potentiels hydriques seuils de résistance à l'embolie des feuilles et des tiges (pourcentage de perte de 12, 50 et 88% de conductance hydraulique ; MPa) et segmentation de vulnérabilité hydraulique (Seg_{P50} ; MPa), ainsi que les pentes des courbes de vulnérabilité à l'embolie des feuilles ($a_{x,P50leaf}$; MPa^{-1}) et des tiges ($a_{x,P50stem}$; MPa^{-1}) pour les 12 espèces étudiées.

Species	**P_{12leaf}** (MPa)	**P_{50leaf}** (MPa)	**P_{88leaf}** (MPa)	**$a_{xP50leaf}$** (MPa^{-1})	**P_{12stem}** (MPa)	**P_{50stem}** (MPa)	**P_{88stem}** (MPa)	**$a_{x,P50stem}$** (MPa^{-1})	**Seg_{P50}** (MPa)
Dg	-2.5 ± 0.7	-3.2 ± 0.7	-3.8 ± 0.6	73 ± 10	-2.2 ± 0.8	-3.3 ± 0.4	-4.4 ± 0.6	40 ± 36	0.2 ± 0.7
Ec	-1.1 ± 0.1	-1.8 ± 0.2	-2.6 ± 0.3	64 ± 7	-2.5 ± 0.4	-3.0 ± 0.2	-3.9 ± 0.1	109 ± 121	1.3 ± 0.2
Ef	-1.9 ± 0.3	-2.5 ± 0.2	-3.0 ± 0.2	116 ± 36	-1.4 ± 0.7	-4.2 ± 0.4	-6.9 ± 0.6	18 ± 4	1.7 ± 0.2
Eg	-0.9 ± 0.3	-1.7 ± 0.6	-2.5 ± 1.0	77 ± 37	-3.0 ± 0.5	-4.9 ± 0.4	-6.8 ± 0.8	26 ± 7	3.2 ± 0.6
Hu	-	-	-	-	-1.5 ± 0.4	-2.3 ± 0.2	-3.1 ± 0.4	60 ± 43	-
Jc	-	-	-	-	-0.8 ± 0.4	-2.0 ± 0.3	-3.8 ± 0.8	31 ± 11	-
Po	-0.9 ± 0.1	-1.3 ± 0.3	-1.6 ± 0.4	243 ± 99	-1.2 ± 1.2	-3.9 ± 1.0	-6.5 ± 1.5	19 ± 8	2.6 ± 0.3
Rs	-2.2 ± 0.9	-2.7 ± 1.0	-3.1 ± 1.1	110 ± 15	-1.5 ± 1.0	-3.0 ± 0.6	-4.5 ± 0.7	33 ± 19	0.3 ± 1.0
Sp	-1.0 ± 0.3	-1.6 ± 0.3	-2.2 ± 0.2	62 ± 16	-	-	-	-	-
Sr	-1.8 ± 1.2	-2.4 ± 1.5	-2.9 ± 1.7	115 ± 56	-1.1 ± 0.7	-2.3 ± 0.4	-3.7 ± 1.0	34 ± 23	-0.5 ± 1.5
Tm	-1.7 ± 0.2	-2.2 ± 0.2	-2.7 ± 0.2	73 ± 17	-1.6 ± 0.7	-3.0 ± 0.5	-4.4 ± 0.4	35 ± 7	0.7 ± 0.2
Va	-2.6 ± 0.2	-3.0 ± 0.3	-3.2 ± 0.3	162 ± 29	-1.6 ± 1.2	-4.2 ± 0.7	-6.8 ± 1.1	19 ± 10	1.0 ± 0.3
Mean	-1.7 ± 0.2	-2.2 ± 0.2	-2.8 ± 0.2	110 ± 18	-1.7 ± 0.2	-3.3 ± 0.3	-5.0 ± 0.4	38 ± 8	1.2 ± 0.4

Tableau A3 : Valeurs moyennes (± SE) des marges de sécurité hydraulique des feuilles (HSM ; MPa) entre le potentiel hydrique au point de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa) ou le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et les potentiels hydriques de perte de 12, 50 et 88% de conductance hydraulique (P_{12leaf}, P_{50leaf} et P_{88leaf} ; MPa) pour les 12 espèces étudiées.

Species	**$HSM_{PtlpP12leaf}$** (MPa)	**$HSM_{PtlpP50leaf}$** (MPa)	**$HSM_{PtlpP88leaf}$** (MPa)	**$HSM_{PcloseP12leaf}$** (MPa)	**$HSM_{PcloseP50leaf}$** (MPa)	**$HSM_{PcloseP88leaf}$** (MPa)
Dg	0.9	1.6	2.2	0.5	1.2	1.8
Ec	-0.8	-0.1	0.7	-1.4	-0.7	0.1
Ef	0.1	0.7	1.2	-1.1	-0.5	0.0
Eg	-1.0	-0.2	0.5	-2.6	-1.8	-1.0
Hu	-	-	-	-	-	-
Jc	-	-	-	-	-	-
Po	-0.6	-0.3	0.0	-1.5	-1.1	-0.8
Rs	0.5	1.0	1.4	-0.1	0.4	0.8
Sp	-0.8	-0.2	0.4	-0.9	-0.3	0.3
Sr	0.1	0.7	1.1	0.0	0.6	1.0
Tm	-0.2	0.3	0.8	-0.7	-0.2	0.3
Va	0.4	0.8	1.0	-1.4	-1.0	-0.7
Mean	-0.1 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.9 ± 0.2	-0.9 ± 0.3	-0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.3

Tableau A4 : Valeurs moyennes (± SE) des marges de sécurité hydraulique des tiges (HSM ; MPa) entre le potentiel hydrique au point de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa) ou le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et les potentiels hydriques de perte de 12, 50 et 88% de conductance hydraulique (P_{12stem}, P_{50stem} et P_{88stem} ; MPa) pour les 12 espèces étudiées.

Species	**$HSM_{PtlpP12stem}$** (MPa)	**$HSM_{PtlpP50stem}$** (MPa)	**$HSM_{PtlpP88stem}$** (MPa)	**$HSM_{PcloseP12stem}$** (MPa)	**$HSM_{PcloseP50stem}$** (MPa)	**$HSM_{PcloseP88stem}$** (MPa)
Dg	0.6	1.8	2.9	0.2	1.3	2.4
Ec	0.6	1.1	2.0	0.0	0.5	1.4
Ef	-0.4	2.3	5.1	-1.6	1.2	3.9
Eg	1.0	2.9	4.9	-0.6	1.3	3.3
Hu	-0.2	0.6	1.3	-0.2	0.6	1.4
Jc	-0.7	0.5	2.3	-1.5	-0.3	1.5
Po	-0.3	2.3	4.9	-1.2	1.4	4.1
Rs	-0.2	1.3	2.8	-0.9	0.6	2.1
Sp	-	-	-	-	-	-
Sr	-0.7	0.5	2.0	-0.8	0.4	1.9
Tm	-0.3	1.1	2.6	-0.8	0.6	2.1
Va	-0.6	2.0	4.6	-2.4	0.3	2.9
Mean	-0.1 ± 0.2	1.5 ± 0.3	3.2 ± 0.5	-0.9 ± 0.2	0.7 ± 0.2	2.4 ± 0.4

Tableau A5 : Valeurs moyennes (± SE) des potentiels hydriques au stade de flétrissement 'sévèrement flétri' (MPa) et taux de mortalité associé (Mortality, %), potentiel létal, i.e. induisant au moins 50% de mortalité (P_{leth} = 1.11 x P_{md_SW} ; MPa ; d'après Kursar *et al.*, 2009) et pourcentage de perte de conductance hydraulique des feuilles et des tiges (PLC ; %) associés à P_{leth}, ainsi que les marges de sécurité hydrauliques (HSM ; MPa) entre les potentiels hydriques de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa) ou de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) et P_{leth} pour les 12 espèces étudiées. La *p-value* des différences interspécifiques est mentionné. La variabilité interspécifique a été testée avec une ANOVA ; la *p-value* des différences interspécifiques est indiquée.

Species	**P_{md_SW}** (MPa)	**Mortality** (%)	**P_{leth}** (MPa)	**$PLC_{leaf}_P_{leth}$** (%)	**$PLC_{stem}_P_{leth}$** (%)	**$HSM_{Ptlp-Pleth}$** (MPa)	**$HSM_{Pclose-Pleth}$** (MPa)
Dg	-4.9 ± 0.2	24	-5.4 ± 0.3	96 ± 7	91 ± 7	3.1	2.7
Ec	-6.3 ± 0.4	85	-7 ± 0.4	100 ± 0	100 ± 2	4.2	3.6
Ef	-6.1 ± 0.9	40	-6.8 ± 1	100 ± 23	84 ± 21	4.3	3.1
Eg	-6.3 ± 0.4	43	-7 ± 0.4	100 ± 1	80 ± 7	4.3	2.7
Hu	-3.9 ± 0.5	26	-4.4 ± 0.6	-	92 ± 8	3.5	3.5
Jc	-3.5 ± 0.4	18	-3.9 ± 0.5	-	85 ± 6	2.7	2.0
Po	-6.1 ± 0.7	17	-6.8 ± 0.8	100 ± 0	83 ± 17	5.0	4.1
Rs	-5.0 ± 0.4	6	-5.5 ± 0.4	96 ± 4	88 ± 5	4.8	4.2
Sp	-4.4 ± 0.4	74	-4.9 ± 0.4	99 ± 1	-	2.9	2.8
Sr	-4.5 ± 0.5	44	-5 ± 0.5	97 ± 9	90 ± 6	3.0	2.9
Tm	-5.5 ± 0.4	70	-6.1 ± 0.5	100 ± 6	93 ± 7	3.3	2.8
Va	-6.1 ± 0.2	44	-6.8 ± 0.2	100 ± 0	80 ± 4	3.2	1.5
Mean	-5.2 ± 0.3	41 ± 7	-5.8 ± 0.3	99 ± 1	88 ± 2	3.7 ± 0.2	3.0 ± 0.2
p	< 0.001	-	< 0.001	0.09	< 0.001	-	-

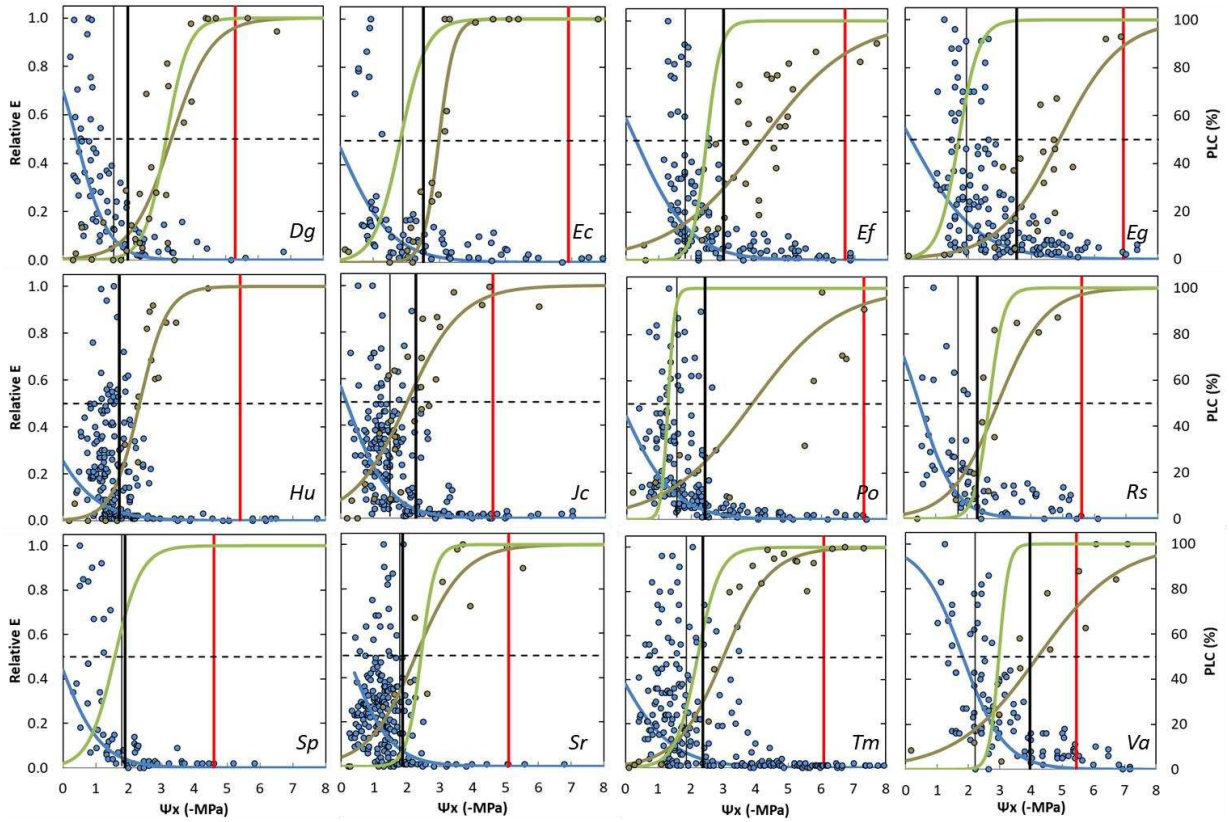


Figure A1 : Courbes de vulnérabilité du xylème des feuilles (vert ; PLC en % de perte de pixels fonctionnels) et des tiges (marron ; PLC en % de perte de conductance hydraulique) ainsi que les courbes de transpiration relative (bleu ; Relative E) en fonction du potentiel hydrique (-MPa) pour des jeunes plants de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide. Chaque point représente une mesure sur un individu pour E et le PLC de la tige, alors que la courbe décrivant les variations du PLC des feuilles est la moyenne de 2 ou 3 courbes construites à l'échelle individuelle. Le potentiel hydrique au point de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa) est représenté par une ligne verticale noire fine, le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa) par une ligne verticale noire

épaisse et le potentiel létal (P_{leth} ; MPa) est représenté par une ligne verticale rouge. La ligne horizontale tiretée représente 50% de perte de la transpiration relative ou de conductance hydraulique.

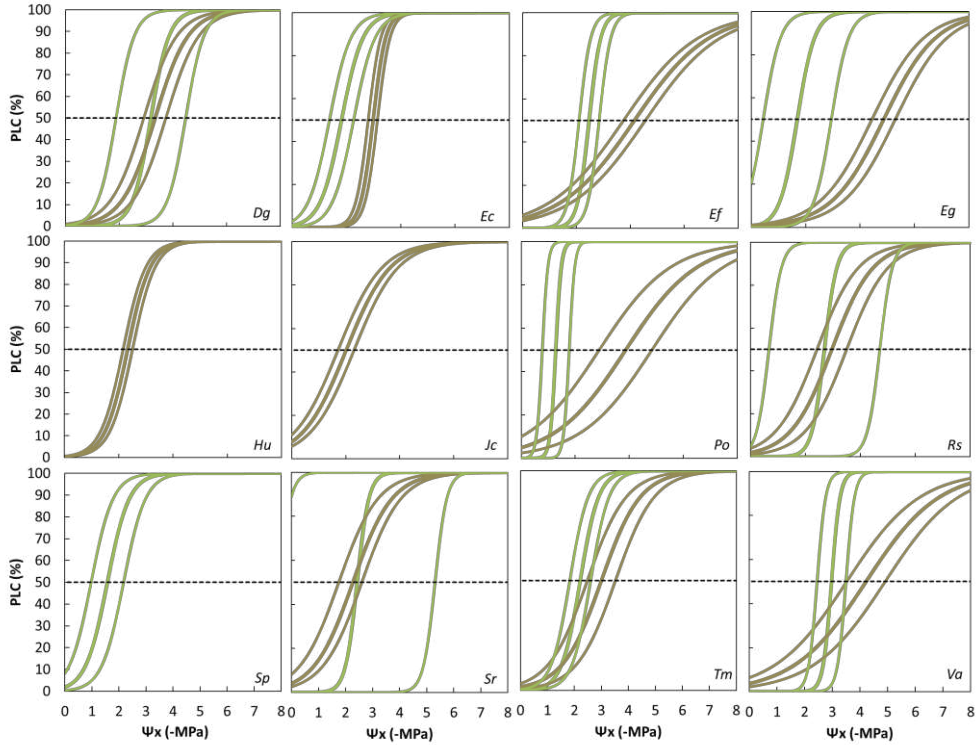


Figure A2 : Courbes de vulnérabilité du xylème des feuilles (VC ; vert ; % de perte de pixels fonctionnels) et des tiges (marron ; % de perte de conductivité hydraulique) en fonction du potentiel hydrique (-MPa) pour des plantules de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide. Chaque courbe représente la moyenne spécifique (courbe épaisse) et l'intervalle de confiance à 95% autour de cette moyenne (courbes fines). Le potentiel hydrique de perte de turgescence foliaire est représenté par la ligne verticale pointillée en rouge et 50% d'embolie est représenté par la ligne horizontale pointillée en noir. La ligne horizontale tiretée représente 50% de perte de conductance hydraulique.

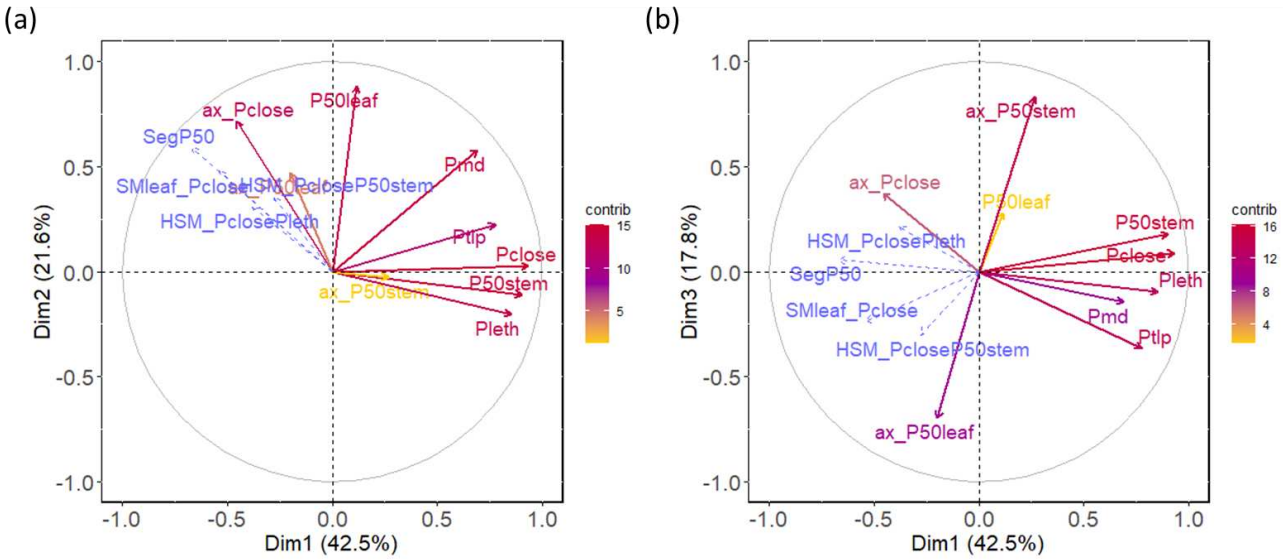


Figure A3 : Analyse en composante principale pour les traits hydrauliques de la séquence de potentiels hydriques pour des jeunes plants de 12 espèces d'arbres de forêt tropicale humide. La contribution relative des traits (%) est représentée par un gradient de couleur. Les variables supplémentaires, qui n'influencent pas la projection des autres traits, sont représentées par des pointillés bleu.

L'ACP est réalisée avec 13 traits dont 4 simplement projetés en tant que variables quantitatives supplémentaires (i.e. qui ne pèsent aucun poids dans l'ACP). Les deux axes principaux de l'ACP expliquent 64.1% de la variabilité interspécifique observée (Fig. A3). L'axe 1 décrit la capacité des espèces à résister à l'embolie dans la tige, permettant de tolérer des potentiels hydriques plus négatifs et de fermer leurs stomates à des potentiels hydriques plus négatifs. P_{close}, $P50_{stem}$, P_{leth}, P_{tlp} et P_{md} (par ordre d'importance relative ; Fig. A4). L'axe 2 décrit la capacité des espèces à résister à l'embolie dans les feuilles ainsi qu'à tolérer des potentiels hydriques plus négatifs. L'ajout d'un troisième axe décrivant la vitesse de propagation de l'embolie dans les feuilles et la tige permet d'expliquer jusqu'à 81.9% de la variabilité interspécifique.

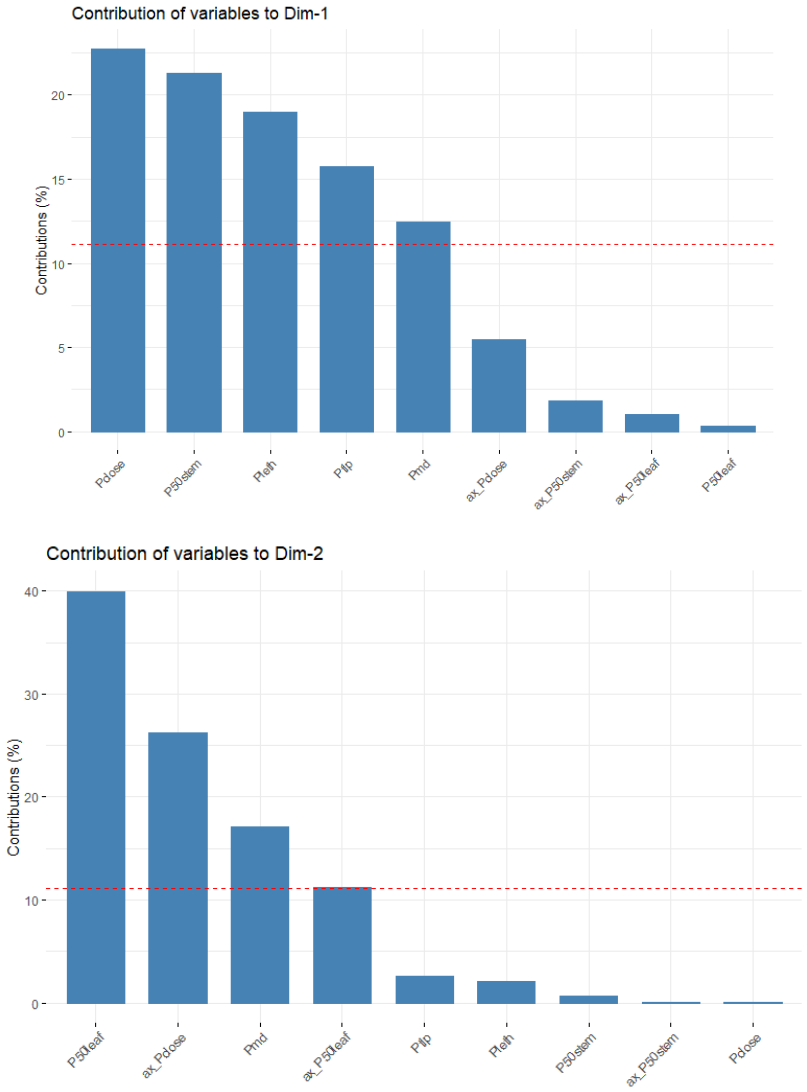


Figure A4 : Contribution des variables aux deux premiers axes de l'ACP de la Fig. A3.

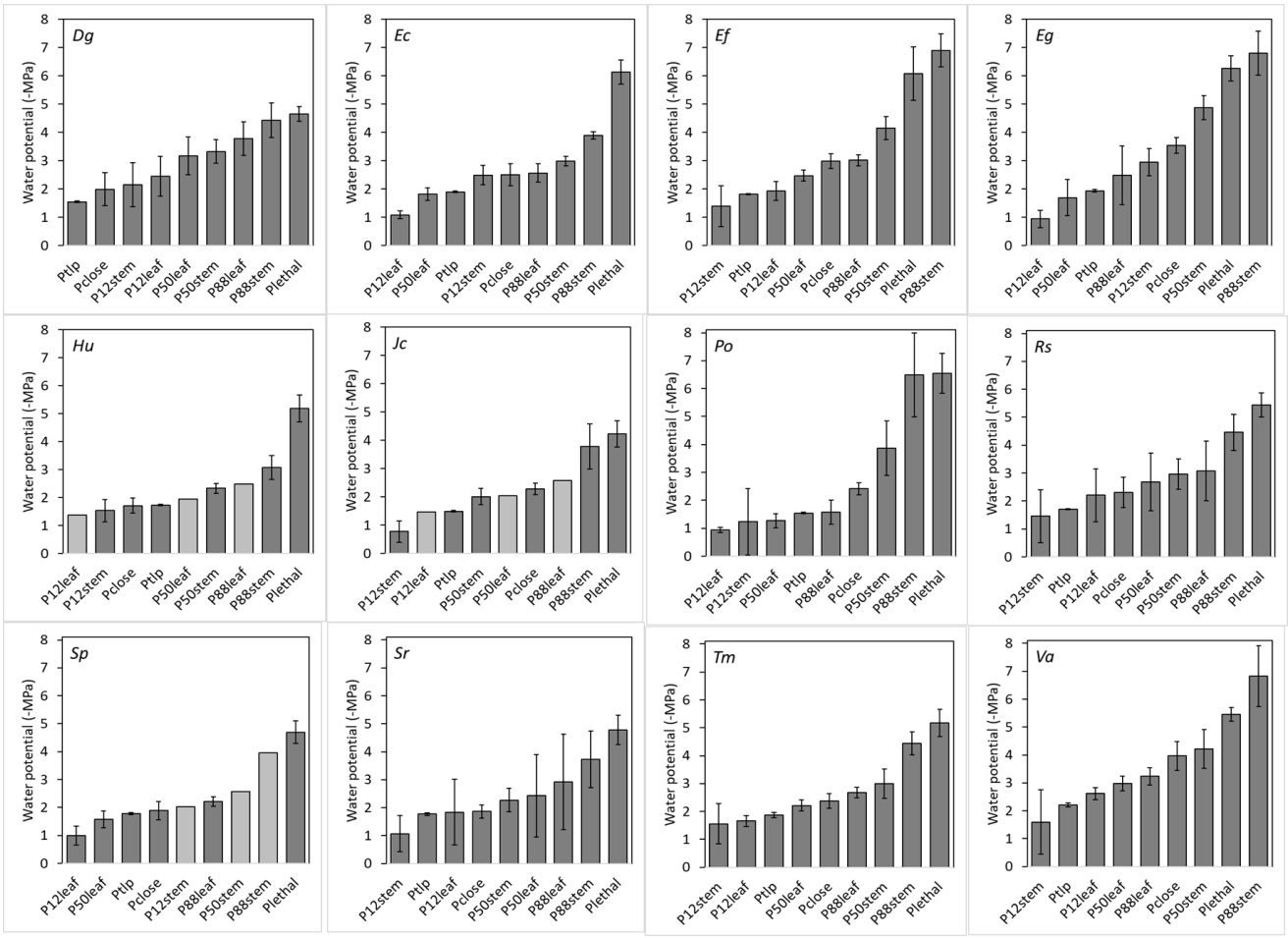


Figure A5 : Séquence de potentiels hydriques clés pour chacune des jeunes plants de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide. Les valeurs de traits en gris clair n'ont pas été mesurées mais estimées à partir de relations linéaires : pour $P50_{leaf}$, à partir de la relation avec DeltaP (la différence entre $P_{predawn}$ et P_{md} ; n = 9 ; $r^2 = 0.70$), pour $P12_{leaf}$ et $P88_{leaf}$, à partir de leur relation avec $P50_{leaf}$ (n = 10 ; $r^2 > 0.92$), pour $P50_{stem}$, à partir de la relation avec P_{close} (n = 11 ; $r^2 = 0.68$), pour $P12_{stem}$ à partir de la relation avec $P50_{stem}$ (n = 11 ; $r^2 = 0.31$) et pour $P88_{stem}$ à partir de la relation avec $P50_{stem}$ (n = 11 ; $r^2 = 0.86$). Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

CHAPITRE IV

Variabilité des fonctionnements hydraulique et carboné et caractérisation des stratégies de résistance à la sécheresse chez de jeunes arbres de 12 espèces de forêt tropicale humide

1. INTRODUCTION

L'intercorrélation du fonctionnement hydraulique et carboné des arbres assure leur productivité et leur capacité à résister à la sécheresse (Brodribb 2009), notamment parce que (i) les échanges gazeux sont réalisés via les feuilles, qui représentent l'interface majeur des échanges entre un arbre et l'atmosphère (Taiz & Zeiger 2002), (ii) plusieurs fonctions, notamment la croissance et l'assimilation carbonée ainsi que le stockage et le transport de carbohydrates non-structuraux (NSC), dépendent du statut hydrique des arbres (McDowell 2011 ; Palacio *et al.*, 2014 ; Sevanto, 2018), et (iii), lors de périodes de forte disponibilité en eau comme en période de sécheresse édaphique, les NSC jouent un rôle important dans le maintien du statut hydrique, de l'osmorégulation et du fonctionnement du phloème (Hartmann & Trumbore 2016). Pour de jeunes arbres de forêt tropicale humide à Bornéo, il a été montré via la comparaison de plants enrichis et appauvris en NSC que de plus fortes teneurs en NSC conféraient une plus grande résistance à la sécheresse (O'Brien *et al.*, 2014). Cependant, pour des espèces de forêt tropicale humide et en particulier en Amazonie, aucune étude n'a exploré l'importance des stratégies liées au fonctionnement carboné par rapport à celles liées au fonctionnement hydraulique dans une perspective de résistance à la sécheresse. Une contrainte majeure pour la régénération de jeunes arbres est leur accès à la lumière, avec des capacités contrastées à survivre et croitre en fonction des niveaux de lumière (Favrichon 1994). Il a été montré que la tolérance à l'ombre et la résistance à la sécheresse sont parfois coordonnées sous la forme d'un compromis (Markesteijn *et al.*, 2011b ; Kupers *et al.*, 2019), mais il semblerait que ce ne soit pas une règle générale (Grubb, 2016), particulièrement pour des espèces de forêt tropicale humide (Markesteijn & Poorter 2009). On peut donc faire l'hypothèse que certains mécanismes liés au fonctionnement carboné, comme la croissance, l'acquisition, le stockage de carbone et les diverses fonctions liées aux NSC, peuvent être indépendant du fonctionnement hydraulique lorsque la disponibilité en eau est forte. On peut aussi se demander si certaines stratégies sont partagées entre espèces à travers des compromis au sein et entre le fonctionnement hydraulique et carboné, suggérant par exemple des stratégies plutôt acquisitives ou conservatives (Reich *et al.*, 2014 ; Eller *et al.*, 2018), ce qui permettrait d'identifier des groupes fonctionnels.

Dans ce chapitre, je présente des résultats de mon travail sur la variabilité interspécifique et les relations entre traits décrivant le fonctionnement hydraulique et carboné des espèces, en l'absence de contraintes hydriques (i.e. du traitement WET). J'ai cherché en effet à montrer si, sur la base de caractéristiques fonctionnelles intrinsèques chez ces espèces mesurées quand les plants ne subissent pas de contraintes hydriques, on peut déceler des syndromes de traits suggérant que ces espèces seront plus

ou moins résistantes à la sécheresse quand elles la subiront. Tout particulièrement, je m'intéresse à des traits potentiellement reliés à la résistance à la sécheresse (d'après la littérature) impliqués dans le fonctionnement hydraulique et carboné, comme la conductance minimum foliaire, les différents seuils de potentiels hydriques importants dans la cinétique de dessèchement (voir Chapitre III), le taux d'assimilation photosynthétique, le taux de croissance, les teneurs en NSC (et leur répartition entre organes), la surface foliaire, la masse surfacique des feuilles et la densité du bois de la tige. Les objectifs de cette partie sont :

(i) de déterminer le rôle des carbohydrates non-structuraux dans le fonctionnement hydraulique et carboné des espèces,

(ii) d'identifier des stratégies potentiellement impliquées dans la résistance à la sécheresse

(iii) de faire des hypothèses sur la réponse a priori de ces espèces à la sécheresse en lien avec leur fonctionnement hydraulique et carboné.

L'objectif ultime de ce chapitre est de discuter la diversité des stratégies potentielles d'évitement et/ou de tolérance à la déshydratation de ces espèces face à une sécheresse, alors qu'elles ne subissent pas encore de contrainte hydrique. Plus spécifiquement, je tente de répondre aux questions suivantes :

- Comment sont répartis les carbohydrates non-structuraux (NSC) entre organes et entre types de NSC ?
- Y a-t-il un lien entre croissance et stockage de carbone sous forme de NSC ?
- Les teneurs en NSC sont-elles associés à une stratégie de résistance à la sécheresse ?
- Quels sont les liens entre le fonctionnement hydrique et carboné des espèces et permettent-ils de poser des hypothèses quant aux stratégies des espèces vis-à-vis de la résistance à la sécheresse ?

Tableau 1 : Liste des traits utilisés dans ce chapitre.

Abbreviation	Unit	Trait
$P12_{leaf}$	Mpa	Water potential at 12% of leaf embolism
$P50_{leaf}$	Mpa	Water potential at 50% of leaf embolism
$P88_{leaf}$	Mpa	Water potential at 88% of leaf embolism
$P12_{stem}$	Mpa	Water potential at 12% of stem embolism
$P50_{stem}$	Mpa	Water potential at 50% of stem embolism
$P88_{stem}$	Mpa	Water potential at 88% of stem embolism
$a_{x,Pclose}$	% 10^{-2} Mpa^{-1}	Slope of the decrease of transpiration as a function of P_{md}
$a_{x,P50leaf}$	% Mpa^{-1}	Slope of the leaf vulnerability curve
$a_{x,P50stem}$	% Mpa^{-1}	Slope of the stem vulnerability curve
P_{tlp}	Mpa	Turgor loss point
P_{close}	Mpa	Water potential at stomatal closure
P_{md}	Mpa	Midday water potential
P_{md}_SW	Mpa	Water potential of severely wilted plants
Mortality	%	Percent mortality of severely wilted plants
P_{leth}	Mpa	Water potential associated with 50% mortality
PLC at P_{leth}	%	Percent loss of leaf or stem hydraulic conductance due to embolism at P_{leth}
P_{tlp}-P_{close}	MPa	Difference between P_{tlp} and P_{close}
SM_{leaf}_P_{tlp}	MPa	Safety margin between P_{md} and P_{tlp}
SM_{leaf}_P_{close}	MPa	Safety margin between P_{md} and P_{close}
$HSM_{PtlpPxleaf}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{tlp} and $P12_{leaf}$, $P50l_{eaf}$ or $P88_{leaf}$
$HSM_{PclosePxleaf}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{close} and $P12_{leaf}$, $P50l_{eaf}$ or $P88_{leaf}$
$HSM_{PtlpPxstem}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{tlp} and $P12_{stem}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ or P_{leth}
$HSM_{PclosePxstem}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{close} and $P12_{stem}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ or P_{leth}
Seg_{P50}	MPa	Index of vulnerability segmentation between $P50_{leaf}$ and $P50_{stem}$
g_{min}	mmol m^{-2} s^{-1}	Minimum leaf conductance
SS_{leaf}	mg g^{-1}	Leaf soluble sugar content
SS_{stem}	mg g^{-1}	Stem soluble sugar content
SS_{root}	mg g^{-1}	Root soluble sugar content
$Starch_{leaf}$	mg g^{-1}	Leaf starch content

Abbreviation	Unit	Trait
$Starch_{stem}$	mg g^{-1}	Stem starch content
$Starch_{root}$	mg g^{-1}	Root starch content
A_{sat}	µmol m^{-2} s^{-1}	Light-saturated photosynthetic assimilation
WUE	µmol CO_2 mol^{-1} H_2O	Intrinsic leaf water-use efficiency
$\delta^{13}C$	‰	Leaf carbon isotope concentration
N_{area}	g m^{-2}	Area-based leaf nitrogen content
PNUE	µmol CO_2 g^{-1} N s^{-1}	Photosynthetic nitrogen-use efficiency
LMA	g m^{-2}	Leaf mass per area
LA	cm^2	Leaf or leaflet area
WSG	unitless	Wood specific gravity
RGR	cm^3 cm^{-3} $year^{-1}$	Relative growth rate of stem volume

2. RESULTATS

2.1. Covariation entre traits de résistance à la sécheresse

2.1.1. Répartition des carbohydrates non-structuraux entre organes

Pour les 12 espèces étudiées, les teneurs en sucres solubles (SS) varient entre espèces et entre organes, mais sans tendance particulière de répartition entre organes (interaction 'Sp.:Organe' $p < 0.001$; Fig. 1a ; Tableau A1). Pour chaque espèce, les teneurs en SS sont globalement homogènes entre organes, avec néanmoins une forte proportion de SS dans les racines de *Heritiera utilis* et dans les tiges de *Sterculia pruriens*. A l'inverse, chez *Sextonia rubra*, on retrouve les plus fortes concentrations dans les feuilles et les plus faibles dans les tiges et les racines. Quand on compare les espèces, on observe une relation positive entre SS_{stem} et SS_{root} ($p < 0.001$; $r^2 = 0.73$; Fig. 2a), entre SS_{leaf} et SS_{root} ($p = 0.040$ $r^2 = 0.39$; Fig. 2c) et entre SS_{leaf} et SS_{stem} ($p = 0.007$; $r^2 = 0.57$; Fig. 2b), lorsque *Sterculia pruriens*, qui s'écarte fortement des tendances, est retirée de l'analyse. D'après un test de la pente, les pentes de ces relations linéaires entre SS_{leaf}, SStem et SS_{root} ne diffèrent pas de 1 ($p > 0.23$) et l'on observe donc des relations isométriques, c'est-à-dire que ces trois traits varient dans les mêmes proportions.

Les teneurs en amidon varient également entre espèces et entre organes (Fig. 1b). On observe des différences entre organes plus marquées que pour les SS, en particulier entre les organes de stockage (tiges et racines), mais à l'échelle interspécifique on trouve des patrons d'allocation différents (interaction 'Sp.:Organe' $p < 0.001$; Fig. 1b). Il n'y a pas de relation entre $Starch_{leaf}$, $Starch_{stem}$ et $Starch_{root}$. D'après les Fig. 1b et 2d, on peut définir plusieurs groupes d'espèces en fonction de l'organe de stockage majoritaire pour l'amidon. *Eperua falcata, Eperua grandiflora* et *Vouacapoua americana* stockent principalement dans les tiges, *Eschweilera coriacea* et *Recordoxylon speciosum* dans les racines, alors que *Dicorynia guianensis, Heritiera utilis, Jacaranda copaia, Pterocarpus officinalis, Sterculia pruriens, Sextonia rubra et Tachigali melinonii* ont des teneurs équivalentes d'amidon dans la tige et les racines ($p > 0.05$). Les espèces qui stockent principalement dans la tige ont une plus forte résistance à l'embolie de la tige ($P50_{stem} = -4.4 \pm 0.0$ MPa) que celles qui stockent dans les racines ($P50_{stem} = -3.0 \pm 0.3$ MPa) ou qui n'ont pas d'organe préférentiel de stockage ($P50_{stem} = -2.8 \pm 0.3$ MPa ; $p < 0.016$; Fig. 3).

Entre espèces et au sein de chaque organe, il n'y a pas de relation entre teneurs en sucres solubles et teneurs en amidon (non-montrée).

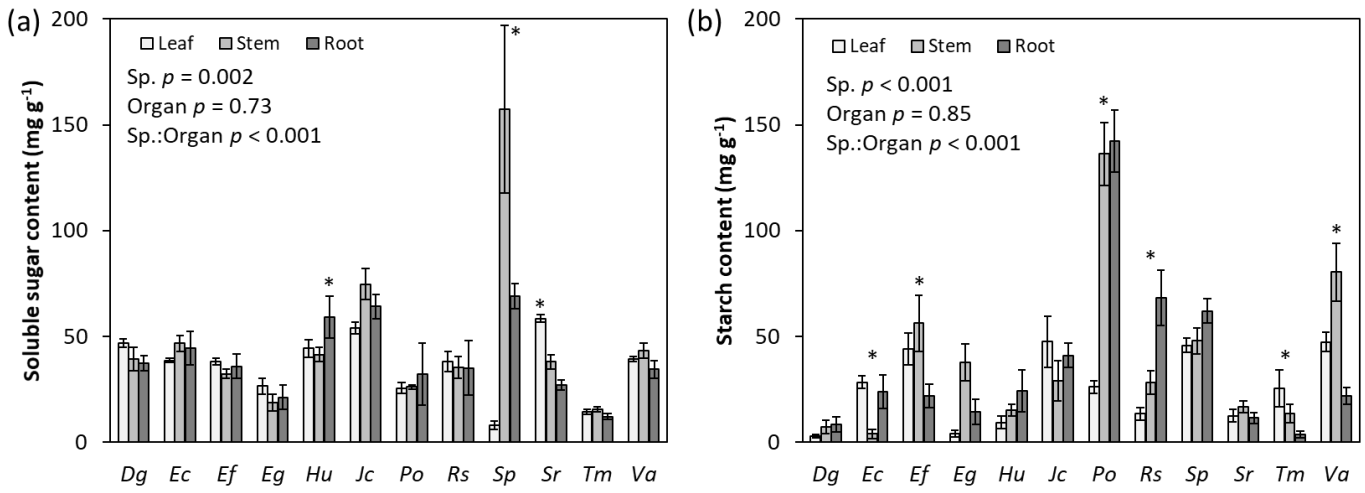


Figure 1 : Teneur en carbohydrates non-structuraux (NSC). Moyennes spécifiques de concentrations en sucres solubles et en amidon dans les feuilles, les tiges et les racines. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre organes (facteur 'Organe') et leur interaction ('Sp.:Organe') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs. Les astérisques signalent les espèces pour lesquelles les teneurs sont significativement différentes entre organes.

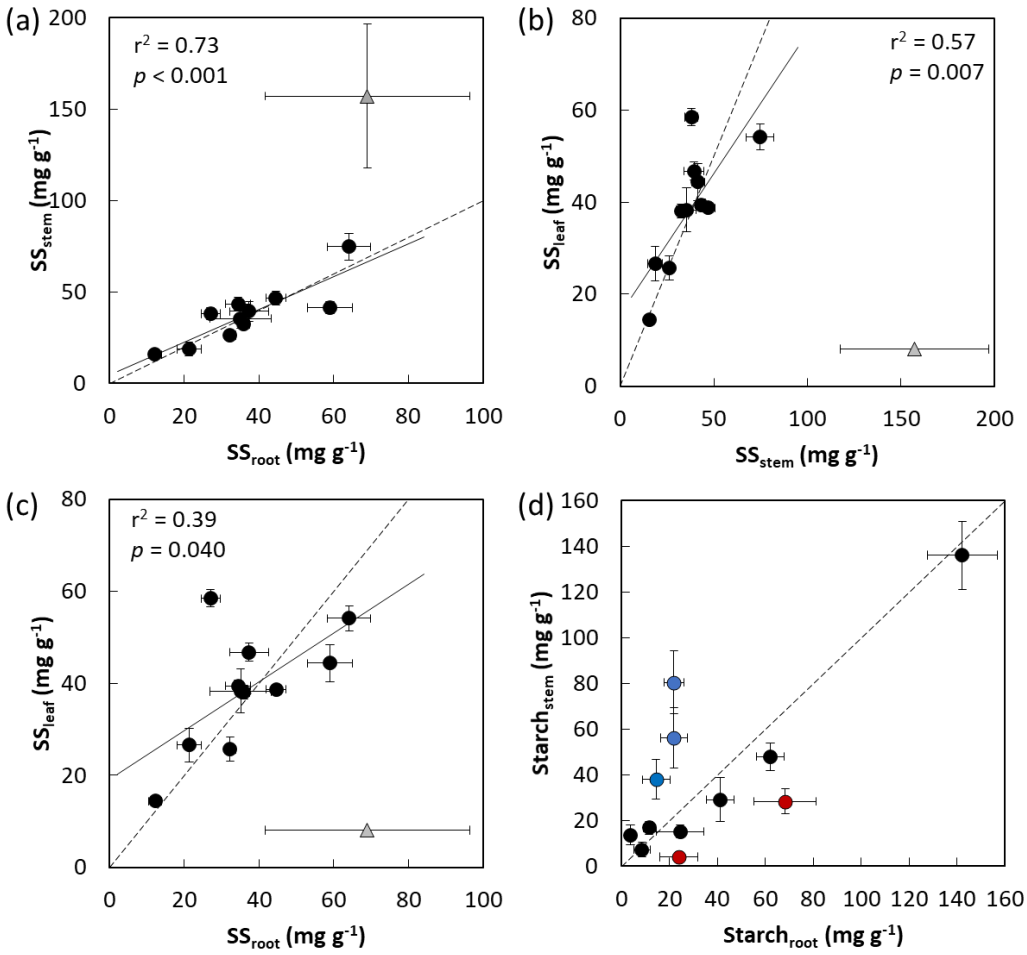


Figure 2 : Relations entre la teneur en sucres solubles dans les feuilles (SS_{leaf} ; mg g^{-1}), les tiges (SS_{stem} ; mg g^{-1}) et les racines (SS_{root} ; mg g^{-1}), ainsi que la relation entre la teneur en amidon dans les racines ($Starch_{root}$) et dans les tiges ($Starch_{stem}$; mg g^{-1}). Chaque point représente une espèce. Le triangle gris représente *Sterculia pruriens*, exclue de l'analyse. Les point couleur bleu et rouge représentent les espèces qui stockent majoritairement l'amidon dans les tiges et dans les racines, respectivement. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et les lignes pointillées représentent la ligne 1:1. La droite de régression indique une relation significative.

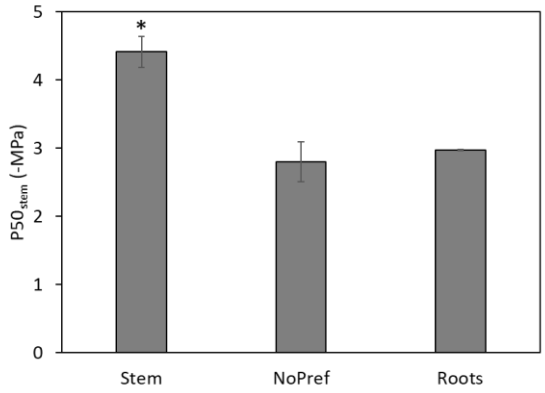


Figure 3 : Potentiel hydrique moyen entraînant 50% de perte de conductance hydraulique de la tige ($P50_{stem}$; MPa) entre les différents groupes de stockage préférentiel de l'amidon. Le groupe dont les espèces stockent principalement l'amidon dans la tige (n = 3) ont une plus grande résistance à l'embolie de la tige que les groupes d'espèces qui n'ont pas de préférence (n = 6) ou qui stockent préférentiellement dans les racines (n = 2). L'astérisque indique une différence significative.

2.1.2. Allocation des produits de la photosynthèse à la croissance et au stockage

L'assimilation photosynthétique en lumière saturante (A_{sat}) varie de 3.9 à 10.1 µmol $m^{-2}s^{-1}$ entre les 12 espèces étudiées ($p < 0.001$; Fig. 4). Les espèces qui assimilent le plus n'ont pas le plus fort taux de croissance (Fig. 5a). Il n'y a pas de relation entre taux de croissance et les teneurs en amidon (absence de compromis ; Fig. 5b). Les espèces qui assimilent le plus de CO_2 n'ont pas non plus les plus fortes teneurs en NSC (Fig. 6).

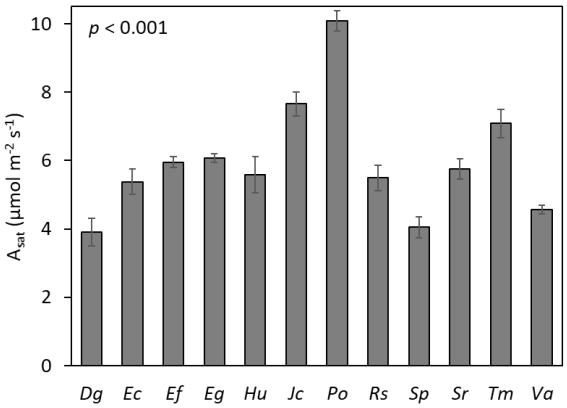


Figure 4 : Moyennes spécifiques de l'assimilation photosynthétique instantanée en lumière saturante (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques ont été testées avec une ANOVA.

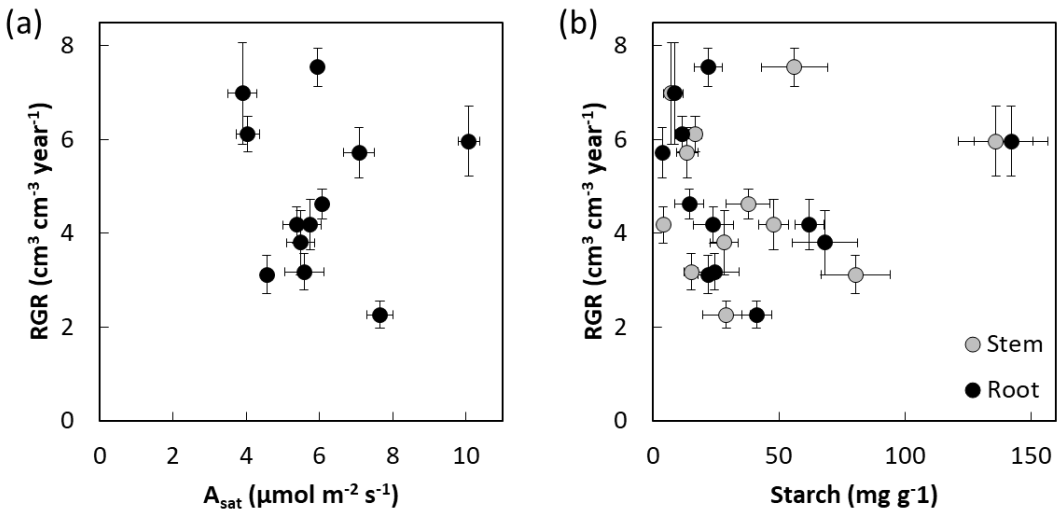


Figure 5 : Relations entre le taux de croissance en volume de la tige (RGR ; cm^3 cm^{-3} $year^{-1}$) et (a) l'assimilation photosynthétique instantanée en lumière saturante (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}) et (b) les teneurs en amidon dans la tige (SS_{stem} ; mg g^{-1} ; gris) et les racines (SS_{root} ; mg g^{-1} ; noir). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

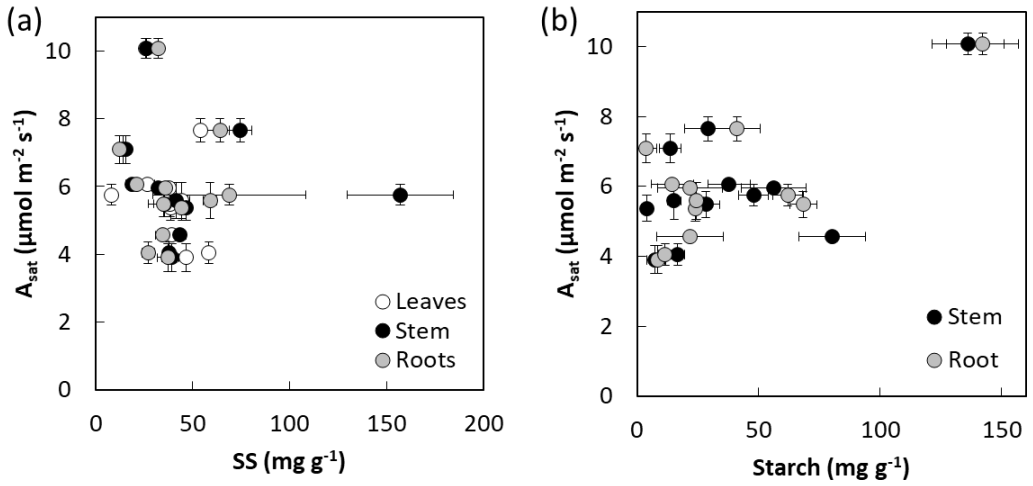


Figure 6 : Relation entre l'assimilation photosynthétique instantanée en lumière saturante (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}) et les teneurs en sucres solubles dans les feuilles, la tige et les racines (SS ; mg g^{-1}) ainsi que la relation entre A_{sat} et la teneur en amidon dans les organes de stockage (tige, $Starch_{stem}$ et racines, $Starch_{root}$; mg g^{-1}). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

2.1.3. Relations entre le fonctionnement hydraulique et les teneurs en NSC

A la vue des relations entre teneurs en sucres solubles et les traits relatifs à la résistance à l'embolie, j'ai fait le choix de retirer *Tachigali melinonii* des analyses (les plus faibles teneurs en SS), qui s'écarte clairement des tendances des 11 autres espèces, même si je représente tout de même cette espèce sur les figures (Fig. 7). On observe alors des compromis entre d'un côté des espèces avec une grande résistance à l'embolie de la tige et des HSM de tige élevées et d'un autre des espèces avec de fortes teneurs en sucres solubles. Les espèces avec les plus fortes teneurs en sucres solubles dans les feuilles (p = 0.006), la tige (p = 0.025) et les racines (p = 0.030) ont une plus faible résistance à l'embolie de la tige (Fig. 7b) et une plus grande $HSM_{PcloseP50stem}$ (p = 0.037, p = 0.002 et p = 0.072 dans les feuilles, la tige et les racines, respectivement ; Fig. 7c). Les espèces avec les plus fortes teneurs en sucres solubles dans la tige et les racines ont aussi un potentiel létal moins négatif (p = 0.024 ; r^2 = 0.45 ; non-montrée). Les espèces avec les plus fortes teneurs en sucres solubles dans les feuilles ont aussi une plus grande résistance à l'embolie des feuilles (p = 0.049 ; r^2 = 0.36 ; Fig. 7a), et donc un plus faible degré de segmentation de vulnérabilité (p = 0.002 ; Fig. 7d). Il n'y a pas de relation entre les teneurs en sucres solubles et $HSM_{PcloseP50leaf}$ ou $HSM_{PclosePleth}$ (non-montrée). A l'échelle intra- et interspécifique, il n'y a pas de relation entre P_{md}, P_{tlp}, P_{close} et les teneurs en sucres solubles (voir Fig. A2 en Annexes pour P_{md} ; non-montré pour les autres).

A l'inverse des teneurs en sucres solubles, les espèces avec les plus fortes teneurs en amidon dans la tige ont une plus grande résistance à l'embolie de la tige (p = 0.013 ; Fig. 8a), une plus grande $HSM_{PcloseP88stem}$ (p = 0.005 ; Fig. 8b), mais une plus petite $HSM_{PcloseP88leaf}$ (p = 0.042 ; Fig. 8c). De plus, ces espèces atteignent P_{leth} à un pourcentage de perte de conductance hydraulique de la tige plus élevé (p = 0.027 ; Fig. 8d). Il n'y a pas de relation entre les teneurs en amidon et les potentiels hydriques reliés à 50% de perte de conductance hydraulique.

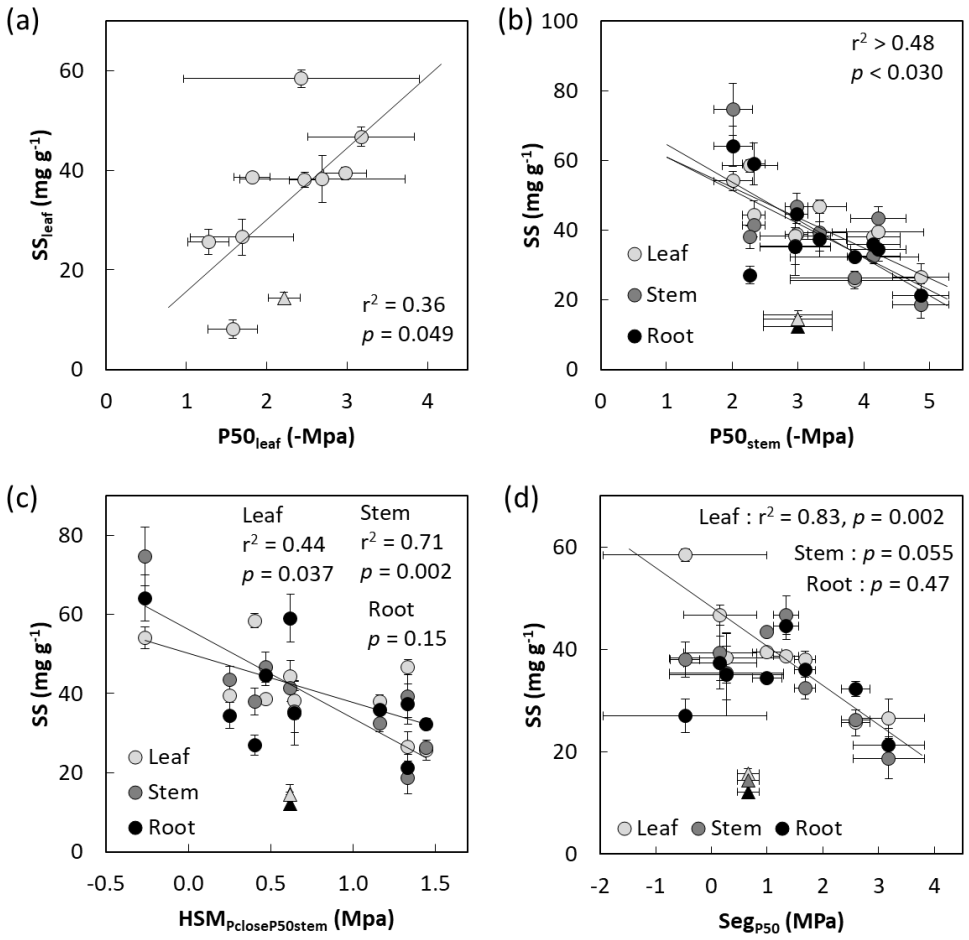


Figure 7 : Relations entre les teneurs en sucres solubles et les traits hydrauliques. Relation entre la teneur en sucres solubles des feuilles (SS_{leaf} ; mg g^{-1}) et le potentiel hydrique entraînant 50% de perte de conductance hydraulique des feuilles ($P50_{leaf}$; MPa), entre les teneurs en sucres solubles dans les feuilles, la tige et les racines et le potentiel hydrique entraînant 50% de perte de conductance hydraulique de la tige ($P50_{stem}$; MPa), ainsi qu'avec la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique et $P50_{stem}$ ($HSM_{PcloseP50stem}$; MPa) et le degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Seg_{P50} ; MPa), et la relation entre le potentiel hydrique seuil pour la survie (P_{leth} ; MPa) et la teneur en sucres solubles des racines (SS_{root} ; mg g^{-1}). Chaque point représente une espèce. Les triangles représentent *Tachigali melinonii.* Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

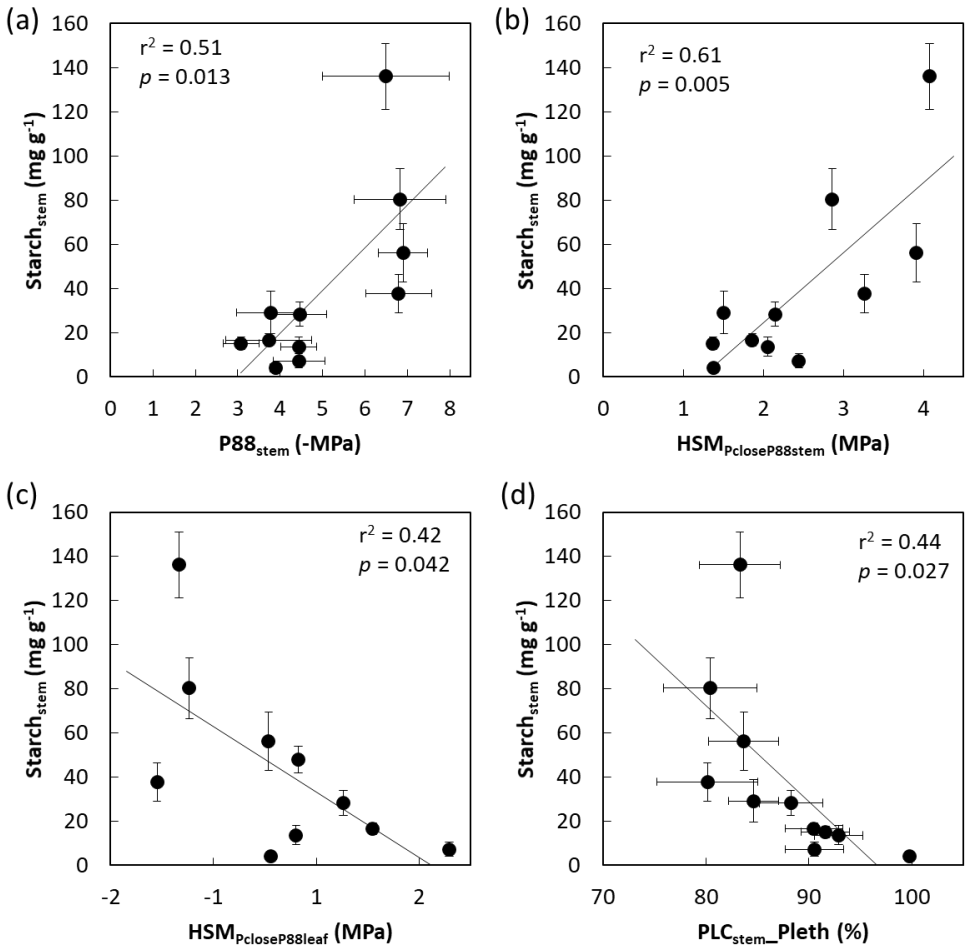


Figure 8 : Relations entre les teneurs en sucres solubles et les traits hydrauliques. Relations entre la teneur en amidon de la tige ($Starch_{stem}$; mg g^{-1}) et le potentiel hydrique associé à 88% de perte de conductance hydraulique des tiges ($P88_{stem}$; MPa), la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel de fermeture stomatique et $P88_{stem}$ ($HSM_{PcloseP88stem}$; MPa), la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel de fermeture stomatique et le potentiel hydrique associé à 88% de perte de conductance hydraulique des feuilles ($HSM_{PcloseP88leaf}$; MPa) ainsi qu'avec le pourcentage de perte de conductance hydraulique de la tige au potentiel hydrique seuil pour la survie ($PLC_{stem}_P_{leth}$; %). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.4. Relations entre le fonctionnement hydraulique des feuilles et les échanges gazeux

Le taux d'assimilation photosynthétique n'est pas corrélé aux teneurs en NSC et à RGR (Fig. 5a et Fig. 6), mais il l'est avec le fonctionnement hydraulique des espèces (Fig. 9). Plus le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) est négatif, et plus la marge de sécurité entre P_{md} et le potentiel

hydrique au point de perte de turgescence ($SM_{leaf}_P_{tlp}$; MPa) est faible, plus A_{sat} est faible (p = 0.028 et p = 0.037, respectivement, Fig. 9a-b). La relation entre $P50_{leaf}$ et A_{sat} est non-significative (p = 0.059) si l'on considère les 10 espèces pour lesquelles ces deux traits sont disponibles. Mais si l'on écarte *Sterculia pruriens* de la relation (faible A_{sat} et $P50_{leaf}$ peu négatif), elle devient significative et forte (r^2 = 0.65 ; p = 0.009 ; Fig. 9c), A_{sat} diminuant avec la résistance à l'embolie des feuilles.

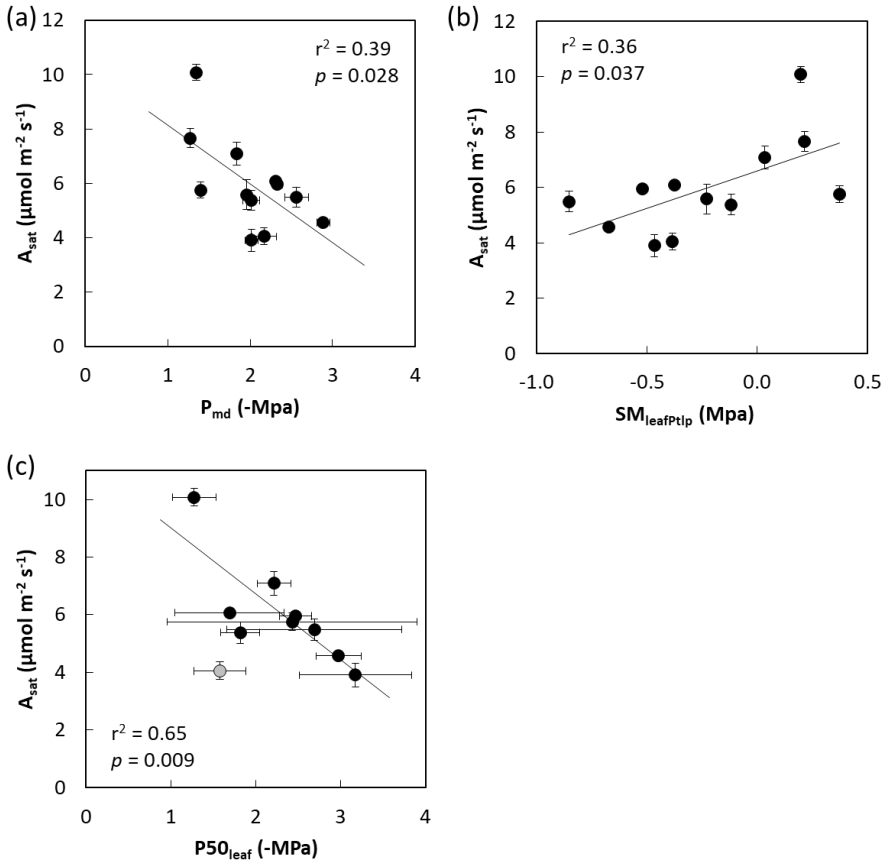


Figure 9 : Relations entre l'assimilation photosynthétique (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}) et le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa), la marge de sécurité entre P_{md} et le point de perte de turgescence ($SM_{leaf}_P_{tlp}$; MPa) ainsi qu'avec le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa). Chaque point représente une espèce. Le point gris représente *Sterculia pruriens*. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.5. Compromis entre la conductance minimum foliaire et d'autres traits de résistance à la sécheresse

A l'échelle interspécifique, en conditions non-limitantes en eau (WET), la conductance minimum (g_{min}) varie de 0.4 à 2.2 mmol m^{-2} s^{-1} (Fig. 10). Il y a un compromis entre g_{min} et $P50_{stem}$, et entre g_{min} et P_{leth}, tel que plus $P50_{stem}$ et P_{leth} sont négatifs, plus g_{min} est élevée (p = 0.006, r^2 = 0.54 et p = 0.028 ; r^2 = 0.40 ; Fig. 11a-c). De ce fait, plus g_{min} est élevée, plus $HSM_{PcloseP50stem}$ est grande (p = 0.003 ; r^2 = 0.65 ; Fig. 11b). En revanche, Il n'y a pas de relation entre g_{min} et les autres traits mesurés, en particulier $P50_{leaf}$ (p = 0.91), P_{close} (p = 0.24), P_{tlp} (p = 0.82) et P_{md} (p = 0.60 ; non-montrées).

Il y a un compromis entre g_{min}, SS_{stem} (p = 0.025) et SS_{root} (p = 0.016) pour 11 espèces (Fig. 11d), en retirant *Sterculia pruriens* de l'analyse, qui a une très forte variabilité inter-organes des teneurs en sucres solubles. Il n'y a pas de relation entre g_{min} et SS_{leaf} (p = 0.28 ; Fig. 11d).

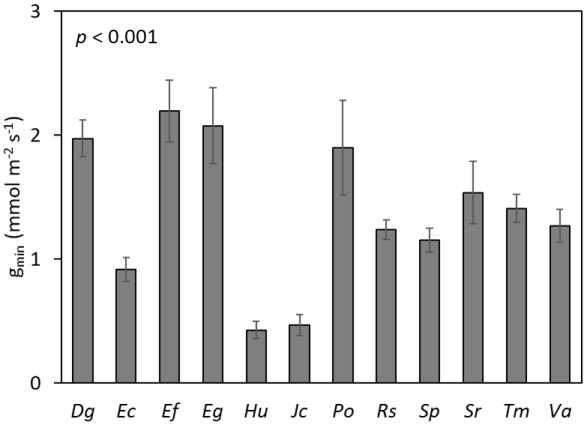


Figure 10 : Moyennes spécifiques de la conductance minimum foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques ont été testées avec une ANOVA.

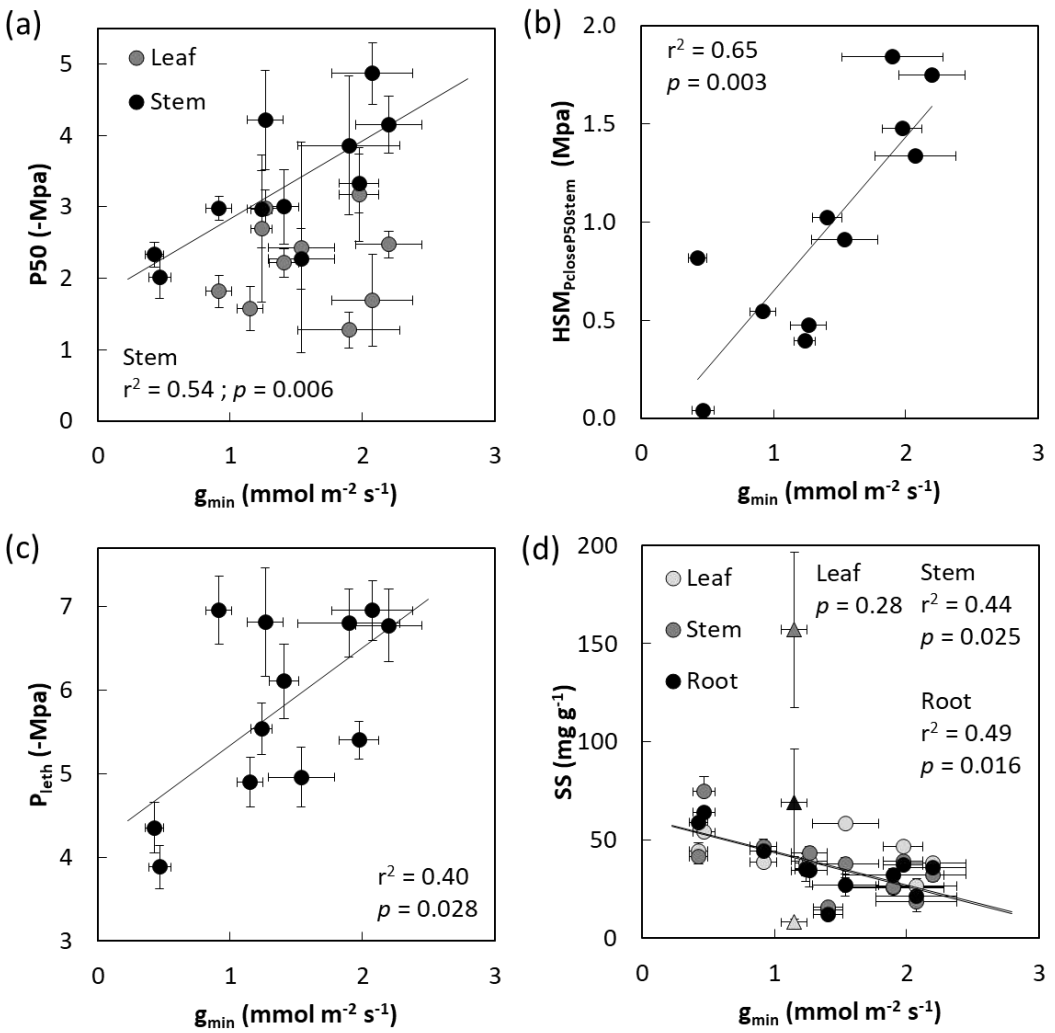


Figure 11 : Relations entre la conductance minimum (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) et le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans la tige ($P50_{stem}$; MPa) et les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa), la relation entre g_{min} et la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique et $P50_{stem}$ ($HSM_{PcloseP50stem}$; MPa), la relation entre g_{min} et le potentiel hydrique seuil pour la survie (P_{leth} ; MPa) et les relations entre g_{min} et les teneurs en sucres solubles dans les feuilles, la tige et les racines (mg g^{-1}). Chaque point représente une espèce. Les triangles représentent *Sterculia Pruriens*, non-comprise dans l'analyse avec les teneurs en sucres solubles. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.6. Sécurité hydraulique et efficience d'utilisation de l'eau

A l'échelle interspécifique, en conditions non-limitantes en eau (WET), la composition isotopique en carbone foliaire ($\delta^{13}C$) varie fortement entre espèces (de -27.4 à -31.6 ‰ ; $p < 0.001$; Tableau A2), suggérant des différences de WUE intrinsèques fortes entre espèces. Il y a une relation entre $\delta^{13}C$ et $P50_{stem}$ ($p = 0.022$; $r^2 = 0.40$; Fig. 12a) et entre $\delta^{13}C$ et g_{min} ($p = 0.011$; $r^2 = 0.49$; Fig. 12b), les espèces avec des valeurs de $\delta^{13}C$ les moins négatives (efficience d'utilisation de l'eau plus élevée) ayant une plus grande résistance à l'embolie mais aussi des valeurs de g_{min} plus élevées.

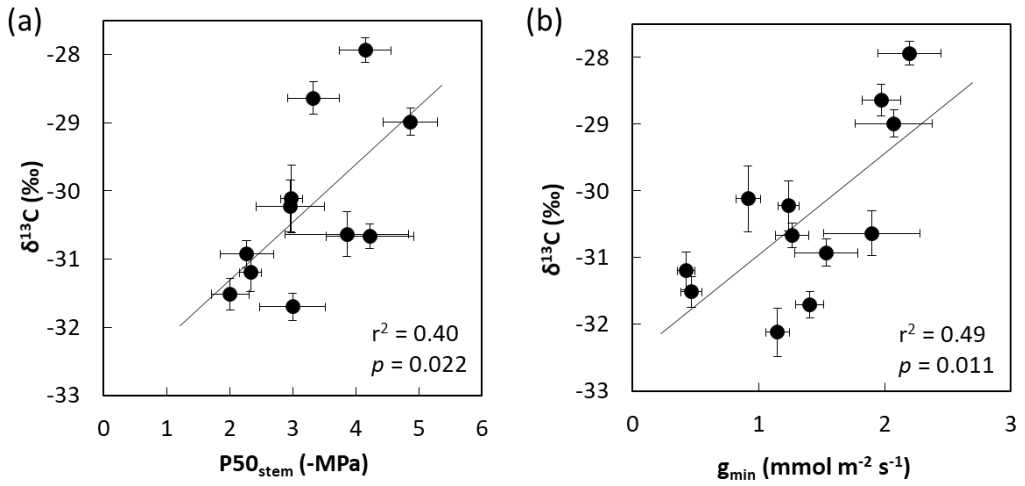


Figure 12 : Relations entre la composition isotopique en carbone ($\delta^{13}C$; ‰) et le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans la tige ($P50_{stem}$; MPa), et entre $\delta^{13}C$ et la conductance minimum foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.7. Relation entre le taux de croissance et la sécurité hydraulique

Nous avons vu dans la partie précédente que le taux de croissance n'est pas corrélé au taux d'assimilation carbonée et aux teneurs en amidon. Le taux de croissance est en revanche relié à la sécurité hydraulique. Il y a en effet une relation positive entre RGR et $HSM_{PcloseP50stem}$ (p = 0.002 ; Fig. 13a) ainsi qu'entre RGR et g_{min} (p = 0.004 ; Fig. 13b). Le RGR n'est relié à aucune autre variable.

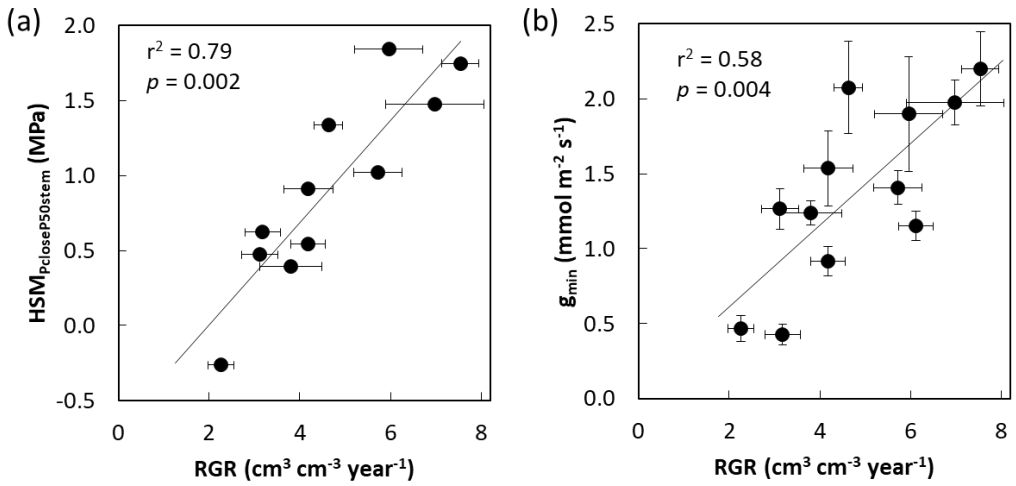


Figure 13 : Relations entre le taux de croissance en volume de la tige (RGR ; $cm^3\ cm^{-3}\ year^{-1}$) et la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique et le potentiel hydrique associé à 50% de perte de conductance hydraulique de la tige ($HSM_{PcloseP50stem}$; MPa), ainsi qu'entre RGR et la conductance minimum (g_{min} ; $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.8. Masse surfacique des feuilles et densité du bois de la tige

La masse surfacique des feuilles (LMA) varie de 36 à 80 g m^{-2} et la densité du bois des tiges (WSG) varie de 0.36 à 0.69 entre les 12 espèces étudiées (p < 0.001 ; Fig. 14 ; Tableau A2). Il n'y a pas de relation entre $P50_{stem}$ (ou les autres traits relatifs à la résistance à l'embolie des tiges) et WSG (Fig. 15). Le LMA n'est relié ni à $P50_{leaf}$ (Fig. 16a), P_{tlp}, P_{close} (Fig. 16b) ou g_{min} (non-montrée).

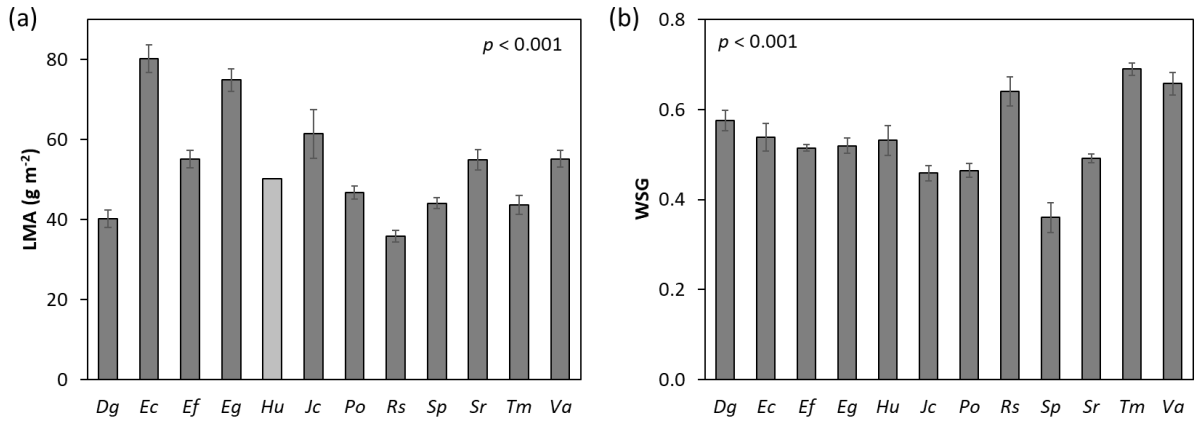


Figure 14 : Moyennes spécifiques de la masse surfacique des feuilles (LMA ; g m^{-2}) et la densité du bois des tiges (WSG). Seulement une valeur de LMA est disponible pour *Heritiera utilis* (gris clair). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques ont été testées avec une ANOVA.

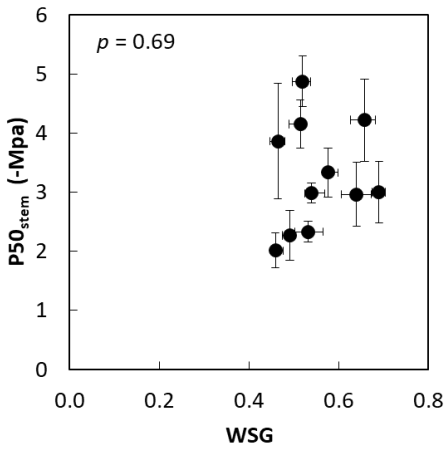


Figure 15 : Relations entre le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les tiges ($P50_{stem}$; MPa) et la densité du bois de la tige (WSG). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type.

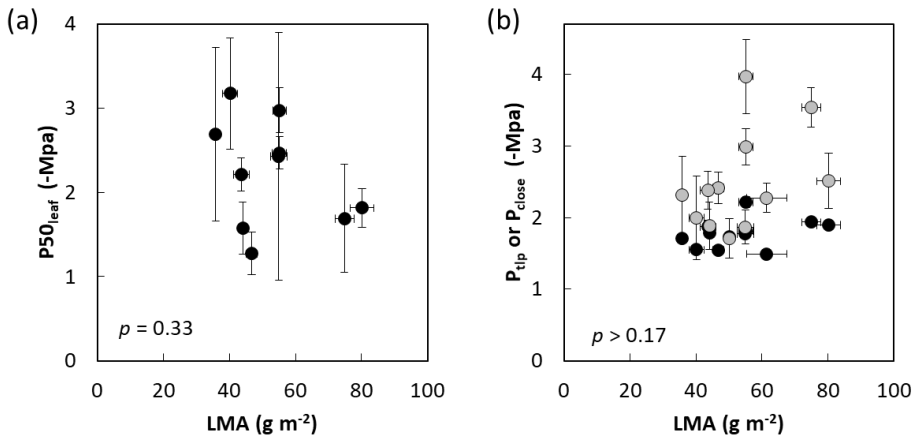


Figure 16 : Relations entre le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa), la conductance minimum (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) et la masse surfacique des feuilles (LMA ; g m^{-2}), ainsi que les relations entre le LMA et le point de perte de turgescence (P_{tlp} ; MPa ; points noirs), le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa ; points gris) et la marge de sécurité hydraulique entre $P50_{leaf}$ et P_{close} ($HSM_{PcloseP50leaf}$; MPa) et la relation entre $P50_{leaf}$ et la densité du bois des tiges (WSG). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.9. Rôle de la taille des feuilles

La surface moyenne d'une feuille (ou d'une foliole dans le cas de feuilles composées ; LA) varie de 26 ± 2 à 143 ± 17 cm^2 (Tableau A2). Les espèces avec les plus grandes feuilles ont des valeurs de P_{close} et de $P50_{stem}$ moins négatives (p = 0.015 et p = 0.034, respectivement ; Fig. 17a-b). De plus, la différence entre P_{tlp} et P_{close} diminue avec la surface foliaire (p = 0.009 ; Fig. 17c). Les espèces à petites feuilles ont aussi tendance à avoir une plus forte densité du bois de la tige (p = 0.011 ; r^2 = 0.50 ; Fig. 17d). Les espèces à grandes feuilles ont aussi de plus fortes teneurs en sucres solubles dans la tige (p = 0.028) et les racines (p = 0.029), une plus faible densité du bois de la tige (p = 0.011 ; non-montrées), de plus fortes valeurs de g_{smax} (p = 0.043 ; Fig. 17e) et de plus faibles valeurs d'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (p = 0.007, si l'on retire *Tachigali melinonii* de l'analyse ; Fig. 17f). On peut noter que *Tachigali melinonii*, avec la plus petite surface foliaire d'une foliole, s'écarte souvent de ces relations.

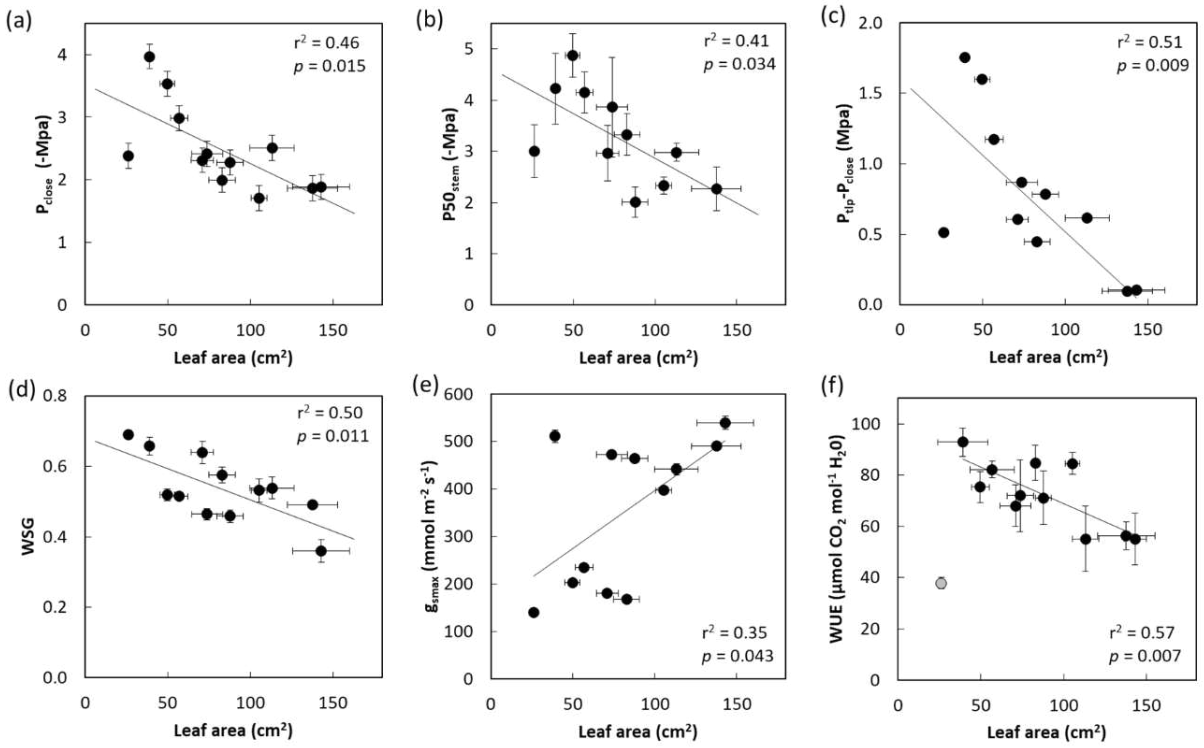


Figure 17 : Importance de la surface d'une feuille. Relations entre la surface d'une feuille (ou d'une foliole pour les espèces à feuilles composées ; cm^2) et le potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; MPa), le potentiel hydrique associé à 50% de perte de conductance hydraulique des tiges ($P50_{stem}$; MPa), la différence entre le point de perte de turgescence (P_{tlp} ; MPa) et P_{close}, la densité du bois de la tige (WSG), la conductance stomatique maximum (g_{smax} ; mmol m^{-2} s^{-1}) ainsi qu'avec l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE ; µmol CO_2 mol^{-1} H_2O). Chaque point représente une espèce. Le point gris représente *Tachigali melinonii*. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.2. Diversité des stratégies : synthèse des relations entre fonctionnement hydrique et carboné

Afin d'identifier les tendances générales pour ces espèces vis-à-vis de l'acquisition du CO_2, le stockage et l'utilisation des ressources carbonées, le fonctionnement hydraulique et les capacités de résistance potentielle à la sécheresse (avant contrainte hydrique), j'ai choisi de mener une approche multifactorielle dans cette partie et de classer ces espèces en groupes de caractéristiques fonctionnelles similaires.

Pour cela, j'ai réalisé une analyse en composantes principales (ACP) comprenant 25 traits mesurés sur ces plants, dont 5 projetés en tant que variables quantitatives supplémentaires (i.e. qui ne pèsent aucun poids dans la projection des autres variables ; $HSM_{PcloseP50leaf}$, $HSM_{PcloseP50stem}$, $HSM_{PclosePleth}$, Seg_{P50} et PNUE). Les résultats de l'ACP montrent que les deux premièrs axes expliquent une forte proportion (54.5%) de la variabilité interspécifique (Fig. 18). Le troisième axe n'explique pas assez cette variabilité pour être intégré dans cette analyse. Le premier axe décrit principalement des stratégies possibles de résistance à la sécheresse et discrimine les espèces selon leur résistance à l'embolie de la tige, la sensibilité de leur transpiration et leur potentiel hydrique seuil pour la survie ainsi que plusieurs caractéristiques reliées à des stratégies d'évitement de la sécheresse comme les teneurs en sucres solubles et la conductance minimum. On observe aussi que la surface foliaire, la composition isotopique en carbone et PNUE sont importantes (Fig. 13 et 19 ; Fig. A1). L'ordre de contribution des variables est le suivant : $P50_{stem}$, P_{leth}, P_{close}, LA, SS_{root}, g_{min}, SS_{stem}, $\delta^{13}C$ (Fig. A3). Le deuxième axe décrit principalement la capacité des espèces à maximiser les échanges gazeux et notamment à assimiler du carbone et le stocker sous forme d'amidon, ainsi qu'à avoir des feuilles résistantes à l'embolie. Cet axe est aussi associé à la teneur en azote foliaire et dans une moindre mesure à la densité du bois de la tige. L'ordre de contribution des variables est le suivant : $Starch_{root}$, $Starch_{stem}$, $P50_{leaf}$, E_{max}, N_{area}, A_{sat}, WSG (Fig. A3).

A partir des deux axes principaux de l'ACP, j'ai effectué un regroupement arbitraire (je n'ai pas fait de statistiques pour les déterminer) des espèces en plusieurs groupes selon leur fonctionnement hydrique et carboné :

- Groupe 1 : *Eperua falcata*, *Eperua grandiflora* et *Vouacapoua americana* sont caractérisées par *i*) une forte résistance à l'embolie de la tige et un potentiel létal très négatif, *ii*) un potentiel au point de perte de turgescence et un potentiel de fermeture stomatique plus négatifs, *iii)* une efficience d'utilisation de l'eau élevée, *iv)* une grande marge de sécurité hydraulique (HSM) de la tige et un fort degré de segmentation de vulnérabilité ainsi que *v)* de petites feuilles.

- Groupe 2 : *Dicorynia guianensis*, *Eschweilera coriacea*, *Recordoxylon speciosum* et *Tachigali melinonii* sont caractérisées par *i)* une grande résistance à l'embolie des feuilles, *ii)* une forte densité du bois de la tige, *iii)* de faibles échanges gazeux et *iv)* une faible capacité à accumuler de l'amidon. On peut noter qu'*Eschweilera coriacea* est situé pile au centre de l'ACP et que son comportement est pauvrement représenté par ces deux axes.
- Groupe 3 : *Heritiera utilis*, *Jacaranda copaia*, *Sterculia pruriens* et *Sextonia rubra* sont caractérisées par *i*) de fortes teneurs en sucres solubles dans la tige et les racines, *ii)* une fermeture stomatique précoce, *iii)* une faible conductance minimum, *iv)* une efficience photosynthétique d'utilisation de l'azote élevée, *v)* une large HSM des feuilles mais de faibles HSM de la tige, un faible degré de segmentation de vulnérabilité et *vi)* de grandes feuilles.
- Groupe 4 : *Pterocarpus officinalis* est caractérisée par *i)* d'importants échanges gazeux*, ii)* une forte capacité à stocker de l'amidon*, iii)* une faible résistance à l'embolie des feuilles et *iv)* une relativement forte résistance à l'embolie de la tige, ce qui lui confère un important degré de segmentation de vulnérabilité.

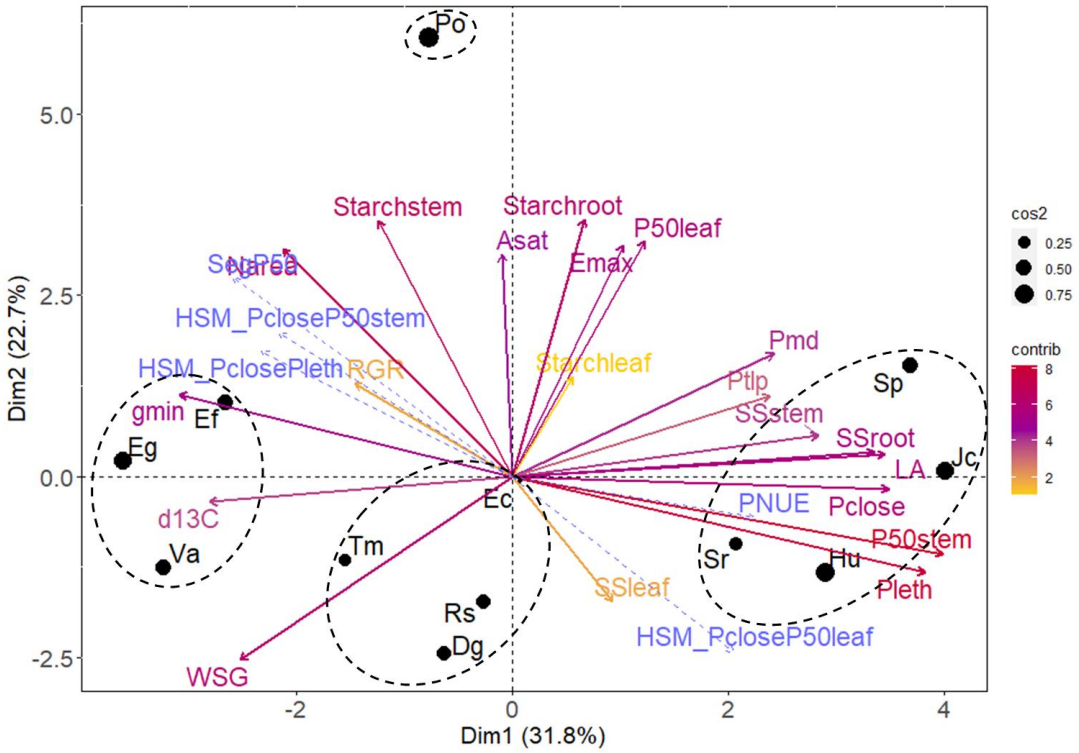


Figure 18 : Projection des espèces dans le plan de l'analyse en composante principale pour des traits impliqués dans le fonctionnement hydrique et carboné pour 12 espèces d'arbre au stade plantule (P_{md}, le potentiel hydriques foliaire au maximum solaire ; P_{tlp}, le potentiel hydrique au point de perte de turgescence ; P_{close}, le potentiel hydrique de fermeture stomatique ; $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$, le potentiel hydrique associé à 50% de perte de conductance hydraulique dans les feuilles ou les tiges ; P_{leth}, le potentiel hydrique létal ; Seg_{P50}, l'indice de segmentation de vulnérabilité hydraulique ; $HSM_{PcloseP50leaf}$ et $HSM_{PcloseP50stem}$, les marges de sécurité hydraulique entre P_{close} et $P50_{leaf}$ ou $P50_{stem}$; $HSM_{PclosePleth}$, la marge de sécurité entre P_{close} et P_{leth} ; LA, la surface d'une feuille ; g_{min} la conductance minimum ; $\delta^{13}C$, la composition isotopique en carbone des feuilles; E_{max}, la transpiration maximale ; N_{area}, la teneur en azote foliaire par unité de surface ; PNUE, l'efficience d'utilisation photosynthétique de l'azote ; WSG, la densité du bois des tiges ; RGR, le taux de croissance en volume ; SS_{leaf}, SS_{stem} et SS_{root}, la teneur en sucres solubles dans les feuilles, la tige et les racines ; $Starch_{leaf}$, $Starch_{stem}$ et $Starch_{root}$, la teneur en amidon dans les feuilles, la tige et les racines) La contribution relative des traits (%) est représentée par un gradient de couleur. Les variables supplémentaires sont représentées par des pointillés bleus et les espèces projetées dans le plan par des points noirs, dont la taille représente la qualité de leur représentation. Les ellipses en pointillés noirs représentent les groupes d'espèces.

3. DISCUSSION

Je rappelle que dans ce chapitre, j'ai étudié une suite de traits fonctionnels sur des plants bien arrosés (traitement WET), sans contrainte hydrique. Mon objectif était d'évaluer, sur la base de ces traits caractérisant le fonctionnement intrinsèque de ces espèces, l'éventualité de différences de réponse à la sécheresse chez ces espèces, quand on les soumet à une sécheresse forte. Cette dernière question fera l'objet de mon Chapitre V.

3.1. Répartition entre organes des carbohydrates non-structuraux

La covariation des teneurs en sucres solubles entre organes pour ces différentes espèces élevées avec un arrosage régulier (traitement WET) indique que les concentrations en sucres solubles sont globalement maintenues à des niveaux similaires dans toute la plante, même si j'observe quelques exceptions pour trois espèces (*Heritiera utilis*, *Sextonia rubra* mais surtout *Sterculia pruriens* ; Fig. 1a). De plus, l'absence de relations entre les teneurs en sucres solubles et en amidon indique une diversité interspécifique importante vis-à-vis de l'allocation et de la conversion des NSC, même quand il n'y a pas de stress hydrique. On peut donc dire qu'hormis quelques différences interspécifiques d'allocation au sein de l'organisme, la règle générale observée chez ces espèces semble être le maintien de teneurs homogènes en sucres solubles entre organes, quelles que soient les teneurs en amidon (Fig. 2). Cette tendance générale pourrait contribuer à maintenir une bonne stabilité des fonctions d'osmorégulation et de respiration chez ces espèces dans ces conditions expérimentales (Hartmann & Trumbore 2016). On peut alors se demander si le maintien de cette stabilité persiste en conditions de sécheresse (voir Chapitre V).

3.2. Allocation des produits de la photosynthèse à la croissance et au stockage

L'absence de relation entre assimilation, taux de croissance et teneurs en NSC à l'échelle interspécifique indique qu'il existe différentes stratégies d'allocation des NSC entre ces espèces et qu'on ne peut pas tirer de conclusion générale sur le fonctionnement des espèces du point de vue carboné, si l'on ne prend en compte que ces variables (Fig. 5 et 6). Un compromis entre taux de croissance et stockage des réserves n'est pas consensuel (*review* par Dietze *et al.*, 2014 ; opinion par Palacio *et al.*, 2014). D'autres fonctions pourraient aussi entrer en compte pour expliquer le devenir des assimilats (i.e. le fonctionnement hydraulique, sous-partie suivante).

3.3. Relations entre le fonctionnement hydraulique et les teneurs en NSC

D'après plusieurs de nos résultats montrant une relation négative entre les teneurs en sucres solubles, la résistance à l'embolie, les marges de sécurité hydraulique et le degré de segmentation de vulnérabilité, on peut postuler que les espèces avec de fortes teneurs en SS ont plutôt une stratégie générale qui leur permettrait l'évitement de la sécheresse (Fig. 7). Cette stratégie s'opposerait avec celle des espèces avec ayant une forte résistance à l'embolie (i.e. une stratégie de tolérance). Ce compromis a déjà été observé et est souvent attribué à la grande capacité des espèces les plus vulnérables à l'embolie à réparer leurs vaisseaux embolisés, la plus grande teneur en sucres solubles dans les parenchymes favorisant osmotiquement le « retour » de l'eau (Meinzer & McKulloh 2013 ; Ogasa *et al.*, 2013 ; Tomasella *et al.*, 2020 ; Chen *et al.*, 2020). Cependant, l'existence de ce mécanisme du '*refilling*' lorsque le xylème des tiges est sous tension est loin de faire consensus (Brodersen & McElrone 2013 ; Cochard *et al.*, 2015). L'hypothèse de l'existence d'une stratégie d'évitement est alors plus probable que celle d'un '*refilling*' des vaisseaux embolisés (Cochard & Delzon 2013). En effet, les sucres solubles jouent un rôle avéré dans le maintien de la turgescence et dans l'osmorégulation (Hartmann & Trumbore 2016). De plus fortes concentrations en sucres solubles permettraient de retarder le moment où le potentiel hydrique de la plante atteindrait son seuil létal quand celle-ci subit un stress hydrique (O'Brien *et al.*, 2014), mais aussi de compenser l'arrêt de l'assimilation pour ces espèces dont les stomates se ferment précocement quand ils sont stressés. Ce mécanisme aurait des bénéfices directs pour ces espèces en retardant l'occurrence de la défaillance hydraulique et de la famine carbonée quand ils subissent une sécheresse. On peut cependant faire l'hypothèse que ce type de stratégie pourrait être efficace pour des sécheresses relativement courtes, mais pas nécessairement si elle dure dans le temps ou est trop intense. En effet, une plus importante résistance à l'embolie des branches ainsi qu'une grande marge de sécurité hydraulique semblent être les caractéristiques qui permettent aux arbres de survivre en période de sécheresse (Anderegg *et al.*, 2016), la mortalité étant toujours associée à la défaillance hydraulique, avec ou sans occurrence de famine carbonée (Adams *et al.*, 2017). De plus, même si les stomates des espèces les moins résistantes à l'embolie se ferment à des potentiels hydriques moins négatifs, les pertes résiduelles cuticulaires ne sont pas nulles. De plus, j'ai observé que la surface moyenne des feuilles de ces espèces est généralement la plus importante (voir sous-partie suivante) ; en l'absence de défoliation, leur potentiel hydrique continuerait de donc diminuer, du fait de la plus grande surface d'évaporation possible, qui dépend aussi de la surface foliaire totale. On peut donc se demander si la vitesse à laquelle ces espèces atteignent leur potentiel hydrique seuil pour la survie est vraiment diminué, en d'autres mots, si cette

stratégie a réellement pour effet de rallonger le temps jusqu'à la dessiccation des tissus, quand elles subissent la sécheresse. A la lumière de ces résultats, on peut déduire que l'absence de relation entre teneurs en sucres solubles et en amidon est causée par des différences interspécifiques dans le recours aux sucres solubles pour le maintien de l'osmorégulation, qui viendrait de différences interspécifiques dans la résistance à l'embolie.

A l'inverse des sucres solubles, la concentration en amidon semble être positivement reliée à la sûreté hydraulique chez ces espèces (Fig. 8). On peut supposer que les espèces les plus résistantes à l'embolie, avec les plus larges HSM de la tige, *(i)* sont moins à risque de mortalité par défaillance hydraulique, *(ii)* n'ont pas besoin de maintenir des fortes teneurs en sucres solubles, et *(iii)* allouent alors plus de carbone au stockage en convertissant les sucres solubles en amidon. Mais cette possibilité n'est pas vérifiée ici, car je n'ai pas observé chez ces espèces de compromis entre teneurs en sucres solubles et en amidon. Une hypothèse alternative que je propose serait que les espèces les plus résistantes à l'embolie avec une fermeture stomatique plus tardive (voir Chapitre III) conservent leurs stomates ouverts plus longtemps au cours de la journée et peuvent donc stocker plus d'amidon. Cette proposition n'est pas en contradiction avec l'absence de relation entre l'assimilation photosynthétique et les teneurs en amidon, car elle dépendrait de l'intégration de l'assimilation sur une plus longue durée, quelle que soit sa valeur absolue à lumière saturante. Ces hypothèses restent cependant difficiles à confirmer du fait de leur complexité et du manque de données dans la littérature.

L'absence de relation entre le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire et les teneurs en sucres solubles chez ces espèces (Fig. A2) indique que de plus fortes teneurs en sucres solubles ne permettent pas aux espèces de conserver un potentiel hydrique moins négatif, ou du moins que le rôle osmotique des sucres solubles ne permet pas d'expliquer la variabilité du potentiel hydrique lorsque les plants sont bien alimentés en eau. Ce résultat s'oppose à l'étude d'Obrien *et al.*, (2014) pour des espèces d'arbres de forêt tropicale humide qui ont montré à l'échelle intra- et interspécifique que des plantules avec les plus forts taux de NSC sont capables de maintenir leur statut hydrique (estimé à partir du potentiel hydrique de base) pendant une longue période au cours d'un cycle de sécheresse. Cependant, leur étude a été réalisée en conditions de sécheresse, sur des plants artificiellement enrichis en NSC, ce qui a pu exacerber leurs résultats. On peut toutefois se demander si une plus forte teneur en sucres solubles permet, chez nos espèces, de ralentir la diminution du potentiel hydrique en période de sécheresse. L'absence de relation entre le point de perte de turgescence et les teneurs en sucres solubles suggère que d'autres solutés jouent probablement un rôle osmotique (Bartlett *et al.*, 2012).

3.4. Relations entre les échanges gazeux et le fonctionnement hydraulique

La mesure d'A_{sat} a été réalisée quelques heures avant la mesure de P_{md}, en conditions d'absence de stress hydrique, mais on peut tout de même déduire de la relation entre A_{sat} et $SM_{leaf}_P_{tlp}$ que la perte de turgescence contraindrait l'assimilation photosynthétique (Fig. 9a-b). En effet, la diminution de la conductance stomatique étant le principal facteur contrôlant la diminution de l'assimilation en période de sécheresse (Santos *et al.*, 2018), ce résultat précise le lien mécaniste entre la perte de turgescence et la fermeture stomatique (voir Chapitre III). De même, entre les 12 espèces, celles avec les valeurs de P_{md} les plus négatives ont de plus faible valeurs de PNUE, ce qui pourrait être imputé à la limitation d'A_{sat} dû à la turgescence des cellules foliaire. Ces relations paraitraient presque triviales à l'échelle intraspécifique. Cependant, nous les observons ici à l'échelle interspécifique, ce qui suggère que le lien entre l'assimilation carbonée et le fonctionnement hydraulique des feuilles est direct lorsqu'on considère la conductance stomatique, les stomates étant le 'hub' des échanges gazeux (Taiz & Zeiger 2002).

Le compromis entre assimilation photosynthétique et résistance à l'embolie des feuilles suggère néanmoins peut-être une autre stratégie générale de fonctionnement de ces espèces (Fig. 9c). Tout d'abord, ce compromis corrobore celui d'une étude récente montrant que les espèces avec la plus grande assimilation photosynthétique et la plus forte conductance stomatique sont les moins résistantes à l'embolie des feuilles (Henry *et al.*, 2019). Ces espèces auraient aussi une plus forte conductance hydraulique des feuilles, selon un compromis entre sûreté et efficience hydraulique (Scoffoni & Sack 2017). Nous avons vu dans le Chapitre III que $P50_{leaf}$ n'est a priori pas relié à la résistance à la sécheresse, au sens de la maximisation du temps de dessication. On peut ici corroborer les hypothèses posées dans la discussion de cette partie, à savoir que les espèces avec les feuilles les moins résistantes à l'embolie pourraient maximiser leurs capacités photosynthétiques, en partie grâce à une plus grande conductance hydraulique. De plus, Coste *et al.,* (2011) ont trouvé que les espèces avec les plus faibles capacités photosynthétiques avaient une plus longue durée de vie des feuilles, dont certaines étaient commune à notre étude. Nous n'avons pas estimé la durée de vie des feuilles mais on peut faire l'hypothèse qu'elle est plus longue pour les espèces avec les valeurs d'A_{sat} les plus faibles et les valeurs de $P50_{leaf}$ les plus négatives.

Je n'ai pas les éléments pour la tester, mais on peut faire l'hypothèse que ce compromis entre A_{sat} et $P50_{leaf}$ s'insère dans une stratégie d'évitement de la sécheresse : une forte assimilation en l'absence de contraintes hydriques pourrait permettre à certaines espèces d'investir plus de C dans la croissance (e.g. racinaire), et de mieux éviter l'exposition à de faibles teneurs en eau du sol en saison sèche. En d'autres

termes, cela leur permettrait de plus rapidement sortir de la gamme de dimensions qui contraignent leur profondeur d'extraction de l'eau. Ceci est bien illustré dans l'étude de Fortunel *et al.*, (2020) où un plus fort maintien du potentiel hydrique de base en saison sèche avec l'ontogénie pour des espèces de forêt guyanaise, à savoir que les *'saplings'* ont un potentiel hydrique moins négatif que les *'seedlings'*, ce qu'on peut attribuer à leur plus grande profondeur d'enracinement. De plus, la chute des feuilles ou l'embolie des feuilles chez certaines espèces réduirait la surface évapotranspirative totale de la plante. Les feuilles restantes pourraient donc être favorisées et maintenir une plus forte assimilation photosynthétique sans fermer leurs stomates ce qui d'un point de vue de l'économie en C permet de maximiser le gain par unité de surface relativement à la respiration (Trugman *et al.*, 2018).

Au contraire, les espèces les plus tolérantes à l'embolie pourraient maximiser leur survie en saison sèche en tolérant mieux une diminution des potentiels hydriques et en évitant la perte de feuilles au détriment d'une grande assimilation. Cependant, ces espèces pourraient aussi théoriquement maintenir leur assimilation à des potentiels hydriques plus négatifs (Brodribb & Holbrook 2007) si la fermeture stomatique ne limite pas les échanges gazeux (Santos *et al.*, 2018). On peut penser que ce dernier mécanisme pourrait en partie expliquer pourquoi la résistance à l'embolie des feuilles serait un déterminant de la distribution des espèces sur un gradient de disponibilité en eau (Blackman *et al.*, 2012).

3.5. Compromis entre la conductance minimum foliaire et d'autres traits de résistance à la sécheresse

La conductance minimum, g_{min}, est significativement corrélée à la vulnérabilité des tiges à l'embolie ($P50_{stem}$) et à la HSM entre P_{close} et $P50_{stem}$ (Fig. 11), ce qui suggère un compromis entre sûreté hydraulique, favorisée d'un côté par une grande résistance à l'embolie avec les valeurs de $P50_{stem}$ les plus négatives (tolérance à la dessication), et de l'autre par une faible conductance cuticulaire (évitement de la dessication). On peut faire l'hypothèse que les deux stratégies extrêmes le long de cet axe peuvent être efficaces pour résister à la sécheresse, quand celle-ci survient. En effet, les espèces les plus vulnérables à l'embolie des tiges ferment aussi leurs stomates à des potentiels hydriques peu négatifs et peuvent a priori maximiser leur temps de dessiccation en réduisant les pertes résiduelles cuticulaires (avec un faible g_{min} ; Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Duursma *et al.*, 2019). Cependant, une forte résistance à l'embolie pourrait être plus avantageuse. Malgré une importante variabilité interspécifique (d'un facteur 5), les valeurs de g_{min} des espèces étudiées sont toutes relativement faibles comparées aux valeurs publiées pour les Angiospermes (max ~ 20 mmol m^{-2} s^{-1} ; Duursma *et al.*, 2019) et très faibles comparées à la conductance stomatique avant fermeture stomatique (g_{smax} ; Tableau A2). Cela voudrait dire qu'une fois les stomates

fermés, la diminution du potentiel hydrique serait relativement lente pour toutes les espèces et la variabilité dans le temps jusqu'à dessiccation (i.e. le temps jusqu'à P_{leth}) serait plutôt déterminée par leur résistance à l'embolie. Une variable qui n'a cependant pas été mesurée est la surface foliaire totale, qui est importante dans la vitesse de perte en eau si l'on considère les pertes résiduelles à l'échelle du plant entier (g_{min}_plant = g_{min}_leaf * total leaf area + g_{min}_bark * total bark area ; Levionnois *et al.*, soumis). Au premier abord, un lien entre g_{min} et $P50_{leaf}$ pourrait être plus intuitif en considérant mais n'existe pas pour les espèces étudiées. Mais comme montré dans le Chapitre III, une plus importante résistance à l'embolie des feuilles ne confèrerait pas a priori une meilleure résistance à la sécheresse (i.e. temps jusqu'à dessiccation), et même l'opposé. En effet, les espèces avec un $P50_{leaf}$ moins négatif ont un plus faible degré de segmentation de vulnérabilité, qui est un déterminant important du temps de dessication (Blackman *et al.*, 2019 ; Levionnois *et al.*, soumis). Qui plus est, le degré de segmentation de vulnérabilité est fortement relié au potentiel létal dans notre étude. De plus, $P50_{leaf}$ ne serait pas directement relié à la sûreté hydraulique, dans le sens que $P50_{leaf}$ n'est pas impliqué dans le compromis tolérance-évitement, mais à l'assimilation photosynthétique (Fig. 9c et 18). Malgré une certaine tendance, il n'y a pas de relation significative entre g_{min} et Seg_{P50}. Cependant, on peut faire l'hypothèse que le g_{min} foliaire est peu important pour les espèces avec les plus faibles valeurs de $HSM_{PcloseP50leaf}$ et les plus fortes de Seg_{P50}. En effet, si les feuilles sont totalement embolisées, elles ne sont plus en contact avec la tige et donc ne sont pas une voie de pertes en eau. La conductance cuticulaire de l'écorce serait alors le seul facteur responsable de la diminution du potentiel hydrique (Wolfe 2020). On peut donc postuler que le g_{min} foliaire est un trait ayant plus d'importance pour les espèces les moins segmentées.

3.6. Sûreté hydraulique et efficience d'utilisation de l'eau

Il est assez surprenant d'observer que les espèces les plus résistantes à l'embolie de la tige, dont les stomates se ferment à des potentiels hydriques plus négatifs, aient les valeurs de $\delta^{13}C$ les moins négatives, et donc une plus grande efficience d'utilisation de l'eau (Fig. 12a). Cela va à l'encontre des hypothèses que l'on aurait pu poser en amont quant à cette relation : lorsque les stomates se ferment, les plants transpirent moins et l'efficience d'utilisation de l'eau aurait donc d'abord tendance à augmenter, ce qu'on attendrait donc des espèces fermant leurs stomates plus précocement (i.e. à des potentiels hydriques moins négatifs) mais qui sont celles avec un $P50_{stem}$ moins négatif dans notre jeu de données. De même, on n'observe pas une plus grande mais une plus faible efficience d'utilisation de l'eau pour les espèces avec les plus faibles valeurs de g_{min} (Fig. 12b), qui devraient limiter leurs pertes en eau une fois

que les stomates sont fermés. Cependant, il ne faut pas oublier que les valeurs de $\delta^{13}C$ présentées ici ont été obtenues dans des conditions non-limitantes de disponibilité en eau. Si A_{sat} et g_s sont globalement très bien reliés (Farquhar *et al.*, 1982 ; Santos *et al.*, 2018), il semble que g_s soit plus sensible à une diminution de potentiel hydrique que A_{sat} (e.g. Mitchell *et al.*, 2014). On peut alors faire l'hypothèse que lors d'un stress hydrique, les tendances entre $\delta^{13}C$, $P50_{stem}$ et g_{min} pourraient s'annuler ou s'inverser dû à la fermeture stomatique plus précoce des espèces les moins résistantes à l'embolie des tiges ou à l'embolie des feuilles.

3.7. Taux de croissance et fonctionnement hydraulique

Il n'y a pas de lien à l'échelle interspécifique entre assimilation photosynthétique, taux de croissance et stockage de NSC. Mais les espèces avec une plus grande sûreté hydraulique ont une plus forte croissance relative en volume de la tige (Fig. 13a). Cette tendance peut paraitre contre-intuitive dans le spectre du '*fast-slow spectrum of plant performance*' (Reich 2014) et est en totale opposition au compromis trouvé pour 9 espèces d'arbre de forêt tropicale humide de montagne (Eller *et al.*, 2018). Dans leur étude, Eller *et al.*, (2018), font l'hypothèse que les espèces avec la plus forte croissance ont *i)* une plus faible régulation stomatique (relativement anisohydriques) laissant le potentiel hydrique décroître davantage que les espèces à croissance plus lente, couplé à *ii)* une plus faible résistance à l'embolie. On peut ici proposer une hypothèse alternative pour expliquer les variations interspécifiques de la croissance des espèces. Au maximum solaire, lors de journées ensoleillées, et notamment lors de la saison sèche, lorsque le VPD est élevé, le potentiel hydrique foliaire peut diminuer jusqu'au point de perte de turgescence et de fermeture stomatique (Chapitre III). On sait que la croissance est une des fonctions les plus sensible à une diminution du potentiel hydrique (Körner 2003) et qu'il existe des différences interspécifiques dans cette sensibilité (e.g. Mitchell *et al.*, 2014 ; O'brien *et al.*, 2020). Cela suggère que dans notre étude, la croissance des espèces avec la plus grande sûreté hydraulique est moins sensible à une diminution du potentiel hydrique. A la vue de la diversité des stratégies de résistance à la sécheresse, et en particulier les différences interspécifiques dans le potentiel de fermeture stomatique, on peut aussi faire l'hypothèse que la marge de sécurité carbonée, définie comme la différence entre les potentiels hydriques induisant l'arrêt de la croissance et l'arrêt de la photosynthèse, diffère entre espèces (Mitchell *et al.*, 2014). L'absence de relation entre assimilation, croissance et stockage de NSC pourraient aussi en partie être expliquées par des différences interspécifiques de cette marge de sécurité carbonée. De plus,

d'après nos données, il semblerait qu'une condition pour une plus forte croissance soit une meilleure efficience d'utilisation de l'eau, ce qui traduirait peut-être la conservation d'un meilleur statut hydrique.

3.8. Masse surfacique des feuilles et densité du bois de la tige

Dans notre étude, le LMA et le WSG ne covarient pas avec des traits hydraulique reconnus pour leur importance dans la résistance à la sécheresse (Fig. 15 et 16). Il a déjà été montré que le LMA peut augmenter en réponse à une diminution de la disponibilité en eau avec l'hypothèse que les feuilles avec un plus fort LMA ont moins de pertes en eau résiduelles et que leur plus grande rigidité permet un meilleur maintien de la turgescence (Poorter *et al.*, 2009). Comme déjà montré par le passé dans différentes études de cas, on constate que les espèces avec un LMA élevé n'ont pas de caractéristiques particulières de résistance potentielle à la sécheresse, comme des feuilles plus résistantes à l'embolie (Blackman *et al.*, 2010), une plus faible conductance minimum (Machado *et al.*, 2020) ou un point de perte de turgescence plus négatif, comme déjà montré en Guyane (Maréchaux *et al.*, 2015 ; 2019). Un fort LMA ne confère pas non plus une meilleure efficience d'utilisation de l'eau (Wu *et al.*, 2018). Le LMA varie fortement à l'échelle inter- et même intra-biomes et est globalement reconnus comme un trait importants dans les stratégies d'acquisition du C (Reich 2014), mais nos résultats confortent l'idée que ce n'est pas un trait directement important dans la résistance à la sécheresse. La croissance des jeunes arbres en sous-bois est fortement influencée par la quantité de lumière qu'ils reçoivent (Kitajima 1994 ; Poorter 1999), et les très faibles niveaux de lumière en sous-bois pourraient favoriser la croissance chez les espèces à fort LMA qui ont généralement une plus grande tolérance à l'ombre (Valladares *et al.*, 2008). Cependant, nous n'avons pas détecté de différences de taux de croissance dans notre étude à une relativement forte irradiance. Dans une expérimentation d'exclusion des pluies en forêt tropicale humide, une augmentation du LMA a été observées pour des arbres de sous-bois par rapport aux parcelles « contrôle ». Mais ces différences ont été attribuée à une augmentation de l'intensité lumineuse en sous-bois avec la sécheresse et non à une conséquence directe d'une réduction de la disponibilité en eau, du fait d'une potentielle pression de sélection sur les capacités photosynthétiques (Bartholomew *et al.*, 2020).

De manière analogue au LMA, et malgré une forte variabilité interspécifique, le WSG ne covarie pas avec les traits connus pour être directement impliqués dans la résistance à la sécheresse. La relation entre WSG et $P50_{stem}$ a déjà été montrée à l'échelle globale (Hacke *et al.*, 2001), ainsi que pour des arbres de forêt tropicale humide (Markesteijn *et al.*, 2011a ; van der Sande *et al.*, 2019). Cependant, en forêt tropicale humide, une absence de relation entre résistance à l'embolie et la densité du bois a aussi été

constatée (Powell *et al.*, 2017 ; Trueba *et al.*, 2017 ; voir Janssen *et al.*, 2020 pour une méta-analyse), ce que nous avons en particulier observé pour des arbres matures de canopée en Guyane française (Santiago *et al.*, 2018 ; Levionnois *et al.*, 2020b). Les raisons derrière la présence ou l'absence d'une telle relation peuvent être variées. La résistance à l'embolie du xylème peut être en compromis avec une croissance élevée et une faible densité du bois (Eller *et al.*, 2018) et semble plutôt dépendante d'autres facteurs, comme la position des espèces dans la succession et donc à leur tolérance à l'ombre, et au niveau anatomique par des caractéristiques reliées aux fibres (Poorter *et al.*, 2010). Si un certain pourcentage de fibres semble nécessaire à la construction de vaisseaux conducteurs résistants à l'embolie (Pereira, Luciano *et al.*, 2017), la résistance à l'embolie semble principalement contrôlée par des traits relatifs aux ponctuations des vaisseaux conducteurs (Li *et al.*, 2016 ; Levionnois *et al.*, 2020b), et la relation avec WSG serait de ce fait indirecte. L'absence de relation entre $P50_{stem}$ et WSG va donc à l'encontre de l'utilisation de WSG comme proxy de $P50_{stem}$ à l'échelle locale en forêt tropicale humide (voir la méta-analyse de Christoffersen *et al.*, 2016). Le LMA et le WSG pourraient donc a priori varier indépendamment des traits de résistance à la sécheresse et répondre à d'autres contraintes abiotiques et biotiques lorsque la disponibilité en eau n'est pas déterminante (Trueba *et al.*, 2017).

3.9. Rôle de la taille des feuilles

Dans notre étude, la surface foliaire d'une feuille (ou d'une foliole pour les feuilles composées) est reliée à de nombreux traits de tolérance et d'évitement de la sécheresse, mais aussi des traits reliés au métabolisme carboné (Fig. 17). La taille des feuilles entraîne des contraintes liées à la thermorégulation, afin de ne pas endommager l'appareil photosynthétique (Drake *et al.*, 2018) qui est sensible à la température (Vårhammar *et al.*, 2015 ; Slot & Winter, 2017). Les grandes feuilles ont une couche limite plus épaisse, ce qui entrave la diffusion de l'air et peut entraîner de fortes températures des tissus (Michaletz *et al.*, 2016). Cependant, les grandes feuilles ont généralement de plus gros vaisseaux (Sack *et al.*, 2012) permettant une plus forte transpiration et un refroidissement de la feuille lorsque les ressources en eau ne sont pas limitantes (Wright *et al.*, 2017). Et c'est ce qu'on observe via la relation positive entre LA et g_{smax} (Fig. 17). A surface foliaire totale équivalente, les espèces à petites feuilles auraient besoin de moins d'eau pour la thermorégulation du fait de leur couche limite plus fine, comme avancé par Leigh *et al.,* (2017), ce qui traduirait une plus forte efficience d'utilisation de l'eau, comme c'est le cas dans notre étude (Fig. 17). De plus, d'après une méta-analyse, il est généralement accepté qu'un compromis entre efficience et sécurité hydraulique existe dans les feuilles et que les grandes feuilles seraient plus

vulnérables à l'embolie (Scoffoni & Sack 2017) du fait de la taille de leur vaisseaux (Scoffoni *et al.*, 2017b). Lorsque la tension augmente dans la feuille, au maximum solaire ou en période de sécheresse, la fermeture stomatique interviendrait alors pour nos espèces à des potentiels hydriques moins négatifs chez les espèces à grande feuilles et plus négatif chez celles à petites feuilles. On peut donc postuler que les espèces à grandes feuilles doivent fermer leurs stomates afin de limiter les pertes en eau, au détriment de la thermorégulation, et que les espèces à petites feuilles peuvent maintenir leurs stomates ouverts plus longtemps, car leurs feuilles seraient plus résistantes à l'embolie. Cependant, nous n'observons pas de relation entre LA et $P50_{leaf}$ ni entre P_{close} et $P50_{leaf}$, mais entre P_{close} et $P50_{stem}$. La fermeture stomatique précoce chez les espèces à grandes feuilles, plus à même de perdre de l'eau ainsi qu'étant les moins résistantes à l'embolie des tiges, pourrait donc prévenir une possible embolie soudaine du système vasculaire si en complément d'une sécheresse édaphique, la température (et le VPD) dépasse un certain seuil (Cochard 2019).

Aucun lien n'a été trouvé entre LA et P_{tlp}, contrairement à de précédentes études sur des espèces de forêt tropicale humide en Guyane (Maréchaux *et al.*, 2019) ou tropicale sèche à Hawaï (Medeiros *et al.*, 2019). En revanche, Medeiros *et al.*, (2019) ont aussi trouvé une absence de lien entre LA et P_{tlp} pour une forêt tropicale humide de montagne à très forte humidité relative, suggérant que cette relation peut dépendre du contexte. On peut aussi ajouter que dans notre échantillonnage, contrairement à la gamme de variation de P_{close} (2.3 MPa), celle de P_{tlp} est faible (0.7 MPa) ce qui ne permet peut-être pas, associé à un relativement faible effectif, de mettre en évidence cette relation si elle existe.

Ces considérations écophysiologiques pourraient en partie expliquer que la surface des feuilles soit parfois reliée à la distribution des espèces, comme trouvé au stade plantule sur un gradient de disponibilité en eau (Markesteijn & Poorter 2009). A l'échelle locale pour des arbres de canopée à Paracou, la surface foliaire a été reliée à la distribution le long d'un gradient hydro-topographique, ainsi qu'à la sensibilité de la croissance à la sécheresse (Thèse de Sébastien Levionnois, 2019).

3.10. Diversité des stratégies des espèces

Du point de vue des stratégies de résistance à la sécheresse, nous avons mis en évidence pour les 12 espèces étudiées un compromis tolérance (espèces les plus à gauche de l'ACP) et évitement (espèces les plus à droite de l'ACP ; Fig. 18). Ce compromis oppose donc les espèces avec une fermeture stomatique tardive, une forte résistance à l'embolie de la tige, un potentiel létal plus négatif, un fort degré de segmentation de vulnérabilité et de larges marges de sécurité hydraulique, à des espèces avec peu de

résistance à l'embolie mais avec une fermeture stomatique précoce, une faible conductance minimum et de fortes teneurs en sucres solubles.

On constate une certaine indépendance entre les traits associés à la résistance à la sécheresse (axe 1 de l'ACP) et ceux associés à l'acquisition et au stockage de carbone (axe 2 de l'ACP). Peu importe la stratégie de résistance à la sécheresse des espèces d'un point de vue hydraulique, elles peuvent avoir une grande capacité à assimiler et à stocker du carbone sous forme d'amidon.

Pour les 12 espèces étudiées ici, il existe cependant des liens entre le fonctionnement hydraulique et carboné, d'un côté principalement via le compromis entre résistance à l'embolie des feuilles et l'assimilation photosynthétique ; et de l'autre via le rôle présumé des sucres solubles dans l'évitement de la déshydratation ainsi que les relation entre l'efficience d'utilisation de l'eau, l'efficience photosynthétique d'utilisation de l'azote, et les autres traits hydrauliques relatifs à la tolérance et l'évitement de la déshydratation. Une interdépendance entre le fonctionnement carboné et la résistance à la sécheresse de ces espèces n'est donc pas évident à déceler au premier abord. Cependant, cette interdépendance n'est pas surprenante du fait du rôle pivot des stomates dans la maximisation de l'assimilation photosynthétique et la minimisation des pertes en eau (Wolf *et al.*, 2016 ; Anderegg *et al.*, 2018a), et de la dépendance du transport des composés carbonés au sein de la plante au statut hydrique et au maintien des flux d'eau (Sala *et al.*, 2010). De plus, nos résultats montrent que la croissance est, à l'échelle interspécifique et à irradiance élevée, plus dépendante du fonctionnement hydraulique que du fonctionnement carboné, ce qui corrobore que la croissance n'est pas limitée par la disponibilité en carbone (Palacio *et al.*, 2014).

Eperua falcata, *Eperua grandiflora* et *Vouacapoua americana* présentent plutôt un syndrome de traits qui devraient leur conférer une bonne tolérance à la déshydratation en période de sécheresse, ce qui fait sens car ces espèces sont plus présentes en *terra firme* (Allié *et al.*, 2015). En l'absence de contraintes hydriques, ces espèces ont les plus faibles potentiels hydrique au maximum solaire et on peut supposer que lors d'une sécheresse modérée, ces espèces pourraient maintenir leur assimilation du fait de leur fermeture stomatique plus tardive. Ces espèces sont parmi celles avec les conductances minimums les plus élevées ; cependant, dans l'hypothèse où la sécheresse deviendrait sévère et les stomates se fermeraient complètement ou que les feuilles seraient embolisées, leur fort degré de segmentation de vulnérabilité permettrait de limiter les pertes en eau par les feuilles (Levionnois *et al.*, 2020a ; Levionnois *et al.*, soumis), ce qui protègerait ainsi l'intégrité hydraulique de la tige. Leur forte résistance à l'embolie de la tige (ainsi que leur potentiel létal très négatif), qui détermine de larges marges

de sécurité hydraulique, leur permettrait alors de survivre plus longtemps au cours d'une sécheresse sévère (Blackman *et al.*, 2019). De plus, leurs faibles teneurs en sucres solubles, utiles dans l'osmorégulation, ne seraient peut-être pas déterminantes dans leur résistance à la sécheresse. Cependant, en l'absence prolongée d'assimilation, l'incapacité à maintenir le métabolisme carboné pourrait entraîner un processus de famine carbonée couplé à une perte plus rapide de l'eau *via* la conductance résiduelle de l'écorce (Wolfe 2020), si l'osmorégulation *via* les sucres solubles n'est plus maintenue ou n'est pas suffisante.

En opposition, *Heritiera utilis*, *Jacaranda copaia*, *Sterculia pruriens* et *Sextonia rubra* auraient plutôt une stratégie d'évitement de la déshydratation en période de sécheresse. Leur fermeture stomatique précoce couplée à une faible conductance minimum leur permettrait de limiter leurs pertes en eau dès des potentiels hydriques peu négatifs et de rallonger leur temps de dessication (Duursma *et al.*, 2019). Leurs fortes concentrations en sucres solubles permettraient aussi de limiter le déclin du potentiel hydrique (O'Brien *et al.*, 2014). Lors d'une sécheresse modérée, elles pourraient alors conserver un statut hydrique au-dessus du seuil létal d'embolie, tant que leurs stocks de sucres solubles seraient renouvelés par la remobilisation d'amidon. Lors d'une sécheresse plus longue ou plus sévère, une contrainte majeure pourrait néanmoins être un épuisement des réserves carbonées (McDowell *et al.*, 2008) ou une inhibition de la translocation de sucres solubles vers les organes « puits » (Sala *et al.*, 2010). Cela pourrait avoir plusieurs conséquences : une incapacité à sustenter le métabolisme carboné ainsi que de maintenir le mécanisme d'osmorégulation responsable du maintien du potentiel hydrique.

Le potentiel hydrique diminuerait ensuite jusqu'au seuil d'embolie létal principalement via la conductance minimum des feuilles mais aussi de l'écorce. En effet, ces espèces ont les plus faibles conductances minimums foliaires mais ce seraient aussi les moins segmentées. En l'absence de mécanisme de défoliation, ces espèces ne pourraient pas réduire drastiquement leurs surfaces transpirantes, et la conductance minimum foliaire serait alors bien plus importante pour le temps de dessication que celle de l'écorce (Levionnois *et al.*, soumis). On peut faire l'hypothèse que chez de jeunes plants de certaines espèces, la sélection d'une plus faible conductance minimum foliaire est reliée à l'absence d'un patron de segmentation de vulnérabilité hydraulique.

On observe aussi dans ce groupe une variabilité dans l'habitat préférentiel des espèces. *Jacaranda copaia* et *Sterculia pruriens* sont deux espèces spécialistes des bas-fonds (Allié *et al.*, 2015), de même que *Heritiera utilis* (Veenendaal *et al.*, 1996) alors que *Sextonia rubra* est plus présente en terra-firme (Allié *et al.*, 2015).

Pterocarpus officinalis a un comportement très singulier et se distingue fortement des autres espèces dans le plan de l'ACP, principalement à cause de sa très forte assimilation photosynthétique et sa forte capacité à stocker de l'amidon. Cette espèce a la plus faible résistance à l'embolie des feuilles, une relativement forte résistance à l'embolie de la tige et donc un fort degré de segmentation de vulnérabilité. Sur la base de ces caractéristiques, on peut faire l'hypothèse alors qu'en situation de sécheresse édaphique, elle perdrait ses feuilles rapidement, l'embolie totale des feuilles correspondant à de la défoliation d'un point de vue fonctionnel, ce qui contribuerait à préserver son statut hydrique (Wolfe *et al.*, 2016). Les fortes teneurs en amidon trouvées chez cette espèce pourraient ensuite suffire pour maintenir pendant une longue période le métabolisme carboné et l'osmorégulation, si la remobilisation d'amidon en sucre soluble et leur transport est possible (Sala *et al.*, 2010), et que les pertes en eau via la conductance de l'écorce ne sont pas trop fortes (Wolfe 2020). *Pterocarpus officinalis* ne stocke pas préférentiellement l'amidon dans les tiges ou les racines, mais on peut imaginer que si la surface foliaire est insuffisante, les très fortes teneurs en amidon pourraient être utilisées pour produire de nouvelles feuilles, construire de nouveaux vaisseaux conducteurs fonctionnels ainsi que des rejets à la reprise des pluies, si jamais la tige est totalement embolisée (Trugman *et al.*, 2018). Cela suggère une importante résistance à la sécheresse du point de vue de la survie. En revanche, on retrouve cette espèce essentiellement dans la ripisylve et dans les bas-fonds inondés la majeure partie de l'année (de Granville 1986), et on peut faire l'hypothèse qu'une grande disponibilité en eau est essentielle pour sa croissance. On peut conclure que *Pterocarpus* est donc une espèce peu compétitrice dans des habitats fréquemment exposés à une sécheresse édaphique saisonnière et que, malgré des caractéristiques permettant une certaine tolérance à la sécheresse, cette espèce survit et se développe principalement là où les contraintes hydriques sont faibles.

A l'opposé sur l'axe de l'acquisition/stockage de C, *Dicorynia guianensis*, *Eschweilera coriacea*, *Recordoxylon speciosum* et *Tachigali melinonii* ont globalement une faible capacité à stocker de l'amidon et ont des feuilles plus résistantes à l'embolie et de plus fortes marges de sécurité hydraulique des feuilles, si l'on occulte quelques bémols (*Tachigali melinonii* a une forte assimilation*, Recordoxylon speciosum* a de relativement fortes teneurs en amidon dans les racines et *Eschweilera coriacea* n'a pas une très forte résistance à l'embolie des feuilles). On peut faire l'hypothèse qu'en préservant leurs feuilles au cours d'un épisode de sécheresse modéré, ces espèces pourraient potentiellement photosynthétiser plus longtemps et assurer leurs besoins en carbone, ce qui pallierait le faible niveau moyen d'assimilation et les faibles teneurs en amidon. Chez ce groupe d'espèces, on observe des préférences d'habitat variées associées à

des valeurs de traits intermédiaires pour les traits associés à la résistance à la sécheresse : *Dicorynia guianensis* est une espèce plus abondante en terra-firme, *Eschweilera coriacea* et *Recordoxylon speciosum* sont plutôt abondantes en bas-fonds, et *Tachigali melinonii* est une espèce sans spécialisation d'habitat (Allié *et al.*, 2015). Leurs stratégies de résistance à la sécheresse semblant indépendantes du seuil de fermeture stomatique, on peut donc imaginer que les espèces dont les stomates se ferment avant l'embolie totale des feuilles et qui ont de fortes teneurs en amidon seraient avantagées d'un point de vue de l'économie en carbone. De manière similaire, cette stratégie serait indépendante de la résistance à l'embolie des tiges. Les espèces les plus résistantes à l'embolie des tiges avec de fortes teneurs en amidon pourraient donc être avantagées en période de sécheresse, car elles pourraient potentiellement tolérer la sécheresse plus longtemps. De plus, elles pourraient utiliser leurs stocks de NSC pour construire de nouveaux vaisseaux fonctionnels du xylème, après une période de sécheresse si celle-ci a engendrée une perte modérée de conductance hydraulique. On remarque aussi que l'ACP (Fig. 18) ne permet pas de caractériser une stratégie particulière pour *Eschweilera coriacea* et on peut la considérer comme ayant un comportement relativement généraliste du point de vue de ces capacités intrinsèques à résister à la sécheresse. *Eschweilera coriacea* est aussi l'espèce la plus abondante à l'échelle de l'Amazonie (Fauset *et al.*, 2015). Son caractère très généraliste dans la résistance à la sécheresse aurait pu lui permettre de coloniser une grande diversité d'habitats (même si sa croissance est plus performante en bas-fonds ; Allié *et al.*, 2015).

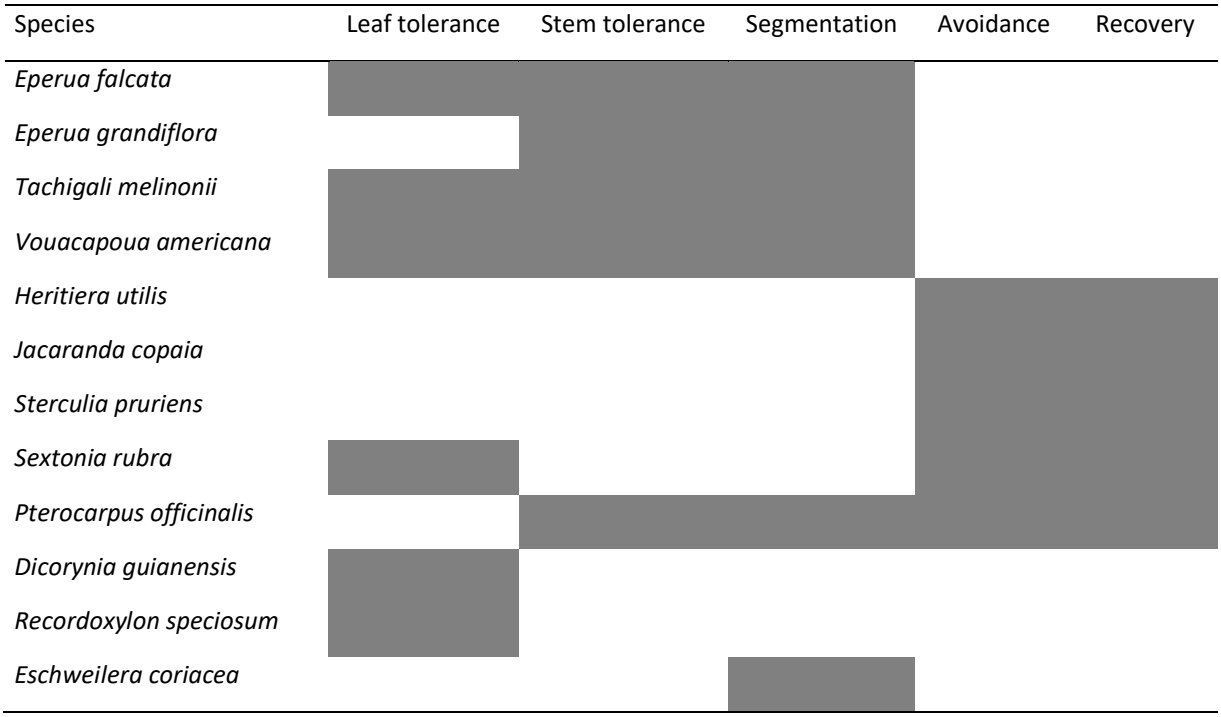
4. CONCLUSIONS

Les observations faites dans ce chapitre permettent de montrer qu'il existe de fortes différences interspécifiques dans le fonctionnement hydraulique et carboné de ces espèces, en particulier pour des caractéristiques qui leur confèreraient des caractéristiques de tolérance ou d'évitement de la déshydratation. Ces observations permettent aussi de supposer que les stratégies de résistance à la sécheresse liées au fonctionnement hydraulique et carboné chez ces espèces sont relativement découplées, malgré un certain degré d'interconnexion, et qu'elles varient indépendamment à l'échelle interspécifique, potentiellement en fonction de l'écologie des espèces pour les stratégies les plus extrêmes.

L'un des résultats majeurs de mon travail, à travers cette expérimentation, est de montrer que des syndromes de traits très variés peuvent engendrer des stratégies très différentes pour résister à la sécheresse chez des espèces coéxistantes, et que toutes peuvent être efficaces pour que ces espèces endurent la saison sèche (Tableau 2). On peut alors se demander si ces stratégies sont équivalentes en termes d'efficacité pour résister à la sécheresse, ce qui pourrait *in fine* influencer leur abondance relative dans différents habitats. De plus, ces espèces pourraient répondre différemment en fonction de la nature de la sécheresse (i.e. durée et intensité).

On peut aussi noter que la surface des feuilles, une caractéristique morphologique qui indépendante du '*leaf economics spectrum*' (Wright *et al.*, 2004 ; Baraloto *et al.*, 2010), semble jouer un rôle dans la résistance à la sécheresse semble être favorisée chez les espèces à petites feuilles (ou petites folioles). Cette étude confirme aussi que les traits mécanistes sont bien meilleurs pour discriminer les espèces entre-elles que les traits les plus couramment utilisés (e.g. LMA, WSG).

Tableau 2 : Synthèse des différentes stratégies de résistance à la sécheresse basées sur les résultats de l'analyse en composante principale (Fig. 18) et des valeurs de traits spécifiques. Les espèces avec les valeurs de P_{tlp}, de P_{close} et de $P50_{leaf}$ les plus négatives et les valeurs de HSM des feuilles les plus larges ont une plus grande tolérance des feuilles à la déshydratation. Celles avec les valeurs de $P50_{stem}$ et de P_{leth} les plus négatives et les valeurs de HSM de la tige les plus larges ont une plus grande tolérance de la tige à la déshydratation. Les espèces avec les valeurs de $P50_{leaf}$ les moins négatives et les valeurs de $P50_{stem}$ les plus négatives sont celles avec le plus fort degré de segmentation de vulnérabilité. Celles avec les valeurs de P_{tlp} et de P_{close} les moins négatives, les valeurs les plus faibles de g_{min} et les plus fortes en sucres solubles ont une plus grande capacité à éviter la déshydratation. Celles avec les plus fortes teneurs en amidon ont potentiellement une meilleure capacité à recouvrir un fonctionnement normal après une sécheresse.



6. ANNEXES

Tableau A1 : Concentration moyennes en carbohydrates non-structuraux ± SE (sucres solubles, SS et amidon, Starch ; mg g^{-1}) dans les feuilles, les tiges et les racines.

Species	SS_{leaf} (mg g^{-1})	$Starch_{leaf}$ (mg g^{-1})	SS_{stem} (mg g^{-1})	$Starch_{stem}$ (mg g^{-1})	SS_{root} (mg g^{-1})	$Starch_{root}$ (mg g^{-1})
Dg	47 ± 2	3 ± 1	39 ± 5	7 ± 3	37 ± 5	9 ± 3
Ec	39 ± 1	28 ± 3	47 ± 4	4 ± 2	45 ± 3	24 ± 8
Ef	38 ± 2	44 ± 8	32 ± 2	56 ± 13	36 ± 1	22 ± 6
Eg	27 ± 4	4 ± 1	19 ± 4	38 ± 9	21 ± 3	14 ± 6
Hu	44 ± 4	9 ± 3	41 ± 3	15 ± 3	59 ± 6	24 ± 10
Jc	54 ± 3	48 ± 12	75 ± 7	29 ± 10	64 ± 6	41 ± 6
Po	26 ± 3	26 ± 3	26 ± 1	136 ± 15	32 ± 2	142 ± 15
Rs	38 ± 5	14 ± 3	35 ± 5	28 ± 6	35 ± 8	68 ± 13
Sp	8 ± 2	46 ± 3	157 ± 40	48 ± 6	69 ± 27	62 ± 6
Sr	58 ± 2	13 ± 3	38 ± 3	17 ± 3	27 ± 3	12 ± 2
Tm	14 ± 1	26 ± 9	16 ± 1	14 ± 4	12 ± 2	4 ± 1
Va	39 ± 1	47 ± 5	43 ± 3	80 ± 14	34 ± 3	22 ± 4
Mean	36 ± 4	26 ± 5	47 ± 11	39 ± 11	39 ± 5	37 ± 11
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Tableau A2 : Assimilation photosynthétique (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}), conductance stomatique ($g_{s,max}$) et transpiration maximale (E_{max} ; mmol m^{-2} s^{-1}), efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau (A/g_s ; mmol CO_2 mol^{-1} H_2O), composition isotopique en carbone ($\delta^{13}C$; ‰), conductance cuticulaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}), masse surfacique des feuilles (LMA ; g m^{-2}), contenu en carbone (C_{mass} ; mg g^{-1}) et en azote par unité de masse (N_{mass} ; mg g^{-1}), contenu en azote par unité de surface (N_{area} ; g m^{-2}) et densité du bois de la tige (WSG).

Species	**A_{sat}**	**g_{smax}**	**E_{max}**	**WUE**	**$\delta^{13}C$**	**g_{min}**	**LMA**	**C_{mass}**	**N_{mass}**	**N_{area}**	**WSG**
	(µmol m^{-2} s^{-1})	(mmol m^{-2} s^{-1})	(mmol m^{-2} s^{-1})	(µmol CO_2 mol^{-1} H_2O)	(‰)	(mmol m^{-2} s^{-1})	(g m^{-2})	(mg g^{-1})	(mg g^{-1})	(g m^{-2})	
Dg	3.9 ± 0.4	168 ± 5	160 ± 7	85 ± 13	-28.1 ± 0.2	2.0 ± 0.2	40 ± 2	48.6 ± 0.3	2.12 ± 0.15	0.85	0.58 ± 0.02
Ec	5.4 ± 0.4	442 ± 12	343 ± 16	55 ± 3	-29.6 ± 0.5	0.9 ± 0.1	80 ± 4	47.9 ± 0.2	1.76 ± 0.08	1.41	0.54 ± 0.03
Ef	6.0 ± 0.2	235 ± 7	532 ± 9	82 ± 6	-27.4 ± 0.2	2.2 ± 0.2	55 ± 2	49.0 ± 0.1	2.07 ± 0.07	1.14	0.51 ± 0.01
Eg	6.1 ± 0.1	204 ± 4	223 ± 11	75 ± 4	-28.5 ± 0.2	2.1 ± 0.3	75 ± 3	49.2 ± 0.2	1.68 ± 0.07	1.26	0.52 ± 0.02
Hu	5.6 ± 0.5	397 ± 8	378 ± 12	85 ± 10	-30.7 ± 0.3	0.4 ± 0.1	50 ± 0	47.2 ± 0.2	1.52 ± 0.08	0.76	0.53 ± 0.03
Jc	7.7 ± 0.3	465 ± 9	321 ± 10	71 ± 14	-31.0 ± 0.2	0.5 ± 0.1	61 ± 6	52.0 ± 1.2	1.40 ± 0.11	0.86	0.46 ± 0.02
Po	10.1 ± 0.3	473 ± 9	635 ± 21	72 ± 8	-30.1 ± 0.3	1.9 ± 0.4	47 ± 2	46.7 ± 0.3	3.61 ± 0.13	1.69	0.46 ± 0.02
Rs	5.5 ± 0.4	181 ± 7	204 ± 10	68 ± 10	-29.7 ± 0.4	1.2 ± 0.1	36 ± 1	47.8 ± 0.2	2.06 ± 0.07	0.74	0.64 ± 0.03
Sp	4.0 ± 0.3	540 ± 13	460 ± 12	55 ± 5	-31.6 ± 0.4	1.2 ± 0.1	44 ± 1	47.0 ± 0.4	1.80 ± 0.04	0.79	0.36 ± 0.03
Sr	5.8 ± 0.3	491 ± 7	544 ± 15	56 ± 5	-30.4 ± 0.2	1.5 ± 0.3	55 ± 3	47.5 ± 0.3	1.22 ± 0.05	0.67	0.49 ± 0.01
Tm	7.1 ± 0.4	140 ± 6	182 ± 11	38 ± 2	-31.2 ± 0.2	1.4 ± 0.1	44 ± 2	47.5 ± 0.4	2.00 ± 0.07	0.87	0.69 ± 0.01
Va	4.6 ± 0.1	511 ± 13	315 ± 11	93 ± 7	-30.2 ± 0.2	1.3 ± 0.1	55 ± 2	49.3 ± 0.2	1.95 ± 0.09	1.08	0.66 ± 0.02
Mean	6.0 ± 0.5	354 ± 44	358 ± 45	70 ± 7	-29.9 ± 0.4	1.4 ± 0.2	54 ± 4	48.0 ± 0.0	1.93 ± 0.17	1.01 ± 0.09	0.54 ± 0.03
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	-	< 0.001

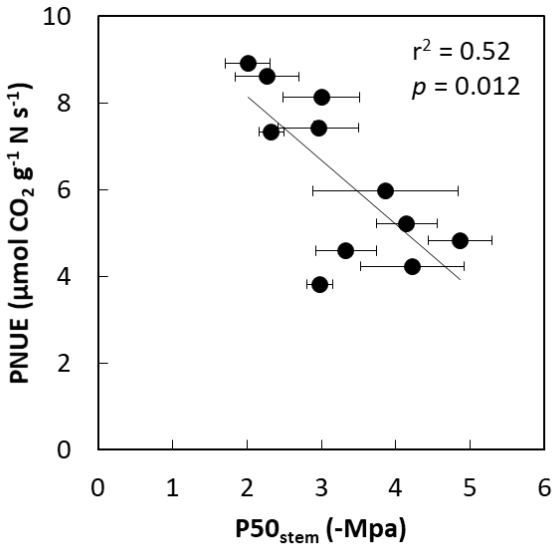


Figure A1 : Relations entre le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les tiges ($P50_{stem}$; MPa) et l'efficience photosynthétique d'utilisation de l'azote (PNUE ; µmol CO_2 g^{-1} N s^{-1}). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

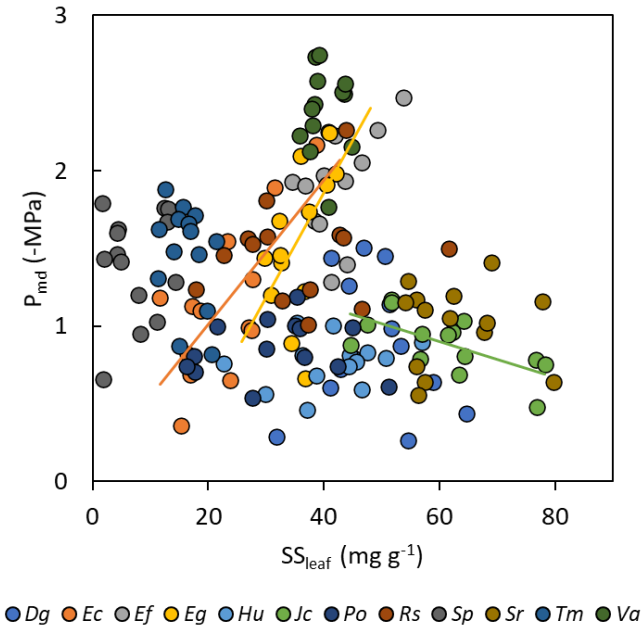


Figure A2 : Relation entre le potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) et les teneurs en sucres soluble dans les feuilles (mg g^{-1}) à l'échelle intraspécifique pour des plants en début (n = 7) et en fin d'expérimentation (n = 7) dans le traitement WET. Chaque point représente un plant et chaque couleur représente une espèce. La droite de régression indique une relation significative.

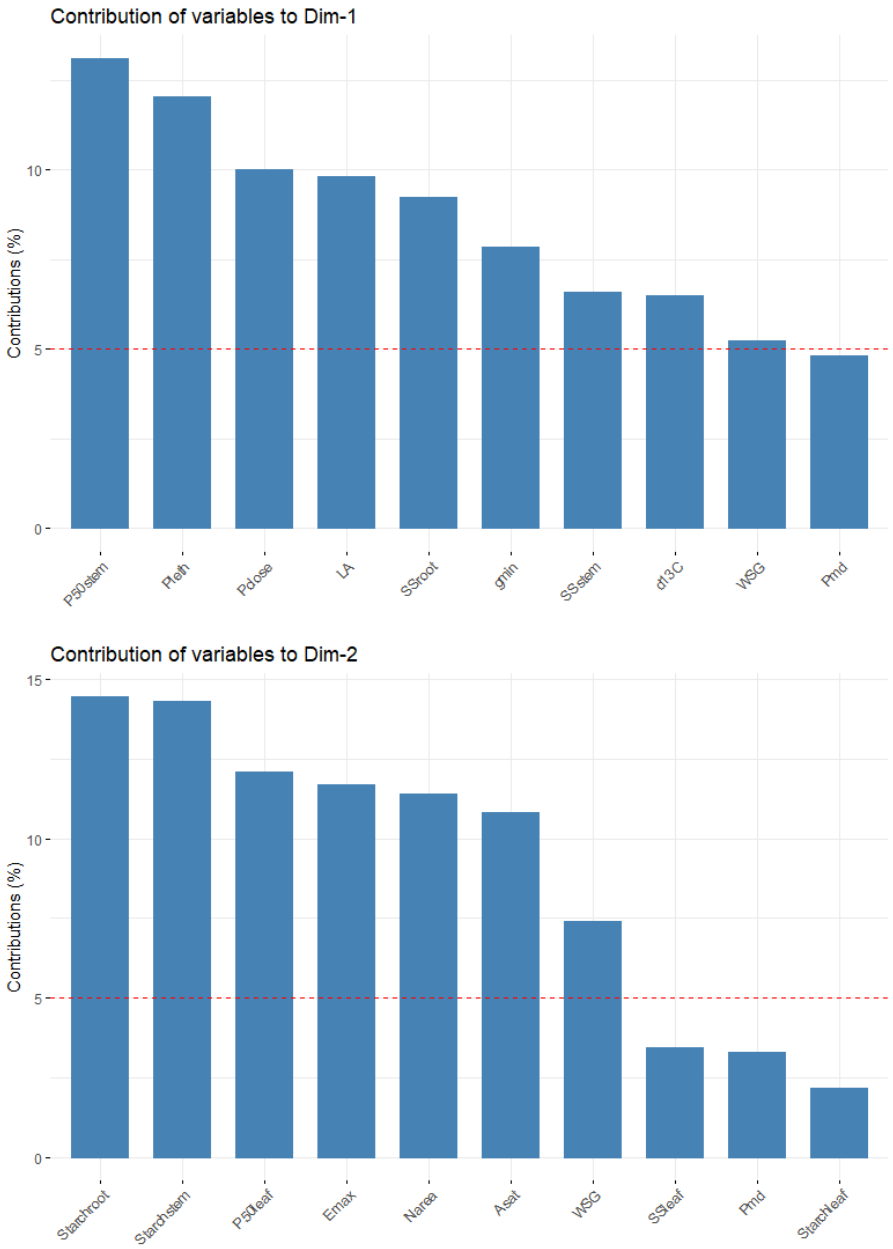


Figure A3 : Contribution des variables aux deux premiers axes de l'ACP de la Fig. 18 décrivant le fonctionnement hydraulique et carboné des espèces.

CHAPITRE V

Variabilité interspécifique des réponses à différents niveaux de contrainte hydrique chez de jeunes arbres de 12 espèces d'arbre de forêt tropicale humide et processus physiologiques entraînant la mortalité

5.1. INTRODUCTION

Lors d'une sécheresse édaphique, il a été montré chez des plantules d'arbres de forêt tropicale humide que la diminution de la disponibilité en eau du sol entrainait une forte diminution de la croissance, de la conductance stomatique et de la transpiration, du fait de la diminution du potentiel hydrique, et que cette réponse peut être extrêmement variable en fonction des stratégies qui les caractérisent (Baraloto *et al.*, 2007 ; Bonal *et al.*, 2001 ; O'Brien *et al.*, 2020). En plus de ces différences interspécifiques, la nature de la sécheresse pourrait déterminer la réponse des espèces ainsi que la contribution relative des processus physiologiques entrainant la mort (i.e. défaillance hydraulique et famine carbonée ; McDowell *et al.*, 2008 ; Mitchell *et al.*, 2013 ; Dai *et al.*, 2017). S'il semble généralisable que la défaillance hydraulique soit probablement la principale cause proximale de mortalité (Adams *et al.*, 2017), l'importance du fonctionnement carboné pour le fonctionnement hydraulique, en particulier via la dynamique des NSC en période de sécheresse, n'a que très peu été étudiée pour des espèces de forêt tropicales humides. Pour des arbres de canopée, il semblerait qu'ils maintiennent de fortes teneurs en NSC quelle que soit l'intensité et la durée des épisodes de sécheresse (Würth *et al.*, 2005 ; Rowland *et al.*, 2015 ; Dickman *et al.*, 2019). Cependant, il semblerait que pour de jeunes arbres, les variations de la dynamique des teneurs en NSC soient étroitement reliées à la disponibilité en eau du sol (O'Brien *et al.*, 2014, 2015). De plus, l'effet de différents types de sécheresse sur le stockage et l'utilisation de NSC n'a jamais été étudié en tenant compte du risque de défaillance hydraulique pour des arbres de forêt tropicale humide.

Dans cette partie, je m'intéresse à la réponse des espèces à différents niveaux de contrainte hydrique (relativement forte ou extrême). A la différence du chapitre précédent, les mesures sont réalisées sur des plants qui subissent une sécheresse. Lors d'une sécheresse modérée et prolongée, on peut faire l'hypothèse que si les plants sont maintenus proches de leur potentiel hydrique de fermeture stomatique, leurs échanges gazeux seraient quasi-nuls. La fermeture stomatique intervenant avant une importante propagation d'embolie dans la tige (Bartlett *et al.*, 2016 ; Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Chapitre I ; Chapitre III), dans cette situation, de faibles niveaux d'embolie et l'utilisation des réserves carbonées via remobilisation et translocation des NSC pourraient caractériser ces plants. Cette remobilisation servirait à pallier leur plus faible assimilation photosynthétique ne serait pas hydrauliquement contrainte (Sala *et al.*, 2010 ; Mcdowell & Sevanto 2010 ; Sevanto *et al.*, 2014). Si tel est le cas, l'éventualité d'un risque de famine carbonée est envisageable (McDowell *et al.*, 2008).

Dans le Chapitre IV, nous avons vu que les teneurs en sucres solubles sont maintenues à l'échelle de l'organe, quelles que soient les teneurs en amidon. Les sucres solubles étant essentiels au maintien du fonctionnement hydrique et carboné, on peut alors faire l'hypothèse que ce

comportement est maintenu en conditions de sécheresse. Lors d'une sécheresse sévère, on peut supposer que passé un certain seuil de potentiel hydrique, de trop forts niveaux d'embolie empêcheraient la remobilisation et la translocation de NSC. La mort surviendrait alors principalement par défaillance hydraulique, avec peu ou pas d'épuisement des ressources carbonées, voire une accumulation de NSC (McDowell *et al.*, 2008 ; McDowell 2011 ; Sala *et al.*, 2010 ; O'Brien *et al.*, 2014 ; Sevanto *et al.*, 2014). Plusieurs mécanismes pourraient contribuer à la maximisation de la survie, en évitant la mort par l'un des trois processus principaux mis en avant pour expliquer la mortalité (i.e. défaillance hydraulique, famine carbonée, limitation hydraulique à l'utilisation des réserves ; McDowell 2011). On peut faire l'hypothèse de l'existence d'ajustements osmotiques entrainant une baisse du point de perte de turgescence cellulaire des feuilles via des mécanismes de plasticité phénotypique (Bartlett *et al.*, 2014 ; Binks *et al.*, 2016a), ce qui permettrait aux espèces de garder leurs stomates ouverts à des potentiels hydriques plus négatifs et donc de maintenir l'assimilation photosynthétique plus longtemps. On peut cependant s'attendre à une absence de la plasticité de traits morpho-anatomiques comme la masse surfacique des feuilles et la densité du bois des tiges, dépendants du maintien de la croissance, comme montré dans une expérimentation d'exclusion des pluies (Binks *et al.*, 2016b ; Bittencourt *et al.*, 2020). A l'opposé, une grande sensibilité des échanges gazeux couplée à une faible conductance minimum des feuilles pourrait limiter les pertes en eau et retarder le déclin des potentiels hydriques et la propagation de l'embolie (Martin-StPaul *et al.*, 2017). Pour pallier le manque d'assimilation carbonée, l'existence de fortes teneurs initiales en NSC pourraient aussi potentiellement participer à allonger le temps de survie des espèces en évitant une situation de famine carbonée et/ou en participant au maintien des potentiels hydriques (O'Brien *et al.*, 2014).

Les objectifs de ce chapitre sont :

(i) d'explorer la réponse des espèces à des contraintes hydriques de différentes durées et intensités du point de vue de leur fonctionnement hydraulique et carboné (i.e. échanges gazeux, stockage et utilisation des NSC, croissance, conductance hydraulique),

(ii) d'identifier les causes proximales entrainant la mortalité (i.e. famine carbonée et/ou défaillance hydraulique),

(iii) de tester si la réponse des espèces à différentes contraintes hydriques dépend de leur stratégie présumée en l'absence de contraintes hydriques.

Tableau 1 : Liste des traits utilisés dans ce chapitre.

Abbreviation	Unit	Trait
$P12_{leaf}$	Mpa	Water potential at 12% of leaf embolism
$P50_{leaf}$	Mpa	Water potential at 50% of leaf embolism
$P88_{leaf}$	Mpa	Water potential at 88% of leaf embolism
$P12_{stem}$	Mpa	Water potential at 12% of stem embolism
$P50_{stem}$	Mpa	Water potential at 50% of stem embolism
$P88_{stem}$	Mpa	Water potential at 88% of stem embolism
$a_{x,Pclose}$	% 10^{-2} Mpa^{-1}	Slope of the decrease of transpiration as a function of P_{md}
$a_{x,P50leaf}$	% Mpa-1	Slope of the leaf vulnerability curve
$a_{x,P50stem}$	% Mpa-1	Slope of the stem vulnerability curve
P_{tlp}	Mpa	Turgor loss point
P_{close}	Mpa	Water potential at stomatal closure
PMR_{Close}	%	Percent of relative pot mass change at P_{close}
P_{md}	Mpa	Midday water potential
P_{md}_SW	Mpa	Water potential of severely wilted plants
Mortality	%	Percent mortality of severely wilted plants
P_{leth}	Mpa	Water potential associated with 50% mortality
PLC at P_{leth}	%	Percent loss of leaf or stem hydraulic conductance due to embolism at P_{leth}
P_{tlp}-P_{close}	MPa	Difference between P_{tlp} and P_{close}
SM_{leaf}_P_{tlp}	MPa	Safety margin between P_{md} and P_{tlp}
SM_{leaf}_P_{close}	MPa	Safety margin between P_{md} and P_{close}
$HSM_{PtlpPxleaf}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{tlp} and $P12_{leaf}$, $P50_{leaf}$ or $P88_{leaf}$
$HSM_{PclosePxleaf}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{close} and $P12_{leaf}$, $P50_{leaf}$ or $P88_{leaf}$
$HSM_{PtlpPxstem}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{tlp} and $P12_{stem}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ or P_{leth}
$HSM_{PclosePxstem}$	Mpa	Hydraulic safety margin between P_{close} and $P12_{stem}$, $P50_{stem}$, $P88_{stem}$ or P_{leth}
Seg_{P50}	MPa	Index of vulnerability segmentation between $P50_{leaf}$ and $P50_{stem}$
g_{min}	mmol m^{-2} s^{-1}	Minimum leaf conductance
P_{close}_Time	Weeks	Time to P_{close} (10% of initial E)
P_{leth}_Time	Weeks	Time to P_{leth}
P_{close}-P_{leth}_Time	Weeks	Difference between P_{leth}_Time and P_{close}_Time
PLC at P_{close}_Time	%	Percent loss of stem hydraulic conductance at P_{close}_Time
SS_{leaf}	mg g^{-1}	Leaf soluble sugar content

Abbreviation	Unit	Trait
SS_{stem}	mg g^{-1}	Stem soluble sugar content
SS_{root}	mg g^{-1}	Root soluble sugar content
$Starch_{leaf}$	mg g^{-1}	Leaf starch content
$Starch_{stem}$	mg g^{-1}	Stem starch content
$Starch_{root}$	mg g^{-1}	Root starch content
$varSS_{leaf}$	%	Percent SS_{leaf} deviation from WET in DRY or XDRY treatments
$varSS_{stem}$	%	Percent SS_{stem} deviation from WET in DRY or XDRY treatments
$varSS_{root}$	%	Percent SS_{root} deviation from WET in DRY or XDRY treatments
$varStarch_{leaf}$	%	Percent $Starch_{leaf}$ deviation from WET in DRY or XDRY treatments
$varStarch_{stem}$	%	Percent $Starch_{stem}$ deviation from WET in DRY or XDRY treatments
$varStarch_{root}$	%	Percent $Starch_{root}$ deviation from WET in DRY or XDRY treatments
A_{sat}	µmol m^{-2} s^{-1}	Light-saturated photosynthetic assimilation
$varA_{sat}$	%	Percent A_{sat} deviation from WET in the DRY treatment
g_s	mmol m^{-2} s^{-1}	Stomatal conductance
E	mmol m^{-2} s^{-1}	Leaf transpiration rate
varE	%	Percent deviation from WET in the DRY treatment
WUE	µmol CO_2 mol^{-1} H_2O	Intrinsic leaf water-use efficiency
varWUE	%	Percent WUE deviation from WET in the DRY treatment
$\delta^{13}C$	‰	Leaf carbon isotope concentration
N_{area}	g m^{-2}	Area-based leaf nitrogen content
PNUE	µmol CO_2 g^{-1} N s^{-1}	Photosynthetic nitrogen-use efficiency
LMA	g m^{-2}	Leaf mass per area
LA	cm^2	Leaf or leaflet area
WSG	unitless	Wood specific gravity
varWSG	%	Percent deviation between DRY and WET
Vol	cm^3	Mean stem volume at the beginning of the experiment
RGR	cm^3 cm^{-3} $year^{-1}$	Relative growth rate of stem volume
DevRGR	%	Percent RGR deviation from WET in DRY or XDRY treatments

2. RESULTATS

2.1. Influence de la nature de la sécheresse sur les fonctionnements hydrique et carboné

2.1.1. Influence des traitements sur la croissance, la masse surfacique des feuilles et la densité du bois des tiges

Au sein de chaque espèce, le taux de croissance en volume de la tige (%) diffère entre traitements avec les valeurs de WET toujours les plus élevées (Fig. 1a). Les plants du traitement XDRY sont plus impactés que ceux du traitement DRY, sauf pour 4 espèces (*Ec, Rs, Sp* et *Va*) pour lesquelles les taux de croissance sont égaux entre les deux traitements de sécheresse. Entre espèces et par rapport au traitement WET, le taux de croissance chute de 57 à 80% dans le traitement DRY et de 60 à 93% dans le traitement XDRY (Fig. 1b ; Tableau A4).

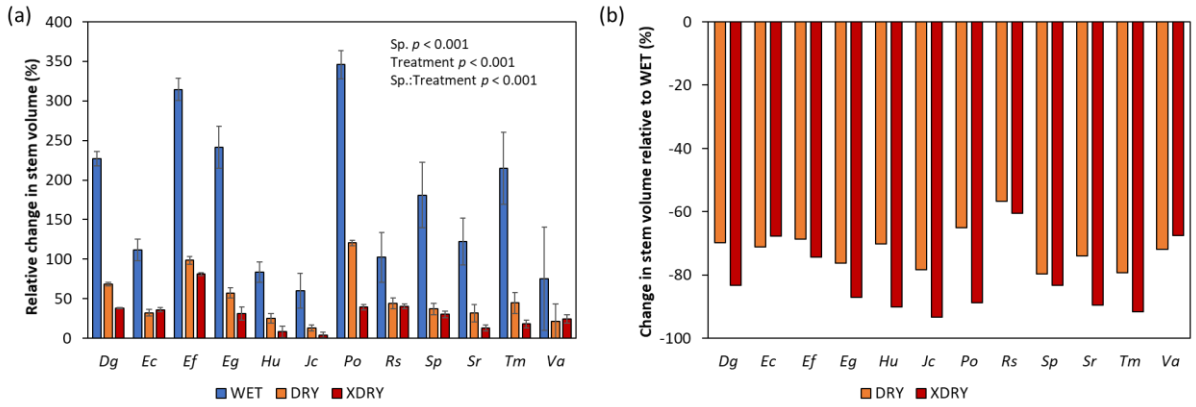


Figure 1 : Moyennes spécifiques du (a) taux de croissance en volume de la tige (%) exprimé comme le taux de variation entre le début et la fin de l'expérimentation pour les traitements WET (bleu), DRY (orange) et XDRY (rouge), ainsi que (b) le taux de variation du taux de croissance (%) dans les traitements DRY et XDRY par rapport au traitement WET. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre traitements (facteur 'Treatment') et leur interaction ('Sp.:Treatment') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs.

La densité du bois à la base de la tige (WSG) varie entre espèces ($p < 0.001$), mais aussi entre traitements au sein de chaque espèce (effet 'Treatment' $p = 0.50$; intéraction 'Sp.:Treatment' $p < 0.001$) avec des variations interspécifiques (i.e. les différences ne sont observées que sur la moitié des espèces ; Fig. 2 ; Tableau A4). En effet, si le WSG de *Eperua falcata* et de *Eperua grandiflora* est plus élevé pour les plants du traitement DRY que pour ceux du traitement WET, il est plus faible dans le traitement DRY pour *Heritiera utilis*, *Jacaranda copaia*, *Sterculia pruriens, Tachigali melinonii* et *Vouacapoua americana* (effet 'traitement' $p = 0.59$). De ce fait, le rang des espèces est conservé entre

les traitement DRY et WET (coefficient de concordance de Kendall $\tau = 0.55$; $p = 0.014$). Les valeurs de WSG que j'ai mesurées correspondent à la moyenne de la densité du bois formé avant et après les traitements. L'effet de l'ontogénie sur WSG dû à la croissance en diamètre peut potentiellement occulter l'effet de la sécheresse sur la variabilité de WSG, en particulier parce que les plants du traitement DRY ont une croissance réduite par rapport à ceux du traitement WET. Pour séparer ces effets, une analyse par la méthode des moindres carrés a été réalisée, dans laquelle la densité du bois formé lors des traitements est estimée pour chaque traitement en tenant compte du taux de croissance en diamètre des plants et de la densité mesurée, sous l'hypothèse que la densité du bois est similaire entre traitements au début de l'expérimentation. On observe que chez la majorité des espèces, WSG augmente entre le début et la fin de l'expérimentation, mais avec des résultats contrastés entre espèces et entre traitements (non-montrés). Entre espèces en fin d'expérimentation, le taux de variation de WSG (varWSG) varie de -77 à +38% entre les plants du traitement DRY et ceux du traitement WET (Tableau A4) et suit donc sensiblement la même tendance interspécifique qu'entre le WSG effectivement mesuré dans les deux traitements, mais avec un effet plus prononcé. Ces variations estimées de WSG entre traitements sont corrélées aux variations interspécifiques de $P50_{stem}$, avec les espèces les moins résistantes à l'embolie étant celles qui voient leur WSG diminuer le plus dans le traitement DRY ($p = 0.005$; Fig. 3a). On peut noter que *Vouacapoua americana*, non pris en compte dans l'analyse, s'écarte fortement de la tendance générale, avec une résistance à l'embolie relativement élevée comparée aux autres espèces et une très forte diminution de WSG dans le traitement DRY. De plus, les espèces avec les valeurs de varWSG les plus négatives maintiennent mieux leur niveau de transpiration dans le traitement DRY par rapport au traitement WET ($p = 0.031$; Fig. 3b).

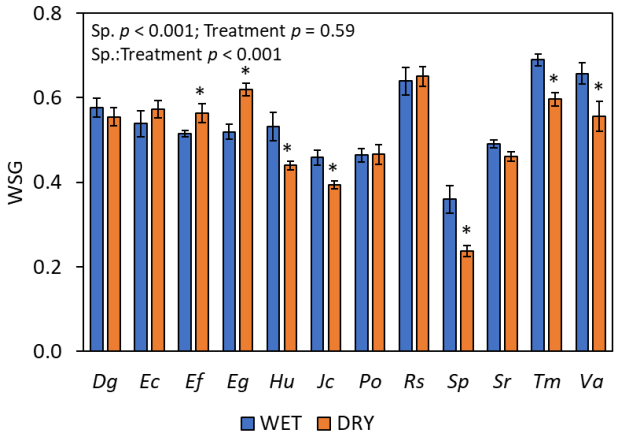


Figure 2 : Moyennes spécifiques de la densité du bois des tiges (WSG) en fin d'expérimentation pour les traitements WET (bleu) et DRY (orange). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre traitements (facteur 'Treatment') et leur interaction ('Sp.:Treatment') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs. Les différences significatives entre traitements au sein d'une même espèce sont signalées par un astérisque.

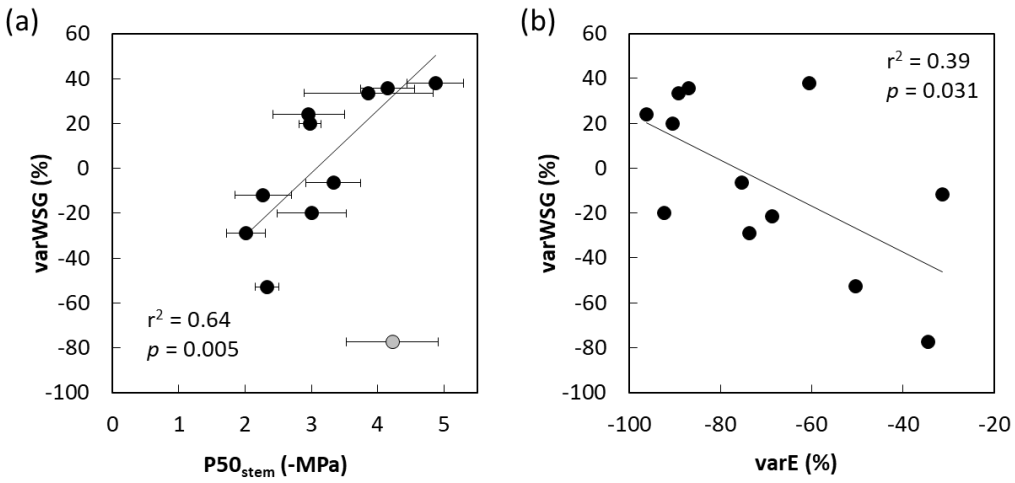


Figure 3 : Relation entre (a) le potentiel hydrique de perte de 50% de la conductance hydraulique du xylème des tiges ($P50_{stem}$; MPa) et le taux de variation estimé de la densité du bois des tiges formé pendant les traitements, entre les plants du traitement DRY et le traitement WET en fin d'expérimentation (varWSG ; %), ainsi que (b) la relation entre le taux de variation de la transpiration des plants du traitement DRY par rapport à ceux du traitement WET en fin d'expérimentation (varE ; %) et varWSG. Chaque point représente une espèce. Le point gris représente *Vouacapoua americana*, non pris en compte dans l'analyse de la relation entre varWSG et $P50_{stem}$. Les barres d'erreur représentent l'erreur type et la droite de régression indique une relation significative.

2.1.2. Influence des traitements sur les échanges gazeux

On observe une forte variabilité interspécifique de g_s et de E pour le traitement WET (axe des ordonnées ; Fig. 4 ; Fig. A1 ; et voir g_{smax} et E_{max} dans le Chapitre IV). Les variations importantes de g_s et de E pour le traitement WET tout au long de l'expérimentation peuvent être majoritairement expliquées par la variabilité des conditions climatiques dans la serre au cours (particulièrement le VPD) et dans une moindre mesure à l'heure de mesure. En effet, si les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées par des journées ensoleillées, les expérimentations ont été conduites tout au long de l'année, englobant la saison sèche et la saison des pluies (voir Fig. 7 dans la partie *Matériels et Méthodes*).

Pour toutes les espèces, l'arrêt de l'arrosage dans les premières semaines des traitements engendre une forte diminution des échanges gazeux, avec cependant des cinétiques différentes (Fig. 4). Si l'on se focalise sur les plants du traitement XDRY, totalement privés d'eau, le temps jusqu'à fermeture stomatique varie fortement entre espèces (voir partie « Temps jusqu'à fermeture stomatique »). Pour le traitement DRY, toutes les espèces montrent une baisse de la transpiration, mais l'on observe pour certaines une ré-augmentation avec le temps. En fin d'expérimentation, le taux de variation de E par rapport au traitement WET varie de -31 à -96% entre les espèces (Fig. 4 et 5 ; Tableau A4), avec pour *Sextonia rubra* et *Vouacapoua americana* des valeurs similaires entre les plants des traitements WET et DRY ($p > 0.05$). Pour *Eschweilera coriacea*, *Recordoxylon speciosum* et *Tachigali melinonii*, on peut considérer que les stomates sont totalement fermés (< 10% de WET).

En fin d'expérimentation, l'assimilation photosynthétique nette instantanée en lumière saturante (A_{sat}) des plants du traitement DRY est toujours inférieure à celle des plants du traitement WET ($p < 0.05$; Fig. 6), mais toujours positive avec un taux de variation entre les deux traitements variant de -38 à -90% entre les espèces (Tableau A4). De plus, il y a une relation significative et linéaire entre les valeurs de A_{sat} dans des deux traitements ($p < 0.001$; non-montrée) et le rang des espèces est conservé entre traitements (Kendall $\tau = 0.56$; $p = 0.017$). L'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau varie de -50 à +85% entre les WET et les DRY (Tableau A4). On peut ainsi distinguer 3 groupes : *(i) Dicorynia guianensis*, *Eschweilera coriacea* et *Recordoxylon speciosum* ont plus de 40% de diminution de WUE ; *(ii) Pterocarpus officinalis* a plus de 75% d'augmentation de WUE ; *(iii)* toutes les autres espèces ont entre -15 et +30% de WUE (non-montré).

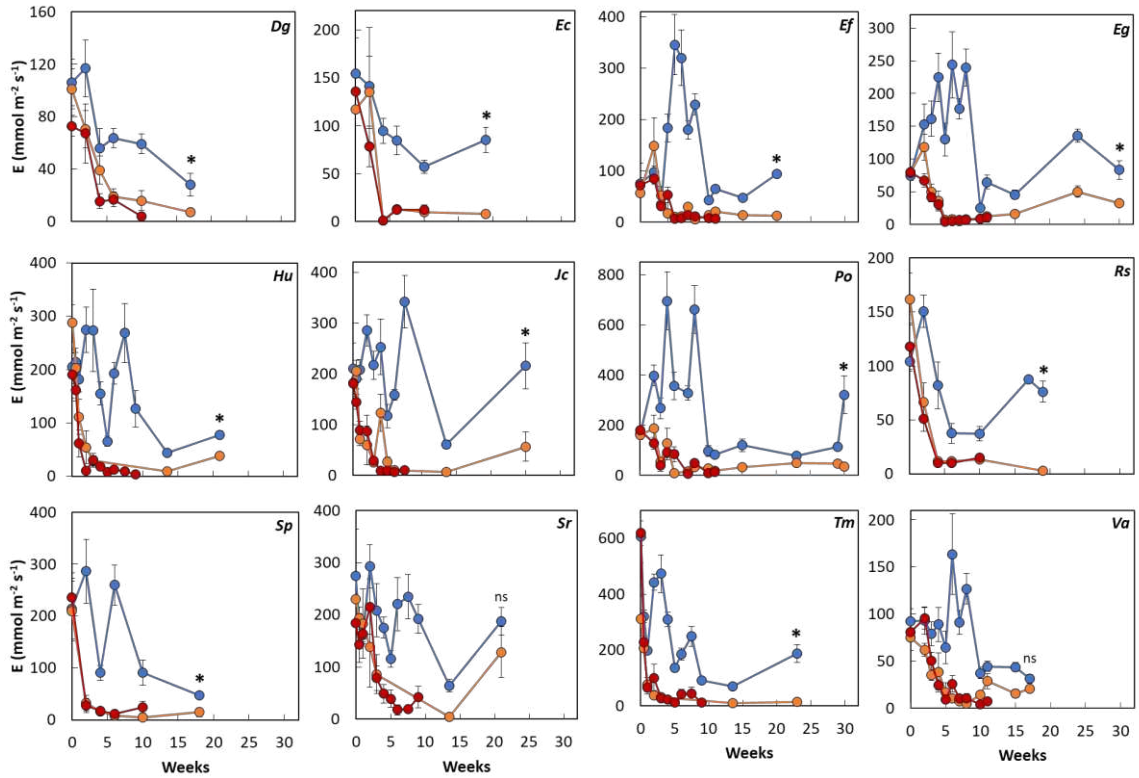


Figure 4 : Variabilité de la transpiration (E ; mmol m^{-2} s^{-1}) en fonction du traitement hydrique appliqué aux plants (WET, bleu ; DRY, orange ; XDRY, rouge) et du temps (semaines ; x = 0 représente l'arrêt de l'arrosage). Notez les différences d'échelles sur l'axe des ordonnées. Chaque point représente la moyenne pour une campagne de mesures (et les barres d'erreur représentent l'erreur type).. Les différences significatives entre les plants du traitement WET et DRY en fin d'expérimentation sont signalées par un astérisque.

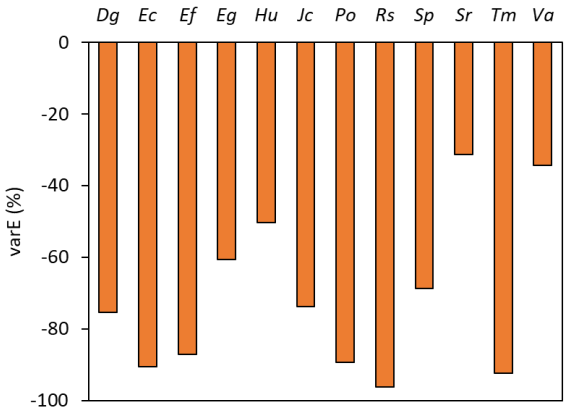


Figure 5 : Moyennes spécifiques du pourcentage de variation de la transpiration en fin d'expérimentation pour les plants du traitement DRY par rapport à ceux du traitement WET mesurés au même moment (varE ; %).

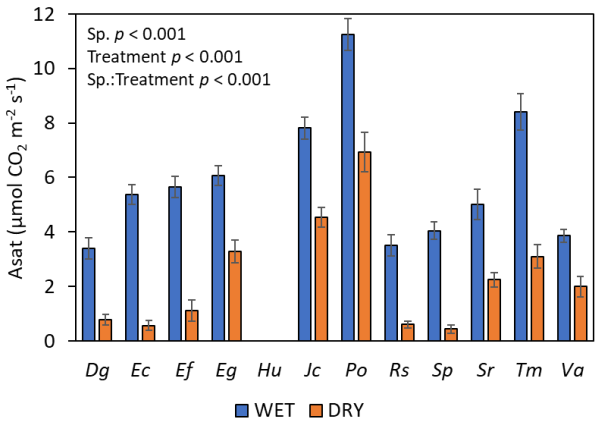


Figure 6 : Moyennes spécifiques de l'assimilation photosynthétique instantanée en lumière saturante (A_{sat} ; µmol m^{-2} s^{-1}) pour les plants du traitement WET et du traitement DRY en fin d'expérimentation. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre traitements (facteur 'Treatment') et leur interaction ('Sp.:Treatment') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs.

2.1.3. Influence des traitements sur le potentiel hydrique et la perte de conductance hydraulique

Les différences de potentiel hydrique foliaire (P_{md} ; MPa) entre les traitements WET et DRY et entre les traitements WET et XDRY varient entre espèces (Fig. 7). Sans pour autant vouloir former des groupes d'espèces, on peut décrire différentes tendances dans la cinétique de P_{md}. Pour les plants du traitement XDRY, on observe (i) une diminution de P_{md} dès les premières semaines de traitement (e.g. Va) ou un léger plateau (i.e. un temps de latence ; e.g. Sr) et (ii) une diminution relativement constante de P_{md} (e.g. Eg) ou une stabilisation de P_{md} vers la fin de l'expérimentation (e.g. Po). Pour les plants du traitement DRY, on observe pour la plupart des espèces (i) une diminution de P_{md} qui se stabilise ou ré-augmente plus ou moins rapidement à partir du moment où les plants sont ré-arrosés. Ce n'est pas le cas de Hu et Sr pour lesquels le P_{md} du traitement DRY ne diffère pas du P_{md} du traitement WET tout au long de l'expérimentation. On observe aussi pour la moitié des espèces un P_{md} inférieur au P_{md} du traitement WET en fin d'expérimentation (*Dg, Ef, Eg, Jc, Tm, Va*), l'autre moitié ayant un P_{md} égal au P_{md} du traitement WET (*Ec, Hu, Po, Rs, Sr, Sp* ; Figure 8a).

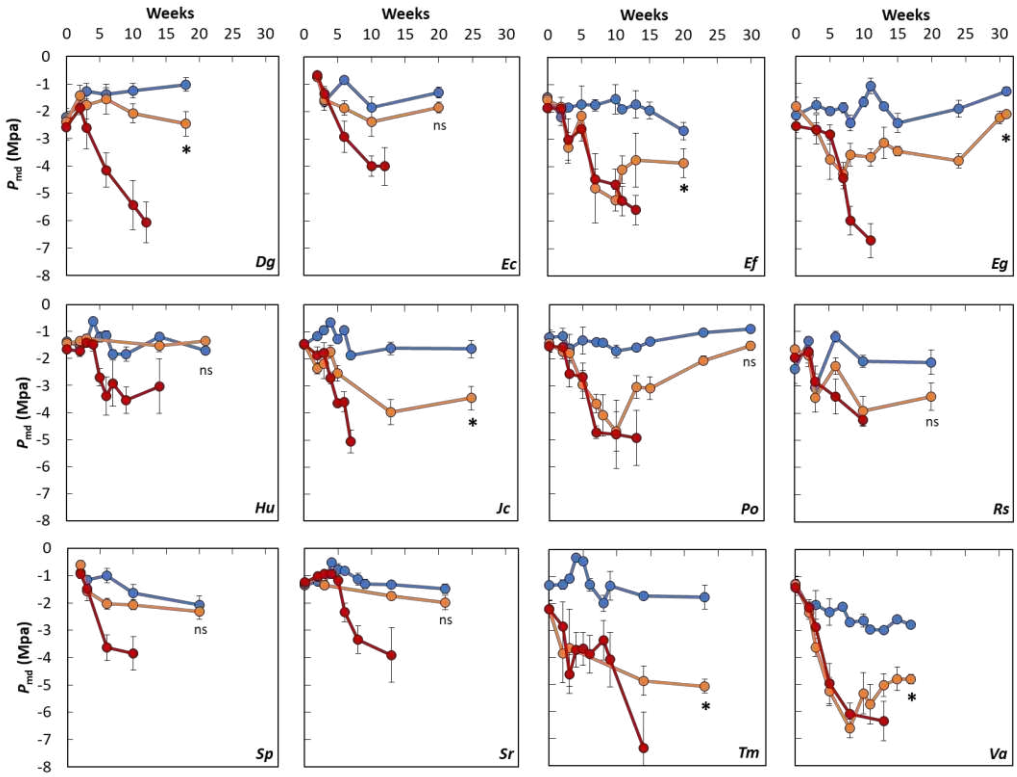


Figure 7 : Variabilité du potentiel hydrique foliaire mesuré à midi (P_{md} ; MPa) en fonction du traitement hydrique appliqué aux plants (WET, bleu ; DRY, orange ; XDRY, rouge) et du temps (semaines ; x = 0 représente l'arrêt de l'arrosage). Chaque point représente la moyenne pour une campagne de mesures et les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences significatives entre les plants du traitement WET et DRY en fin d'expérimentation sont signalées par un astérisque.

A la fin de l'expérimentation, on peut aussi noter de fortes différences interspécifiques dans la valeur absolue de P_{md} (effet 'Species' $p < 0.001$), en particulier pour les plants du traitement XDRY au stade « sévèrement flétri », de -2.91 ± 0.69 MPa à -6.65 ± 1.49 MPa (Fig. 7 et 8 ; Tableau A1). Il est inférieur (plus négatif) au P_{md} des plants du traitement DRY pour toutes les espèces ($p < 0.05$), sauf pour Jacaranda copaia (supérieur ; $p = 0.001$) et Tachigali melinonii (égal ; $p > 0.05$; Fig. 7a). Pour toutes les espèces, les P_{md} dans les deux traitements sont toujours significativement inférieurs au Pmd mesuré dans le traitement WET en fin d'expérimentation (effet 'Species :Treatment' ; $p < 0.001$). Toutes espèces confondues, on peut donc généraliser que pour chaque traitement, il y a des différences significatives entre espèces et que les différences entre traitements sont généralement similaires entre espèces en fin d'expérimentation (i.e. P_{md}_WET > P_{md}_DRY > P_{md}_XDRY) mais avec des amplitudes différentes, d'après l'interaction significative entre les facteurs 'espèce' et 'traitement' ($p < 0.001$; Fig. 7b). Par rapport au traitement WET, P_{md} a varié de -18 à -79% entre espèces pour les plants du traitement DRY (0.4 à 3.6 MPa) et de -59 à -83% pour les plants du traitement XDRY (2.0 à 5.4 MPa).

On observe également d'importantes différences interspécifiques dans le pourcentage de perte de conductance hydraulique des tiges en fin d'expérimentation entre traitements. Dans le traitement WET, le PLC_{stem} est toujours inférieur à 20%, mais varie jusqu'à 54% pour PLC_{leaf} (Fig. 9 ; Tableau A2). Dans le traitement DRY, PLC_{stem} varie de 6 à 88% et PLC_{leaf} de 8 à 97% entre les espèces étudiées. Dans le traitement XDRY, PLC_{stem} varie de 70 à 99% et PLC_{leaf} de 93 à 100% avec une interaction significative ('Sp. :Treatment' ; $p < 0.001$).

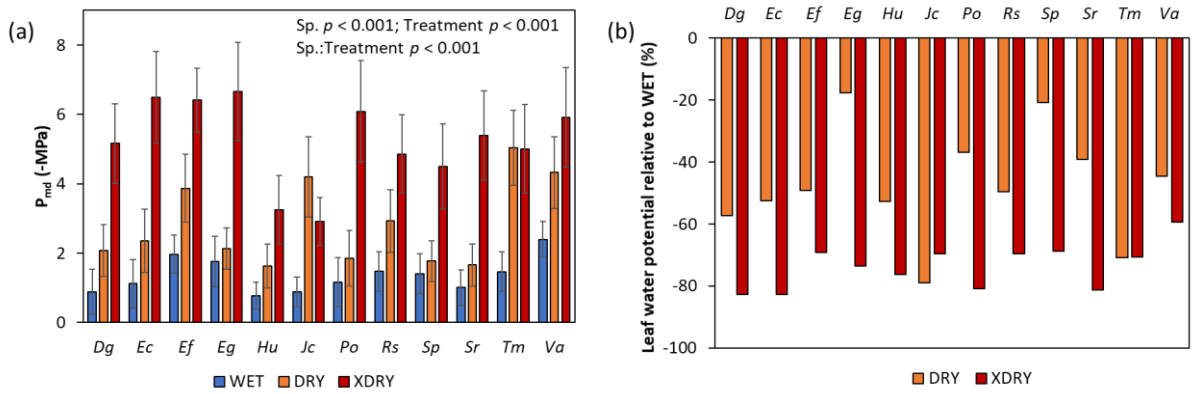


Figure 8 : (a) Moyennes spécifiques du potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) le jour de l'échantillonnage destructif pour les traitements WET (bleu), DRY (orange) et XDRY (rouge) ainsi que (b) le taux de variation de P_{md} (%) dans les traitements DRY et XDRY par rapport au traitement WET. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre traitements (facteur 'Treatment') et leur interaction ('Sp.:Treatment') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs.

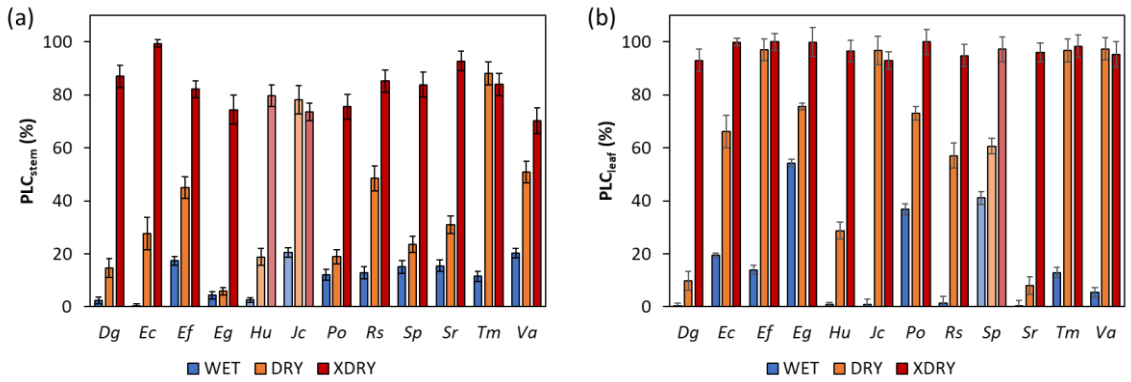


Figure 9 : Moyennes spécifiques du pourcentage de perte de conductance hydraulique des tiges (PLC_{stem}, % ; à gauche) et des feuilles (PLC_{leaf} ; à droite) estimées le jour de l'échantillonnage destructif pour les traitements WET (bleu), DRY (orange) et XDRY (rouge). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les couleurs transparentes indiquent les espèces pour lesquelles les courbes de vulnérabilité (VC) n'ont pas pu être mesuré mais les paramètres seulement interpolés à partir de relations linéaires avec d'autres variables (voir Fig. A1, A2 et A5 en Annexes du Chapitre III). Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre traitements (facteur 'Treatment') et leur interaction ('Sp.:Treatment') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs. Les résultats des analyses sont similaires pour PLC_{stem} et PLC_{leaf} : 'Sp.' $p < 0.001$; 'Treatment' $p < 0.001$; 'Sp.:Treatment' $p < 0.001$.

2.1.4. Temps jusqu'à fermeture stomatique et au potentiel létal

Entre espèces, le temps estimé jusqu'à fermeture stomatique varie de 14 à 40 jours (~ 2 à 6 semaines ; Fig. 10 et 11 ; Tableau A3). Celui jusqu'au potentiel létal (induisant une perte de conductance hydraulique induisant au moins 50% de mortalité ; voir Chapitre III) varie de 42 à 96 jours (~ 6 à 14 semaines). Celui entre la fermeture stomatique et le potentiel létal varie de 10 à 64 jours (~ 1.5 à 9 semaines). Le pourcentage de perte de conductance hydraulique des tiges au moment de la fermeture stomatique varie de 10 à 70% (Tableau A3). Les espèces qui ferment leurs stomates le plus tôt ont les feuilles les moins résistantes à l'embolie ($p = 0.037$; $r^2 = 0.37$; Fig. 12).

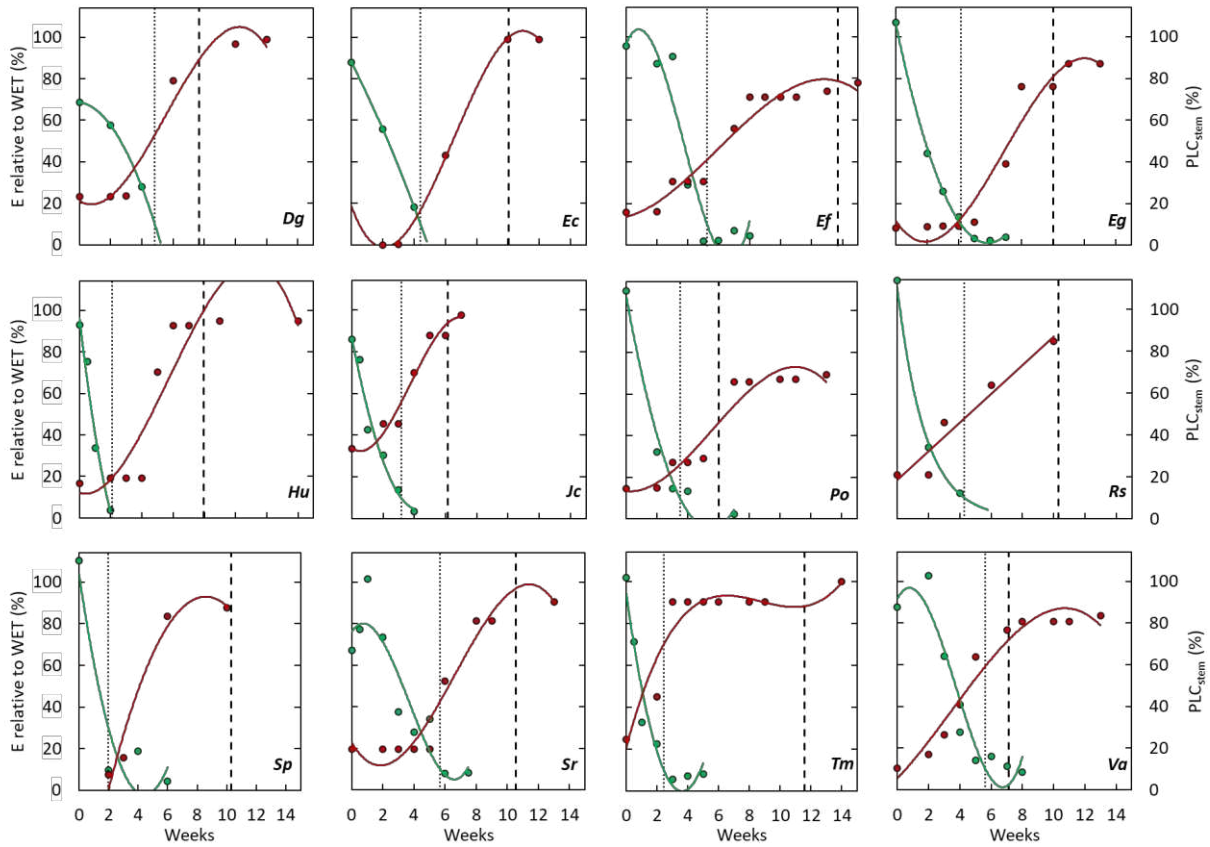


Figure 10 : Covariation de la transpiration relative des plants du traitement XDRY par rapport aux plants du traitement WET (vert) et du pourcentage de perte de conductance hydraulique des tiges des plants du traitement XDRY (rouge) en fonction du temps (semaines). A chaque date, PLC_{stem} a été estimé à partir du potentiel hydrique au maximum solaire et des courbes de vulnérabilité du xylème des tiges (voir Matériels et Méthodes et Chapitre III) Chaque point représente une campagne de mesure et une fonction polynomiale a été appliquée à l'ensemble des points (sauf PLC_{stem} pour *Recordoxylon speciosum* ; fonction linéaire). Pour le modèle appliqué à E, le r^2 était compris entre 0.86 et 1, et pour PLC_{stem} entre 0.86 et 0.99. La barre verticale pointillée représente le temps jusqu'à fermeture stomatique (i.e. le temps auquel la valeur de E atteint 10% de celle des plants du traitement WET) et la barre en tirets représente le temps jusqu'au potentiel létal (i.e. le temps pour atteindre le PLC_{stem} seuil pour la survie). Pour *Sterculia pruriens*, le temps jusqu'au potentiel létal a été estimé par rapport à la cinétique du potentiel hydrique mesuré à midi en appliquant un modèle linéaire aux données (r^2 = 0.83) et l'estimation du PLC a été faite suivant l'interpolation des paramètres à partir de relations linéaires avec d'autres variables (voir Fig. A5 en Annexes du Chapitre III).

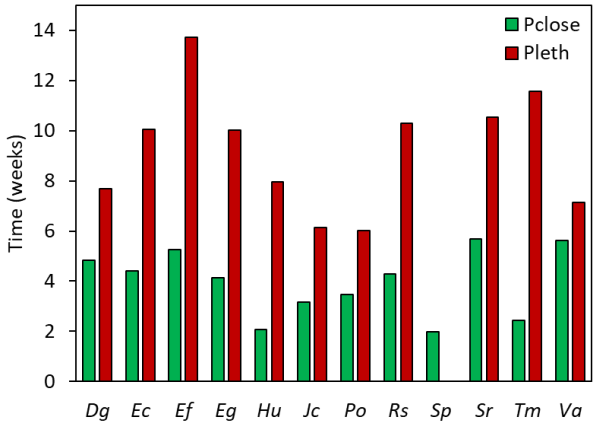


Figure 11 : Moyennes spécifiques de l'estimation du temps (semaines) jusqu'à fermeture stomatique (P_{close}_Time ; vert) et jusqu'au potentiel létal (P_{leth}_Time ; rouge).

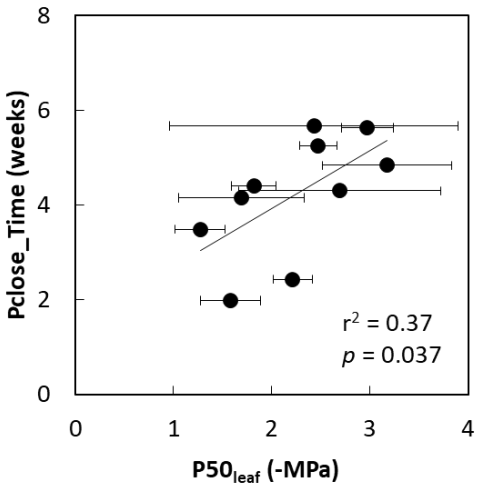


Figure 12 : Relations entre le temps jusqu'à fermeture stomatique (P_{close}_Time ; semaines) et le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.1.5. Sensibilité de la conductance stomatique aux variations de la disponibilité en eau du sol et influence de la taille des plants

La sensibilité de la conductance stomatique aux variations de la disponibilité en eau du sol diffère entre espèces, la fermeture stomatique intervenant entre 4.8 et 14.7% de perte de masse relative des pots (PMR_{close} ; % ; Fig. A2 ; Tableau A3). Mis à part *Heritiera utilis*, qui est l'espèce la plus sensible (PMR_{close} = 4.8%), les autres se situent entre 10.6 et 14.7%. A l'échelle interspécifique, il y a une relation significative entre le volume de la tige et PMR_{close} ainsi qu'avec P_{close}_Time, de telle sorte

que plus la taille des plants est importante, plus ces plants sont sensibles ($p < 0.001$) et ferment leurs stomates plus tôt ($p = 0.002$; non-montrées). On peut imaginer qu'à PMR égal, une plus grande part des racines des plants les plus grands est exposée à des teneurs en eau plus faibles que celles des plants les plus petits. Cependant, cette tendance n'est pas confirmée à l'échelle intraspécifique. De plus, il y a aussi une relation entre PMR_{close} et P_{close} (MPa), de telle sorte que plus les espèces sont sensibles à une diminution de la disponibilité en eau du sol, plus leurs stomates se ferment à des potentiels hydriques peu négatifs ($p = 0.020$; non-montrée). Cela suggère que la sensibilité des espèces à une diminution de la disponibilité en eau du sol dépend aussi de leurs caractéristiques physiologiques, et pas seulement de leurs dimensions.

De plus, le nombre de jours jusqu'à l'échantillonnage destructif des plants est relié au volume des plants à l'échelle intraspécifique, mais aussi à l'échelle interspécifique ($p = 0.008$; Fig. 13) ; j'ai pu observer en effet que plus les plants sont grands, moins ils mettent de temps à atteindre le stade « sévèrement flétri ». Les plants n'étant pas de taille égale entre espèces et en l'absence de données sur la surface foliaire totale des plants, j'ai considéré qu'il était périlleux de s'aventurer plus dans l'analyse des différentes durées et ne l'ai pas poursuivie.

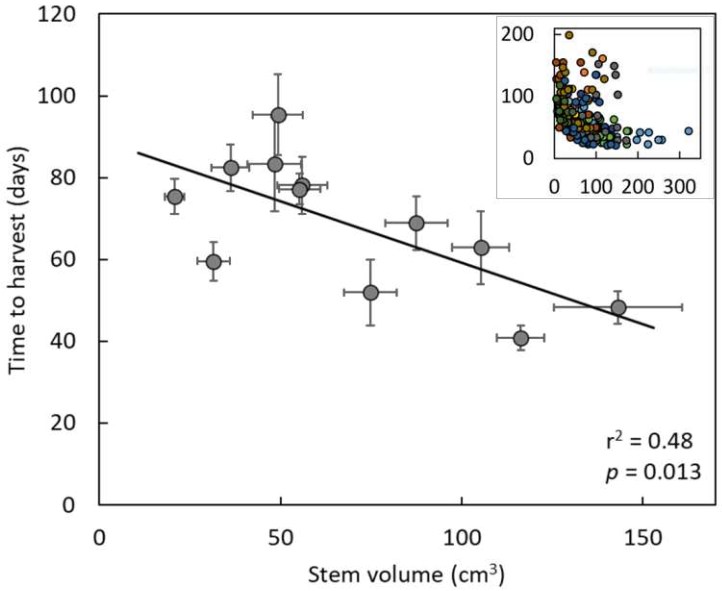


Figure 13 : Temps jusqu'au stade sévèrement flétri ('Severely wilted', i.e. le stade auquel les plants du traitement XDRY sont détruits) en fonction du volume de la tige des plants. Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative. L'insert représente les données individuelles avec une couleur par espèce.

2.1.6. Effet d'une faible disponibilité en eau sur le potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence

Dans le traitement DRY, le potentiel hydrique au point de perte de turgescence (P_{tlp}) varie de -1.72 à -2.66 MPa (Fig. 14 ; Tableau A1). Pour toutes les espèces, nous observons un ajustement osmotique avec une diminution significative de P_{tlp}, en moyenne de -0.18 jusqu'à -0.84 MPa avec une interaction significative entre l'effet 'Espèce' et 'Traitement' ($p < 0.001$). En moyenne sur 12 espèces, $DeltaP_{tlp}$ est de -0.45 ± 0.06 MPa. Il y a une relation significative entre les moyennes de P_{tlp} des plants des traitements WET et DRY ($p = 0.020$; non-montrée), qui sont aussi reliées à P_{close} ($p = 0.010$ et $p = 0.038$ pout WET et DRY, respectivement ; Chapitre III ; non-montrée pour DRY). Le rang des espèces entre P_{tlp} des plants des traitements WET et DRY n'est pas conservé (Kendall $\tau = 0.22$; $p = 0.37$), ce qui veut dire que l'amplitude de variation de P_{tlp} entre traitements varie entre espèces. Les espèces qui ont une plus grande résistance à l'embolie des feuilles sont celles avec le plus fort ajustement osmotique ($p = 0.023$; Fig. 15). $DeltaP_{tlp}$ n'est relié à aucune autre variable mesurée dans cette étude. La marge de sécurité hydraulique entre le P_{tlp} mesuré sur les plants du traitement DRY et $P50_{stem}$ est positive pour toutes les espèces sauf Jacaranda copaia, et varie de -0.3 MPa à 2.6 MPa pour une moyenne de 0.9 ± 0.3 MPa.

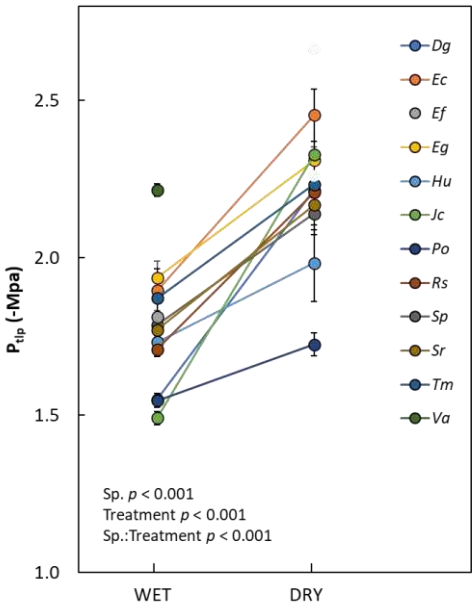


Figure 14 : Moyenne de P_{tlp} entre les traitements WET et DRY en fin d'expérimentation. Les lignes montrent les variations de P_{tlp} entre traitements. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Pour le traitement DRY, une seule valeur de P_{tlp} est disponible pour *Eperua falcata*, et aucune pour *Vouacapoua americana*. Ces deux espèces n'ont pas été incluses dans l'analyse. Les différences interspécifiques (facteur 'Sp.'), les différences entre traitements (facteur 'Treatment') et leur interaction ('Sp:Treatment') ont été testées avec une ANOVA à deux facteurs.

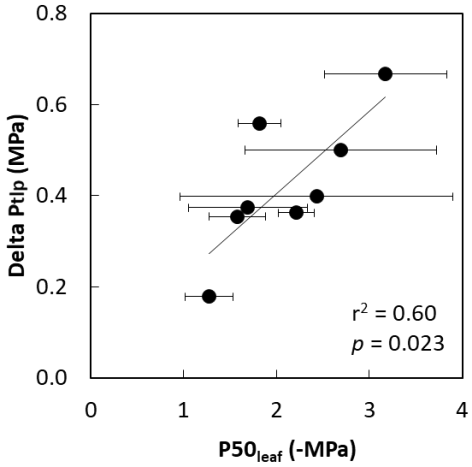


Figure 15 : Relations entre le potentiel hydrique causant 50% de perte de conductance hydraulique dans les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa) et la différence entre le point de perte de turgescence dans le traitement DRY et le traitement WET en fin d'expérimentation ($DeltaP_{tlp}$; MPa) pour 8 espèces. $P50_{leaf}$ n'est pas disponible pour deux espèces (*Heritiera utilis* et *Jacaranda copaia*) et $DeltaP_{tlp}$ pour deux autres (*Eperua falcata* et *Vouacapoua americana*). Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

2.2. Influence du régime hydrique sur les teneurs en NSC

2.2.1. Effets d'une sécheresse modérée mais prolongée (DRY) sur les teneurs en NSC

On observe une tendance générale à l'accumulation ou au maintien des teneurs en amidon dans les tiges et les racines chez ces espèces au cours de la sécheresse (DRY ; Fig. 16a ; Tableau 2). Néanmoins, il n'y a pas d'effet de l'organe (p = 0.64) mais une interaction significative (p < 0.001) ce qui montre des exceptions de comportement entre espèces : il y a une diminution modérée dans les tiges de *Sterculia pruriens* et *Vouacapoua americana*, ainsi qu'une très forte diminution dans les racines de *Heritiera utilis*, *Jacaranda copaia*, et une diminution modérée chez *Tachigali melinonii*. Les résultats sont contrastés quand on s'intéresse à ces taux dans les feuilles, avec des espèces qui maintiennent leurs teneurs et d'autres pour lesquelles les teneurs diminuent. On observe aussi une tendance à l'accumulation ou au maintien des teneurs en sucres solubles (Fig. 16b), sauf dans les feuilles de *Dicorynia guianensis*, d'*Eperua falcata* et de *Sterculia pruriens* (très forte diminution), ainsi que dans les tiges d'*Heritiera utilis* et *Sterculia pruriens* et dans les racines de *Sterculia pruriens* (très forte diminution). Il y a une relation positive entre le taux de variation des sucres solubles entre organes, i.e. entre SS_{leaf} et SS_{stem} (p = 0.012), SS_{leaf} et SS_{root} (p < 0.001) et SS_{stem} et SS_{root} (p < 0.001 ; non-montrées). Il y a également une relation positive entre $Starch_{stem}$ et $Starch_{root}$ (p = 0.006) mais pas entre $Starch_{leaf}$ et $Starch_{stem}$ ni $Starch_{root}$ (p > 0.21 ; non-montrées). Toutes les moyennes spécifiques de teneurs en NSC dans le traitement DRY ainsi que les taux de variations entre traitement DRY et WET sont rapportées ans le Tableau A6 et A8.

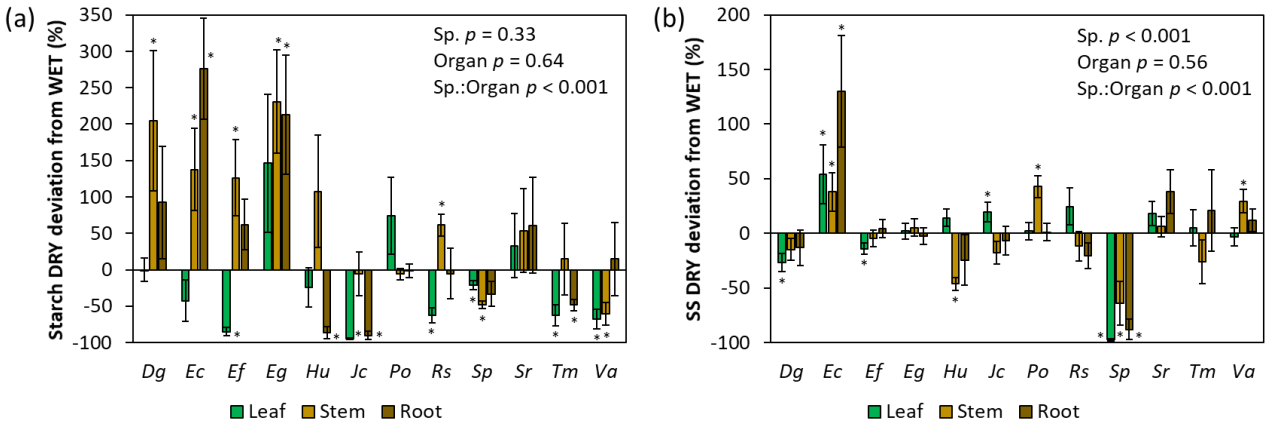


Figure 16 : Effet d'une sécheresse modérée sur les teneurs en NSC. Taux de variation (%) des teneurs en (a) amidon et en (b) sucres solubles entre le traitement DRY et le traitement WET pour les feuilles (vert), les tiges (or) et les racines (brun). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences significatives de teneurs en NSC entre les traitements DRY ou XDRY et le traitement WET sont signalées par un astérisque.

2.2.2. Effets d'une sécheresse intense (XDRY) sur les teneurs en NSC

On observe, pour tous les organes et chez toutes les espèces, une très forte diminution des teneurs en amidon dans le traitement XDRY par rapport aux plants du traitement WET, sauf pour $Starch_{root}$ chez *Sterculia pruriens* et *Sextonia rubra* (pas de différences significatives ; Fig. 17a ; Tableau 2). Concernant les sucres solubles, les résultats sont plus contrastés : il y a une tendance générale à une accumulation, surtout dans les tiges et les racines, et une absence de variation dans les feuilles. On peut noter que pour *Heritiera utilis* et *Sterculia pruriens*, il y a une importante diminution des teneurs en sucres solubles pour les plants du traitement XDRY (Fig. 17b).

Comme dans le cas du traitement DRY, il y a une relation positive entre le taux de variation des sucres solubles entre organes, i.e. entre SS_{leaf} et SS_{stem} (p = 0.002 ; r^2 = 0.63), SS_{leaf} et SS_{root} (p = 0.002 ; r^2 = 0.62) et entre SS_{stem} et SS_{root} (p = 0.002 ; r^2 = 0.61 ; non-montré). On observe une relation entre $Starch_{leaf}$ et $Starch_{root}$ (p = 0.003 ; r^2 = 0.59 ; non-montrée) ainsi qu'une forte relation entre $Starch_{stem}$ et $Starch_{root}$ (p < 0.001 ; r^2 = 0.79 ; Fig. 18) lorsque *Sterculia pruriens* et *Sextonia rubra*, qui s'écartent de la tendance des 10 autres espèces, sont retirées de l'analyse. Cette relation n'est pas observée entre $Starch_{leaf}$ et $Starch_{stem}$ (p = 0.17 ; non montrée). Toutes les moyennes spécifiques de teneurs en NSC dans le traitement DRY ainsi que les taux de variations entre traitement DRY et WET sont rapportées ans le Tableau A7 et A9.

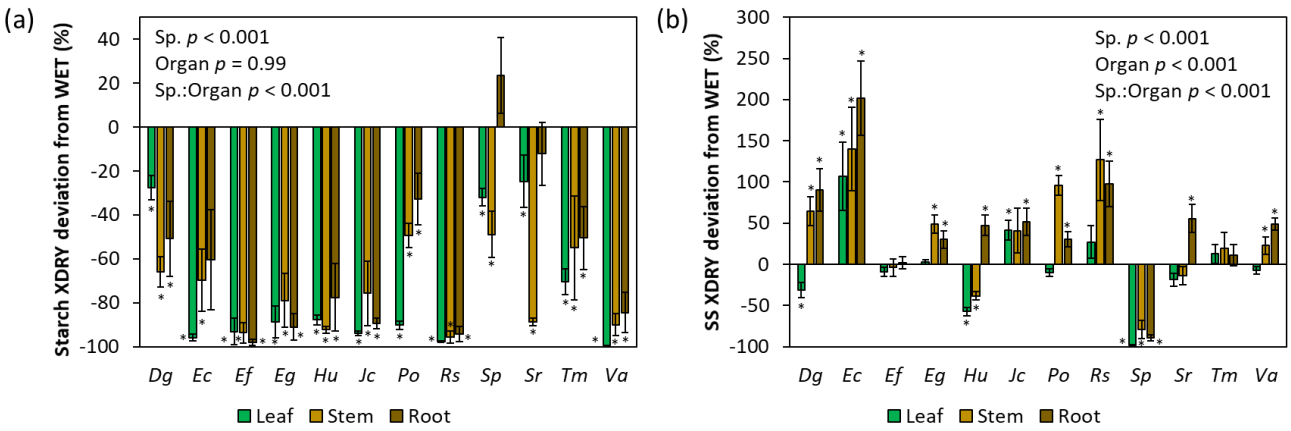


Figure 17 : Effet d'une sécheresse extrême sur les teneurs en NSC. Taux de variation (%) des teneurs en amidon et en sucres solubles entre le traitement XDRY et le traitement WET pour les feuilles (vert), les tiges (or) et les racines (brun). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les différences significatives de teneurs en NSC entre les traitements DRY ou XDRY et le traitement WET sont signalées par un astérisque.

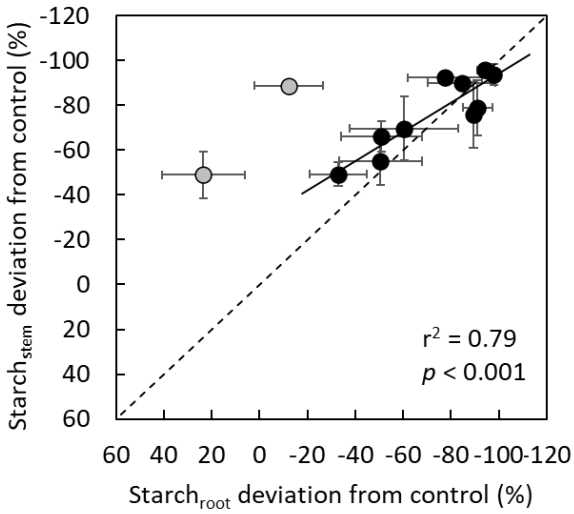


Figure 18 : Relation entre le taux de variation (%) des teneurs en amidon dans la tige (Starch$_{stem}$) et dans les racines (Starch$_{root}$) pour les plants du traitement XDRY. Chaque point représente une espèce. Les espèces *Sextonia rubra* et *Sterculia pruriens* devient de la tendance et ont été retiré de l'analyse (points gris). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative et les lignes pointillées représentent la ligne 1:1.

Tableau 2 : Résumé du nombre d'espèces dont les teneurs en NSC augmentent, se maintiennent ou bien diminuent en fonction du type de NSC et de l'organe considéré, d'après les résultats présentés dans les Fig. 16 et 17 au-dessus (le total de chaque ligne est de 12, ce qui correspond aux 12 espèces étudiées). Les différences entre chaque traitement de sécheresse et le traitement WET ont été testées avec un test de Student.

NSC	Traitement	Augmentation ou maintien	Diminution
SS_{leaf}	DRY	9	3
SS_{stem}	DRY	10	2
SS_{root}	DRY	11	1
$Starch_{leaf}$	DRY	6	6
$Starch_{stem}$	DRY	10	2
$Starch_{root}$	DRY	9	3
SS_{leaf}	XDRY	9	3
SS_{stem}	XDRY	10	2
SS_{root}	XDRY	11	1
$Starch_{leaf}$	XDRY	0	12
$Starch_{stem}$	XDRY	0	12
$Starch_{root}$	XDRY	2	10

2.2.3. Comparaison des variations des teneurs en NSC en fonction de la nature de la sécheresse

Il y a une relation positive entre l'effet des traitements sur les teneurs en sucres solubles. Les taux de variation de SS_{leaf} entre WET et DRY ainsi qu'entre WET et XDRY sont proportionnels (SS_{leaf}, $p < 0.001$; stem, $p = 0.011$; root, $p < 0.001$; non-montrées), e.g. les espèces pour lesquelles SS_{root} augmente le plus dans le traitement DRY sont aussi celles pour lesquelles SS_{root} augmente le plus dans le traitement XDRY. De plus, dans le traitement XDRY, les plants ont tendance à accumuler plus de SS que dans le traitement DRY. En revanche, il n'y a pas de relation entre l'effet des traitements sur les teneurs en amidon. Les taux de variation de $Starch_{leaf}$, $Starch_{stem}$ et $Starch_{root}$ entre les plants des traitements DRY et XDRY varient indépendamment ($p > 0.44$).

2.3. Processus de mortalité : relation entre le pourcentage de perte de conductance hydraulique et les variations des teneurs en NSC

Au stade 'sévèrement flétri' (SW) auquel l'échantillonnage destructif a été réalisé pour les plants du traitement XDRY, les taux de mortalité varient fortement entre espèces. Seulement 3 espèces ont des taux de mortalité supérieurs à 50% (Ec, 85% ; Sp, 74% ; Tm, 70% ; voir Tableau A5 dans le Chapitre III). Les résultats présentés Fig. 9, 17 et 19 ne décrivent donc pas l'état hydrique et carboné au moment de la mort mais un peu avant, il faut donc nuancer les interprétations qui suivent dans ce chapitre.

Le PLC_{stem} a été pris comme référence pour discuter de défaillance hydraulique. Pour toutes les espèces, on observe que le cas de figure de la mort par famine carbonée seule est peu probable, car le PLC_{stem} en fin d'expérimentation est toujours élevé (56% < PLC < 100% ; Fig. 19). Cela suggèrerait donc plutôt une situation de défaillance hydraulique. Cependant, à ce stade, il y a des différences interspécifiques quand on étudie les tendances au sein de chaque organe. Pour les feuilles, on distingue deux groupes : *Dicorynia guianensis*, *Sterculia pruriens* et *Sextonia rubra* ne montrent peu ou pas de diminution des teneurs en amidon, alors que toutes les autres ont perdu 70 à 99% de leurs concentrations initiales (Fig. 17). Pour les tiges, il y a un continuum avec la diminution de la teneur en amidon, qui varie de 49 à 96% selon l'espèce. On peut donc considérer que dans la tige, toutes les espèces seraient dans une situation de défaillance hydraulique potentiellement couplée à de la famine carbonée. Dans les racines, la variabilité des teneurs en NSC est encore plus importante que dans les tiges, avec des différences de +24 à -98% entre plants des traitements WET et XDRY (Fig. 17). La famine carbonée étant définie par une très forte diminution des teneurs en NSC ou une incapacité à utiliser ces NSC stockés sous forme d'amidon après remobilisation en sucres solubles, il est primordial de s'intéresser aux teneurs en sucres solubles. Seule *Sterculia pruriens* est en situation de très forte diminution des teneurs en SS dans les trois organes et pourrait être dans une situation de famine carbonée et de défaillance hydraulique, avec de potentielles limitations dans le transport des carbohydrates dans les racines (Fig. 17 et 19). Dans une moindre mesure, *Heritiera utilis* a aussi une diminution significative des SS dans les feuilles et la tige, mais pas dans les racines, et *Dicorynia guianensis* dans ses feuilles (ce qui ne devrait pas avoir un impact direct sur la survie). Toutes les autres espèces montrent des teneurs en SS conséquentes dans tous leurs organes. La mort par défaillance hydraulique semble donc prévaloir.

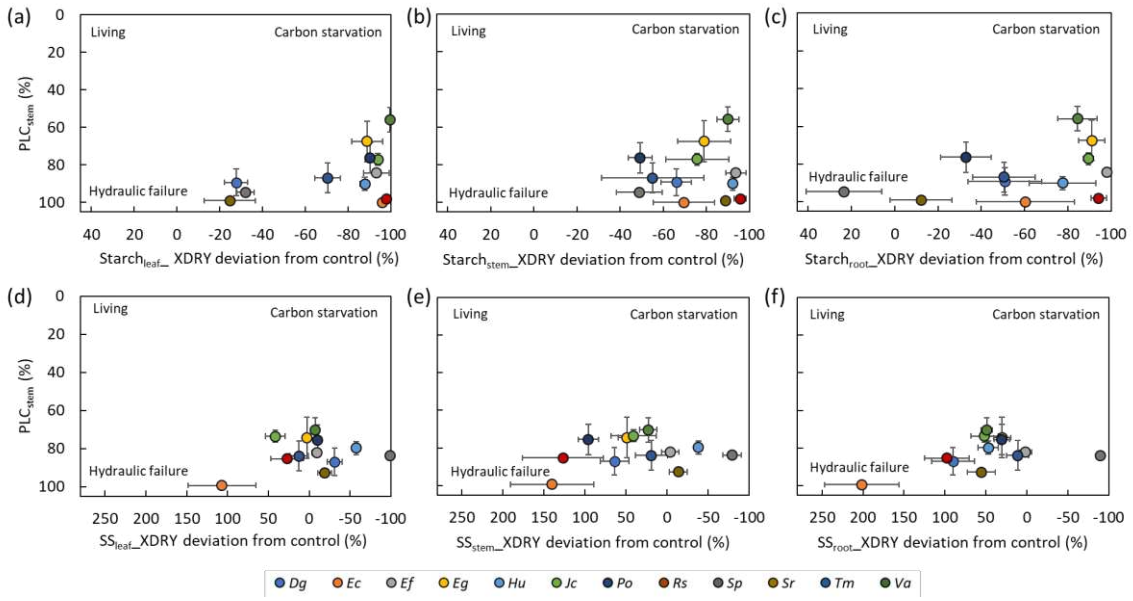


Figure 19 : Effets du traitement XDRY sur les variations des teneurs en sucres solubles (SS) et en amidon (Starch) par rapport au traitement WET (%) dans les feuilles (a, d), la tige (b, e) et les racines (c, f), en fonction du pourcentage de perte de conductance hydraulique de la tige (PLC_{stem} ; %). L'espace bi-dimensionnel peut définir 4 situations hypothétiques : en haut à gauche, des plants vivants à faible PLC_{stem} et sans diminution des teneurs en NSC ; en bas à gauche des plants qui mourraient par défaillance hydraulique à fort PLC_{stem} et sans diminution des teneurs en NSC ; en haut à droite des plants qui mourraient par famine carbonée à faible PLC_{stem} mais avec une forte diminution des teneurs en NSC ; en bas à droite des plants qui mourraient d'une combinaison de défaillance hydraulique et de famine carbonée, avec de forts PLC_{stem} et une forte diminution des teneurs en NSC. Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Notez les différences d'échelles entre les graphiques du haut et du bas. Design des graphiques emprunté de la Figure 3 dans Adams *et al.*, (2017).

Dans le traitement DRY, malgré un PLC_{stem} élevé pour *Jacaranda copaia* et *Tachigali melinonii* (83 et 81%, respectivement ; Fig. 9), toutes les espèces ont des niveaux modérés d'embolie à la fin de l'expérimentation (6 à 51% ; Fig. 20). La majorité des plants ont leurs feuilles flétries tout au long et en fin de traitement et aucun cas de mortalité n'a été observé alors que les plants ont été maintenus pendant au moins 8 semaines à de faibles niveaux de disponibilité en eau, ce qui laisse penser qu'ils n'étaient pas proches de la mort.

Les variations des teneurs en amidon entre les plants du traitement WET et ceux du traitement DRY diffèrent fortement entre espèces (Fig. 16). Pour les feuilles, la teneur en amidon varie de +146 à -95%, mais seulement deux espèces ont une diminution de plus de 80% (*Eperua falcata* et *Jacaranda*

copaia). Pour les tiges, la teneur en amidon varie de +231% à -60%, avec la majorité des espèces qui accumulent de l'amidon et aucune qui a montré une diminution extrême. Pour les racines, la teneur en amidon varie de +276 à -90%, avec deux espèces, *Heritiera utilis* et *Jacaranda copaia* qui montrent une très forte diminution. Toutes les espèces accumulent ou maintiennent leurs teneurs en sucres solubles, mis à part *Sterculia pruriens* qui présente une forte diminution dans les feuilles (-97%) et les racines (-88%), et dans une moindre mesure dans la tige (-64%). Dans le traitement DRY, mis à part pour *Sterculia pruriens*, on observe donc un maintien ou une accumulation de NSC pour toutes les espèces par rapport au traitement WET. De plus, il y a une relation significative entre PLC_{stem} et $varStarch_{leaf}$ ($r^2 = 0.53$; $p = 0.011$), $varStarch_{stem}$ ($r^2 = 0.41$; $p = 0.034$) mais pas $varStarch_{root}$ ($r^2 = 0.29$; $p = 0.085$). Il n'y a pas de relation entre les teneurs en NSC et PLC_{leaf} ou $DeltaP_{tlp}$ (non-montré).

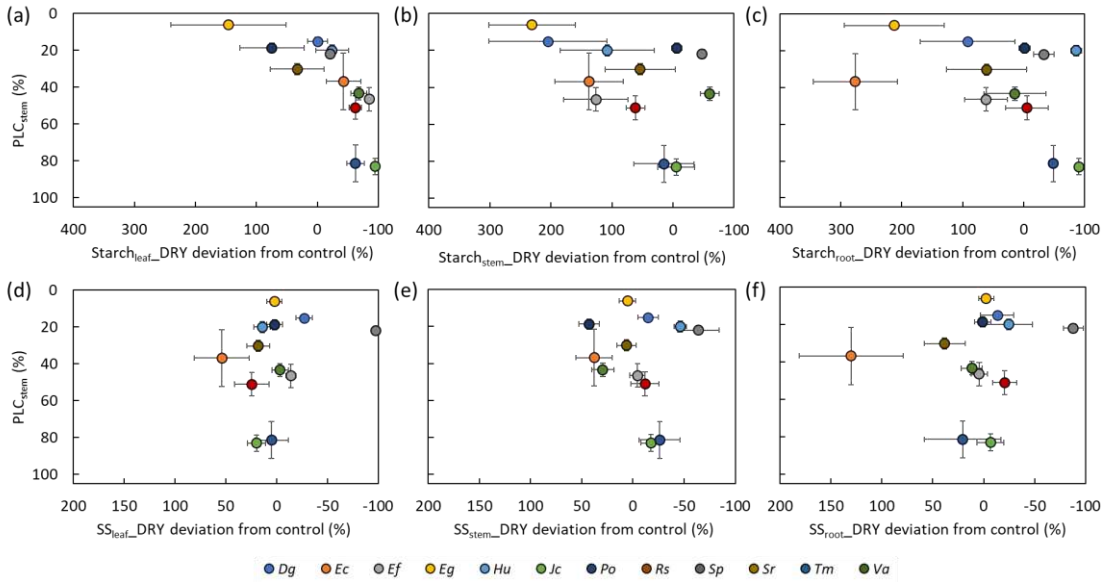


Figure 20 : Effets du traitement DRY sur les variations des teneurs en sucres solubles (SS) et en amidon (Starch) par rapport au traitement WET (%) dans les feuilles (a d), la tige (b, e) et les racines (c, f), en fonction du pourcentage de perte de conductance hydraulique de la tige (PLC_{stem} ; %). L'espace bi-dimensionnel peut définir 4 situations hypothétiques : en haut à gauche, des plants vivants à faible PLC_{stem} et sans diminution des teneurs en NSC ; en bas à gauche des plants qui mourraient par défaillance hydraulique à fort PLC_{stem} et sans diminution des teneurs en NSC ; en haut à droite des plants qui mourraient par famine carbonée à faible PLC_{stem} mais avec une forte diminution des teneurs en NSC ; en bas à droite des plants qui mourraient d'une combinaison de défaillance hydraulique et de famine carbonée, avec de forts PLC_{stem} et une forte diminution des teneurs en NSC. Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Notez les différences d'échelles entre les graphiques du haut et du bas.

2.4. Synthèse de la réponse à différentes contraintes hydriques

Nous avons vu au cours de ce chapitre qu'il existe une forte variabilité interspécifique de la réponse fonctionnelle des jeunes plants de ces 12 espèces aux deux niveaux contrastés de traitement hydrique auxquels elles ont été confrontées. Cette variabilité de « comportement » des espèces, et le fait que j'ai mesuré et étudié un grand nombre de traits associés à la réponse hydraulique et carbonés, me permet d'étudier ici, à partir d'analyses en composante principale, si les stratégies de réponse à la sécheresse diffèrent ou non entre espèces.

Pour le traitement DRY, j'ai réalisé une ACP avec 16 traits (Fig. 21), dont un projeté en tant que variable quantitative supplémentaire (i.e. varWUE). Les résultats de l'ACP montrent que les deux premiers axes expliquent une forte proportion (50.8%) de la variabilité interspécifique observée. Le troisième axe n'explique pas assez cette variabilité pour être intégré dans cette analyse. Le premier axe décrit principalement la capacité des espèces à accumuler l'amidon, à garder les stomates ouverts au maximum solaire, à limiter la perte de conductance hydraulique de la tige et à ajuster la densité du bois de la tige. Les espèces avec les stomates ouverts au maximum solaire et avec une faible perte de conductance hydraulique de la tige peuvent accumuler plus d'amidon dans les feuilles, $varStarch_{leaf}$ étant fortement corrélé à $SM_{leaf}_P_{close}$ (r^2 = 0.59 ; p = 0.003 ; non-montrée) et PLC_{stem} (r^2 = 0.51 ; p = 0.009 ; non-montrée). L'ordre de la contribution des variables est le suivant : $varStarch_{root}$, $SM_{leaf}_P_{close}$, PLC_{stem}, $varStarch_{leaf}$, $varStarch_{stem}$ et varWSG. Le deuxième axe décrit principalement la capacité des espèces à maintenir leurs teneurs en sucres solubles élevés ainsi que de limiter la perte de conductance hydraulique de la tige au cours de la sécheresse. L'ordre de la contribution des variables est le suivant : $varSS_{root}$, $varSS_{leaf}$ et PLC_{stem}, et dans une moindre mesure $SM_{leaf}_P_{close}$, varE, $varSS_{stem}$, PLC_{leaf}, $varStarch_{leaf}$ et $DeltaP_{tlp}$ (Fig. A4).

A partir des deux axes principaux de l'ACP, j'ai effectué un regroupement arbitraire (je n'ai pas fait de statistiques pour les déterminer) des espèces en plusieurs groupes en fonction de leur réponse à une sécheresse édaphique longue d'intensité modérée :

- Groupe 1 : *Jacaranda Copaia* et *Tachigali melinonii* sont caractérisées *(i)* par de forts taux d'embolie dans les feuilles, mais surtout dans la tige (comparables au traitement XDRY), *(ii)* par une forte diminution de leurs teneurs en amidon dans les feuilles et les racines, et *iii)* par une diminution de la densité du bois de la tige. Ces deux espèces sont aussi celles pour lesquelles le potentiel hydrique de fermeture stomatique est largement dépassé.
- Groupe 2 : A l'opposé, *Dicorynia guianensis*, *Eperua grandiflora*, *Pterocarpus officinalis* et *Sextonia rubra* sont caractérisées *(i)* par des potentiels hydriques moins négatifs ou proches

de la fermeture stomatique, et *ii)* par de relativement faibles taux d'embolie dans la tige ainsi que dans les feuilles (sauf *Pterocarpus officinalis* qui a les feuilles les moins résistantes à l'embolie). *Eperua grandiflora* se distingue des autres par une très forte accumulation d'amidon (la plus forte dans les feuilles et la tige).

- Groupe 3 : *Eperua falcata*, *Recordoxylon speciosum* et *Vouacapoua americana* sont caractérisées par un fort taux d'embolie dans les feuilles, qui est associé à une forte diminution de la teneur en amidon dans les feuilles. *Vouacapoua americana* se distingue des autres par une très forte diminution de la densité du bois de la tige.
- Groupe 4 : *Heritiera utilis* et *Sterculia pruriens* sont caractérisées *i)* par de fortes diminutions de leurs teneurs en sucres solubles, et *ii)* par une diminution de la densité du bois de la tige.
- Groupe 5 : *Eschweilera coriacea* est caractérisée *(i)* par une forte accumulation d'amidon dans les tiges et les racines, et *(ii)* par une forte accumulation de sucres solubles dans tous les organes.

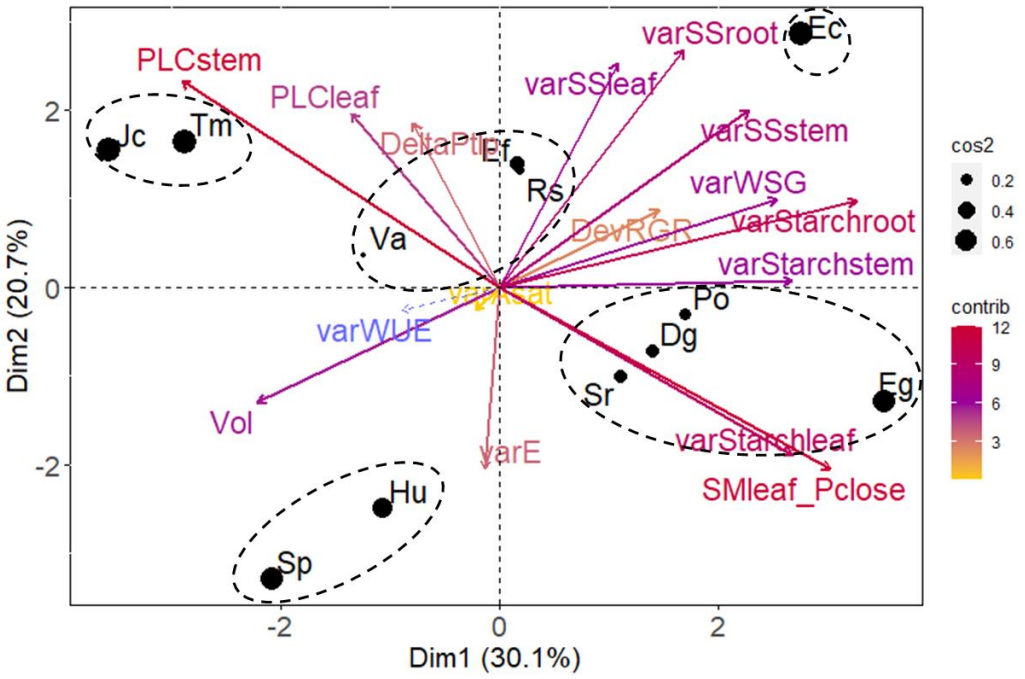


Figure 21 : Analyse en composante principale pour 16 traits impliqués et potentiellement importants dans la réponse à la sécheresse imposée dans le traitement DRY pour 12 espèces d'arbre au stade plantule (DevRGR, le pourcentage de variation de la croissance par rapport au traitement WET ; PLC_{leaf} et PLC_{stem}, les pourcentages de perte de conductance hydraulique des feuilles et de la tige ; $varSS_{leaf}$, $varSS_{stem}$, $varSS_{root}$, $varStarch_{leaf}$, $varStarch_{stem}$ et $varStarch_{root}$, les pourcentages de variation de la teneur en sucres solubles (SS) ou en amidon (Starch) par rapport au traitement WET ; $DeltaP_{tlp}$, la

différence entre les potentiels hydriques au point de perte de turgescence des traitements DRY et WET ; $SM_{leaf}_P_{close}$, la différence entre le potentiel hydrique foliaire au maximum pour les plants du traitement DRY et le potentiel hydrique de fermeture stomatique ; varE, le taux de variation en fin d'expérimentation par rapport au traitement WET ; $varA_{sat}$ et varWUE, les taux de variation de l'assimilation photosynthétique et de l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau par rapport au traitement WET ; Vol, le volume de la tige). La contribution relative des traits (%) est représentée par un gradient de couleur. Les variables supplémentaires sont représentées par des pointillés bleus et les espèces projetées dans le plan par des points noirs, dont la taille représente la qualité de leur représentation. Les ellipses en pointillés noirs représentent les groupes d'espèces.

Pour le traitement XDRY, j'ai réalisé une ACP avec 10 traits en lien avec la réponse aux contraintes hydriques (Fig. 22). Celle-ci montre que les deux premiers axes expliquent également une forte proportion (59.8%) de la variabilité interspécifique observée. Le troisième axe n'explique pas assez cette variabilité pour être intégré dans cette analyse. Le premier axe décrit principalement la capacité des espèces à maintenir leurs teneurs en sucres solubles, et dans une moindre mesure, l'impact de la sécheresse sur la croissance et la variabilité des teneurs en amidon des racines et des feuilles. L'ordre de la contribution des variables est le suivant : $varSS_{leaf}$, $varSS_{stem}$, $varSS_{root}$, $varStarch_{root}$, DevRGR et $varStarch_{leaf}$. Le deuxième axe décrit principalement l'influence de la sécheresse sur la perte de conductance hydraulique des tiges et la capacité des espèces à utiliser leurs NSC stockés sous forme d'amidon. L'ordre de la contribution des variables est le suivant : PLC_{stem}, $varStarch_{root}$, $varStarch_{leaf}$ et $varStarch_{stem}$ (Fig. A5). Suivant les deux axes principaux de l'ACP, il est possible de regrouper les espèces en plusieurs groupes en fonction de leur réponse à une sécheresse édaphique de forte intensité :

- Groupe 1 : *Eperua falcata*, *Eperua grandiflora*, *Heritiera utilis*, *Jacaranda copaia* et *Vouacapoua americana* sont caractérisées par *i)* des taux d'embolie de la tige relativement peu élevés (sauf *Heritiera utilis*) associé à *ii)* une importante diminution de leurs teneurs en amidon.
- Groupe 2 : *Dicorynia guianensis*, *Sextonia rubra*, *Sterculia pruriens* et *Tachigali melinonii* sont à l'opposé caractérisées par i) de forts taux d'embolie dans la tige, associés à *ii)* une relativement faible diminution de leurs teneurs en amidon. *Sterculia pruriens* se démarque un peu par la très forte diminution de ses teneurs en sucres solubles.
- On retrouve ensuite des espèces au comportement singulier :

- Groupe 3 : *Recordoxylon speciosum* est caractérisée par *i)* le taux de croissance le moins impacté, *ii)* une forte diminution de ses teneurs en amidon mais *iii)* une accumulation de sucres solubles.
- Groupe 4 : *Eschweilera coriacea* est caractérisée par à la fois *i)* un très fort taux d'embolie mais aussi par *ii)* une forte accumulation de sucres solubles.

- Groupe 5 : *Pterocarpus officinalis* est relativement proche du groupe 2 mais cette espèce est mal définie par ces axes, d'après la taille du point qui la représente (qualité de représentation des individus dans le graphique).

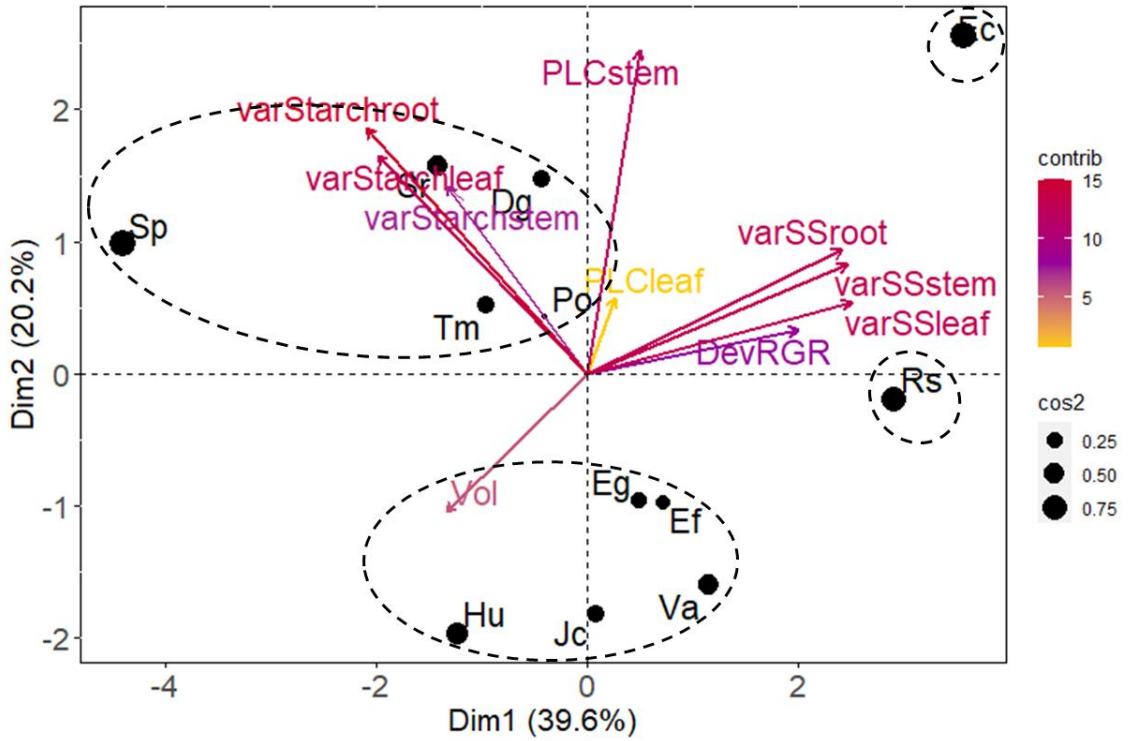


Figure 22 : Analyse en composante principale pour 10 traits impliqués et potentiellement importants dans la réponse à la sécheresse imposée dans le traitement XDRY pour 12 espèces d'arbre au stade plantule (DevRGR, le pourcentage de variation de la croissance par rapport au traitement WET ; PLC_{leaf} et PLC_{stem}, les pourcentages de perte de conductance hydraulique des feuilles et de la tige ; $varSS_{leaf}$, $varSS_{stem}$, $varSS_{root}$, $varStarch_{leaf}$, $varStarch_{stem}$ et $varStarch_{root}$, les pourcentages de variation de la teneur en sucres solubles (SS) ou en amidon (Starch) par rapport au traitement WET ; Vol, le volume de la tige). La contribution relative des traits (%) est représentée par un gradient de couleur. Les espèces projetées dans le plan sont représentées par des points noirs, dont la taille représente la qualité de leur représentation. Les ellipses en pointillés noirs représentent les groupes d'espèces.

3. DISCUSSION

3.1. Influence de la nature de la sécheresse sur le fonctionnement hydraulique, les échanges gazeux et la croissance

La réduction de la disponibilité en eau cause d'importants changements dans le fonctionnement des espèces, avec une forte variabilité interspécifique.

Le taux de croissance en volume de la tige est fortement diminué dans les deux traitements (Fig. 1). La croissance n'ayant pas été suivie précisément tout au long de l'expérimentation, on ne peut pas affirmer qu'il y ait eu un arrêt total de la croissance, car les plants ont pu continuer de croître pendant une certaine période, avant que la disponibilité en eau ne devienne trop faible. Cependant, dans notre étude, la réduction de la croissance est exacerbée par l'intensité de la sécheresse. On peut donc imaginer que les plants exposés à une sécheresse moins intense, qui bénéficieraient par exemple de quelques précipitations en saison sèche, pourraient croitre plus longtemps que ceux totalement privés d'eau.

Les échanges gazeux sont aussi fortement impactés par la sécheresse (Fig. 4 et 5), avec des différences interspécifiques pouvant être expliquées par différentes sensibilité de la conductance stomatique à des variations de disponibilité en eau du sol (Fig. A2). En effet, la sensibilité des stomates à une diminution de la disponibilité en eau du sol est un facteur important dans le contrôle des variations du potentiel hydrique foliaire (e.g. Mitchell *et al.*, 2013 ; Dayer *et al.*, 2020). Dans notre étude, le potentiel hydrique varie beaucoup entre espèces et entre traitements (Fig. 7), en plus des variations du potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close} ; Chapitre III).

De plus, nous avons observé un ajustement osmotique du point de perte de turgescence foliaire chez toutes les espèces exposées à une sécheresse modérée, ce qui peut participer à maintenir les stomates ouverts à des potentiels hydriques plus négatifs (Fig. 14). L'amplitude moyenne de plasticité du P_{tlp} induite par le traitement DRY ($DeltaP_{tlp}$; -0.45 ± 0.06 MPa) est très proche de celle observée dans une méta-analyse globale la plus conséquente à ce sujet (-0.44 MPa ; Bartlett *et al.*, 2014), laquelle n'incluait pas d'espèces de forêt tropicale humide. Un tel ajustement n'est généralement pas observé à l'échelle saisonnière pour des arbres de canopée de forêt tropicale humide (Binks *et al.*, 2016a ; Maréchaux *et al.*, 2017). Mais lorsque les arbres sont exposés à une diminution de la disponibilité en eau sur le long terme dans des expérimentations d'exclusion des pluies, un ajustement osmotique a déjà été observé (Binks *et al.*, 2016a ; Inoue *et al.*, 2017). D'après cette étude et les travaux antérieurs publiés à ce jour, on peut faire les hypothèses *i)* qu'un ajustement osmotique de P_{tlp} en réponse à la sécheresse survient plutôt lors de sécheresses relativement longues

et que *ii)* les jeunes arbres ont de plus grande capacité à ajuster leur fonctionnement hydraulique et carboné que les arbres de canopée (Bartholomew *et al.*, 2020 ; Giles *et al.*, 2020).

Dans notre étude, la réponse plastique de P_{tlp} pourrait expliquer pourquoi les échanges gazeux de certaines espèces augmentent avec le temps dans le traitement DRY (Fig. 4). Dans le Chapitre III analysant la séquence de potentiels hydriques, nous avons vu qu'il n'y a pas de relation entre $P50_{leaf}$ et P_{close} ainsi qu'entre $P50_{leaf}$ et P_{tlp}. Ici, on peut cependant observer que les espèces avec une plus forte résistance à l'embolie des feuilles ferment leurs stomates plus tard que les espèces avec la plus grande vulnérabilité des feuilles à l'embolie (Fig. 12). On peut faire l'hypothèse que les bénéfices de cette plasticité en termes d'assimilation photosynthétique sont limités par la capacité des espèces à résister à la propagation d'embolie dans les feuilles, d'après la relation entre l'amplitude de la plasticité de P_{tlp} et $P50_{leaf}$ (Fig. 15). On peut cependant faire le constat que relativement à l'intensité de la sécheresse, cette plasticité de P_{tlp} n'était pas suffisante pour permettre une acclimatation de l'assimilation des espèces en réponse à la sécheresse, qui a fortement diminué (i.e. un changement morphologique ou physiologique permettant le maintien ou la compensation d'une fonction particulière en réponse à un changement environnemental ; Bullock, 1955 ; Fig. 6).

Cette réponse limitée pourrait s'expliquer en faisant appel à la théorie de maximisation de l'acquisition du carbone (Anderegg *et al.*, 2018a ; voir discussion dans le Chapitre III) qui stipule que les plantes optimisent leur assimilation carbonée relativement au risque de dommage du système hydraulique. Une première conséquence d'une trop importante plasticité de P_{tlp} pourrait donc être un risque hydraulique dans les feuilles, qui perdraient alors leur fonctionnalité. L'embolie totale des feuilles n'étant pas reliée directement à la mortalité, il est peut-être plus pertinent de s'intéresser au risque hydraulique dans la tige, qui serait plus déterminante dans le risque de moralité (Fig. 9 : voir aussi Chapitre III). Une conséquence d'une trop importante diminution de P_{tlp} pourrait en effet être une trop importante diminution des marges de sécurité hydraulique de la tige. Les coûts en termes de sécurité hydraulique surpasseraient les bénéfices de la plasticité de P_{tlp} sur l'assimilation carbonée, et on peut imaginer qu'un ajustement trop important du P_{tlp} serait délétère. A travers cet exemple, on peut alors comprendre pourquoi les mécanismes adaptatifs peuvent engendrer des phénomènes d'addiction, dans ce cas présent au carbone, ce qui pourrait négativement influencer la survie à l'échelle de l'individu (Bateson, 1979). Cependant, il apparait que les stratégies n'optimisant pas l'assimilation en fonction du risque hydraulique sont contre-sélectionnées à l'échelle des populations, ce qui représente une boucle de rétroaction efficiente éliminant les combinaisons de traits non-viables. Ceci est illustré par une HSM entre P_{tlp} et $P50_{stem}$ positive pour la grande majorité des espèces que nous avons étudiées. La détermination du potentiel hydrique de fermeture stomatique pour des plants du traitement DRY aurait été informative afin de mieux étayer cette hypothèse.

On peut aussi faire l'hypothèse que la résistance à l'embolie ait aussi une réponse plastique. Cependant, si plusieurs études montrent une certaine plasticité du P50, elle semble limitée par *i)* la capacité intrinsèque des espèces (i.e. la plasticité des déterminants anatomiques de la résistance à l'embolie ; e.g. Li *et al.*, 2016) et dans notre cas par *ii)* la disponibilité en eau nécessaire au maintien de la croissance ainsi que *iii)* la durée de l'épisode de sécheresse. Du fait de la croissance fortement réduite des 12 espèces étudiées (Fig. 1), il est peu probable que $P50_{leaf}$ et $P50_{stem}$ s'ajustent en concert avec P_{tlp}, qui dépend « seulement » de la teneur en solutés des feuilles (Bartlett, Scoffoni & Sack 2012). Cette absence de plasticité semble vraisemblable d'après les résultats de plusieurs études sur la capacité d'acclimatation d'arbres de canopée dans l'expérimentation d'exclusion des pluies de Caxiuaña : le P_{tlp} a montré une réponse plastique, surtout chez les taxons les plus tolérants à la sécheresse (Binks *et al.*, 2016a), alors que le $P50_{stem}$ n'a montré aucune plasticité (Bittencourt *et al.*, 2020) même pour de jeunes arbres (Giles *et al.*, 2020) après plus de 15 ans de limitations en eau.

D'autres facteurs potentiellement impliqués dans la variabilité du potentiel hydrique en conditions de sécheresse sont la conductance minimum des feuilles (g_{min}) et des tiges (g_{bark}). Dans cette étude, le g_{min} varie fortement entre espèces (Chapitre IV) ce qui pourrait avoir des implications dans leur temps de dessication (Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Duursma *et al.*, 2019), mais l'on ne dispose pas de données de g_{bark}, qui semble aussi être relié à la sécurité hydraulique des arbres tropicaux (Wolfe 2020). Cependant, pour des arbres de canopée à Paracou, Levionnois *et al.*, (soumis) ont montré que g_{min} et g_{bark} ont le même ordre de grandeur (5.6 ± 1.0 et 4.3 ± 0.4 mmol m^{-2} s^{-1}) et que la surface foliaire étant bien plus importante que la surface de l'écorce (d'un facteur 30). Il semblerait donc que les variations de g_{min} soient plus importantes que celles de g_{bark} dans le contrôle des variations du potentiel hydrique après fermeture stomatique et *in fine* du temps de dessication. Cependant, aucune analyse corrélative dans notre jeu de données n'a permis d'établir un lien entre g_{min} et le temps de dessiccation (estimé comme la différence entre le temps jusqu'au potentiel létal et le temps jusqu'à fermeture stomatique).

Un autre mécanisme favorisant le maintien du potentiel hydrique est la capacitance. Ce trait n'a pas été mesuré dans la présente étude, mais l'on sait qu'une plus faible densité du bois favorise une plus forte capacitance, en particulier pour des arbres de forêt tropicale humide (Christoffersen *et al.*, 2016 ; Pivovaroff *et al.*, 2016 ; Santiago *et al.*, 2018). On peut donc présumer qu'il existe des différences marquées de capacitance entre espèces dans cette étude. L'absence de compromis entre la résistance à l'embolie et la densité du bois (Chapitre IV) suggère aussi une absence de compromis ente la résistance à l'embolie et la capacitance, comme précédemment observé dans une large gamme de biomes (Gleason *et al.*, 2014 ; Pivovaroff *et al.*, 2016 ; Santiago *et al.*, 2018). Cela pourrait être expliqué par la stratégies de plusieurs espèces (Ef, Eg et Po) qui auraient à la fois une forte résistance

à l'embolie et une capacitance élevée. Lors d'une sécheresse modérée et malgré un taux de croissance réduit, nous observons que la densité du bois peut varier avec des différences interspécifiques marquées, certaines espèces augmentant ou diminuant la densité de leur bois avec la sécheresse. Ces différences peuvent être interprétées par des potentielles différences d'allocation lors de la croissance, réalisée dans une situation de diminution de l'assimilation photosynthétique. Le maintien d'un certain degré de croissance secondaire chez certaines espèces pourrait donc se faire au détriment de la densité des tissus mais au profit d'une plus forte capacitance (Fig. 3). Une diminution de la densité du bois pourrait donc être l'expression d'une stratégie d'évitement chez certaines espèces les moins résistantes à l'embolie (Hu, Jc, Sp, Tm), la capacitance agissant comme un tampon limitant la diminution du potentiel hydrique (Santiago *et al.*, 2016). On observe aussi cet ajustement *chez Vouacapoua americana*, qui malgré une résistance à l'embolie relativement élevée, est l'espèce avec le temps de dessication le plus court (Fig. 10 et 11). Les espèces chez qui on présume qu'un ajustement de la capacitance a eu lieu, montrent aussi une limitation de la diminution de leur transpiration, ce qui renforce l'idée selon laquelle cette stratégie est efficiente. En l'absence de mesure directe de la capacitance, cette hypothèse d'un ajustement dépend aussi de l'élasticité des parois des cellules, qui ne dépend pas de la densité du bois (Santiago *et al.*, 2018). Ces résultats sont assez surprenants vis-à-vis de ceux d'études sur la capacité d'acclimatation d'arbres de canopée et de sous-bois en forêt tropicale humide, dans lesquelles aucune différence dans la densité du bois n'a été trouvée (Bittencourt *et al.*, 2020 ; Giles *et al.*, 2020).

Un facteur important pouvant expliquer la variabilité dans la cinétique de réponse des espèces, et potentiellement occulter des relations entre traits, est la taille des plants (Fig. 13). Les plus volumineux d'entre eux sont capables d'utiliser la quantité d'eau disponible dans leur pot plus rapidement que les moins volumineux, ce qui m'amène à porter des éléments de critique sur une telle approche d'expérimentation en pots avec pour but d'étudier les différences de temps de dessication, si le volume des pots est trop faible (comme suggéré par Poorter *et al.*, 2012). Cependant, dans le traitement DRY, les plants ont été maintenus proches de leur point de flétrissement, indépendamment de leur dimension, et la variabilité du potentiel hydrique serait donc due à d'autres facteurs d'ordre physiologique cités précédemment. On peut aussi noter l'influence d'une défoliation partielle sur le comportement de ces plants face à la sécheresse. En effet, cette réponse est commune pour *Heritiera utilis*, *Pterocarpus officinalis* et *Sterculia pruriens* quelle que soit l'intensité de la sécheresse (observation personnelle non quantifiée) induisant potentiellement une plus faible diminution du potentiel hydrique. Du point de vue de l'économie du carbone, « trop » de feuilles fonctionnelles pour une même surface de tige représenteraient une trop importante demande évapotranspirative, ce qui engendrerait une plus faible conductance stomatique par unité de surface (Trugman *et al.*, 2018). Par

conséquent, il y aurait plus de respiration pour un même taux d'assimilation par unité de surface. La chute de feuilles permettrait d'en favoriser certaines et de maximiser l'assimilation photosynthétique par unité de surface foliaire tout en minimisant la respiration.

L'amplitude de la chute du potentiel hydrique foliaire n'est pas proportionnelle à l'intensité du traitement. En effet, en fin d'expérimentation, *Jacaranda copaia* et *Tachigali melinonii* ont leurs feuilles et leur tige aussi fortement embolisées dans les deux traitements de sécheresse (Fig. 9), ce qui souligne l'importance de prendre en compte les différents seuils physiologiques impliqués dans la réponse des espèces (e.g. fermeture stomatique et résistance à l'embolie). Il existe aussi certainement un biais dans le suivi de la cinétique des échanges gazeux et du potentiel hydrique dans le traitement XDRY, du fait de l'échantillonnage destructif des plants atteignant le stade « sévèrement flétri » en premier : en retirant ces plants-là de la population de plants mesurés, on ne mesure alors que les moins affectés par les traitements. Une autre limitation est le fait d'estimer des pourcentages de perte de conductance hydraulique de la tige à partir des potentiels hydriques foliaires mesurés au maximum solaire. Les PLC calculés pourraient être surestimés car à des potentiels hydriques moins négatifs que le seuil de fermeture stomatique, le potentiel hydrique de la tige est probablement moins négatif que celui des feuilles (Williams *et al.*, 2002 ; Meinzer *et al.*, 2016).

3.2. Influence d'une sécheresse modérée sur les teneurs en NSC

Au cours d'une sécheresse modérée, la plupart des espèces (~ 80%) accumulent de l'amidon dans les organes de stockage (Fig. 16), en opposition avec une des hypothèses posées en introduction selon laquelle une réduction prolongée des échanges gazeux et donc de l'assimilation photosynthétique pendant un longue période sans d'importantes limitations hydrauliques pourrait induire une utilisation des réserves carbonées, potentiellement jusqu'à une situation de famine carbonée. On peut interpréter ce résultat à travers une approche d'équilibre entre source (i.e. assimilation) et puits (i.e. croissance) de C. En effet, la croissance étant plus sensible à un stress hydrique que la photosynthèse (Körner 2003), du fait d'une plus faible pression de turgescence des cellules (Ishii *et al.*, 2008), une plus forte contrainte hydrique sur la croissance peut induire un stockage passif de NSC : les sucres assimilés n'étant pas directement utilisés, ils seraient simplement convertis en amidon (McDowell 2011). Ce type de réponse a déjà été observé lors de périodes sèches saisonnières en forêt tropicale humide sur des arbres de canopée (Würth *et al.*, 2005 ; Dickman *et al.*, 2019) et il semblerait que cela puisse s'appliquer dans le cas de la présente étude à de jeunes arbres ayant disproportionnellement moins de réserves. De plus, on observe une tendance générale pour le maintien et/ou l'accumulation des sucres solubles au cours de la sécheresse, ce qui pourrait être la

conséquence du déséquilibre source-puits de C cité précédemment, et/ou une stratégie favorisant le maintien du potentiel hydrique des tissus via une diminution du potentiel osmotique.

On observe toutefois des particularités notables chez certaines espèces pour lesquelles les teneurs en NSC diminuent dans certains organes et pour lesquelles on peut imaginer qu'avec le temps, un déficit d'assimilation ait entraîné une utilisation certaine des réserves (McDowell *et al.*, 2008). Pour *Jacaranda copaia* et *Tachigali melinonii*, malgré de forts taux d'embolie dans la tige, il y a une importante diminution des teneurs en amidon dans les feuilles et les racines, ce qui pourrait signifier que l'utilisation des réserves carbonées peut se faire sous de fortes contraintes hydrauliques. On observe aussi un maintien de la teneur d'amidon dans les tiges, ce qui pourrait aussi être attribué à une limitation hydraulique, entraînant une incapacité chez ces espèces au transfert des NSC entre organes (e.g. depuis les feuilles vers les organes de stockage ; Sala *et al.*, 2010). Néanmoins, ces deux espèces maintiennent élevées leurs teneurs en sucres solubles, ce qui laisse penser que le système de remobilisation de l'amidon et de transport des sucres solubles tolère une forte diminution de la conductance hydraulique. On observe en revanche une diminution des teneurs en sucres solubles dans les organes de stockage chez *Heritiera utilis* et *Sterculia pruriens*. Chez *Heritiera utilis*, la diminution modérée de SS_{stem} est accompagnée d'une augmentation de $Starch_{stem}$, ce qui signifie que malgré les réserves en amidon, cette espèce n'a pas une bonne capacité à maintenir son fonctionnement optimal, sauf si celui-ci implique une diminution des besoins métaboliques en sucres solubles. Chez *Sterculia pruriens*, la très forte diminution des teneurs en sucres solubles associée à une diminution modérée de celles en amidon suggère que cette espèce ne peut pas maintenir un bon fonctionnement lors d'une sécheresse modérée. On peut même postuler que devant l'incapacité à maintenir des teneurs élevées en SS, elle pourrait se retrouver dans une situation de famine carbonée au sens premier du terme (utilisation de toutes les réserves carbonées ; McDowell *et al.*, 2008) si la sécheresse était plus longue. Cependant, aucun cas de mortalité n'a été observé dans le traitement DRY après au moins 8 semaines de traitement, ce qui laisse penser qu'il est peu probable que cela *arrive in situ*.

3.3. Influence d'une sécheresse intense sur les teneurs en NSC

Pour les plants du traitements XDRY, les résultats sont très marqués et en complète contradiction avec l'hypothèse initiale selon laquelle la rapide progression de l'embolie empêcherait l'utilisation des NSC. En effet, dans presque tous les organes de toutes les espèces, on observe une diminution des teneurs en amidon et le maintien ou l'augmentation de celles en sucres solubles (en tous cas une réduction généralisée des SS n'est pas observée ; Fig. 17). On observe ici néanmoins des particularités chez certaines espèces, avec une très forte réduction des SS dans les trois organes chez *Sterculia pruriens* et une réduction modérée dans les feuilles et les racines chez *Heritiera utilis*.

Il convient de rappeler que les plants ont été récoltés à des potentiels hydriques moins négatifs que ceux causant la mortalité chez toutes les espèces (P_{leth} ; le potentiel hydrique entraînant au moins 50% de mortalité ; Kursar *et al.*, 2009), mais on sait, d'après les taux de mortalité enregistrés pour les plants sévèrement flétris (*'Mortality'* ; voir Chapitre III Tableau X), que ce seuil est atteint pour certaines espèces (*Eschweilera coriacea*, 85% ; *Sterculia pruriens*, 74% ; *Tachigali melinonii*, 70%) et proche pour d'autr*es (Eperua falcata, 40% ; Eperua grandiflora, 43% ; Sextonia rubra, 44% ; Vouacapoua* americana, 44%).

Les fortes variations des teneurs en amidon chez les plants ayant subi une forte sécheresse peuvent tout d'abord être attribuées à un déséquilibre source-puits tel que la diminution puis la cessation de l'assimilation carbonée a été compensée par l'utilisation du C stocké, afin de répondre aux besoins métaboliques (i.e. osmorégulation, respiration). Ces variations sont observées à des taux d'embolie relativement forts, et on peut donc écarter l'hypothèse d'un processus de mortalité par famine carbonée seule. Cette famine interviendrait seulement chez ces jeunes plants lorsque les concentrations en sucres solubles sont proches de 0, s'il n'y a plus de stocks en amidon, ou que la reconversion en sucres solubles et leur translocation n'est plus fonctionnelle. Dans cette étude, néanmoins, je n'ai pas été en mesure de définir si au moment de la mort des plantules (si l'expérimentation avait été plus longue), les teneurs en sucres solubles étaient nulles ou, du moins, inférieures au seuil nécessaire pour la survie.

Pour la majorité des espèces, les teneurs en amidon sont, au stade SW, encore suffisantes pour combler les besoins en sucres solubles, même à des taux élevés d'embolie dans les tiges (Fig. 19). On peut alors favoriser l'hypothèse de la mort principalement causée par défaillance hydraulique. On peut faire l'hypothèse que seuls les plants de *Sterculia pruriens* seraient morts d'une combinaison de défaillance hydraulique et de famine carbonée, au sens le plus contemporain du terme (Sala 2009 ; '*water stress-impaired C metabolism and translocation*', un dysfonctionnement hydraulique entraînant une incapacité à utiliser les réserves carbonées ; McDowell *et al.*, 2010 ; Sala *et al.*, 2010), dû à une limitation hydraulique dans le phloème. En plus de limitations au niveau du phloème, cette

hypothèse peut être affinée si l'on considère les différences inter-organes de la variabilité des teneurs en NSC qui peuvent être dues à des besoins différents d'osmorégulation, mais on peut surtout postuler que ces espèces présentent de la segmentation hydraulique et/ou de la segmentation de vulnérabilité entre la tige et les racines. Plusieurs études ont mis en évidence un certain degré de segmentation de vulnérabilité entre la tige et les racines qui varie entre espèces, certaines ayant une plus forte, une plus faible ou une résistance à l'embolie similaire entre organes (Hukin *et al.*, 2005 ; Skelton *et al.*, 2017b ; Creek *et al.*, 2018 ; Losso *et al.*, 2019). Cette explication reste donc possible, mais des preuves expérimentales font défaut pour les arbres tropicaux. Dans ce cas de figure, les organes de stockage ne seraient donc pas nécessairement hydrauliquement limités au même moment, comme suggéré par Hartmann *et al.*, (2013b). On pourrait alors attribuer des causes différentes de mortalité à différents organes, par exemple la défaillance hydraulique seule dans la tige et la défaillance hydraulique en conjonction ou non avec la famine carbonée causée par un dysfonctionnement du transport des NSC. Cela pourrait être illustré par le cas d'espèces avec une forte disparité entre la diminution des NSC entre organes, telles que *Sterculia pruriens* ou *Sextonia rubra* : cela pourrait être la signature de différentes limitations hydrauliques à la reconversion, la translocation et l'utilisation des NSC. Une autre « boite noire » pouvant expliquer des teneurs non-nulles en NSC à ou proche de la mortalité est l'incapacité à utiliser des stocks dû à leur compartimentation dans des tissus avec le temps (Chapin III *et al.*, 1990 ; Millard *et al.*, 2007), mais cette éventualité ne fait pas consensus (Magel *et al.*, 1994 ; Klein *et al.*, 2014).

Chez *Sextonia rubra* en revanche, le maintien des teneurs en amidon dans les racines est accompagné par une augmentation des teneurs en sucres solubles dans les racines et une importante diminution de l'amidon dans la tige. On peut faire l'hypothèse que cette espèce n'est pas hydrauliquement limitée et que l'amidon des tiges a pu être remobilisé en sucres et ensuite transportés vers les racines, ce qui serait en accord avec la stratégie présumée de *Sextonia rubra*, à savoir une stratégie plutôt basée sur l'évitement de la sécheresse (voir *Stratégies de résistance à la sécheresse des espèces étudiées* ; Chapitre IV).

3.4. Synthèse de l'influence de la nature de la sécheresse sur la dynamique des NSC

Lors d'une sécheresse relativement longue et d'intensité modérée, on ne s'attendait pas à observer de mortalité, mais éventuellement une diminution des teneurs en NSC, ce qui nous aurait permis de discuter de l'éventualité d'un mécanisme de famine carbonée. Au contraire, nous avons observé une forte diminution de la croissance accompagnée d'une diminution de l'assimilation, néanmoins suffisante pour maintenir un bilan carboné positif (Fig. 6, 16 et 20). Cela a entraîné une accumulation de NSC, ce qui est le plus couramment observé *in natura* (Würth *et al.*, 2005 ; Dickman

et al., 2019). De plus, du fait de l'absence de symptômes qui pourraient suggérer un risque de mortalité (i.e. une forte diminution des teneurs en NSC), il est difficile de tirer directement des conclusions sur les mécanismes entraînant la mortalité dans ces conditions. On ne peut discuter ces résultats que dans l'optique de mieux comprendre la dynamique des NSC en fonction de la nature du stress hydrique.

Lors d'une sécheresse sévère, et d'après les résultats obtenus lors d'une sécheresse modérée, on peut faire l'hypothèse (i) que les teneurs en amidon ont potentiellement pu augmenter au début de la sécheresse, puis (ii) diminuer au fur et à mesure du temps, dû à un bilan carboné négatif causé par un compromis entre assimilation et perte en eau, (iii) puis du fait des besoins métaboliques en C en l'absence d'assimilation (Hartmann *et al.*, 2013a) jusqu'à la destruction des plants au stade « sévèrement flétri ». Il semblerait en tout cas que l'on puisse écarter le cas de figure d'une augmentation de la perte de conductance hydraulique qui précèderait la diminution des teneurs en amidon (Fig. 19 et 20). On peut aussi faire l'hypothèse que les teneurs en sucres solubles ont augmenté ou sont restées stables depuis le début de l'expérimentation. Il semble aussi que la variabilité des teneurs en SS soit relativement stable au sein d'une espèce et reliée à l'intensité de la sécheresse, ce qui pourrait suggérer que l'accumulation généralisée de SS dans les deux traitements a joué un rôle dans l'osmorégulation (e.g. Sevanto *et al.*, 2014), dont les espèces seraient plus dépendantes lors d'une sécheresse intense. Cependant, d'après les résultats obtenus lors d'une sécheresse modérée, il n'y a pas de relation à l'échelle interspécifique entre l'accumulation observée de sucres solubles et DeltaP_{tlp}. Les variations de P_{tlp} étant principalement contrôlées par le potentiel osmotique à pleine turgescence, qui dépend de la concentration en osmolytes (Bartlett, Scoffoni & Sack 2012), ces résultats suggèrent que l'accumulation observée de sucres solubles dans les feuilles ne peut pas expliquer l'ajustement osmotique pour les espèces étudiées. On peut donc faire l'hypothèse que l'accumulation de solutés dans les feuilles ayant entraîné un ajustement du point de perte de turgescence (Fig. 14) pourrait aussi être dû à d'autres composés osmotiquement actifs (e.g. proline ; Kuang *et al.*, 2017).

L'observation d'une forte capacité à utiliser l'amidon stocké est surprenante vis-à-vis des hypothèses posées avant le début de l'étude d'après le cadre conceptuel décrivant les mécanismes physiologiques de mortalité due à la sécheresse (McDowell *et al.*, 2008, 2011 ; McDowell & Sevanto 2011 ; Sala *et al.*, 2010). Il est vraisemblable que le statut hydrique des plants soit resté suffisamment élevé pour le transport des NSC pendant une longue période. Cette période semble plus longue que celle que j'avais imaginé initialement, d'après la littérature. Cela pourrait être dû au volume relativement grand des pots utilisés (19 litres), ainsi que peut-être de la faible demande évapotranspirative due à la forte humidité relative de l'air dans ce climat tropical humide. Il est possible

que dans d'autres études où des plants en pot ont été sujets à un traitement sévère de sécheresse, que leur déshydratation ait été « trop » rapide pour observer une forte diminution des teneurs en NSC (Sevanto *et al.*, 2014 ; Adams *et al.*, 2017 ; présentation de Nate McDowell au XIM4 2019). Par exemple, Sevanto *et al.*, (2014) ont trouvé qu'au sein d'une même espèce de Pin exposée à une sécheresse extrême, que certains arbres mourraient de défaillance hydraulique, couplée ou non à de la famine carbonée causée par une limitation hydraulique dans le phloème (les stocks de C n'étaient pas totalement épuisés) et que la nature des mécanismes impliqués définissait le temps de survie. Notre présente étude montre que la défaillance hydraulique prime, mais que cette interaction de causes de mortalité peut aussi advenir pour de jeunes arbres de forêt tropicale humide.

La capacité de la majorité des espèces à utiliser la quasi-totalité de leurs stocks en amidon pour maintenir leurs teneurs en sucres solubles pourrait donc contribuer à rallonger leur temps de survie lors d'une sécheresse. Le temps estimé entre l'arrêt de l'arrosage et la mortalité (P_{leth}_Time ; Tableau A3) varie de 42 à 96 jours dans notre expérimentation, ce qui est supérieur au nombre maximum de jours consécutifs sans pluie en saison sèche (< 0.2 mm), à savoir 30 jours à Paracou (entre 2004 et 2019 d'après les données de la tour à flux Guyaflux ; Benoît Burban, communication personnelle). Si l'on observe parfois quelques « tâches » de mortalité de plantules en sous-bois en saison sèche, il semble difficile d'attribuer la mortalité à la sécheresse seulement car d'autres causes possible entraînant le dépérissement de ces plants existent, par exemple leur degré d'ombrage, la présence de compétiteurs et d'herbivores. Dans un contexte d'augmentation de la fréquence des évènements climatiques extrêmes dans l'est amazonien (Duffy *et al.*, 2015), on peut cependant faire l'hypothèse que la régénération de certaines espèces à Paracou (et ailleurs en Guyane ou dans d'autres forêts tropicales humides) sera bien plus impactée que d'autres, ce que l'on observe déjà à l'échelle régionale (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Ces différences de résilience pourraient être exacerbées par la forte variabilité interspécifique dans la capacité des espèces à utiliser leurs réserves carbonées en présence de limitations hydrauliques.

Cette expérimentation permet d'appréhender les mécanismes physiologiques qui sous-tendent la réponse des jeunes plants de ces espèces et les processus de mortalité à l'échelle interspécifique, ce qui semble primordial dans un écosystème aussi diversifié. Cependant, ce travail pourrait être affiné en considérant certains mécanismes plus fins comme l'hydraulique du phloème et la détermination de la limite de concentration en NSC nécessaire à la survie. De plus, dans cette étude, les quantités de NSC qui dépendent des différences de biomasses entre organes, n'ont pas été prises en compte, et on peut faire l'hypothèse que malgré une forte diminution des quantités de NSC dans un organe, il pourrait rester d'importante quantité de NSC dans d'autres organes.

De plus, étudier la mortalité est une affaire délicate car il est difficile de déterminer *(i)* la notion de « mort » chez les plantes (voir *Introduction générale*), *(ii)* le moment exact de la mort, *(iii)* ainsi que d'effectuer une partie de ces mesures de traits sur des plants morts (e.g suivi du potentiel hydrique foliaire sur des plants defeuillés ou desquels les feuilles sont sèches). La mise en place d'expérimentations plus ciblée et dédiée à atteindre la mortalité ainsi que l'observation *in situ* de jeunes plants mourants en fin de saison sèche, par exemple en manipulant la quantité d'eau reçue, semble alors importante pour consolider ces résultats.

3.5. Synthèse de la réponse à différentes contraintes hydriques

Des groupes de réponse à la sécheresse ont été formés suite à l'exposition des espèces à différentes contraintes hydriques, afin de tester si leur comportement et leurs caractéristiques fonctionnelles intrinsèques mesurées dans des conditions non-limitantes en eau (voir Chapitre IV), pouvait déterminer leur réponse à la sécheresse. Si c'était le cas, on s'attendrait à observer une variabilité des traits dépendant de l'intensité de la sécheresse et à mettre en évidence des groupes d'espèces similaires. L'un des résultat majeur de ce travail est de montrer que les groupes de réponse formés sur la base des mesures de traits en conditions de sécheresse ne sont pas identiques à ceux établis en l'absence de contraintes hydriques (voir Fig. 21 et 22 de ce Chapitre et la Fig. 18 du Chapitre IV). Ce résultat confirme que les mécanismes physiologiques qui sous-tendent la réponse des espèces d'arbre à la sécheresse sont multiples et complexes (Pivovaroff *et al.*, 2016), et qu'il n'est pas possible d'évaluer, ou simuler, leur réponse à la sécheresse seulement sur la base de traits intrinsèques aux espèces, sans s'intéresser aux traits de réponse.

On retrouve tout de même des similarités entre espèces : *Dicorynia guianensis*, *Pterocarpus officinalis* et *Sextonia rubra* répondent de manière similaire ; et c'est également le cas d'*Eperua falcata* et de *Vouacapoua americana*. On remarque aussi qu'*Eschweilera coriacea* a, dans tous les cas, un comportement à part des autres espèces, avec une forte accumulation de SS même à des très forts taux d'embolie. En plus du seuil de PLC pour la survie qui est parfois très élevé chez certaines espèces, ce qui suggère une forte tolérance à l'embolie (Chapitre III), les résultats de ce travail questionnent sur la limite que la défaillance du système hydraulique pose à la remobilisation d'amidon en SS et aux transport de ces composés qui semble être maintenue de manière prolongée chez certaines espèces, mais qui serait très sensible chez d'autres.

Par rapport au fonctionnement hydraulique et carboné des espèces en l'absence de contraintes hydriques, on remarque aussi que les groupes sont relativement généralement différents mis à part quelques exceptions. Des similitudes dans le fonctionnement d'*Eperua falcata* et de *Vouacapoua americana* sans contrainte hydrique ainsi que de *Heritiera utilis* et de *Sterculia pruriens*,

leur confèrent une réponse similaire lors d'une sécheresse modérée. Pareillement, les similitudes dans le fonctionnement « normal » d'*Eperua falcata*, d'*Eperua grandiflora* et de *Vouacapoua americana* ainsi qu'entre *Sterculia pruriens* et *Sextonia rubra* leur confèrent une réponse similaire lors d'une sécheresse extrême.

Si la variabilité des traits hydrauliques est primordiale pour expliquer la réponse à la sécheresse (Brodribb 2017), en particulier ceux reliés à la résistance à l'embolie des branches (ainsi que les HSM associées ; Anderegg *et al.*, 2016), la prise en compte d'autres variables décrivant le fonctionnement carboné (i.e. sensibilité des échanges gazeux, capacité à utiliser les réserves carbonées) semble nécessaire afin de comprendre les processus entraînant un niveau de stress proche d'engendrer la mortalité. Confronter ces données à des données démographiques (e.g. distribution, mortalité) semble incontournable afin d'évaluer la contribution de ces traits dans la composition et le maintien des communautés.

4. CONCLUSIONS

Ces expérimentations révèlent une grande variabilité interspécifique dans la réponse des espèces à la sécheresse, avec des effets très contrastés de la nature de la sécheresse sur le fonctionnement hydraulique et carboné.

La diversité des stratégies de résistance à la sécheresse mises en évidence dans le Chapitre IV et ayant permis de regrouper des espèces en groupes fonctionnels n'a pas permis de prédire la réponse de ces espèces à la sécheresse, notamment à cause de la très forte variabilité de traits de réponse associés au fonctionnement hydraulique et carboné. Lors d'une sécheresse modérée de longue durée, la plupart des espèces ont accumulé de l'amidon dû à un déséquilibre dans la dynamique du métabolisme carboné (i.e. entre croissance et assimilation), ce qui semble être possible lorsque la tige a un faible taux d'embolie. En revanche, lors d'une sécheresse de forte intensité, la majorité des espèces a pu utiliser les réserves en amidon pour le maintien voire l'accumulation de sucres solubles et avaient de forts taux d'embolie lorsqu'elles étaient proches de la mortalité.

Ces résultats suggèrent que le processus physiologique principal entraînant la mortalité est vraisemblablement la défaillance hydraulique. On trouve cependant des signes de limitation hydraulique au transport des NSC chez certaines espèces/organes ce qui montre que les processus physiologiques à l'échelle du fonctionnement hydraulique et carboné entraînant la mortalité sont interdépendants.

Nos résultats indiquent que l'ajustement osmotique entraînant une diminution de P_{tlp} n'était pas suffisant pour compenser l'effet de la déshydratation sur l'assimilation photosynthétique. Ils suggèrent que l'amplitude de l'ajustement osmotique entraînant une diminution de P_{tlp} serait donc contrainte par la capacité des espèces à résister à l'embolie dans la tige, en lien direct avec la maximisation de la survie. On peut donc corroborer la vision qui est que les pressions de sélection ont favorisé la survie en conditions de sécheresse intense plutôt que la productivité en conditions de sécheresse modérée, cette dernière n'étant pas aussi importante dans la résistance à la sécheresse (Martin-StPaul *et al.*, 2017). Cela renforce d'autant plus le consensus sur le fait que la défaillance hydraulique est le processus physiologique le plus important entraînant la mortalité en période de sécheresse (Adams *et al.*, 2017), ce que nous avons pu montrer pour de jeunes plants de forêt tropicale humide.

Si la famine carbonée et la limitation hydraulique au transport des NSC ne semblent pas être les causes proximale majeures de la mortalité, nous avons cependant observé l'importance d'un maintien voire une augmentation généralisée des teneurs en sucres solubles dans la plupart des cas lors des deux traitements de sécheresse. On peut faire l'hypothèse que la capacité des espèces à

accumuler et surtout à utiliser les stocks d'amidon est une réponse permettant l'acclimatation du métabolisme des sucres solubles, ce qui permettrait de retarder les effets de la déshydratation, comme suggéré par O'Brien *et al.*, (2014). Ce n'était pas le cas pour *Sterculia pruriens* pour laquelle une incapacité à utiliser les stocks en amidon était reliée à une très forte diminution des teneurs en sucres solubles.

6. ANNEXES

Tableau A1 : Moyennes spécifiques (± SE) du potentiel hydrique foliaire au maximum solaire (P_{md} ; MPa) mesurés en fin d'expérimentation dans les traitements WET, DRY et XDRY, du point de perte de turgescence foliaire (P_{tlp} ; MPa) dans les traitements WET et DRY en fin d'expérimentation, de la différence entre entre P_{tlp}_DRY et P_{tlp}_WET ($DeltaP_{tlp}$; MPa), ainsi que de la marge de sécurité entre P_{md} et P_{close} (SM_{leaf} ; MPa) dans les traitements DRY et XDRY.

Species	P_{md} MPa WET	P_{md} MPa DRY	P_{md} MPa XDRY	P_{tlp} MPa WET	P_{tlp} MPa DRY	$DeltaP_{tlp}$ MPa -	SM_{leaf} MPa DRY	SM_{leaf} MPa XDRY
Dg	-0.9 ± 0.7	-2.1 ± 0.7	-5.2 ± 1.1	-1.6 ± 0.0	-2.2 ± 0.1	0.67	-0.1	-3.2
Ec	-1.1 ± 0.7	-2.4 ± 0.9	-6.5 ± 1.3	-1.9 ± 0.0	-2.5 ± 0.1	0.56	0.2	-4
Ef	-2.0 ± 0.5	-3.9 ± 1.0	-6.4 ± 0.9	-1.8 ± 0.0	-	-	-0.9	-3.4
Eg	-1.8 ± 0.7	-2.1 ± 0.6	-6.7 ± 1.4	-1.9 ± 0.1	-2.3 ± 0.0	0.37	1.4	-3.1
Hu	-0.8 ± 0.4	-1.6 ± 0.6	-3.2 ± 1.0	-1.7 ± 0.0	-2.0 ± 0.1	0.25	0.1	-1.5
Jc	-0.9 ± 0.4	-4.2 ± 1.1	-2.9 ± 0.7	-1.5 ± 0.0	-2.3 ± 0.1	0.84	-1.9	-0.6
Po	-1.2 ± 0.7	-1.8 ± 0.8	-6.1 ± 1.5	-1.6 ± 0.0	-1.7 ± 0.0	0.18	0.6	-3.7
Rs	-1.5 ± 0.6	-2.9 ± 0.9	-4.9 ± 1.1	-1.7 ± 0.0	-2.2 ± 0.0	0.5	-0.6	-2.5
Sp	-1.4 ± 0.6	-1.8 ± 0.6	-4.5 ± 1.2	-1.8 ± 0.0	-2.1 ± 0.1	0.35	0.1	-2.6
Sr	-1.0 ± 0.5	-1.7 ± 0.6	-5.4 ± 1.3	-1.8 ± 0.1	-2.2 ± 0.1	0.40	0.2	-3.5
Tm	-1.5 ± 0.6	-5.0 ± 1.1	-5.0 ± 1.3	-1.9 ± 0.1	-2.2 ± 0.1	0.36	-2.7	-2.6
Va	-2.4 ± 0.5	-4.3 ± 1.0	-5.9 ± 1.4	-2.2 ± 0.1	-	-	-0.4	-1.9
Mean	-1.4 ± 0.1	-2.8 ± 0.4	-5.2 ± 0.4	-1.8 ± 0.1	-2.2 ± 0.1	0.5 ± 0.1	-0.3 ± 0.3	-2.7 ± 0.3
p-value	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	-	-	-

Tableau A2 : Moyennes spécifiques (± SE) de la perte de conductance hydraulique des feuilles (PLC_{leaf} ; %) et de la tige (PLC_{stem} ; %) dans les traitements WET, DRY et XDRY en fin d'expérimentation, estimé à partir des potentiels hydriques foliaires au maximum solaire et des courbes de vulnérabilité établies pour chaque espèce.

Species	PLC_{leaf}_WET	PLC_{stem}_WET	PLC_{leaf}_DRY	PLC_{stem}_DRY	PLC_{leaf}_XDRY	PLC_{stem}_XDRY
Dg	0 ± 1	2 ± 1	10 ± 4	15 ± 4	93 ± 4	87 ± 4
Ec	19 ± 4	0 ± 1	66 ± 5	28 ± 6	100 ± 1	99 ± 1
Ef	14 ± 4	17 ± 2	97 ± 2	45 ± 4	100 ± 0	82 ± 3
Eg	54 ± 5	4 ± 1	76 ± 4	6 ± 1	100 ± 1	74 ± 6
Hu	-	2 ± 1	-	19 ± 3	-	80 ± 4
Jc	-	20 ± 2	-	78 ± 5	-	74 ± 3
Po	37 ± 7	12 ± 2	73 ± 6	19 ± 3	100 ± 0	76 ± 5
Rs	1 ± 2	13 ± 2	57 ± 6	48 ± 5	95 ± 4	85 ± 4
Sp	41 ± 4	-	61 ± 4	-	97 ± 2	-
Sr	0 ± 0	15 ± 2	8 ± 4	31 ± 3	96 ± 3	93 ± 4
Tm	13 ± 3	11 ± 2	97 ± 4	88 ± 4	98 ± 2	84 ± 4
Va	5 ± 2	20 ± 2	97 ± 2	51 ± 4	95 ± 4	70 ± 5
Mean	16 ± 5	11 ± 2	64 ± 10	38 ± 7	97 ± 1	82 ± 2
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Tableau A3 : Moyennes spécifiques de la perte de masse relative en eau des pots entraînant la fermeture stomatique (PMR_{close} ± SE ; %), du temps estimé jusqu'à la fermeture stomatique (P_{close}_Time ; jours), jusqu'au potentiel hydrique seuil pour la survie (P_{leth}_Time ; jours) et la différence entre les deux qui estime le temps de dessication des espèces (P_{close}-P_{leth}_Time ; jours).

Species	PMR_{close}	P_{close}_Time	P_{leth}_Time	P_{close}-P_{leth}_Time
	%	Days	Days	Days
Dg	11.3 ± 5.4	34	54	20
Ec	12.6 ± 5.9	31	70	40
Ef	12.7 ± 0.7	37	96	59
Eg	12.6 ± 1.2	29	70	41
Hu	4.8 ± 3.4	15	56	41
Jc	10.6 ± 1.3	22	43	21
Po	12.9 ± 0.5	24	42	18
Rs	12.6 ± 0.6	30	72	42
Sp	10.6 ± 5.5	14	-	-
Sr	11.4 ± 0.6	40	74	34
Tm	12.8 ± 0.9	17	81	64
Va	14.7 ± 1.6	39	50	10
Mean	11.6 ± 0.7	28 ± 3	59 ± 7	31 ± 6

Tableau A4 : Moyennes spécifiques du taux de variation entre la croissance en volume de la tige (DevRGR ; %) pour les plantes des traitements DRY et XDRY par rapport à ceux du traitement DRY, du taux de variation de la transpiration (varE ; %), de la densité du bois de la tige (varWSG ; %), de l'assimilation photosynthétique (A_{sat} ; %) et de l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau (varWUE ; %) entre les plants du traitement DRY et ceux du traitement WET en fin d'expérimentation.

Species	DevRGR_DRY	DevRGR_XDRY	varE	varWSG	$varA_{sat}$	varWUE
	%	%	%	%	%	%
Dg	-70	-83	-75	-7	-77	-43
Ec	-71	-68	-90	20	-90	-49
Ef	-69	-74	-87	36	-80	-11
Eg	-76	-87	-61	38	-46	27
Hu	-70	-90	-50	-53	-	-
Jc	-78	-93	-74	-29	-42	18
Po	-65	-89	-89	34	-38	85
Rs	-57	-60	-96	24	-83	-50
Sp	-80	-83	-69	-21	-89	-15
Sr	-74	-89	-31	-12	-55	15
Tm	-79	-92	-92	-20	-63	78
Va	-72	-68	-34	-77	-48	27
Mean	-72 ± 2	-81 ± 3	-71 ± 7	-6 ± 11	-65 ± 6	8 ± 14

Tableau A5 : Moyennes spécifiques (± SE) des teneurs en sucres solubles (SS ; mg g^{-1}) et en amidon (Starch ; mg g^{-1}) dans le traitement WET en fin d'expérimentation dans les feuilles (leaf), la tige (stem) et les racines (root).

Species	SS_{leaf}	$Starch_{leaf}$	SS_{stem}	$Starch_{stem}$	SS_{root}	$Starch_{root}$
	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}
Dg	50 ± 4	3 ± 0	39 ± 3	6 ± 2	32 ± 3	3 ± 3
Ec	19 ± 2	5 ± 1	20 ± 4	35 ± 14	14 ± 2	17 ± 2
Ef	46 ± 2	34 ± 6	51 ± 1	45 ± 8	49 ± 1	68 ± 1
Eg	34 ± 1	13 ± 6	35 ± 4	34 ± 17	39 ± 2	23 ± 2
Hu	38 ± 2	9 ± 3	56 ± 5	18 ± 5	37 ± 2	17 ± 2
Jc	68 ± 3	35 ± 11	52 ± 4	30 ± 6	34 ± 4	16 ± 4
Po	38 ± 4	18 ± 4	24 ± 2	188 ± 6	35 ± 3	176 ± 3
Rs	33 ± 4	27 ± 6	21 ± 3	69 ± 16	28 ± 4	57 ± 4
Sp	7 ± 2	49 ± 2	105 ± 26	74 ± 10	39 ± 16	51 ± 16
Sr	67 ± 4	3 ± 1	57 ± 7	9 ± 3	39 ± 3	1 ± 3
Tm	18 ± 1	7 ± 2	30 ± 2	6 ± 2	16 ± 3	3 ± 3
Va	41 ± 1	50 ± 9	40 ± 3	173 ± 35	32 ± 1	53 ± 1
Mean	38 ± 5	21 ± 5	44 ± 7	57 ± 18	33 ± 3	41 ± 14
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Tableau A6 : Moyennes spécifiques (± SE) des teneurs en sucres solubles (SS ; mg g^{-1}) et en amidon (Starch ; mg g^{-1}) dans le traitement DRY en fin d'expérimentation dans les feuilles (leaf), la tige (stem) et les racines (root).

Species	SS_{leaf}	$Starch_{leaf}$	SS_{stem}	$Starch_{stem}$	SS_{root}	$Starch_{root}$
Dg	37 ± 4	3 ± 0	33 ± 4	19 ± 6	27 ± 5	6 ± 5
Ec	30 ± 5	3 ± 1	28 ± 4	83 ± 20	33 ± 7	64 ± 7
Ef	39 ± 2	5 ± 2	48 ± 4	102 ± 24	51 ± 4	110 ± 4
Eg	35 ± 3	33 ± 13	37 ± 3	111 ± 24	38 ± 3	72 ± 3
Hu	44 ± 3	7 ± 2	30 ± 3	37 ± 14	28 ± 9	2 ± 9
Jc	82 ± 6	2 ± 0	43 ± 5	29 ± 9	32 ± 5	2 ± 5
Po	38 ± 3	32 ± 10	34 ± 2	177 ± 15	35 ± 3	174 ± 3
Rs	41 ± 6	10 ± 3	18 ± 3	112 ± 11	22 ± 3	54 ± 3
Sp	0 ± 0	39 ± 3	38 ± 21	38 ± 4	5 ± 4	34 ± 4
Sr	79 ± 7	4 ± 1	60 ± 5	14 ± 5	54 ± 8	2 ± 8
Tm	19 ± 3	3 ± 1	22 ± 6	7 ± 3	20 ± 6	2 ± 6
Va	39 ± 3	16 ± 7	52 ± 4	69 ± 27	36 ± 3	60 ± 3
Mean	40 ± 6	13 ± 4	37 ± 4	66 ± 15	32 ± 4	49 ± 15
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Tableau A7 : Moyennes spécifiques (± SE) des teneurs en sucres solubles (SS ; mg g^{-1}) et en amidon (Starch ; mg g^{-1}) dans le traitement XDRY en fin d'expérimentation dans les feuilles (leaf), la tige (stem) et les racines (root).

Species	SS_{leaf}	$Starch_{leaf}$	SS_{stem}	$Starch_{stem}$	SS_{root}	$Starch_{root}$
	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}	mg g^{-1}
Dg	35 ± 5	2 ± 0	64 ± 7	2 ± 0	60 ± 8	2 ± 8
Ec	40 ± 8	0 ± 0	48 ± 10	11 ± 5	44 ± 7	7 ± 7
Ef	42 ± 3	2 ± 2	49 ± 5	3 ± 2	49 ± 3	1 ± 3
Eg	35 ± 1	2 ± 1	52 ± 4	7 ± 4	50 ± 4	2 ± 4
Hu	16 ± 2	1 ± 0	35 ± 3	1 ± 0	55 ± 5	4 ± 5
Jc	97 ± 8	2 ± 0	73 ± 14	7 ± 4	52 ± 6	2 ± 6
Po	34 ± 2	2 ± 0	46 ± 3	96 ± 10	46 ± 3	118 ± 3
Rs	42 ± 7	1 ± 0	47 ± 10	3 ± 2	55 ± 8	3 ± 8
Sp	0 ± 0	33 ± 2	22 ± 12	38 ± 8	4 ± 1	63 ± 1
Sr	55 ± 5	2 ± 0	49 ± 6	1 ± 0	60 ± 7	1 ± 7
Tm	20 ± 2	2 ± 0	36 ± 6	3 ± 2	18 ± 2	2 ± 2
Va	38 ± 2	0 ± 0	49 ± 4	17 ± 9	48 ± 2	8 ± 2
Mean	38 ± 7	4 ± 3	47 ± 4	16 ± 8	45 ± 5	18 ± 10
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Tableau A8 : Moyennes spécifiques (± SE) du taux de variation des teneurs en sucres solubles (SS ; mg g^{-1}) et en amidon (Starch ; mg g^{-1}) dans le traitement DRY par rapport au traitement WET en fin d'expérimentation dans les feuilles (leaf), la tige (stem) et les racines (root).

Species	$varSS_{leaf}$	$varStarch_{leaf}$	$varSS_{stem}$	$varStarch_{stem}$	$varSS_{root}$	$varStarch_{root}$
	%	%	%	%	%	%
Dg	-27 ± 8	0 ± 16	-15 ± 10	205 ± 97	-13 ± 16	92 ± 77
Ec	54 ± 27	-43 ± 28	38 ± 18	138 ± 56	130 ± 51	276 ± 69
Ef	-14 ± 5	-85 ± 5	-5 ± 8	126 ± 53	4 ± 8	62 ± 35
Eg	2 ± 7	146 ± 94	5 ± 8	231 ± 71	-2 ± 8	212 ± 82
Hu	14 ± 8	-24 ± 27	-46 ± 6	108 ± 77	-25 ± 23	-86 ± 8
Jc	20 ± 9	-95 ± 1	-18 ± 10	-5 ± 30	-7 ± 13	-90 ± 5
Po	2 ± 8	74 ± 53	43 ± 10	-6 ± 8	1 ± 8	-1 ± 9
Rs	24 ± 17	-62 ± 10	-12 ± 14	61 ± 15	-20 ± 12	-5 ± 35
Sp	-97 ± 1	-21 ± 6	-64 ± 20	-48 ± 5	-88 ± 10	-33 ± 17
Sr	18 ± 11	33 ± 44	6 ± 9	54 ± 57	38 ± 20	61 ± 66
Tm	5 ± 16	-63 ± 14	-26 ± 20	15 ± 49	21 ± 37	-48 ± 7
Va	-3 ± 8	-68 ± 13	29 ± 11	-60 ± 16	12 ± 10	15 ± 51
Mean	-0.1 ± 11	-17 ± 21	-5 ± 9	68 ± 27	4 ± 15	38 ± 33
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Tableau A9 : Moyennes spécifiques (± SE) du taux de variation des teneurs en sucres solubles (SS ; mg g^{-1}) et en amidon (Starch ; mg g^{-1}) dans le traitement XDRY par rapport au traitement WET en fin d'expérimentation dans les feuilles (leaf), la tige (stem) et les racines (root).

Species	$varSS_{leaf}$	$varStarch_{leaf}$	$varSS_{stem}$	$varStarch_{stem}$	$varSS_{root}$	$varStarch_{root}$
	%	%	%	%	%	%
Dg	-31 ± 9	-28 ± 5	64 ± 17	-66 ± 7	90 ± 26	-51 ± 17
Ec	107 ± 41	-96 ± 2	140 ± 51	-70 ± 14	201 ± 45	-60 ± 23
Ef	-9 ± 6	-93 ± 6	-4 ± 10	-94 ± 5	2 ± 7	-98 ± 1
Eg	3 ± 3	-89 ± 7	49 ± 11	-79 ± 12	30 ± 11	-91 ± 6
Hu	-57 ± 5	-88 ± 2	-38 ± 5	-92 ± 2	47 ± 12	-78 ± 15
Jc	42 ± 12	-94 ± 1	41 ± 27	-76 ± 15	52 ± 17	-89 ± 2
Po	-10 ± 5	-90 ± 2	96 ± 12	-49 ± 5	31 ± 9	-33 ± 12
Rs	27 ± 20	-98 ± 0	127 ± 49	-96 ± 3	98 ± 27	-94 ± 3
Sp	-99 ± 1	-32 ± 4	-79 ± 11	-49 ± 11	-90 ± 4	24 ± 17
Sr	-19 ± 8	-25 ± 12	-14 ± 11	-89 ± 2	56 ± 17	-12 ± 14
Tm	13 ± 11	-70 ± 6	19 ± 20	-55 ± 24	11 ± 13	-51 ± 14
Va	-7 ± 4	-100 ± 0	23 ± 10	-90 ± 5	49 ± 7	-84 ± 9
Mean	-3 ± 15	-75 ± 8	35 ± 19	-75 ± 5	48 ± 20	-60 ± 11
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

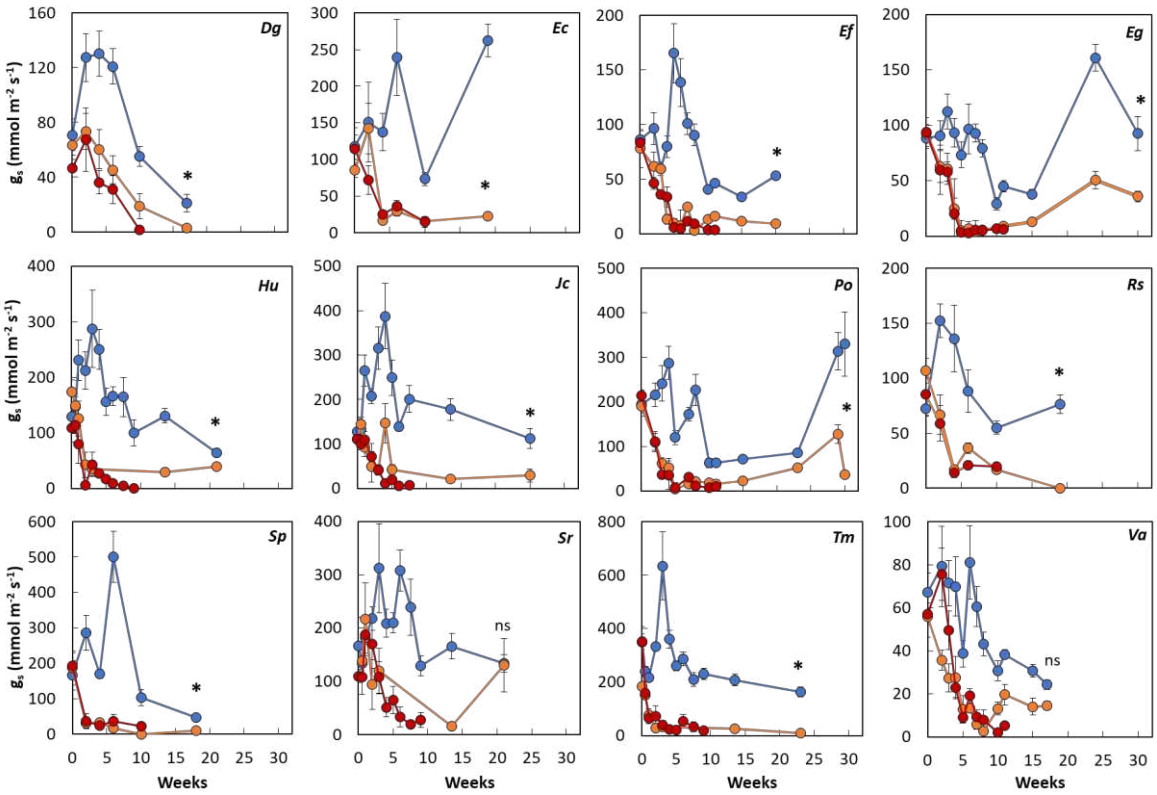


Figure A1 : Evolution de la conductance stomatique (g_s ; mmol m^{-2} s^{-1}) en fonction du temps (semaines) en fonction du traitement hydrique appliqué aux plants (WET, bleu ; DRY, orange ; XDRY, rouge). Notez les différences d'échelles sur l'axe des ordonnées. Chaque point représente la moyenne pour une campagne de mesures et les barres d'erreur représentent l'erreur type.

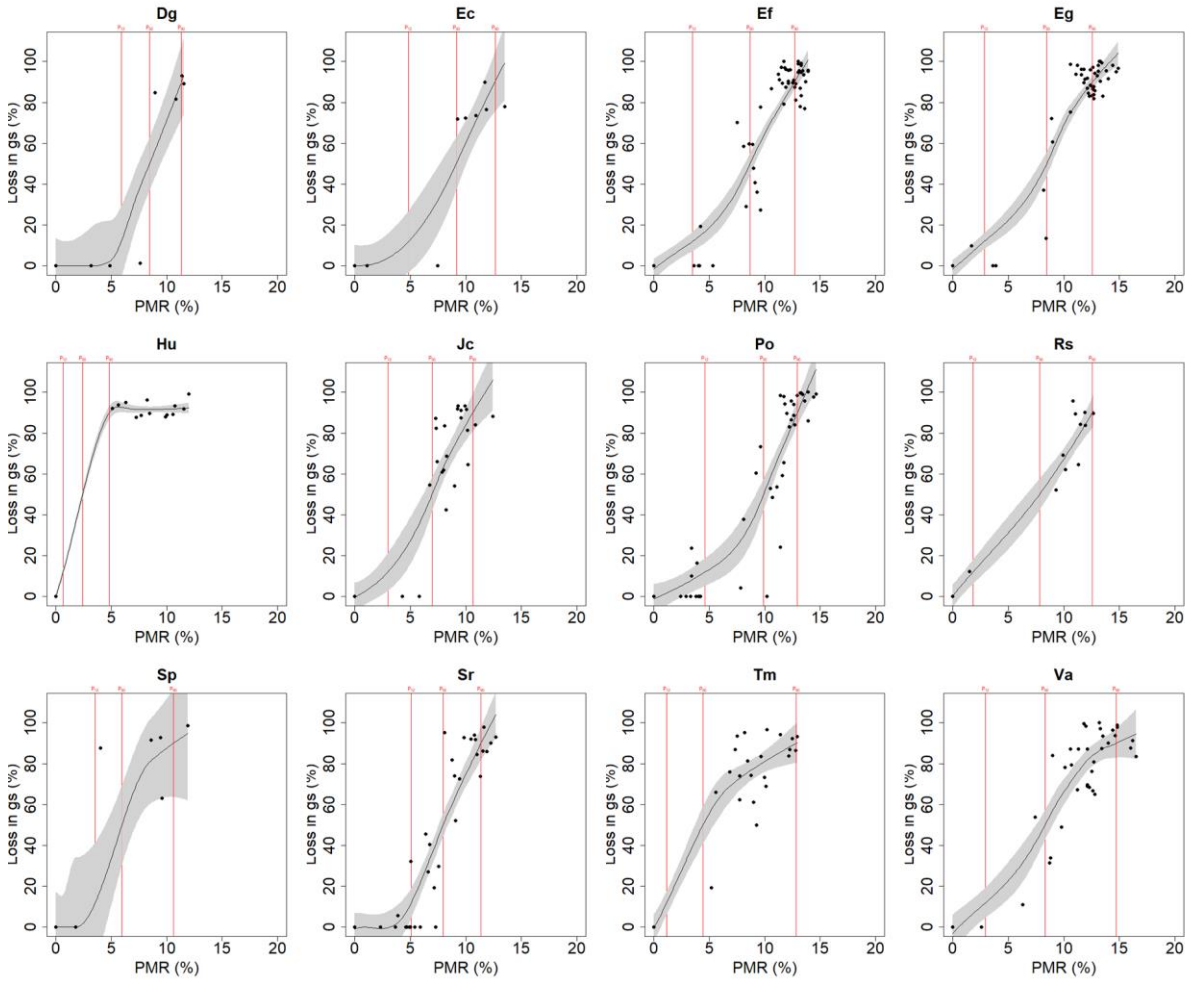


Figure A2 : Perte de conductance stomatique (en % de g_s par rapport au début de l'expérience ; % mmol m^{-2} s^{-1}) en fonction de la perte de masse relative (PMR ; %) des pots. Chaque point représente la valeur pour un plant. Seuls les plants mesurés en début d'expérience puis encore au moins 2 fois lors des traitements avec des mesures concomitantes de g_s et de masse de pots ont été utilisés. La ligne noire représente une fonction polynomiale de régression locale appliquée aux données, la zone grisée représentant l'intervalle de confiance à 95% de cette régression. Les barres verticales rouge représentent le PMR entraînant 12, 50 et 90% de perte de g_s.

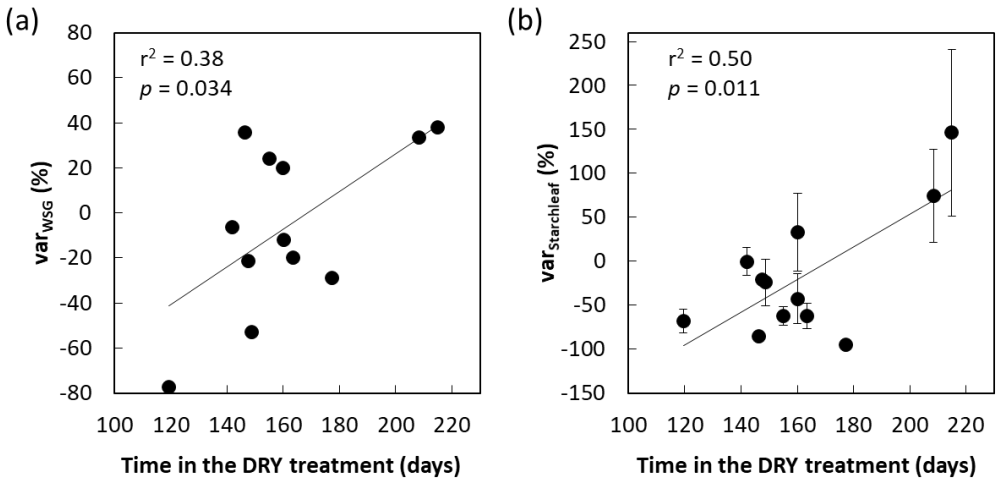


Figure A3 : Influence des différences interspécifiques dans la durée du traitement DRY sur le taux de variation de (a) la densité du bois de la tige (varWSG ; %) et de la teneur en amidon des feuilles ($varStarch_{leaf}$; %) entre les plants du traitement WET et ceux du traitement DRY. Chaque point représente une espèce. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

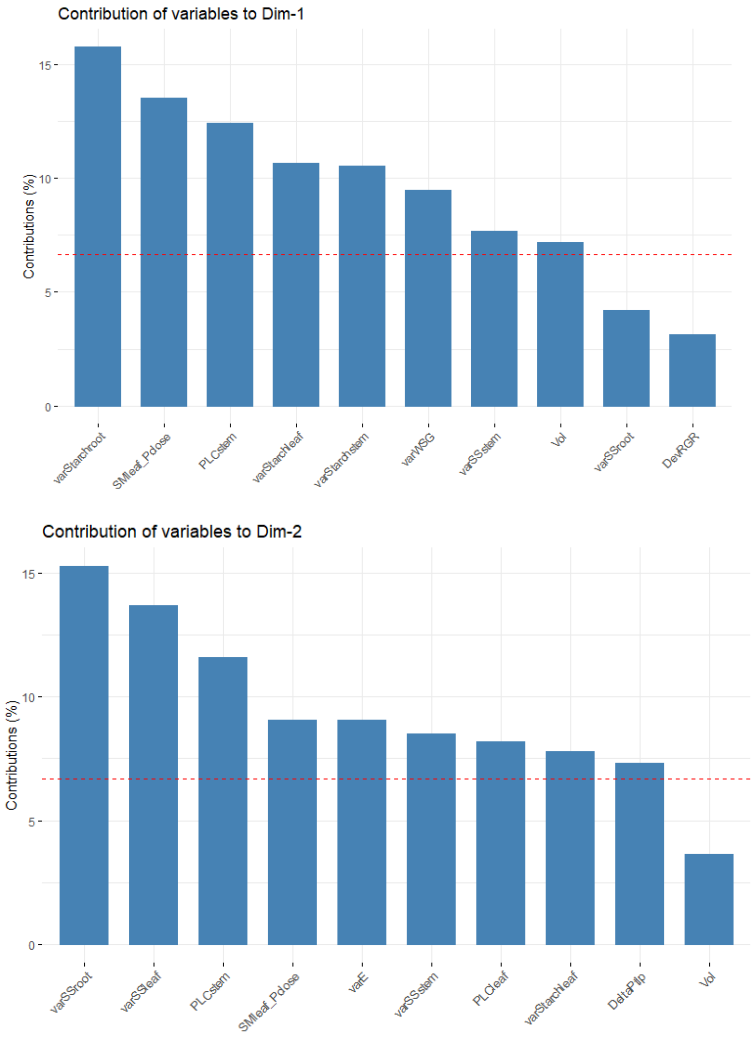


Figure A4 : Contribution des variables aux deux premiers axes de l'ACP de la Fig. 21 décrivant la réponse des espèces au traitement DRY.

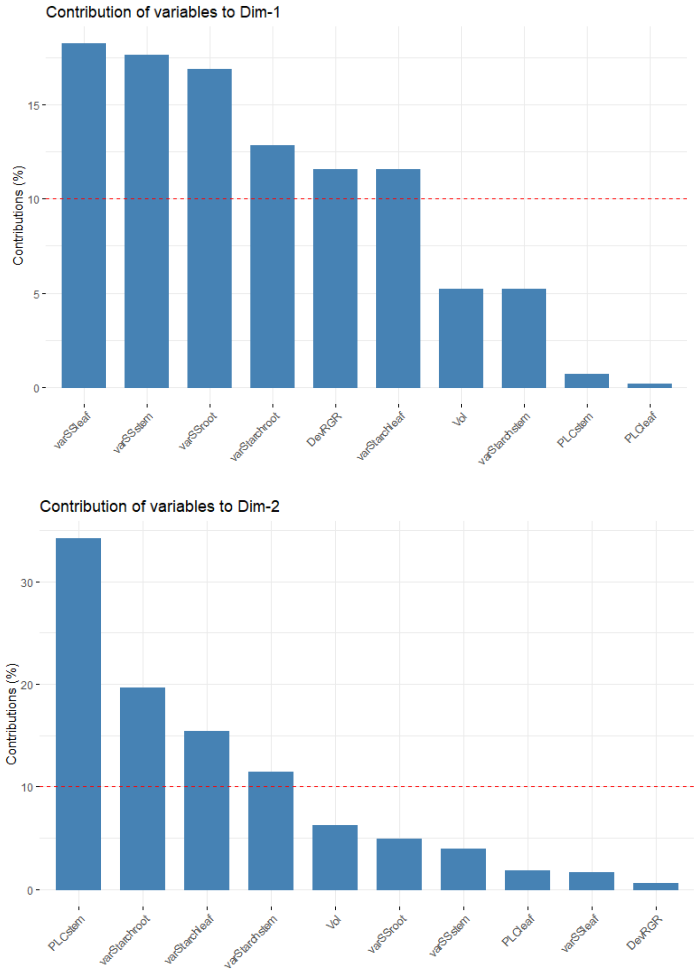


Figure A5 : Contribution des variables aux deux premiers axes de l'ACP de la Fig. 22 décrivant la réponse des espèces au traitement XDRY.

Partie III

DISCUSSION GENERALE

1. Cheminement réalisé

Tout au long de cette thèse, la variabilité interspécifique a été le fil rouge de l'exploration et de la caractérisation des stratégies de résistance à la sécheresse et des mécanismes physiologiques sous-jacent. Cette thèse combine des observations faites (i) *in situ* sur de grands arbres de canopée en profitant de la saisonnalité pour étudier la réponse à la sécheresse et (ii) *ex situ* dans des expérimentations en conditions semi-contrôlées en serre, permettent de pousser les espèces hors de leur condition « normale », contribuant ainsi à la compréhension plus approfondie des mécanismes de résistance à la sécheresse.

Dans le **Chapitre I**, j'ai déterminé pour des arbres de canopée, l'amplitude de variations de la résistance à l'embolie des branches et évalué le risque de défaillance hydraulique lors de saisons sèches de différentes intensités (Ziegler *et al.*, 2019). Parallèlement à ce travail, j'ai participé à la détermination de l'amplitude de variations de la résistance à l'embolie des feuilles et du degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique de ces mêmes espèces d'arbres (Levionnois *et al.*, 2020a). Dans le **Chapitre II**, j'ai caractérisé la sensibilité de la densité de flux de sève des arbres de canopée à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche et exploré les déterminants physiologiques de cette sensibilité. Les expérimentations en serre ont permis d'aller plus loin dans la compréhension du fonctionnement hydraulique et carboné des espèces sur de jeunes arbres soumis à différents régimes hydriques. Dans le **Chapitre III**, j'ai analysé les relations entre les potentiels hydriques clés de la réponse à la sécheresse et déterminé leur séquence lors d'une sécheresse et ce jusqu'à mortalité. Dans le **Chapitre IV**, j'ai caractérisé la variabilité interspécifique du fonctionnement hydraulique et carboné en l'absence de contraintes hydrique et identifié des stratégies pouvant jouer un rôle dans la résistance à la sécheresse. Dans le **Chapitre V**, j'ai observé la réponse des espèces à deux types de sécheresse du point de vue du fonctionnement hydraulique et carboné et déterminé les processus physiologiques entraînant la mortalité.

Dans cette **discussion générale**, je synthétise les résultats majeurs de cette thèse et développe certains aspects. Je m'intéresse notamment à l'importance de l'écologie des espèces dans la grande variabilité observée tout au long de cette thèse, qui semble être une conséquence quasi-logique de la grande richesse spécifique et de la forte hétérogénéité environnementale à l'échelle locale en forêt tropicale humide. De plus, je discute des implications de cette forte variabilité interspécifique qui pourrait être déterminante dans la composition présente et future des communautés d'arbres.

2. Processus physiologiques de mortalité

L'expérimentation en serre sur de jeunes plants, très lourde à mener et à gérer, m'a permis de montrer que la réponse fonctionnelle de ces espèces varie fortement et que l'intensité de la sécheresse engendre des réponses qui peuvent varier d'une espèce à l'autre. D'après les résultats sur la variabilité des teneurs en NSC en fonction du traitement et du pourcentage de perte de conductance hydraulique, il semble que le processus principal qui entraîne la mortalité chez les espèces étudiées soit la défaillance hydraulique, ce qui va dans le sens du consensus établi (Adams *et al.*, 2017). Lors d'une sécheresse d'intensité modérée, il n'y aurait pas de risque de mortalité pour les jeunes arbres étudiés, ni par défaillance hydraulique, ni par famine carbonée. Leur productivité serait fortement impactée avec cependant une accumulation d'amidon, qui pourrait servir de réservoir pour le maintien des teneurs en sucres solubles dans le cas d'une très forte réduction de l'assimilation. D'après la littérature, les sucres solubles sont impliqués dans plusieurs fonctions (Hartmann & Trumbore 2016) et semblent notamment en lien avec l'évitement de la déshydratation, d'après les compromis avec des traits favorisant la sûreté hydraulique mis en évidence dans le Chapitre IV. Ces réserves d'amidon permettraient pour la plupart des espèces de maintenir les teneurs en sucres solubles de leurs tissus même en cas de sécheresse de forte intensité, sauf si la remobilisation et le transport de ces composés est entravée par une défaillance hydraulique qui pourrait survenir dans certains organes mais pas dans d'autres (Chapitre V ; Sala *et al.*, 2010). Plusieurs études sur des arbres de canopée de forêt tropicale humide rapportent un maintien des teneurs en NSC lors de sécheresses saisonnières (Dickman *et al.*, 2019) mais aussi lors de sécheresses de forte intensité (Rowland *et al.*, 2015). Au contraire des grands arbres, notre étude sur de jeunes arbres montre que le métabolisme carboné est fortement sollicité dans la réponse à la sécheresse.

On peut aussi noter que la réponse des espèces étudiées ne suit pas les prédictions posées dans le cadre conceptuel de McDowell *et al.*, (2008), à savoir que les espèces dites « isohydriques » sont plus à risque de famine carbonée en raison d'un arrêt précoce de leurs échanges gazeux. Tout d'abord, si la notion d'isohydrie a évolué d'une vision relativement binaire vers celle d'un continuum entre espèces (Klein, Tamir *et al.*, 2014), elle est de plus en plus remise en cause du fait de l'absence de concordance entre les différentes métriques proposées pour évaluer le degré d'isohydrie et dépendrait principalement des conditions du milieu et non seulement de la physiologie des espèces (Martinez-Vilalta *et al.*, 2014 ; Martinez-Vilalta *et al.*, 2017 ; Hochberg *et al.*, 2018). La caractérisation du comportement stomatique est donc en train d'évoluer vers des mesures de traits qui intègrent l'environnement comme facteur de la régulation de la transpiration (i.e. disponibilité en eau du sol pour les racines et VPD), comme récemment développé par Meinzer *et al.*, (2016) avec la notion de '*hydroscape*', qui intègre les variations de potentiel hydrique foliaire et de potentiel hydrique du sol.

Depuis, cette métrique a été reprise plusieurs fois et s'est montrée très efficace dans la description du fonctionnement hydraulique des arbres (Fu & Meinzer, 2019) et de la distribution des espèces (Li *et al.*, 2019). Cette méthode étant simple à mettre en pratique, i.e. par la mesure de potentiels hydriques foliaires (Meinzer *et al.*, 2016 ; Knipfer *et al.*, 2020) mais relativement chronophage, il semble qu'à ce jour, le potentiel hydrique de perte de turgescence des cellules foliaire (P_{tlp}) soit un des meilleurs indicateurs de la sensibilité stomatique (Hochberg *et al.*, 2018 ; Ratzmann *et al.*, 2019 ; Fu & Meinzer 2019). C'est ce que suggèrent les résultats du Chapitre II montrant que P_{tlp} est en effet un seuil informatif du comportement stomatique en saison sèche et permet de décrire la sensibilité de la densité de flux de sève à l'échelle de l'arbre entier. De plus, toutes les espèces ferment leurs stomates avant la propagation de l'embolie dans la tige, ce qui suggère que l'on peut rejeter la proposition trop simpliste du plus grand risque de défaillance hydraulique chez les espèces dites « anisohydriques ».

Cependant, la variabilité interspécifique de P_{tlp} et du potentiel hydrique de fermeture stomatique (P_{close}) trouvée dans le Chapitre III ne permettent pas de caractériser la probabilité d'épuisement des réserves en période de sécheresse. On pourrait plutôt faire l'hypothèse que d'autres mécanismes sont plus importants. Premièrement, l'asynchronie entre l'arrêt de la croissance et de l'assimilation déterminerait la capacité des espèces à accumuler de l'amidon (en plus des réserves initiales) et donc potentiellement leur capacité à maintenir leurs teneurs en sucres solubles lorsque le système est déficitaire en C. C'est ce qu'ont montré Mitchell *et al.*, (2014) qui ont nommé la différence de potentiel hydrique entre l'arrêt de la croissance et de l'assimilation la marge de sécurité carbonée. Deuxièmement, une plus forte tolérance à l'embolie déterminerait la capacité à maintenir le fonctionnement hydraulique malgré un fort taux d'embolie. Si ce seuil est franchi, la mort interviendrait par défaillance hydraulique, ce qui empêcherait l'utilisation des réserves, comme mis en évidence dans le Chapitre V et comme précédemment montré à une échelle plus fine sur l'Epicéa (Hartmann *et al.*, 2013a). Si la cause proximale de mortalité n'est pas la famine carbonée seule, un résultat marquant est la très forte diminution des teneurs en amidon pour la majorité des espèces lors d'une sécheresse de forte intensité (Chapitre V), contrairement aux prédictions faites dans le cadre conceptuel initial (McDowell *et al.*, 2008). Nos résultats corroborent néanmoins l'interdépendance des mécanismes reliés au fonctionnement hydraulique et carboné (McDowell *et al.*, 2011). Les résultats obtenus suggèrent aussi que des expérimentations en pot peuvent être intéressantes pour explorer les processus entraînant la mortalité si la vitesse de déshydratation des plants reste réaliste par rapport à ce qui peut être observé *in situ*.

3. Mécanismes permettant d'éviter la formation et la propagation de l'embolie dans les organes pérennes

Tout au long de cette thèse, et plus généralement dans la littérature concernant la physiologie des arbres, on remarque que certaines réponses sont linéaires et équivaudraient à un système analogique, comme la réponse de la transpiration journalière à l'évapotranspiration potentielle. Cependant, la majorité des réponses dépend de seuils reliés à des mécanismes physiologiques, comme la fermeture stomatique ou la propagation de l'embolie dans les vaisseaux du xylème, ce qui correspondrait à un système digital (e.g. un interrupteur). On peut donc postuler que pour la compréhension du fonctionnement des arbres, la complémentarité d'approches prenant en compte ces différentes « natures » (i.e. analogique et digitale) dans leur réponse à la sécheresse est primordiale.

La résistance à la sécheresse peut être vue comme un ensemble de caractéristiques pouvant permettre le maintien de la croissance lors d'une sécheresse d'intensité modérée, la survie lors d'une sécheresse de forte intensité et la capacité à retrouver un fonctionnement optimal après que la contrainte hydrique soit soulagée au retour des pluies. La défaillance hydraulique étant le principal processus physiologique entraînant la mortalité, la majorité des mécanismes conférant la résistance à la sécheresse permettent principalement d'éviter ou de tolérer la déshydratation, avec pour conséquence d'éviter ou de retarder la propagation de l'embolie et le phénomène de '*runaway embolism*'.

Une forte variabilité interspécifique dans la résistance à l'embolie des branches et de la tige a été mise en évidence dans le Chapitre I et dans le Chapitre III, ce qui montre que contrairement à ce l'on pensait savoir des arbres de forêt tropicale humide (e.g. Choat *et al.*, 2012), ils peuvent être très résistants à l'embolie. De plus, la majorité des espèces relativement abondantes d'arbres de canopée ne semblent pas à risque de défaillance hydraulique en saison sèche et même lors de sécheresse de forte intensité, comme en 2008 qui était une des plus fortes enregistrées ces 40 dernières années. Chez ces espèces, les grandes marges de sécurité hydrauliques sont le fruit d'une résistance à l'embolie élevée et une fermeture stomatique précoce et relativement peu variables entre espèces, quel que soit leur degré de résistance à l'embolie. L'augmentation récente du nombre de publications en lien avec la résistance à l'embolie à l'échelle du bassin amazonien mériterait une compilation de ces données (en tenant compte des aspects méthodologiques) afin de mettre à jour la vision que l'on a de ces communautés d'arbres.

Dans le Chapitre II, je montre que les différences de sensibilité stomatique sont néanmoins importantes et contribuent à la grande variabilité inter-arbres dans la sensibilité de la densité de flux

de sève à une diminution de la teneur en eau du sol. *In fine*, la régulation observée permettrait de maximiser la sécurité hydraulique, d'après les relations mises en évidence entre la sensibilité des arbres et les traits hydrauliques a priori impliqués dans la résistance à la sécheresse. C'est le cas de la segmentation de vulnérabilité hydraulique qui est favorisée par une forte résistance à l'embolie des branches et une faible résistance à l'embolie des feuilles, et qui est relativement commune au sein des communautés étudiées (Chapitre III ; Levionnois *et al.*, 2020a). Cette caractéristique serait un mécanisme important dans l'allongement du temps de dessiccation (Blackman *et al.*, 2019 ; Levionnois *et al.*, soumis). L'expérimentation en serre a permis de montrer que les espèces d'arbres de forêt tropicale humide diffèrent aussi dans leur tolérance à l'embolie, la probabilité de mortalité pouvant fortement augmenter à partir de 80% et jusqu'à 100% de perte de conductance hydraulique (Chapitre III), ce qui renforce l'idée selon laquelle le seuil de non-retour pour les Angiospermes est d'environ 88% (Urli *et al.*, 2013 ; Kursar *et al.*, 2009). La tolérance à l'embolie, matérialisée par le potentiel létal (P_{leth}), est cependant fortement reliée à la résistance à l'embolie de la tige (i.e. $P50_{stem}$) et au degré de segmentation de vulnérabilité, ce qui pourrait permettre de directement faire des prédictions sur la capacité des espèces à tolérer la déshydratation.

Certaines espèces n'ont pas une aussi grande capacité de tolérance à la déshydratation et semblent plutôt adopter une stratégie d'évitement de la déshydratation, avec une fermeture stomatique plus précoce ainsi qu'une plus faible conductance minimum foliaire, qui permettrait de réduire les pertes en eau une fois les stomates fermés et de ce fait retarder la diminution du potentiel hydrique (Chapitre III et Chapitre IV). L'expérimentation menée en serre n'a pas permis de tester la contribution relative des traits à la maximisation du temps de dessiccation, du fait de différences de tailles entraînant certainement des différences de surface foliaire totale des plants, qui n'a pas été quantifiée (Chapitre V). Cela a déjà été montré de manière théorique dans des méta-analyses (Martin-StPaul *et al.*, 2017 ; Duursma *et al.*, 2019) ainsi que sur des espèces du Cerrado Brésilien (Machado *et al.*, 2020). Pour les arbres de canopée étudiés dans cette thèse, nous avons montré que g_{min} n'était pas relié au temps de dessiccation théorique (Levionnois *et al.*, soumis). Cependant, dans le futur, une analyse de sensibilité pourrait permettre de tester si g_{min} a une influence sur ce temps. Les fortes différences interspécifiques observées sur ces jeunes arbres en serre et sur des arbres de canopée en forêt naturelle pourraient néanmoins induire des différences importantes en termes de temps de dessiccation, et d'après les résultats obtenus dans le Chapitre IV, de faibles valeurs de g_{min} pourraient compenser une plus faible résistance à l'embolie et participer à l'évitement de la déshydratation. On pourrait aussi explorer l'importance de g_{bark}, qui pourrait être un trait important pour des espèces qui défolient lors de la saison sèche (Wolfe 2020).

Figure 1 : Photographies de jeunes plants à l'apparence flétrie en sous-bois (a) et dans une trouée lumineuse (b) lors de la saison sèche. Photographies : C. Ziegler.

Une caractéristique de la résistance à l'embolie souvent peu prise en compte dans la littérature est la pente de la courbe de vulnérabilité, qui définit la vitesse de propagation de l'embolie en fonction de la chute du potentiel hydrique. Pour les espèces mesurée dans cette thèse, les espèces à faible pente n'ont pas des valeurs de $P50_{stem}$ plus négatives et l'ACP présentée en Annexes du Chapitre III (Fig. A3) montre une totale indépendance entre la résistance à l'embolie de la tige et la pente de la courbe de vulnérabilité. Cela suggère que certaines espèces pourraient à la fois avoir des valeurs de $P50_{stem}$ très négatives et une lente propagation de l'embolie. De plus, quel que soit la résistance à l'embolie, la différence de potentiels hydriques entre l'initiation de l'embolie ($P12_{stem}$) et la propagation irréversible de l'embolie (approximée par $P88_{stem}$) augmente fortement chez les espèces avec une plus faible pente ($p < 0.001$; $r^2 = 0.89$; Fig. 2a). Cette relation émerge mathématiquement dû à la manière d'estimer ces deux variables ; cependant, elle permet de voir que la différence entre $P12_{stem}$ et $P88_{stem}$ varie d'un facteur 16 entre espèces à cause de variations de la pente. Pour les jeunes arbres élevés en serre, les espèces avec les plus faibles pentes ont aussi de plus grandes marges de sécurité hydraulique, mesurée comme la différence entre P_{close} (une estimation plus précise du seuil de fermeture stomatique que P_{tlp}) et $P88_{stem}$ ($p < 0.001$; $r^2 = 0.70$; Fig. 2b). On peut alors postuler que la limitation de la vitesse à laquelle l'embolie se propage via une faible pente des courbes de vulnérabilité pourrait s'apparenter à une stratégie d'évitement de la déshydratation. De plus, pour des arbres de canopée, les espèces avec une plus faible pente ont une meilleure capacité à maintenir leur croissance en période de diminution de la teneur en eau du sol (Chapitre 8 thèse S. Levionnois), ce qui pourrait être relié à une plus grande sécurité hydraulique, comme montré dans le Chapitre IV avec la relation positive entre taux de croissance et marges de sécurité hydraulique.

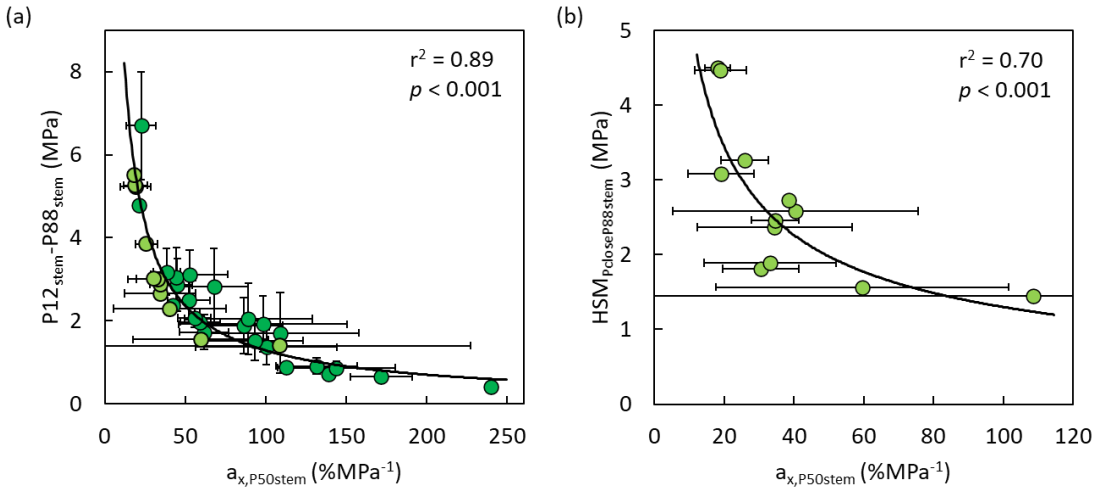


Figure 2 : (a) Différence entre les potentiels hydriques entraînant l'initiation de l'embolie et la mort par défaillance hydraulique ($P12_{stem}$-$P88_{stem}$; MPa) en fonction de la pente de la courbe de vulnérabilité de la tige ou des branches ($a_{x,P50stem}$; $\%MPa^{-1}$) et (b) relation entre la marge de sécurité entre le potentiel hydrique à fermeture stomatique et $P88_{stem}$ ($HSM_{PcloseP88stem}$; MPa) et $a_{x,P50stem}$ pour les espèces étudiées dans cette thèse. Un point représente une espèce (vert foncé, adulte de canopée ; vert clair, jeune). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. Les courbes indiquent des relations significatives. Les relation ont été testées avec des SMA après log-transformation des variables.

4. Importance de la variabilité intraspécifique

Dans le Chapitre II, on observe que le critère de l'espèce n'est pas un critère toujours pertinent pour caractériser la sensibilité de la densité de flux des arbres. La Fig. 3 montre bien la forte variabilité intraspécifique de sensibilité de la densité de flux de sève entre arbres appartenant à des espèces pour lesquels au moins 3 arbres ont été mesurés : au sein d'une même espèces, certains arbres sont sensibles alors que d'autres ne le sont pas. On peut néanmoins observer que tous les arbres mesurés appartenant à *Pradosia cochlearia* et *Symphonia sp.1* montrent une sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol. Pour explorer l'importance de la variabilité intraspécifique, j'ai calculé l'amplitude de variations de β_{ISWC} au sein de chaque espèce en fonction de la variabilité de β_{ISWC} entre espèces. Quel que soit l'espèce, la variabilité au sein de chaque espèce est très forte, de l'ordre de 35 à 90% de la variabilité totale de β_{ISWC} tous arbres confondus, pour une moyenne de 52 ± 8%.

En contraste, il est attendu que des traits considérés comme déterminants dans la résistance à la sécheresse varient moins à l'échelle intraspécifique, comme montré pour la résistance à l'embolie des branches qui semble sous fort contrôle génétique (Bouche *et al.*, 2016 ; Lobo *et al.*, 2018 ; Stojnic *et al.*, 2018). Dans notre échantillonnage sur des arbres de canopée, on observe en effet des variations moyennes de $P50_{stem}$ au sein d'une espèce de 21 ± 3% de la variabilité interspécifique totale. Pour P_{tlp}, les variations intraspécifiques sont en moyenne de 28 ± 3% de la variabilité interspécifique, et pour g_{min}, les variations intraspécifiques sont en moyenne de 15 ± 2% de la variabilité interspécifique (Fig. 4).

Cela suggère que les caractéristiques physiologiques intrinsèques aux espèces, qui varient peu, ne peuvent pas expliquer une large part de la variabilité observée de β_{ISWC}, et que d'autres aspects sont à prendre en compte, notamment la disponibilité en eau pour les arbres. Cela voudrait aussi dire qu'entre arbres de la même espèce, certains traits fortement impliqués dans la résistance à la sécheresse, et donc potentiellement importants pour l'abondance de ces espèces à ce site, sont conservés à travers le temps. Comme proposé dans le Chapitre II, il existe une forte variabilité dans la capacité des arbres à extraire de l'eau en profondeur en saison sèche (e.g. Stahl *et al.*, 2013b). De plus, l'environnement dans lequel l'arbre est implanté a probablement une grande importance dans la variabilité intraspécifique observée dans la réponse des arbres en saison sèche. Si tous les arbres que nous avons échantillonnés sont dans le même habitat (i.e. *terra firme*), il existe néanmoins une forte hétérogénéité dans les micro-conditions du milieu, qui pourraient être des différences de topographie (e.g. pente) ou la présence de djougoun-pétés, des dépressions locales dans lesquelles l'eau peut temporairement s'accumuler (Guitet *et al.*, 2015). De plus, l'importance de facteurs biotiques dans la capacité à extraire de l'eau du sol est relativement méconnue, que ce soit concernant les relations

inter-arbres ou celles entre arbres et microorganismes. Cela souligne que le critère de l'espèce peut être pertinent mais que d'autres facteurs pourraient plaider en faveur de l'étude de la variabilité inter-arbres et intraspécifique. En forêt tropicale humide, il a été montré que la variabilité intraspécifique pouvait être très forte et pourrait être associée à de l'adaptation locale entre habitats, en particulier pour des espèces relativement abondantes (e.g. des genres *Eperua*, *Eschweilera* et *Symphonia* ; Audigeos *et al.*, 2013 ; Brousseau *et al.*, 2013 ; Brousseau *et al.*, 2020 ; Schmitt *et al.*, 2020) voire même de l'introgression entre espèces du même genre (Caron *et al.*, 2019 ; Schmitt *et al.*, 2020). La prise en compte de cette variabilité semble donc nécessaire pour mieux comprendre les stratégies écologiques des espèces, en particulier au sein de et entre habitats avec une très forte micro-hétérogénéité environnementale.

On peut cependant faire le constat qu'adéquatement caractériser la variabilité intraspécifique nécessite un effort d'échantillonnage très important pour chaque taxon. De ce fait, un compromis apparait entre la capacité à capturer au mieux la variabilité interspécifique tout en tenant compte de la variabilité intraspécifique, ce qui est d'autant plus vrais lorsque l'on s'intéresse à des traits mécanistes dont la mesure peut être longue et/ou laborieuse. Pour une majeure partie des traits mesurés dans cette thèse, la variabilité interspécifique est bien plus importante que la variabilité intraspécifique, ce qui indique que caractériser la résistance à la sécheresse à l'échelle de l'espèce est une approche cohérente.

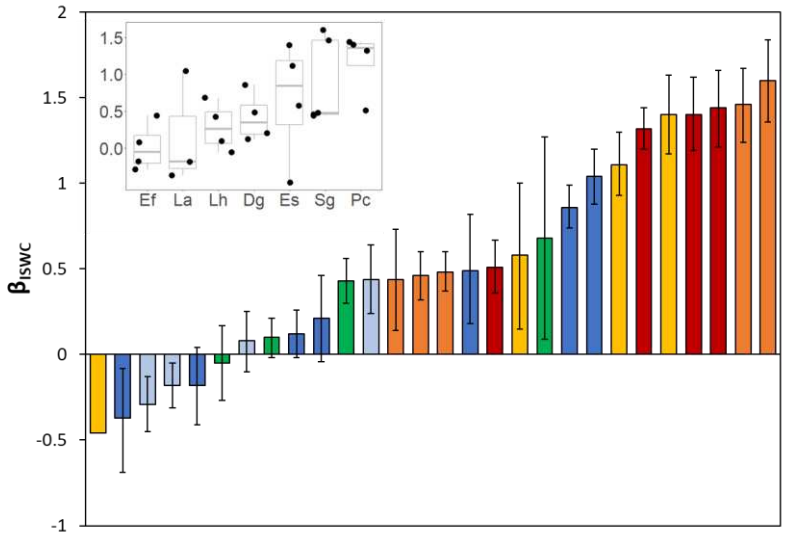


Figure 3 : Variabilité inter-arbres de la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche (β_{ISWC}) pour 28 arbres appartenant à 7 espèces dont au moins trois arbres ont été mesurés (données tirées du Chapitre II). Chaque couleur représente une espèce, ce qui permet d'apprécier la forte variabilité intraspécifique. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95%. L'insert représente pour chaque espèce l'amplitude de variation de β_{ISWC}.

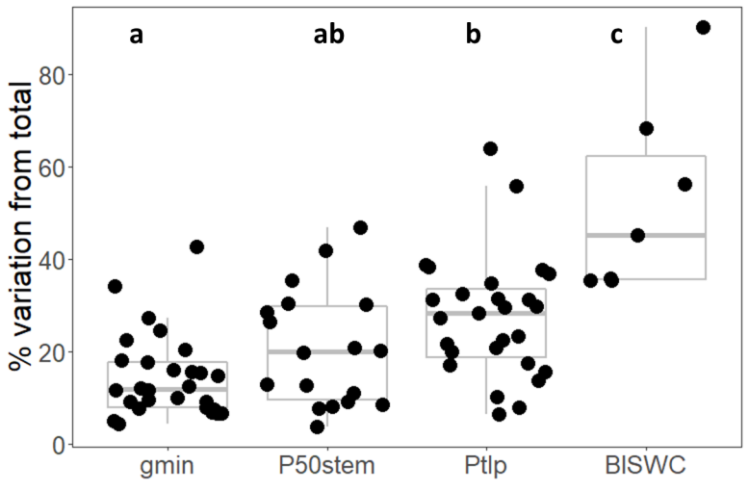


Figure 4 : Boxplot des amplitudes maximales des variations intraspécifiques par rapport à la variabilité interspécifique pour la conductance minimum foliaire (g_{min}), la résistance à l'embolie ($P50_{stem}$), le point de perte de turgescence et la sensibilité de la densité de flux de sève à une diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche (β_{ISWC}) pour des arbres de canopée. Chaque point représente le taux de variation entre l'amplitude maximale d'une valeur de trait par rapport à l'amplitude de variations à l'échelle interspécifique pour une espèce donnée.

5. Distribution locale des espèces et résistance à la sécheresse

Un enjeu principal en écologie des communautés est la compréhension des mécanismes expliquant l'assemblage observé des communautés, généralement via une approche « trait-centrée ». En Amazonie, il apparait que la distribution actuelle des espèces à l'échelle du bassin entier dépend en partie de la capacité des espèces à résister à la sécheresse et que la distribution d'une grande proportion d'espèces est restreinte à des localités ou des habitats avec une forte disponibilité en eau (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017ab). Cela suggère que l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse dans l'est amazonien est susceptible d'influencer la composition des communautés, comme montré par Esquivel-Muelbert *et al.*, (2019), et potentiellement d'impacter négativement l'abondance relative d'un grand nombre d'espèces. Plusieurs études se sont intéressées à la relation entre les traits et la distribution locale des espèces. On peut s'attendre à une importante ségrégation de niche entre habitats en fonction, entre autres, de la disponibilité en eau (Fortunel *et al.*, 2014 ; Cosme *et al.*, 2017 ; Brum *et al.*, 2018a ; Oliveira *et al.*, 2019 ; Fontes *et al.*, 2020). *In situ*, les contraintes de sécheresse édaphique en saison sèche ont en effet plus d'importance en *terra firme*, où l'on observe une importante diminution de la disponibilité en eau. Les espèces présentes majoritairement dans cet habitat devraient donc plutôt exprimer des stratégies liées à la tolérance à la déshydratation. Dans les bas-fonds, on s'attend au contraire à une faible diminution de la disponibilité en eau en saison sèche, et donc potentiellement des stratégies axées autour de la maximisation de la productivité, mais pas nécessairement en compromis avec la tolérance à la sécheresse. En effet, les espèces présentes en bas-fond ont généralement de plus forts taux de croissance, qui sont plutôt associées à des stratégies d'évitement de la déshydratation (e.g. Brum *et al.*, 2018a). D'après la relativement faible profondeur racinaire des plantules quel que soit l'habitat (Fortunel *et al.*, 2020), les conditions de sécheresse édaphique auxquelles sont exposés les jeunes plants seraient donc plutôt bien reproduites ex-situ, dans le cadre d'une expérience en serre, où la contrainte hydrique imposée est homogène entre espèces et où l'importance de la profondeur d'extraction de l'eau est absente. On peut donc directement tester si les traits mesurés sur ces 12 espèces, décrivant potentiellement leur capacité de résistance à la sécheresse, permettent en partie d'expliquer leur persistance dans un habitat donné. La distribution des espèces sur un gradient hydro-topographique à Paracou n'étant pas aléatoire (Allié *et al.*, 2015), il est pertinent de tester si la distribution des arbres à l'échelle spécifique est liée à des caractéristiques particulières de résistance à la sécheresse.

L'habitat préférentiel occupé par les espèces pourrait être déterminant dans l'estimation du risque de mortalité lors d'épisode de sécheresse. En effet, une des bases du '*risk assessment*' est l'exposition des individus à un potentiel stress, et l'exemple extrême de *Pterocarpus officinalis* qui ne

se retrouve que dans des milieux avec une forte disponibilité en eau quel que soit la saison illustre bien cela. Il serait alors intéressant de voir si les caractéristiques de résistance à la sécheresse de jeunes arbres, à travers l'étude de traits mécanistes, est relié à leur abondance relative dans différents habitats ou à leur taux de mortalité. Un indice d'association entre abondance relative des espèces et la topographie a été développé par Allié *et al.*, (2015) pour des arbres de canopée à Paracou. La hauteur relative par rapport au cours d'eau le plus proche à laquelle les espèces sont les plus abondantes traduit un certain degré de disponibilité en eau. Les espèces les plus abondantes à plus forte altitude relative (i.e. *terra firme*) étant plus à même d'expérimenter une sécheresse édaphique en saison sèche du fait de la distance à la nappe phréatique ou à un cours d'eau (sans pour autant délaisser l'existence possible de micro-hétérogénéités au sein de cet habitat). On peut faire l'hypothèse que cet indice peut être utilisé comme approximation pour des arbres au stade plantule, les arbres de canopée étant de jeunes plants qui ont survécus. On peut aussi faire l'hypothèse que les caractéristiques de résistance à la sécheresse des plantules sont déterminantes pour l'installation des futurs grands arbres dans des habitats qui présentent annuellement de faibles disponibilités en eau. Cet indice n'était pas disponible pour *Eperua falcata*, *Pterocarpus officinalis* ainsi que pour *Heritiera utilis*. Pour les espèce restantes, l'altitude relative préférentielle (r_RelEl) est corrélée à $HSM_{PcloseP88stem}$ (p = 0.018 ; r^2 = 0.63 ; n = 8), PLC_{stem}_SW (p = 0.047 ; r^2 = 0.51 ; n = 8), g_{min} (p = 0.045 ; r^2 = 0.46 ; n = 9) et varE (p = 0.021 ; r^2 = 0.56 ; n = 9 ; Fig. 5) mais pas à la résistance à l'embolie de la tige, des feuille, ni aux HSM des feuilles. Les espèces les plus présentes en *terra firme* peuvent maintenir un plus fort taux de transpiration lors d'une sécheresse modérée tout en limitant la perte de conductance hydraulique lorsque les plants sont sévèrement flétris, probablement grâce à leur grande marge de sécurité hydraulique (Fig. 6a). En contraste, les espèces plus présentes en bas-fonds ont une plus faible marge de sécurité hydraulique, semblent plus vulnérables à l'embolie de la tige et diminuent fortement leur transpiration lors d'une sécheresse modérée. Cette stratégie de limitation des pertes en eau est accompagnée par une plus faible conductance minimum foliaire (Fig. 6b).

La sécurité hydraulique qui serait médiée par de larges $HSM_{PcloseP88stem}$ serait donc le trait le plus prédictif (parmi ceux mesurés) de la capacité des espèces à coloniser des habitats plus secs, si l'on considère l'abondance en fonction de la disponibilité en eau comme un critère de sélection pertinent. Il existe peu d'études montrant l'importance de traits hydrauliques dans la distribution des espèces. Par exemple, Brum *et al.*, (2018), Oliveira *et al.*, (2019) et Trueba *et al.*, (2017) ont montré que $P50_{stem}$ était déterminant dans la distribution à l'échelle locale dans une forêt tropicale humide de l'Est Amazonien, ainsi qu'entre différents habitats à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Notre jeu de données corrobore que la marge de sécurité hydraulique a une plus grande signification écologique que la résistance à l'embolie seule (Delzon & Cochard 2014 ; Anderegg *et al.*, 2016 ; Powers *et al.*,

2020). De plus, il n'y a pas de relation entre r_RelEl et $HSM_{PcloseP50stem}$ mais seulement avec $HSM_{PcloseP88stem}$, ce qui semble aussi corroborer le fait que le seuil d'embolie pour la survie chez les Angiospermes, en particulier les arbres tropicaux, et qui déterminerait en partie la distribution des espèces jusqu'à leur marge « viable » de disponibilité en eau est proche de $P88_{stem}$ (Kursar *et al.*, 2009 ; Urli *et al.*, 2013 ; Chapitre III). De plus, l'inclusion des quatre traits significativement corrélés à r_relEl dans un modèle additif permet d'augmenter la capacité à décrire la distribution des espèces. Le meilleur modèle retenu permettant d'expliquer les variations de r_relEl, basé sur les valeurs de r^2-ajustés et d'AIC (Akaike's Information Criterion), est :

$$r_relEl \sim HSM_{PcloseP88stem} + varE$$

avec une très forte capacité de prédiction pour seulement deux traits ($p < 0.001$; r^2 ajusté = 0.92). Cela suggère que la capacité des espèces à maintenir leur transpiration, et donc potentiellement leur assimilation photosynthétique, couplée à une grande sécurité hydraulique est déterminante pour leur survie dans des habitats plus secs. Ce résultat suggère aussi que la sécurité hydraulique n'est pas le seul facteur permettant la survie en *terra firme* en saison sèche, et que la colonisation d'habitats relativement plus secs dépend aussi de la capacité des espèces à maximiser l'acquisition de C dans des conditions limitantes en eau. La grande diversité interspécifique observée dans cette thèse peut certainement être en partie expliquée par une ségrégation de niche dans cet écosystème extrêmement contrasté à l'échelle locale.

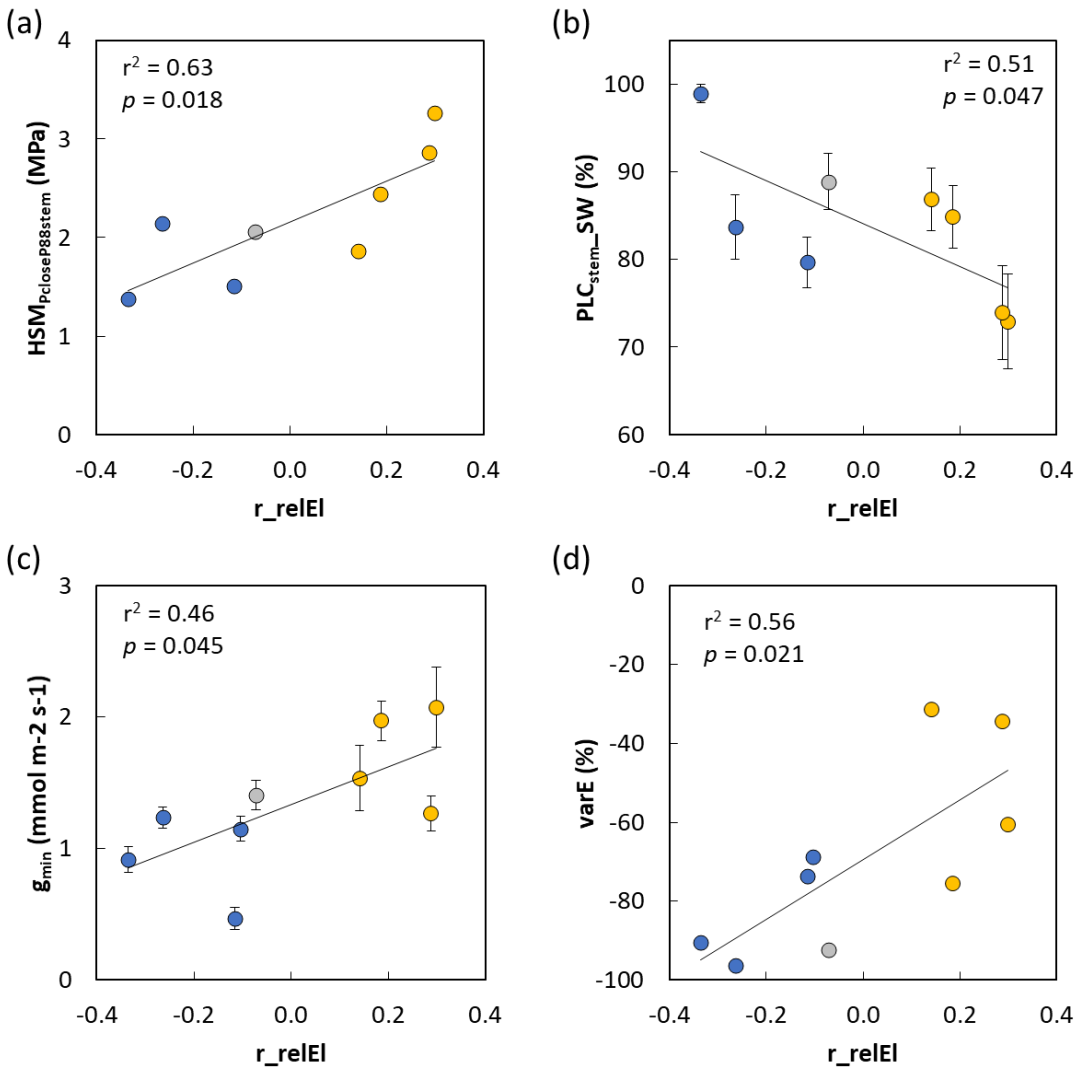


Figure 5 : Relation entre un indice d'association entre abondance relative des espèces et altitude relative par rapport au cours d'eau le plus proche (r_RelEl) et (a) la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique et celui associé à 88% d'embolie dans la tige ($HSM_{PcloseP88stem}$; MPa), (b) le pourcentage de perte de conductance hydraulique de la tige lorsque les plants sont sévèrement flétris (PLC_{stem}_SW ; %), (c) la conductance foliaire minimum (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) et (d) le taux de variation de la transpiration entre plants exposés à une sécheresse modérée par rapport à des plants bien arrosés (varE ; %) pour 8 à 9 espèces d'arbres de forêt tropicale humide à Paracou. Un point représente une espèce. Les couleurs des points représentent l'habitat où elles sont le plus abondantes (bleu, bas-fonds ; jaune, terra-firme ; gris, pas de préférence ; Allié *et al.*, 2015). Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La droite de régression indique une relation significative.

Fontes *et al.*, (2020) ont montré que malgré des différences de $P50_{stem}$, des espèces présentes dans différents habitats ont des marges de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique en saison sèche et $P50_{stem}$ ($HSM_{PminP50stem}$) d'amplitude similaire, ce qui suggère une convergence du risque hydraulique en saison sèche. Les espèces de bas-fond ne seraient pas exposées à une forte diminution de la teneur en eau du sol et une forte résistance à l'embolie n'aurait pas été sélectionnée, alors que les espèces de *terra firme* auraient développé une plus grande résistance à l'embolie. On peut faire l'hypothèse qu'en saison sèche, du fait de leur enracinement superficiel, les plantules seraient exposées à une sécheresse édaphique quel que soit l'habitat considéré (Fortunel *et al.*, 2020). Pour un tel cas de figure, notre étude suggère que de plus grandes $HSM_{PcloseP88stem}$ permettraient, pour des espèces de *terra firme*, de compenser leur plus fort g_{min} et de limiter le risque hydraulique en saison sèche. Pour les espèces de bas-fond, de faible valeur de g_{min} compenseraient la plus faible $HSM_{PcloseP88stem}$. On peut alors suggérer que si les espèces ferment leurs stomates lors d'une saison sèche de forte intensité, différentes stratégies opposées dans leurs effets (i.e. tolérance et évitement de la déshydratation) pourraient équilibrer le risque hydraulique en fonction de l'habitat de provenance de l'espèce considérée (Fig. 6, 7 ; Tableau 1 du Chapitre IV), comme observé en forêt naturelle par Fontes *et al.*, (2020).

Les traits mécanistes reliés à la sécurité hydraulique des plantules semblent donc être importants dans la distribution des grands arbres à l'échelle locale (Fig. 5), ce qui confirme que la résistance à la sécheresse au stade plantule est déterminante dans l'établissement des communautés d'arbres en forêt tropicale humide. Cela souligne aussi la grande pertinence d'expérimentations en serre et de l'approche basée sur la mesure de traits mécanistes. Le caractère relativement endogène (i.e. lié au génotype) de certaines adaptations, comme la résistance à l'embolie, semblent permettre d'expliquer une partie de la distribution locale des espèces *in situ* à partir de mesure de traits réalisées *ex situ* sur des plants poussant tous dans de mêmes conditions expérimentales. La défaillance hydraulique prime sur les autres processus physiologiques entraînant la mortalité, et le risque de propagation de l'embolie dans la tige jusqu'au potentiel hydrique entraînant la mort semble être l'indicateur le plus pertinent du risque de mortalité sous contrainte hydrique, quel que soit la réponse des espèces et les dynamiques du fonctionnement carboné. La forte capacité prédictive de la marge de sécurité hydraulique (i.e. $HSM_{PcloseP88stem}$) suggère que les variables reliées au risque hydraulique seraient les plus intéressantes à mesurer afin d'évaluer les conséquences possibles du stress hydrique édaphique sur de jeunes plants en forêt tropicale humide.

Toutefois, j'ai pu montrer qu'il semble illusoire de prédire précisément la réponse des espèces à la sécheresse sur la base uniquement de leurs caractéristiques fonctionnelles exprimées en absence de contraintes hydriques. C'était l'une des hypothèses de ce travail et les résultats ont été

parfaitement parlants (Chapitres IV et V). Si l'objectif est d'étudier la réponse de la croissance, des échanges gazeux ou les capacité de stockage des espèces en conditions de sécheresse (et pas seulement leur capacité de survie), il est nécessaire de les étudier dans toute leur complexité.

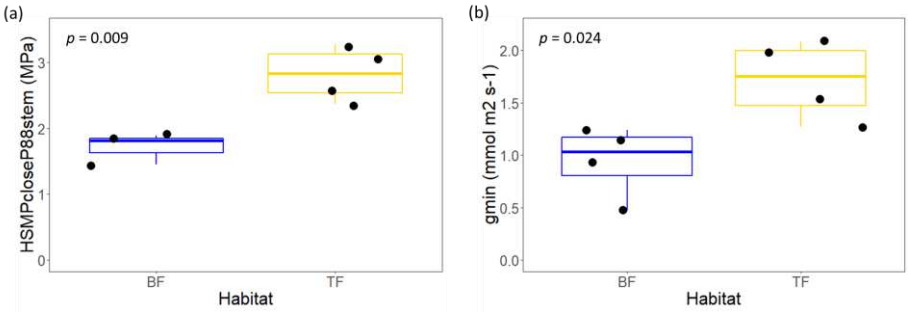


Figure 6 : Variations interspécifique de (a) la marge de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique et de perte de 88% de conductance hydraulique de la tige ($HSM_{PcloseP88stem}$; MPa) et de (b) la conductance minimum foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}) pour de jeunes plants appartenant à espèces préférentiellement distribuée en bas-fonds (BF ; bleu) ou en *terra firme* (TF ; jaune). Chaque point représente une espèce.

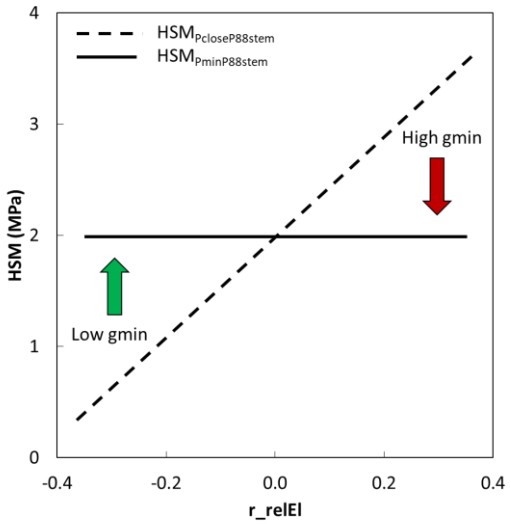


Figure 7 : Représentation schématique des relations entre les marges de sécurité hydraulique de la tige et un indice d'association entre abondance relative des espèces et altitude relative par rapport au cours d'eau le plus proche (r_RelEl). La relation positive et significative entre $HSM_{PcloseP88stem}$ et r_relEl (droite tiretée) a été observée dans notre étude (Fig. 5a) et l'absence de relation entre $HSM_{PcloseP88stem}$ et r_relEl (droite pleine) a été observée par Fontes *et al.*, (2020) suggérant un même risque hydraulique entre habitats lors de la saison sèche. On peut suggérer que cette convergence est due à des différences de conductance minimum foliaire qui annulerait l'effet des différences de $HSM_{PcloseP88stem}$ une fois les stomates fermés.

On peut aussi remarquer que les *Fabaceae* que nous avons étudiées ont les plus grandes $HSM_{PcloseP88stem}$ comparé aux espèces appartenant à d'autres familles (Fig. 8), ce qui suggère que les caractéristiques de résistance à la sécheresse ont peut-être une origine phylogénétique, comme précédemment montré dans d'autres biomes pour la résistance à l'embolie (Larter *et al.*, 2017 ; McAdam & Cardoso 2018 ; Sanchez-Martinez *et al.*, 2020), et pourrait peut-être expliquer pourquoi certaines familles sont sur-représentées en Amazonie et à Paracou en particulier. Cependant, notre design expérimental ne permet pas de tester cette hypothèse du fait du faible nombre d'espèces et de la sur-représentation des *Fabaceae*.

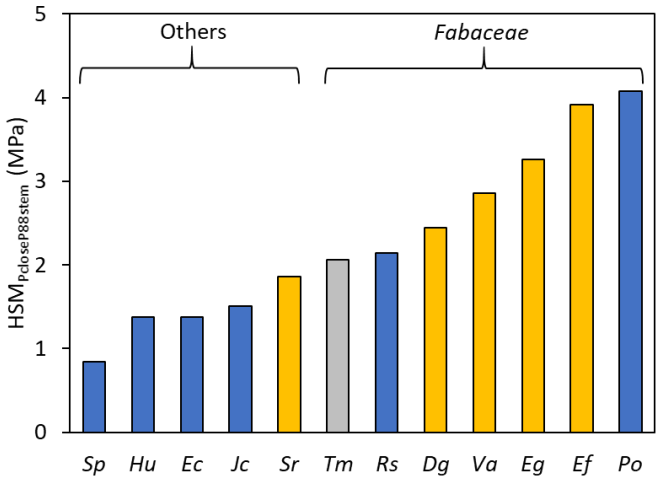


Figure 8 : Marge de sécurité hydraulique entre le potentiel hydrique de fermeture stomatique et celui associé à 88% d'embolie dans les tiges ($HSM_{PcloseP88stem}$; MPa). Les couleurs des points représentent l'habitat où elles sont le plus abondantes (bleu, bas-fonds ; jaune, terra-firme ; gris, pas de préférence).

6. Compromis entre résistance à la sécheresse et productivité

D'après les résultats de la partie précédente, la capacité des espèces à maintenir leur assimilation carbonée en période de sécheresse est importante dans leur capacité à persister dans un environnement ou la disponibilité en eau peut être faible. On peut alors se demander si le compromis entre productivité et résistance à la sécheresse parfois mis en évidence tiendrait aussi pour les espèces étudiées (e.g. Eller *et al.*, 2018). Dans le Chapitre IV, nous avons vu qu'en l'absence de contrainte hydrique, que l'acquisition et le stockage de C étaient globalement décorrélés des traits de résistance à la sécheresse (Fig. 18 du Chapitre IV), ce qui indique des stratégies contrastées entre espèces. Cependant, nous avons observé un compromis entre assimilation carbonée et résistance à l'embolie des feuilles, ce qui pourrait être lié à une stratégie intégrée au 'fast-slow' spectrum (Reich 2014). On peut supposer que les espèces les plus résistantes à l'embolie avec un plus faible taux d'assimilation net pourraient maintenir leurs échanges gazeux plus longtemps en période de sécheresse et potentiellement stocker de l'amidon, tout en évitant le surcoût associé à une possible défoliation en cas d'embolie des feuilles. La maintien de la croissance ne semble en revanche pas limité par la disponibilité en C et serait possible seulement si la disponibilité en eau est suffisante par rapport au seuil d'arrêt de la croissance des espèces.

Dans le cadre d'un compromis entre sûreté et efficience hydraulique, on peut imaginer que la plus grande tolérance à la sécheresse des espèces de terra-firme est atteinte au détriment d'une plus forte productivité lorsque la disponibilité en eau n'est pas limitante. Dans cette étude, les espèces spécialistes des bas-fond n'avaient pas une plus forte diminution du taux de croissance lors d'une sécheresse modérée. Cependant, on peut penser que l'apport d'eau des plants « contrôle » (traitement WET) reflète mieux la disponibilité en eau pour des espèces de *terra firme* lors de la saison des pluies, avec un drainage de l'eau dans le sol, que les conditions exactes de quasi-saturation en eau du sol dans les bas-fonds. Les espèces spécialistes de cet habitat sont aussi celles avec les plus faibles marges de sécurité hydraulique et n'auraient peut-être pas pu exploiter tout leur potentiel de croissance.

On peut alors se tourner vers des études réalisées en forêt naturelle (Gaviria *et al.*, 2017), ou combinant des approches expérimentales en forêt et en serre (Baraloto *et al.*, 2007), qui ont montré que les espèces d'arbres de forêts sèches ou de *terra firme* au stade plantule ont généralement de plus faibles taux de croissance que celles de forêts humides ou de bas-fonds lorsque la disponibilité en eau est élevée. Les espèces plus adaptées à des conditions de sécheresse seraient donc exclues des environnements humides par manque de compétitivité alors que les espèces adaptées à une forte disponibilité en eau seraient exclues des environnements plus secs dû à leur plus faible résistance à la

sécheresse, comme aussi montré par Engelbrecht *et al.*, (2007a). On en revient donc encore à la notion de contexte et d'exposition à la sécheresse.

Dans sa thèse, S. Levionnois a testé les capacités prédictives de traits hydraulique sur la distribution des grands arbres à Paracou en combinant des données issues de sa thèse ainsi que de la mienne (Ziegler *et al.*, 2019 ; Levionnois 2019). Il a ainsi montré que les traits reliés à la résistance à la sécheresse (e.g. résistance à l'embolie, marges de sécurité hydrauliques) n'ont aucun pouvoir prédictif sur la distribution à l'échelle locale des arbres de canopée, contrairement à des traits relié à l'efficience de transport de l'eau (e.g. conductivité spécifique de la tige et diamètre des vaisseaux ; Chapitre 8 thèse S. Levionnois). On peut alors faire l'hypothèse que la résistance à la sécheresse, en particulier les stratégies de tolérance, sont importantes pour l'établissement des arbres au stade plantules, lorsque l'enracinement est superficiel et que la disponibilité en eau diminue fortement en saison sèche autour des racines. Cependant, une fois que ces arbres sont bien implantés, la disponibilité en eau impacterait plus la croissance que la mortalité (Wagner *et al.*, 2012 ; Fargeon *et al.*, 2016), ce qui pourrait expliquer les différences d'abondance relative dans différents habitats. On peut imaginer qu'un enracinement profond et une grande efficience d'utilisation de l'eau seraient alors déterminants dans la compétition avec les arbres voisins, qui est un facteur important de mortalité (Pillet *et al.*, 2018). Ces différences amènent à suspecter un changement de stratégies au cours de l'ontogénie.

7. Différentes stratégies entre stades ontogénétiques

On peut se demander si certaines caractéristiques sont conservées au cours de l'ontogénie ou au contraire si certaines caractéristiques ayant permis l'établissement des jeunes arbres ne sont plus aussi importantes pour de grands arbres de canopée. En faisant l'hypothèse que la variabilité observée chez de jeunes arbres lors de l'expérimentation en serre et sur des arbres de canopée en forêt naturelle permet de capturer une part importante de la variabilité interspécifique, j'ai compilé les données pour plusieurs traits hydrauliques potentiellement reliés à la résistance à la sécheresse acquises dans cette thèse et dans celle de S. Levionnois (P_{tlp}, g_{min}, $P50_{leaf}$, $P50_{stem}$, $HSM_{PtlpP50leaf}$, $HSM_{PtlpP50stem}$, Seg_{P50}).

Figure 9 : Photographie d'un jeune plant (a) et d'une pousse feuillée d'un arbre de canopée (b) de *Sextonia rubra* montrant des différences morphologiques marquées. Le jeune plant provient très certainement d'une graine produite par l'arbre auquel appartient la pousse feuillée car il poussait à quelques mètres de sa base avec d'autres jeunes plants que l'on distingue sur la photographie. Photographie : C. Ziegler.

Plusieurs traits ne varient pas entre stades (P_{tlp}, $p = 0.97$; $P50_{stem}$, $p = 0.21$; $HSM_{PtlpP50stem}$, $p = 0.18$; Seg_{P50}, $p = 0.33$). Cependant, les arbres de canopée ont de plus fortes valeurs de g_{min} ($p < 0.001$), des valeurs plus négatives de $P50_{leaf}$ ($p = 0.002$) et par conséquent de plus grandes $HSM_{PtlpP50leaf}$ ($p < 0.001$; Fig. 10). Contrairement à ce qui a parfois été avancé dans la littérature (e.g. Rowland *et al.*, 2015 ; Olson *et al.*, 2018), nos résultats montrent que la résistance à l'embolie et le risque de

propagation de l'embolie dans la tige ou des branches est similaire entre stades de développement, ce qui a aussi été récemment mis en évidence (Giles *et al.*, 2020). Les grands arbres de canopée étant soumis à une plus forte demande évapotranspirative, on aurait pu s'attendre à trouver dans ce groupe une plus forte résistance à l'embolie des branches. Cependant, l'on a pu montrer dans le Chapitre I que la majorité des espèces de canopée ne sont pas à risque de défaillance hydraulique en saison sèche. De plus, sous l'hypothèse que les jeunes arbres sont plus à risque d'être exposés à de faibles teneurs en eau du sol du fait de leur enracinement superficiel, une plus forte résistance à l'embolie pourrait être déterminante pour la survie à ce stade. Et c'est en effet ce qu'ont observé Gilles *et al.*, (2020) avec des potentiels hydriques plus négatifs et de plus forts taux d'embolie chez de jeunes arbres que chez de grands arbres de canopée. On peut alors faire l'hypothèse que la résistance à l'embolie est conservée au cours de l'ontogénie, mais que l'évitement de la propagation de l'embolie répond à des contraintes différentes (i.e. demande évapotranspirative et sécheresse édaphique). La résistance à la sécheresse apparaissant comme plus déterminante pour la survie des jeunes arbres que des arbres de canopée, on peut faire l'hypothèse que les jeunes arbres peuvent et même sont contraints de réguler leurs pertes en eau plus efficacement, grâce à une plus faible conductance minimum que les grands arbres, ce qui a aussi été observé dans une forêt tropicale humide au Brésil (Giles *et al.*, 2020), associée à un potentiel de fermeture stomatique similaire. On peut aussi noter que la proportion d'espèces positivement segmentées est plus importante chez de jeunes arbres (67%) que chez des arbres de canopée (48%), ce qui semble être une conséquence de la plus faible résistance à l'embolie des feuilles pour de jeunes arbres. Un plus fort degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique étant vraisemblablement reliée à la survie (Chapitre III ; Blackman *et al.*, 2019 ; Levionnois *et al.*, soumis), cela participerait à maximiser leurs chances de régénération.

La plus forte demande évapotranspirative des grands arbres permettrait d'expliquer leur plus grande résistance à l'embolie et un plus faible risque hydraulique dans les feuilles. Ces caractéristiques pourraient être reliées à la maximisation de l'acquisition du C dans le temps. En effet, nous avons vu dans la partie précédente que la distribution des grands arbres de canopée était plus reliée à leurs productivité qu'à leur sécurité hydraulique et que la résistance à l'embolie des feuilles semble reliée à l'assimilation photosynthétique (Chapitre IV) mais pas à la survie (Chapitre III ; partie précédente). Une plus grande résistance à l'embolie des feuilles leur permettrait d'éviter une potentielle défoliation lors de saisons sèche de forte intensité, qui pourrait avoir de grandes conséquences en termes d'économie du C, même si ces évènements sont très rares. Cependant, ces analyses ont été réalisées pour de grands arbres de canopée en forêt naturelle et sur de jeunes arbres élevés en serre, et l'on pourrait faire l'hypothèse que des différences de conditions environnementales (e.g. lumière, température) jouent un rôle important que je ne suis pas ici en mesure d'isoler par rapport à l'effet de l'ontogénie.

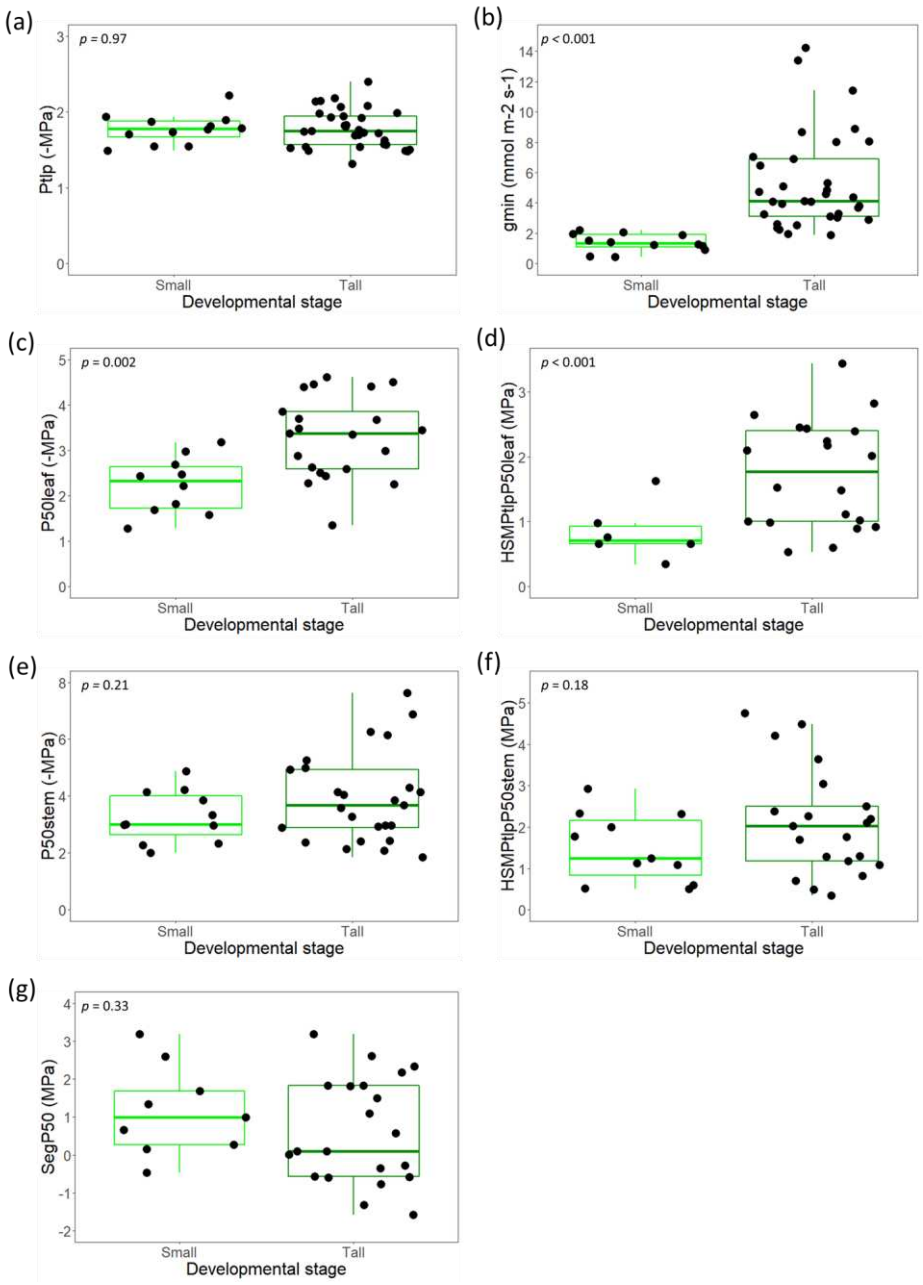


Figure 10 : Comparaison de la variabilité de traits hydrauliques entre petits (vert clair) et grands arbres (vert foncé). (a) Le potentiel hydrique de perte de turgescence des cellules foliaires (P_{tlp} ; MPa), (b) la conductance minimum foliaire (g_{min} ; mmol m^{-2} s^{-1}), (c) le potentiel hydrique de perte de 50% de conductance hydraulique dans les feuilles ($P50_{leaf}$; MPa), (d) la marge de sécurité hydraulique entre P_{tlp} et $P50_{leaf}$ ($HSM_{PtlpP50leaf}$; MPa), (e) le potentiel hydrique de perte de 50% de conductance hydraulique dans la tige ou les branches ($P50_{stem}$; MPa), la marge de sécurité hydraulique entre P_{tlp} et $P50_{stem}$ (HSMPtlpP50stem ; MPa) et (f) le degré de segmentation de vulnérabilité hydraulique (Seg_{P50} ; MPa). Les différences entre groupes ont été testées avec des test de Student.

8. Devenir des communautés d'arbres dans un contexte de changement climatique

Il est très vraisemblable que la fréquence et la sévérité des épisodes de sécheresses augmentera dans les décennies qui viennent dans l'est amazonien (Fu *et al.*, 2013 ; Duffy *et al.*, 2015). Il a été montré que l'exposition passée à un climat variable augmente les capacités de résilience du couvert forestier du fait de la sélection de caractéristiques permettant aux arbres de persister lors de périodes à faible disponibilité en eau (Ciemer *et al.*, 2019). Cet héritage pourrait donc permettre de limiter de trop grands bouleversements dans la structure de l'écosystème forestier, ce qui pourrait par exemple conduire vers une transition de la forêt tropicale humide à une forêt plus saisonnière sans pour autant qu'on observe une transition vers un écosystème savanicole (Malhi *et al.*, 2009).

Cependant, il est surprenant d'observer une forte sécurité hydraulique qui semble surcalibrée pour la grande majorité des espèces de ces forêts tropicales. Dans notre étude, la grande majorité de ces arbres ayant de larges marges de sécurité hydraulique des branches, ils sont peu exposés à un risque de défaillance hydraulique en saison sèche, même lors d'années particulièrement sèches (Ziegler *et al.*, 2019 ; Chapitre I). On peut alors se demander quelles sont les causes derrière la sélection de cette suite de traits qui semblent a priori peu sollicités. Les variations passées du climat à l'échelle des millénaires dans cette région (dernier maximum glaciaire vers -18 000 ans) qui se sont traduits par un climat de ype tropical sec ont peut-être engendré une sélection d'espèces d'arbre avec de telles caractéristiques (Granville 1982), lors du nouveau changement de climat. De plus, une grande variabilité des stratégies associées à un véritable arsenal de mécanismes de résistance à la sécheresse a été mise en évidence. En Amazonie, un certain nombre d'évènements de sécheresse ont causé une forte augmentation de la mortalité à certains sites (e.g. Phillips *et al.*, 2009) et l'on comprendrait alors aisément que cela favorise l'émergence de certaines caractéristiques chez les arbres survivants. Il a été montré pour de jeunes arbres à l'échelle de l'Amazonie que la mortalité des espèces affiliées à des environnements de forte disponibilité en eau est en augmentation et que le recrutement d'espèces affiliées à des environnements plus secs est en augmentation (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Cela illustre que des changements de la composition des communautés sont en cours, que le climat a un impact profond sur la composition spécifique et fonctionnelle de celles-ci qui peut montrer une réponse relativement dynamique.

Cependant, pour le moment en Guyane, la mortalité ne semble pas impactée par ces évènements (Pillet *et al.*, 2018). Les arbres de forêt tropicale humide étant des organismes avec une durée de vie pouvant aller à jusqu'à plusieurs siècles (Worbes *et al.*, 1999), on peut alors faire

l'hypothèse que leur stratégie d'évitement de la propagation d'embolie i) répond à une sélection par l'environnement permettant la survie lors de rares épisodes de sécheresse particulièrement extrême au cours de la vie des individus, ii) ou est le fruit d'une sélection plus ancienne de traits dont ont hérité ces communautés d'arbres, ayant permis la subsistance de la forêt lors de climats plus saisonniers (Mayle & Power 2008).

A l'échelle du plateau des Guyanes, Barthe *et al.,* (2017) ont montré que les variations climatiques après le dernier maximum glaciaire ont fortement influencé l'aire de distribution des espèces avec une forte variabilité interspécifique (i.e. contraction, expansion ou stabilité des populations), ce qui suggère d'importantes modifications dans la composition des communautés. Néanmoins, leurs résultats suggèrent aussi que les forêts du plateau des Guyanes ont globalement persisté durant les 18 000 dernières années. La forte diversité spécifique et fonctionnelle en forêt tropicale humide et en Amazonie en particulier pourraient avoir joué et pourrait jouer un rôle important dans la résilience des espèces en période de sécheresse (Sakschewski *et al.*, 2016 ; O'Brien *et al.*, 2017 ; Anderegg *et al.*, 2018b ; Ciemer *et al.*, 2019 ; Schmitt *et al.*, 2020). On peut donc faire l'hypothèse que les stratégies observées dans cette thèse sont en partie dues à un héritage de traits ayant permis à ces espèces de persister lors de périodes avec un climat plus sec. Une question centrale est donc de savoir dans quelle mesure le climat passé couplé à d'autres facteurs impliqués dans un filtrage environnemental ou dans des relations biotiques (e.g. topographie, disponibilité en eau, exclusion compétitive, facilitation, capacité de dispersion ; Kraft *et al.*, 2015) ont permis l'assemblage présent des espèces en prenant compte leur stratégie de résistance à la sécheresse. Il serait ensuite primordial de tester si les caractéristiques de résistance à la sécheresse qui ont été conservées chez ces espèces pourraient permettre aux communautés de s'ajuster dans un contexte de dérèglement climatique rapide, ce qui n'est pas aisé car l'on a peu de recul sur l'impact de sécheresses extrêmes en Guyane.

On peut aussi se demander si certaines stratégies mises en évidence entre espèces dans un même habitat ou dans des habitats contrastés seraient plus efficaces lors de sécheresses extrêmes. Sous l'hypothèse que la mort survienne par défaillance hydraulique, il serait pertinent de tester quels mécanismes déterminent le plus fortement le temps de dessiccation des espèces, ce qui pourrait avoir des implications fortes sur comment nous percevons le risque de mortalité entre habitats dans un contexte de changement globaux. On peut tout de même penser que dans quelques décennies, à la vue des grandes marges de sécurité hydraulique observées pour la majorité des espèces, le risque de défaillance hydraulique restera limité, mais une sécheresse très forte pourrait avoir un effet déséquilibré entre espèces (Chapitre I).

Lors de sécheresse très fortes il a été observé que le potentiel hydrique pouvait fortement diminuer (e.g. Stahl *et al.*, 2013a ; Fontes *et al.*, 2018), et on peut faire l'hypothèse que l'amplitude de cette diminution est susceptible d'augmenter considérant l'allongement de la saison sèche, en particulier si celle-ci intervient plus tôt dans l'année. En effet en Guyane, la synchronisation de la diminution de la teneur en eau du sol en saison sèche coïncide avec la diminution de l'irradiance solaire et de PET. La teneur en eau du sol est encore généralement élevée début septembre, lorsque la demande évapotranspirative est maximale et diminue ensuite jusqu'au retour des pluies (Aguilos *et al.*, 2019). Comme observé dans le Chapitre II, la diminution de PET au cours de la saison sèche entraîne une diminution de la densité de flux de sève des arbres, et pourrait de ce fait participer à abaisser la tension exercée sur le système vasculaire des arbres, et limiter le risque hydraulique. En revanche, si la disponibilité en eau est déjà fortement réduite début septembre, les conditions pourraient être réunies pour que la demande évapotranspirative excède la capacité d'absorption de l'eau ce qui pourrait négativement affecter les espèces avec les plus faibles marges de sécurité hydraulique. Dans notre échantillonnage, c'est peut-être le cas, en fonction de l'année considérée (2008 ou 2018), pour environ 10% des espèces de canopée qui ont des valeurs de $HSM_{PmdP88stem}$ inférieures ou égales à 1 MPa. De ce point de vue, il serait intéressant de manipuler expérimentalement la synchronisation de la sécheresse, ou de faire une étude comparative sur d'autres sites où la demande évapotranspirative augmente avec la diminution de la teneur en eau du sol. De plus, les mécanismes de défaillance hydraulique liés à une augmentation de la température sont encore mal connus. Il a été suggéré qu'une augmentation de la température foliaire pouvait engendrer une rapide transition de phase au niveau de la cuticule, dont la conductance augmenterait fortement ce qui pourrait induire une apparition soudaine d'évènements de cavitation et potentiellement un sorte de mort subite par défaillance hydraulique (Cochard 2019). Cependant, cette hypothèse reste à démontrer.

Les résultats présentés sur la distribution des espèces doivent être consolidés sur un plus grande nombre d'espèces en forêt naturelle, ce qui pourrait être fait en profitant des données démographiques disponibles sur le site de Paracou. En effet, un réseau de parcelles a été mis en place pour étudier les jeunes arbres et une grande quantité de données est en train d'être collecté sur la variabilité des taux de croissance et de mortalité pour un nombre important d'espèces. Cela pourrait permettre de conforter ou non les capacités prédictives des traits mécanistes sur la distribution des espèces, que j'ai mis en évidence sur un échantillonnage limité. De plus, cela pourrait permettre l'exploration du lien entre résistance à la sécheresse et risque de mortalité en tenant compte des disparités d'exposition à une sécheresse édaphique entre habitats et des différentes stratégies de ces espèces.

De plus, du fait de la relative rareté de la majorité des espèces, nous nous sommes concentrés sur les plus « abondantes », ce qui ne permet pas de correctement tester le lien entre leurs caractéristiques physiologiques et leur distribution régionale. Les espèces rares contribuant de manière disproportionnée à la diversité fonctionnelle dans des écosystèmes où la richesse spécifique est élevée (Mouillot *et al.*, 2013 ; Leitao *et al.*, 2016), et de ce fait à la capacité de résilience des forêts (Ciemer *et al.*, 2019 ; Schmitt *et al.*, 2020), leur étude représente un enjeu fort.

9. Conclusions et perspectives

Dans cette thèse, je me suis principalement focalisé sur des aspects liés au fonctionnement des individus et à la variabilité interspécifique, mais peu à des aspects d'écologie des communautés. Comme présentées dans la discussion générale, ces différences interspécifiques ont potentiellement de grande implications dans la distribution actuelle et future des espèces. Une prochaine étape qui semble incontournable pour mieux comprendre la dynamique des communautés d'arbres en forêt tropicale humide sera d'abord de continuer d'exploiter la très grande quantité de données acquises dans le projet CEBA DROUGHT (piloté par D. Bonal), principalement dans le cadre de ma thèse et de celle de S. Levionnois. En effet, les différentes approches, au niveau de la physiologie, de l'anatomie et de l'architecture de ces espèces permettraient de mieux identifier la diversité des stratégies d'arbres de canopée. De plus, ce travail se base aussi sur la collaboration grandissante avec la communauté des chercheurs.ses en modélisation qui s'intéressent de plus en plus à la grande pertinence écologique des traits mécanistes reliés au fonctionnement hydraulique. In fine, un objectif à atteindre serait de tester notre capacité à prédire les variations de l'abondance relative des espèces, notamment via les conséquences de la sécheresse sur la croissance et la mortalité, ce qui influencerait en retour les flux d'énergie et de matière à l'échelle de l'écosystème. Les plus fortes incertitudes dans les modèles globaux de prédiction des dynamiques de la végétation étant la réponse physiologique des forêts (Huntingford *et al.*, 2013), j'espère que la disponibilité grandissante de ce type de données permettra de mieux cerner le devenir des forêt du bassin amazonien et plus généralement les forêt tropicale humides.

A très court terme, le changement d'utilisation des terres reliés à la déforestation semble pourtant être la menace principale pour ces forêts (Malhi *et al.*, 2014), même en Guyane où le niveau de préservation est élevé mais où des activités comme l'orpaillage mettent en danger les écosystèmes (Alvarez-Berríos *et al.*, 2015 ; Dezécache *et al.*, 2017). De nombreuses études alertent sur la probabilité d'atteindre un '*tipping point*', qui impacterait fortement la résilience des forêts, et dont l'évitement dépend de décisions politiques et de choix sociétaux (IPCC, 2014 ; Lovejoy *et al.*, 2018). C'est aussi le

cas de l'adaptation et la mitigation des dérèglements climatiques. Mais même dans l'éventualité d'une réduction drastique des activités humaines, ces dérèglements persisteraient pour des siècles dû à l'inertie du système Terre et de la complexité de ses interactions (Bonan *et al.*, 2008). L'augmentation de la fréquence et de la sévérité des épisodes de sécheresse semble déjà entraîner des instabilités visibles au niveau de la composition des communautés d'arbres, avec le recrutement d'espèces plus résistantes à la sécheresse (Esquivel-Muelbert et *al.*, 2019). Les espèces les moins résistantes à la sécheresse, ou plus généralement les stratégies les moins efficaces, seraient contre-sélectionnées. Ce processus exercerait une boucle de rétroaction négative sur l'occurrence de ces stratégies et résulterait dans un changement de la composition des communautés, favorisant la stabilité du système en réponse aux contraintes abiotiques. Cependant, une incertitude majeure pour prédire le changement dans cette composition repose sur la vitesse à laquelle varie la disponibilité en eau par rapport aux capacités de changement du système, qui assure la pérennité de la forêt. D'après Esquivel-Muelbert *et al.*, (2019), la réponse des communautés d'arbres montre une inertie par rapport à l'augmentation moyenne du déficit en eau du sol, ce qui questionne de manière alarmante sur le devenir de ces forêts. Ce constat amère nécessite donc de poursuivre l'étude de l'impact climatique sur les forêts, dont l'intérêt grandissant de la part de la communauté scientifique ne fait aucun doute.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams, H. D., Zeppel, M. J. B., Anderegg, W. R. L., Hartmann, H., Landhäusser, S. M., Tissue, D. T., McDowell, N. G. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. Nature Ecology and Evolution, 1(9), 1285-1291.

Aguilos, M., Hérault, B., Burban, B., Wagner, F., Bonal, D. (2018). What drives long-term variations in carbon flux and balance in a tropical rainforest in French Guiana? Agricultural and Forest Meteorology, 253-254, 114-123.

Aguilos, M., Stahl, C., Burban, B., Hérault, B., Courtois, E., Coste, S., Bonal, D. (2019). Interannual and seasonal variations in ecosystem transpiration and water use efficiency in a tropical rainforest. Forests, 10(1), 14.

Alder, N., Pockman, W., Sperry, J., Nuismer, S. (1997). Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. Journal of Experimental Botany, 48(3), 665-674.

Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Hogg, E. T. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management, 259(4), 660-684.

Allie, E., Pelissier, R., Engel, J., Petronelli, P., Freycon, V., Deblauwe, V., Baraloto, C. (2015). Pervasive Local-Scale Tree-Soil Habitat Association in a Tropical Forest Community. PLoS One, 10(11), e0141488.

Alvarez-Berríos, N. L. & Aide, T. M. (2015). Global demand for gold is another threat for tropical forests. Environmental Research Letters, 10(1), 014006.

Anderegg, W. R. L., Berry, J. A., Smith, D. D., Sperry, J. S., Anderegg, L. D., Field, C. B. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 109(1), 233-237.

Anderegg, W. R. L. & Anderegg, L. D. (2013). Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought-induced mortality of saplings in two conifer species. Tree Physiology, 33(3), 252-260.

Anderegg, W. R. L., Kane, J. M., Anderegg, L. D. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. Nature Climate Change, 3(1), 30-36.

Anderegg, W. R. L., Flint, A., Huang, C.-y., Flint, L., Berry, J. A., Davis, Frank W., Field, C. B. (2015). Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. Nature Geoscience, 8, 367.

Anderegg, W. R. L. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. New Phytologist, 205(3), 1008-1014.

Anderegg, W. R. L., Klein, T., Bartlett, M., Sack, L., Pellegrini, A. F., Choat, B., Jansen, S. (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113(18), 5024-5029.

Anderegg, W. R. L., Wolf, A., Arango-Velez, A., Choat, B., Chmura, D. J., Jansen, S., Pacala, S. (2018a). Woody plants optimise stomatal behaviour relative to hydraulic risk. Ecology Letters, 21(7), 968-977.

Anderegg, W. R., Konings, A. G., Trugman, A. T., Yu, K., Bowling, D. R., Gabbitas, R., ... & Zenes, N. (2018b). Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, *561*(7724), 538-541.

Angeles, G., Bond, B., Boyer, J. S., Brodribb, T., Brooks, J. R., Burns, M. J., Comstock, J. (2004). The cohesion-tension theory. New Phytologist, 163(3), 451-452.

Aubry-Kientz, M., Rossi, V., Wagner, F., Hérault, B. (2015). Identifying climatic drivers of tropical forest dynamics. Biogeosciences, 12(19), 5583-5596.

Audigeos, D., Brousseau, L., Traissac, S., Scotti-Saintagne, C., Scotti, I. (2013). Molecular divergence in tropical tree populations occupying environmental mosaics. Journal of Evolutionary Biology, 26(3), 529-544.

Awad, H., Barigah, T., Badel, E., Cochard, H., Herbette, S. (2010). Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. Physiologia Plantarum, 139(3), 280-288.

Baltzer, J. L., Davies, S. J., Bunyavejchewin, S., Noor, N. S. M. (2008). The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay–Thai Peninsula. Functional Ecology, 22(2), 221-231.

Baraloto, C., Goldberg, D. E., Bonal, D. (2005). Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats.Ecology, 86(9), 2461-2472.

Baraloto, C., Bonal, D., Goldberg, D. E. (2006). Differential seedling growth response to soil resource availability among nine neotropical tree species. Journal of Tropical Ecology, 22(5), 487-497.

Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L., Ferry, B. (2007). Seasonal Water Stress Tolerance and Habitat Associations within Four Neotropical Tree Genera. Ecology, 88(2), 478-489.

Baraloto, C., Paine, C. E. T., 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., Hardy, O. J., Paine, C. T., Dexter, K. G., Cruaud, C., Dunning, L. T., Savolainen, V. (2012). Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. Journal of Ecology, 100(3), 690-701.

Barigah, T. S., Charrier, O., Douris, M., Bonhomme, M., Herbette, S., Améglio, T., Cochard, H. (2013). Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. Annals of Botany, 112(7), 1431-1437.

Barigah, T. S., Aussenac, G., Baraloto, C., Bonal, D., Cochard, H., Granier, A., Tyree, M. T. (2014). The water relations of two tropical rainforest species (*Virola surinamensis* and *Eperua falcata*): Is *Virola* unusual as previously reported? The Journal of Plant Hydraulics 1, e0002

Barros, F. V., Bittencourt, P. R. L., Brum, M., Restrepo-Coupe, N., Pereira, L., Teodoro, G. S., Oliveira, R. S. (2019). Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Nino-induced drought. New Phytologist, 223(3), 1253-1266.

Barthe, S., Binelli, G., Hérault, B., Scotti-Saintagne, C., Sabatier, D., Scotti, I. (2017). Tropical rainforests that persisted: inferences from the Quaternary demographic history of eight tree species in the Guiana shield. Molecular Ecology, 26(4), 1161-1174.

Bartholomew, D. C., Bittencourt, P. R. L., da Costa, A. C. L., Banin, L. F., de Britto Costa, P., Coughlin, S. I., Rowland, L. (2020). Small tropical forest trees have a greater capacity to adjust carbon metabolism to long-term drought than large canopy trees. Plant, Cell & Environment, 43(10), 2380-2393.

Bartlett, M. K., Scoffoni, C., Ardy, R., Zhang, Y., Sun, S., Cao, K., Sack, L. (2012). Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. Methods in Ecology and Evolution, 3(5), 880-888.

Bartlett, M. K., Scoffoni, C., Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. Ecology Letters, 15(5), 393-405.

Bartlett, M. K., Zhang, Y., Kreidler, N., Sun, S., Ardy, R., Cao, K., Sack, L. (2014). Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. Ecology Letters, 17(12), 1580-1590.

Bartlett, M. K., Klein, T., Jansen, S., Choat, B., Sack, L. (2016). The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 113(46), 13098-13103.

Bateson, G. (1979). Mind and nature: A necessary unity (Vol. 255): Bantam Books New York.

Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Bonan, G. B. (2010). Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. Science, 329(5993), 834-838.

Bennett, A. C., McDowell, N. G., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K. J. (2015). Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. Nature Plants, 1, 15139.

Bert, D., Le Provost, G., Delzon, S., Plomion, C., Gion, J.-M. (2020). Higher needle anatomic plasticity is related to better water-use efficiency and higher resistance to embolism in fast-growing Pinus pinaster families under water scarcity. Trees, 1-20.

Betsch, P., Bonal, D., Breda, N., Montpied, P., Peiffer, M., Tuzet, A., Granier, A. (2011). Drought effects on water relations in beech: the contribution of exchangeable water reservoirs. Agricultural and Forest Meteorology, 151(5), 531-543.

Bhaskar, R., & Ackerly, D. D. (2006). Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. Physiologia Plantarum, 127(3), 353-359.

Billon, L. M., Blackman, C. J., Cochard, H., Badel, E., Hitmi, A., Cartailler, J., Torres-Ruiz, J. M. (2020). The DroughtBox: A new tool for phenotyping residual branch conductance and its temperature dependence during drought. Plant, Cell & Environment, 43(6), 1584-1594.

Binks, O., Meir, P., Rowland, L., da Costa, A. C., Vasconcelos, S. S., de Oliveira, A. A., Mencuccini, M. (2016a). Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. New Phytologist, 211(2), 477-488.

Binks, O., Meir, P., Rowland, L., da Costa, A. C., Vasconcelos, S. S., de Oliveira, A. A., Mencuccini, M. (2016b). Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. Tree Physiology, 36(12), 1550-1561.

Bittencourt, P. R. L., Oliveira, R. S., da Costa, A. C. L., Giles, A. L., Coughlin, I., Costa, P. B., Rowland, L. (2020). Amazonia trees have limited capacity to acclimate plant hydraulic properties in response to long-term drought. Global Change Biology, 26(6), 3569-3584.

Blackman, C. J., Brodribb, T. J., Jordan, G. J. (2010). Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. New Phytologist, 188(4), 1113-1123.

Blackman, C. J., Brodribb, T. J., Jordan, G. J. (2012). Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. Oecologia, 168(1), 1-10.

Blackman, C. J., Pfautsch, S., Choat, B., Delzon, S., Gleason, S. M., Duursma, R. A. (2016). Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. Plant, Cell & Environment, 39(10), 2342-2345.

Blackman, C. J., Creek, D., Maier, C., Aspinwall, M. J., Drake, J. E., Pfautsch, S., Choat, B. (2019). Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. Tree Physiology, 39(6), 910-924.

Blackman, C. J., Li, X., Choat, B., Rymer, P. D., De Kauwe, M. G., Duursma, R. A., Medlyn, B. E. (2019). Desiccation time during drought is highly predictable across species of Eucalyptus from contrasting climates. New Phytologist, 224(2), 632-643.

Boisier, J. P., Ciais, P., Ducharne, A., Guimberteau, M. (2015). Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. Nature Climate Change, 5(7), 656-660.

Bonal, D., Barigah, T. S., Granier, A., Guehl, J. M. (2000a). Late-stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}C$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. Plant, Cell & Environment, 23(5), 445-459.

Bonal, D., Sabatier, D., Montpied, P., Tremeaux, D., Guehl, J. M. (2000b). Interspecific variability of $\delta^{13}C$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. Oecologia, 124(3), 454-468.

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, 490-496.

Bonal, D., Born, C., Brechet, C., Coste, S., Marcon, E., Roggy, J.-C., 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(2), 169-176.

Bonal, D., Bosc, A., Ponton, S., Goret, J. Y., Burban, B., Gross, P., 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., Burban, B., Stahl, C., Wagner, F., Herault, B. (2016). The response of tropical rainforests to drought-lessons from recent research and future prospects. Annals of Forest Science, 73(1), 27-44.

Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. Science, 320(5882), 1444-1449.

Bouche, P. S., Delzon, S., Choat, B., Badel, E., Brodribb, T. J., Burlett, R., Jansen, S. (2016). Are needles of Pinus pinaster more vulnerable to xylem embolism than branches? New insights from X-ray computed tomography. Plant, Cell & Environment, 39(4), 860-870.

Boyce, C. K., Lee, J.-E., Feild, T. S., Brodribb, T. J., Zwieniecki, M. A. (2010). Angiosperms Helped Put the Rain in the Rainforests: The Impact of Plant Physiological Evolution on Tropical Biodiversity. Annals of the Missouri Botanical Garden, 97(4), 527-540.

Brienen, R. J., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., Zagt, R. J. (2015). Long-term decline of the Amazon carbon sink. Nature, 519(7543), 344-348.

Brienen, R., Caldwell, L., Duchesne, L., Voelker, S., Barichivich, J., Baliva, M., Locosselli, G. (2020). Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. Nature communications, 11(1), 1-10.

Brodersen, C. R., & McElrone, A. J. (2013). Maintenance of xylem Network Transport Capacity: A Review of Embolism Repair in Vascular Plants. Frontiers in Plant Science, 4, 108.

Brodribb, T. J., & Hill, R. (1999). The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. New Phytologist, 143(2), 365-372.

Brodribb, T. J., & Holbrook, N. M. (2003). Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. Plant Physiology, 132(4), 2166-2173.

Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., Edwards, E. J., Gutierrez, M. V. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. Plant, Cell & Environment, 26(3), 443-450.

Brodribb, T. J. , & Holbrook, N. (2007). Forced depression of leaf hydraulic conductance in situ: effects on the leaf gas exchange of forest trees. Functional Ecology, 705-712.

Brodribb, T. J., & Cochard, H. (2009). Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. Plant Physiology, 149(1), 575-584.

Brodribb, T. J. (2009). Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. Plant Science, 177(4), 245-251.

Brodribb, T. J., Bowman, D. J., Nichols, S., Delzon, S., Burlett, R. (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. New Phytologist, 188(2), 533-542.

Brodribb, T. J., Bienaime, D., Marmottant, P. (2016a). Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 113(17), 4865-4869.

Brodribb, T. J., Skelton, R. P., McAdam, S. A., Bienaime, D., Lucani, C. J., Marmottant, P. (2016b). Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. New Phytologist, 209(4), 1403-1409.

Brodribb, T. J. (2017). Progressing from 'functional' to mechanistic traits. New Phytologist, 215(1), 9-11.

Brousseau, L., Bonal, D., Cigna, J., Scotti, I. (2013). Highly local environmental variability promotes intrapopulation divergence of quantitative traits: an example from tropical rain forest trees. Annals of Botany, 112(6), 1169-1179.

Brousseau, L., Fine, P. V., Dreyer, E., Vendramin, G. G., Scotti, I. (2020). Genomic and phenotypic divergence unveil microgeographic adaptation in the Amazonian hyperdominant tree *Eperua falcata* Aubl.(Fabaceae). Molecular Ecology.

Brown, H. R. (2013). The Theory of the Rise of Sap in Trees: Some Historical and Conceptual Remarks. Physics in Perspective, 15(3), 320-358.

Brum, M., Vadeboncoeur, M. A., Ivanov, V., Asbjornsen, H., Saleska, S., Alves, L. F., Barua, D. (2018b). Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. Journal of Ecology, 107(1), 318-333.

Brum, M., Gutierrez Lopez, J., Asbjornsen, H., Licata, J., Pypker, T., Sanchez, G., Oiveira, R. S. (2018b). ENSO effects on the transpiration of eastern Amazon trees. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 373(1760).

Bucci, S. J., Scholz, F. G., Campanello, P. I., Montti, L., Jimenez-Castillo, M., Rockwell, F. A., Goldstein, G. (2012). Hydraulic differences along the water transport system of South American Nothofagus species: do leaves protect the stem functionality? Tree Physiology, 32(7), 880-893.

Buckley, T. N. (2005). The control of stomata by water balance. New Phytologist, 168(2), 275-292.

Bullock, T. H. (1955). Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biological Reviews, 30(3), 311-342.

Butt, N., Malhi, Y., New, M., Macía, M. J., Lewis, S. L., Lopez-Gonzalez, G., Andrade, A. (2014). Shifting dynamics of climate-functional groups in old-growth Amazonian forests. Plant Ecology & Diversity, 7(1-2), 267-279.

Caron, H., Molino, J. F., Sabatier, D., Léger, P., Chaumeil, P., Scotti-Saintagne, C., Petit, R. J. (2019). Chloroplast DNA variation in a hyperdiverse tropical tree community. Ecology and Evolution, 9(8), 4897-4905.

Chacon, A. I., Baer, A., Wheeler, J. K., Pittermann, J. (2020). Two coastal Pacific evergreens, Arbutus menziesii, Pursh. and Quercus agrifolia, Nee show little water stress during California's exceptional drought. PLoS One, 15(4), e0230868.

IPCC (2014). Mitigation of climate change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1454.

Chapin III, F. S., Schulze, E., Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 21(1), 423-447.

Charrier, G., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Burlett, R., Choat, B., Cochard, H., Delzon, S. (2016). Evidence for Hydraulic Vulnerability Segmentation and Lack of Xylem Refilling under Tension. Plant Physiology, 172(3), 1657-1668.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecology Letters, 12(4), 351-366.

Chazdon, R. L. (1988). Sunflecks and their importance to forest understorey plants. Advances in ecological research (Vol. 18, pp. 1-63): Elsevier.

Chen, J.-W., Zhang, Q., Li, X.-S., Cao, K.-F. (2009). Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. Planta, 230(3), 459-468.

Chen, J. W., Zhang, Q., Li, X. S., Cao, K. F. (2010). Gas exchange and hydraulics in seedlings of Hevea brasiliensis during water stress and recovery. Tree Physiology, 30(7), 876-885.

Chen, Z., Zhu, S., Zhang, Y., Luan, J., Li, S., Sun, P., Liu, S. (2020). Tradeoff between storage capacity and embolism resistance in the xylem of temperate broadleaf tree species. Tree Physiology, 40(8), 1029-1042.

Choat, B., Drayton, W. M., Brodersen, C., Matthews, M. A., Shackel, K. A., Wada, H., Mcelrone, A. J. (2010). Measurement of vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevine: a comparison of four techniques applied to a long-vesseled species. Plant, Cell & Environment, 33(9), 1502-1512.

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Zanne, A. E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature, 491(7426), 752-755.

Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., Lopez, R., Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. Nature, 558(7711), 531-539.

Choat, B., Nolf, M., Lopez, R., Peters, J. M., Carins-Murphy, M. R., Creek, D., Brodribb, T. J. (2019). Non-invasive imaging shows no evidence of embolism repair after drought in tree species of two genera. Tree Physiology, 39(1), 113-121.

Christoffersen, B. O., Gloor, M., Fauset, S., Fyllas, N. M., Galbraith, D. R., Baker, T. R., Meir, P. (2016). Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v.1-Hydro). Geoscientific Model Development, 9(11), 4227-4255.

Christoffersen, B., Meir, P., McDowell, N. G. (2017). Linking plant hydraulics and beta diversity in tropical forests. New Phytologist, 215(PNNL-SA-126171).

Ciemer, C., Boers, N., Hirota, M., Kurths, J., Müller-Hansen, F., Oliveira, R. S., Winkelmann, R. (2019). Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. Nature Geoscience, 12(3), 174-179.

Clark, D. B., & Clark, D. A. (1989). The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. Oikos, 225-230.

Cochard, H., Cruiziat, P., Tyree, M. T. (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. Plant Physiology, 100(1), 205-209.

Cochard, H. (2006). Cavitation in trees. Comptes Rendus Physique, 7(9-10), 1018-1026.

Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., Jansen, S. (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. Journal of Experimental Botany, 64(15), 4779-4791.

Cochard, H., & Delzon, S. (2013). Hydraulic failure and repair are not routine in trees. Annals of Forest Science, 70(7), 659-661.

Cochard, H., Delzon, S., Badel, E. (2015). X-ray microtomography (micro-CT): a reference technology for high-resolution quantification of xylem embolism in trees. Plant, Cell & Environment, 38(1), 201-206.

Cochard, H. (2019). A new mechanism for tree mortality due to drought and heatwaves. bioRxiv, 531632.

Cochard, H., Petit, G., Torres-Ruiz, J. M., Delzon, S. (2019). XIM4 meeting report, Sept. 25-27 2019, Padua (Italy). Journal of Plant Hydraulics, 6, e002.

Comita, L. S., & Engelbrecht, B. M. (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. Ecology, 90(10), 2755-2765.

Comita, L. S., & Engelbrecht, B. M. (2014). Drought as a driver of tropical tree species regeneration dynamics and distribution patterns. Forests and Global Change, 261-308.

Cosme, L. H. M., Schietti, J., Costa, F. R. C., Oliveira, R. S. (2017). The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. New Phytologist, 215(1), 113-125.

Coste, S., Roggy, J. C., Schimann, H., Epron, D., Dreyer, E. (2011). A cost-benefit analysis of acclimation to low irradiance in tropical rainforest tree seedlings: leaf life span and payback time for leaf deployment. Journal of Experimental Botany, 62(11), 3941-3955.

Cox, P. M., Betts, R., Collins, M., Harris, P. P., Huntingford, C., Jones, C. (2004). Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. Theoretical and Applied Climatology, 78(1-3), 137-156.

Creek, D., Blackman, C. J., Brodribb, T. J., Choat, B., Tissue, D. T. (2018). Coordination between leaf, stem, and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery. Plant, Cell & Environment, 41(12), 2869-2881.

Creek, D., Lamarque, L. J., Torres-Ruiz, J. M., Parise, C., Burlett, R., Tissue, D. T., Delzon, S. (2020). Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. Journal of Experimental Botany, 71(3), 1151-1159.

Cruiziat, P., Améglio, T., Cochard, H. (2001). La cavitation: un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. Mécanique & industries, 2(4), 289-298.

Crutzen, P. J. (2002). The “anthropocene”. Paper presented at the Journal de Physique IV (Proceedings).

da Costa, L. A. C., Galbraith, D., Almeida, S., Tanaka Portela, B. T., da Costa, M., de Athaydes Silva Junior, J., Meir, P. (2010). Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. New Phytologist, 187(3), 579-591.

Dai, Y., Wang, L., Wan, X. (2018). Relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality caused by drought. AoB Plants, 10(1), plx069.

Davis, S. D., Ewers, F. W., Sperry, J. S., Portwood, K. A., Crocker, M. C., Adams, G. C. (2002). Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. American Journal of Botany, 89(5), 820-828.

Dayer, S., Herrera, J. C., Dai, Z., Burlett, R., Lamarque, L. J., Delzon, S., Gambetta, G. A. (2020). Nighttime transpiration represents a negligible part of water loss and does not increase the risk of water stress in grapevine. Plant, Cell & Environment.

De Baerdemaeker, N. J. F., Salomon, R. L., De Roo, L., Steppe, K. (2017). Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. New Phytologist, 216(3), 720-727.

De Guzman, M. E., Santiago, L. S., Schnitzer, S. A., Alvarez-Cansino, L. (2017). Trade-offs between water transport capacity and drought resistance in neotropical canopy liana and tree species. Tree Physiology, 37(10), 1404-1414.

Delzon, S., Sartore, M., Burlett, R., Dewar, R., Loustau, D. (2004). Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. Plant, Cell & Environment, 27(9), 1077-1087.

Delzon, S., Douthe, C., Sala, A., Cochard, H. (2010). Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. Plant, Cell & Environment, 33(12), 2101-2111.

Delzon, S., & Cochard, H. (2014). Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. New Phytologist, 203(2), 355-358.

Delzon, S. (2015). New insight into leaf drought tolerance. Functional Ecology, 29, 1247-1249.

Dezécache, C., Faure, E., Gond, V., Salles, J.-M., Vieilledent, G., Hérault, B. (2017). Gold-rush in a forested El Dorado: deforestation leakages and the need for regional cooperation. Environmental Research Letters, 12(3), 034013.

Dickman, L. T., McDowell, N. G., Grossiord, C., Collins, A. D., Wolfe, B. T., Detto, M., Chambers, J. Q. (2019). Homoeostatic maintenance of nonstructural carbohydrates during the 2015-2016 El Nino drought across a tropical forest precipitation gradient. Plant, Cell & Environment, 42(5), 1705-1714.

Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., Vargas, R. (2014). Nonstructural carbon in woody plants. Annual Review of Plant Biology, 65, 667-687.

Dixon, H. H. (1914). Transpiration and the ascent of sap in plants: Macmillan and Company, limited.

Dixon, H. H., & Joly, J. (1895). On the ascent of sap. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 186, 563-576.

Drake, J. E., Tjoelker, M. G., Varhammar, A., Medlyn, B. E., Reich, P. B., Leigh, A., Barton, C. V. M. (2018). Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. Global Change Biology, 24(6), 2390-2402.

Duan, H., Amthor, J. S., Duursma, R. A., O'grady, A. P., Choat, B., Tissue, D. T. (2013). Carbon dynamics of eucalypt seedlings exposed to progressive drought in elevated [CO_2] and elevated temperature. Tree Physiology, 33(8), 779-792.

Duan, H., O'Grady, A. P., Duursma, R. A., Choat, B., Huang, G., Smith, R. A., Tissue, D. T. (2015). Drought responses of two gymnosperm species with contrasting stomatal regulation strategies under elevated [CO_2] and temperature. Tree Physiology, 35(7), 756-770.

Duffy, P. B., Brando, P., Asner, G. P., Field, C. B. (2015). Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 112(43), 13172-13177.

Duursma, R. A., & Choat, B. (2017). fitplc: an R package to fit hydraulic vulnerability curves. Journal of Plant Hydraulics, 4, e002.

Duursma, R. A., Blackman, C. J., Lopez, R., Martin-StPaul, N. K., Cochard, H., Medlyn, B. E. (2019). On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. New Phytologist, 221(2), 693-705.

Eller, C. B., de, V. B. F., Bittencourt, P. R. L., Rowland, L., Mencuccini, M., Oliveira, R. S. (2018). Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. Plant, Cell & Environment, 41(3), 548-562.

Engelbrecht, B. M., & Kursar, T. A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. Oecologia, 136(3), 383-393.

Engelbrecht, B. M., Dalling, J. W., Pearson, T. R., Wolf, R. L., Galvez, D. A., Koehler, T., Kursar, T. A. (2006). Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. Oecologia, 148(2), 258-269.

Engelbrecht, B. M., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., Hubbell, S. P. (2007a). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. Nature, 447(7140), 80-82.

Engelbrecht, B. M., Tyree, M. T., Kursar, T. A. (2007b). Visual assessment of wilting as a measure of leaf water potential and seedling drought survival. Journal of Tropical Ecology, 497-500.

Enquist, B. J., & Enquist, C. A. F. (2011). Long-term change within a Neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. Global Change Biology, 17(3), 1408-1424.

Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., ter Steege, H., Lopez-Gonzalez, G., Phillips, O. L. (2017a). Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. Ecography, 40(5), 618-629.

Esquivel-Muelbert, A., Galbraith, D., Dexter, K. G., Baker, T. R., Lewis, S. L., Meir, P., Phillips, O. L. (2017b). Biogeographic distributions of neotropical trees reflect their directly measured drought tolerances. Scientific Reports, 7.

Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Brienen, R. J., Feldpausch, T. R., Álvarez-Dávila, E. (2019). Compositional response of Amazon forests to climate change. Global Change Biology, 25(1), 39-56.

Ewers, F. W., & Fisher, J. B. (1989). Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. American Journal of Botany, 76(5), 645-656.

Fargeon, H., Aubry-Kientz, M., Brunaux, O., Descroix, L., Gaspard, R., Guitet, S., Hérault, B. (2016). Vulnerability of commercial tree species to water stress in logged forests of the Guiana Shield. Forests, 7(12), 105.

Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 33(1), 317-345.

Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Biology, 40(1), 503-537.

Fatichi, S., Leuzinger, S., Körner, C. (2014). Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. New Phytologist, 201(4), 1086-1095.

Fatichi, S., Pappas, C., Ivanov, V. Y. (2016). Modeling plant–water interactions: an ecohydrological overview from the cell to the global scale. Wiley Interdisciplinary Reviews: Water, 3(3), 327-368.

Fauset, S., Baker, T. R., Lewis, S. L., Feldpausch, T. R., Affum-Baffoe, K., Foli, E. G., Swaine, M. D. (2012). Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. Ecology Letters, 15(10), 1120-1129.

Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo, A., Brienen, R. J. W., Phillips, O. L. (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. Nature Communications, 6.

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 d'Écologie (La Terre et la Vie), vol. 49, pp. 379-403.

Feeley, K. J., Davies, S. J., Perez, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B. (2011). Directional changes in the species composition of a tropical forest. Ecology, 92(4), 871-882.

Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Brienen, R. J. W., Gloor, E., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Vos, V. A. (2016). Amazon forest response to repeated droughts. Global Biogeochemical Cycles, 30(7), 964-982.

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.

Fisher, R. A., Williams, M., da Costa, A. L., Malhi, Y., da Costa, R. F., 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.

Fischer, S., Hanf, S., Frosch, T., Gleixner, G., Popp, J., Trumbore, S., Hartmann, H. (2015). Pinus sylvestris switches respiration substrates under shading but not during drought. New Phytologist, 207(3), 542-550.

Fontes, C. G., Dawson, T. E., Jardine, K., McDowell, N., Gimenez, B. O., Anderegg, L., Chambers, J. Q. (2018). Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change-type drought for Amazonian trees. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 373(1760).

Fontes, C. G., Fine, P. V., Wittmann, F., Bittencourt, P. R., Piedade, M. T. F., Higuchi, N., Dawson, T. E. (2020). Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. New Phytologist, 228(1), 106-120.

Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchene, J., Fine, P. V., Baraloto, C. (2014). Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. New Phytologist, 202(1), 79-94.

Fortunel, C., Paine, C. E., Fine, P. V., Mesones, I., Goret, J. Y., Burban, B., Baraloto, C. (2016). There's no place like home: seedling mortality contributes to the habitat specialisation of tree species across Amazonia. Ecology Letters, 19(10), 1256-1266.

Fortunel, C., Stahl, C., Heuret, P., Nicolini, E., Baraloto, C. (2020). Disentangling the effects of environment and ontogeny on tree functional dimensions for congeneric species in tropical forests. New Phytologist, 226(2), 385-395.

Fu, R., Yin, L., Li, W., Arias, P. A., Dickinson, R. E., Huang, L., Fisher, R. (2013). Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 110(45), 18110-18115.

Fu, X., & Meinzer, F. C. (2019). Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): a global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. Tree Physiology, 39(1), 122-134.

Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. New Phytologist, 190(3), 750-759.

Galvez, D. A., Landhausser, S. M., Tyree, M. T. (2013). Low root reserve accumulation during drought may lead to winter mortality in poplar seedlings. New Phytologist, 198(1), 139-148.

Gauthey, A., Peters, J. M., Carins-Murphy, M. R., Rodriguez-Dominguez, C. M., Li, X., Delzon, S., Tissue, D. T. (2020). Visual and hydraulic techniques produce similar estimates of cavitation resistance in woody species. New Phytologist, 228(3), 884-897.

Gelman, A., Hwang, J., Vehtari, A. (2014). Understanding predictive information criteria for Bayesian models. Statistics and Computing, 24(6), 997-1016.

Gilbert, M. E., & Medina, V. (2016). Drought adaptation mechanisms should guide experimental design. Trends in Plant Science, 21(8), 639-647.

Giles, A., Rowland, L., Bittencourt, P., Bartholomew, D., Coughlin, S., de Britto Costa, P., Ferreira, L. (2020). Small understorey trees have greater capacity than canopy trees to adjust hydraulic traits following prolonged drought in a tropical forest. Authorea Preprints.

Gleason, S. M., Blackman, C. J., Cook, A. M., Laws, C. A., Westoby, M. (2014). Whole-plant capacitance, embolism resistance and slow transpiration rates all contribute to longer desiccation times in woody angiosperms from arid and wet habitats. Tree Physiology, 34(3), 275-284.

Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., Zanne, A. E. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. New Phytologist, 209(1), 123-136.

Gleason, S. M., Wiggans, D. R., Bliss, C. A., Young, J. S., Cooper, M., Willi, K. R., Comas, L. H. (2017). Embolized stems recover overnight in Zea mays: The role of soil water, root pressure, and nighttime transpiration. Frontiers in Plant Science, 8, 662.

Gourlet-Fleury, S., Guehl, J. M., Laroussinie, O. (2004). Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Paris: Elsevier.

Granier, A. (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. Tree Physiology, 3(4), 309-320.

Granier, A., Huc, R., Barigah, S. (1996). Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. Agricultural and Forest Meteorology, 78(1-2), 19-29.

De Granville, J.-J. d. (1982) Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In: Prance, G.T. (Ed.), Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, Caracas, Venezuela, pp. 159–181.

Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martinez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C. D., Jump, A. S. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. Ecology Letters, 20(4), 539-553.

Grossiord, C., Sevanto, S., Limousin, J.-M., Meir, P., Mencuccini, M., Pangle, R. E., McDowell, N. G. (2018). Manipulative experiments demonstrate how long-term soil moisture changes alter controls of plant water use. Environmental and Experimental Botany, 152, 19-27.

Grubb, P. J. (2016). Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. Plant Ecology & Diversity, 9(1), 3-33.

Guet, J., Fabbrini, F., Fichot, R., Sabatti, M., Bastien, C., Brignolas, F. (2015). Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination in European populations of black poplar (*Populus nigra* L.). Tree Physiology, 35(8), 850-863.

Guitet, S., Euriot, S., Brunaux, O., Baraloto, C., Denis, T., Dewynter, M., Hansen, C. R. (2015). Catalogue des habitats forestiers de Guyane: ONF.

Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia, 126(4), 457-461.

Hallé, F. (1999). Éloge de la plante: pour une nouvelle biologie: Paris, Seuil.

Hammond, W. M., Yu, K., Wilson, L. A., Will, R. E., Anderegg, W. R. L., Adams, H. D. (2019). Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. New Phytologist, 223(4), 1834-1843.

Hao, G.-Y., Hoffmann, W. A., Scholz, F. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., Franco, A. C., .Goldstein, G. (2008). Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. Oecologia, 155(3), 405-415.

Hartmann, H., Ziegler, W., Kolle, O., Trumbore, S. (2013a). Thirst beats hunger - declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. New Phytologist, 200(2), 340-349.

Hartmann, H., Ziegler, W., Trumbore, S., Knapp, A. (2013b). Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. Functional Ecology, 27(2), 413-427.

Hartmann, H. (2015). Carbon starvation during drought-induced tree mortality–are we chasing a myth? Journal of Plant Hydraulics, 2, e005

Hartmann, H., & Trumbore, S. (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees - from what we can measure to what we want to know. New Phytologist, 211(2), 386-403.

Hartmann, H., Moura, C. F., Anderegg, W. R., Ruehr, N. K., Salmon, Y., Allen, C. D., .Galbraith, D. (2018). Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. New Phytologist, 218(1), 15-28.

Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical forest dynamics. Biotropica, 23-30.

Henry, C., John, G. P., Pan, R., Bartlett, M. K., Fletcher, L. R., Scoffoni, C., Sack, L. (2019). A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. Nature Communications, 10(1).

Hoch, G., Richter, A., Körner, C. (2003). Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. Plant, Cell & Environment, 26(7), 1067-1081.

Hochberg, U., Albuquerque, C., Rachmilevitch, S., Cochard, H., David-Schwartz, R., Brodersen, C. R., Windt, C. W. (2016). Grapevine petioles are more sensitive to drought induced embolism than stems: evidence from in vivo MRI and microcomputed tomography observations of hydraulic vulnerability segmentation. Plant, Cell & Environment, 39(9), 1886-1894.

Hochberg, U., Windt, C. W., Ponomarenko, A., Zhang, Y. J., Gersony, J., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M. (2017). Stomatal Closure, Basal Leaf Embolism, and Shedding Protect the Hydraulic Integrity of Grape Stems. Plant Physiology, 174(2), 764-775.

Hochberg, U., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M., Cochard, H. (2018). Iso/Anisohydry: A Plant-Environment Interaction Rather Than a Simple Hydraulic Trait. Trends in Plant Science, 23(2), 112-120.

Hoffmann, W. A., Marchin, R. M., Abit, P., Lau, O. L. (2011). Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. Global Change Biology, 17(8), 2731-2742.

Holbrook, N. M., & Zwieniecki, M. A. (1999). Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? Plant Physiology, 120(1), 7-10.

Huber. B. (1928) Weiterequantitative Untersuchungen iiberdas Wasserleitungssystem der Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot. 67: 877-959.

Huete, A. R., Didan, K., Shimabukuro, Y. E., Ratana, P., Saleska, S. R., Hutyra, L. R., Myneni, R. (2006). Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. Geophysical Research Letters, 33(6).

Hukin, D., Cochard, H., Dreyer, E., Thiec, D. L., Bogeat-Triboulot, M. (2005). Cavitation vulnerability in roots and shoots: does Populus euphratica Oliv., a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species? Journal of Experimental Botany, 56(418), 2003-2010.

Huntingford, C., Zelazowski, P., Galbraith, D., Mercado, L. M., Sitch, S., Fisher, R., Booth, B. B. (2013). Simulated resilience of tropical rainforests to CO_2-induced climate change. Nature Geoscience, 6(4), 268-273.

Hutchinson, G. E. (1957). A treatise on limnology, vol I. Geography, physics and chemistry. Wiley, New York, New York, USA.

Inoue, Y., Ichie, T., Kenzo, T., Yoneyama, A., Kumagai, T. o., Nakashizuka, T. (2017). Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic adjustment in mature canopy trees of *Dryobalanops aromatica* (Dipterocarpaceae) in a Malaysian tropical rain forest. Tree Physiology, 37(10), 1301-1311.

Ishii, H. T., Jennings, G. M., Sillett, S. C., Koch, G. W. (2008). Hydrostatic constraints on morphological exploitation of light in tall *Sequoia sempervirens* trees. Oecologia, 156(4), 751-763.

Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Tobin, M. F., Hacke, U. G., Ewers, F. W. (2012). A global analysis of xylem vessel length in woody plants. American Journal of Botany, 99(10), 1583-1591.

Jansen, S., Klepsch, M., Li, S., Kotowska, M., Schiele, S., Zhang, Y., Schenk, H. (2018). Challenges in understanding air-seeding in angiosperm xylem. Acta Horticulturae, 1222, 13-20.

Janssen, T. A. J., Holtta, T., Fleischer, K., Naudts, K., Dolman, H. (2020). Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. Plant, Cell & Environment, 43(4), 965-980. d

Jiang, Y., Zhou, L., Tucker, C. J., Raghavendra, A., Hua, W., Liu, Y. Y., Joiner, J. (2019). Widespread increase of boreal summer dry season length over the Congo rainforest. Nature Climate Change, 9(8), 617-622.

Jimenez-Munoz, J. C., Mattar, C., Barichivich, J., Santamaria-Artigas, A., Takahashi, K., Malhi, Y., Schrier, G. (2016). Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Nino 2015-2016. Scientific Reports, 6, 33130.

Joetzjer, E., Douville, H., Delire, C., Ciais, P. (2013). Present-day and future Amazonian precipitation in global climate models: CMIP5 versus CMIP3. Climate Dynamics, 41(11-12), 2921-2936.

Johnson, D. M., McCulloh, K. A., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Eissenstat, D. M. (2011). Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern U.S. tree species. Tree Physiology, 31(6), 659-668.

Johnson, D. M., Wortemann, R., McCulloh, K. A., Jordan-Meille, L., Ward, E., Warren, J. M., Phillips, N. (2016). A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. Tree Physiology, 36(8), 983-993.

Jones, H. G., & Sutherland, R. A. (1991). Stomatal control of xylem embolism. Plant, Cell & Environment, 14(6), 607-612.

Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., de Freitas, J. V., Grainger, A., Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. Forest Ecology and Management, 352, 9-20.

Kingston-Smith, A. H., Galtier, N., Pollock, C. J., Foyer, C. H. (1998). Soluble acid invertase activity in leaves is independent of species differences in leaf carbohydrates, diurnal sugar profiles and paths of phloem loading. New Phytologist, 139(2), 283-292.

Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia, 98(3-4), 419-428.

Klein, T., Hoch, G., Yakir, D., Korner, C. (2014). Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. Tree Physiology, 34(9), 981-992.

Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. Functional Ecology, 28(6), 1313-1320.

Klein, T., Siegwolf, R. T., Körner, C. (2016). Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. Science, 352(6283), 342-344.

Klein, T., Zeppel, M. J. B., Anderegg, W. R. L., Bloemen, J., De Kauwe, M. G., Hudson, P., Nardini, A. (2018). Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. Ecological Research, 33, 839-855

Klepsch, M., Zhang, Y., Kotowska, M. M., Lamarque, L. J., Nolf, M., Schuldt, B., Jansen, S. (2018). Is xylem of angiosperm leaves less resistant to embolism than branches? Insights from microCT, hydraulics, and anatomy. Journal of Experimental Botany, 69(22), 5611-5623.

Knipfer, T., Bambach, N., Hernandez, M. I., Bartlett, M. K., Sinclair, G., Duong, F., McElrone, A. J. (2020). Predicting Stomatal Closure and Turgor Loss in Woody Plants Using Predawn and Midday Water Potential. Plant Physiology, 184(2), 881-894.

Koch, G. W., Sillett, S. C., Jennings, G. M., Davis, S. D. (2004). The limits to tree height. Nature, 428(6985), 851-854.

Körner, C. (2015). Paradigm shift in plant growth control. Current Opinion in Plant Biology, 25, 107-114.

Körner, C. (2003). Carbon limitation in trees. Journal of Ecology, 91(1), 4-17.

Korzybski, A. (1958). Science and sanity: An introduction to non-Aristotelian systems and general semantics: Institute of GS.

Kraft, N. J., Metz, M. R., Condit, R. S., Chave, J. (2010). The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. New Phytologist, 188(4), 1124-1136.

Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 29(5), 592-599.

Kramer, P. J., Boyer, J. S., Carlson, W. (1997). Water relations of plants and soils. Forest Science, 43(1), 151-152.

Kuang, Y., Xu, Y., Zhang, L., Hou, E., Shen, W. (2017). Dominant Trees in a Subtropical Forest Respond to Drought Mainly via Adjusting Tissue Soluble Sugar and Proline Content. Frontiers in Plant Science, 8, 802.

Kupers, S. J., Wirth, C., Engelbrecht, B. M. J., Hernandez, A., Condit, R., Wright, S. J., Ruger, N. (2019). Performance of tropical forest seedlings under shade and drought: an interspecific trade-off in demographic responses. Scientific Reports, 9(1), 18784.

Kursar, T. A., Engelbrecht, B. M. J., Burke, A., Tyree, M. T., El Omari, B., Giraldo, J. P. (2009). Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. Functional Ecology, 23(1), 93-102.

Lamarque, L. J., Corso, D., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Brodribb, T. J., Burlett, R., Delzon, S. (2018). An inconvenient truth about xylem resistance to embolism in the model species for refilling Laurus nobilis L. Annals of Forest Science, 75(3).

Lamy, J.-B., Bouffier, L., Burlett, R., Plomion, C., Cochard, H., Delzon, S. (2011). Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. PLoS One, 6(8), e23476.

Lamy, J. B., Delzon, S., Bouche, P. S., Alia, R., Vendramin, G. G., Cochard, H., Plomion, C. (2014). Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. New Phytologist, 201(3), 874-886.

Larcher, W. (2003). Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups: Springer Science & Business Media.

Larter, M., Brodribb, T. J., Pfautsch, S., Burlett, R., Cochard, H., Delzon, S. (2015). Extreme Aridity Pushes Trees to Their Physical Limits. Plant Physiology, 168(3), 804-807.

Larter, M., Pfautsch, S., Domec, J. C., Trueba, S., Nagalingum, N., Delzon, S. (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus Callitris. New Phytologist, 215(1), 97-112.

Leigh, A., Sevanto, S., Close, J. D., Nicotra, A. B. (2017). The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? Plant, Cell & Environment, 40(2), 237-248.

Leitao, R. P., Zuanon, J., Villeger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mouillot, D. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences, 283(1828).

Lens, F., Picon-Cochard, C., Delmas, C. E., Signarbieux, C., Buttler, A., Cochard, H., Delzon, S. (2016). Herbaceous Angiosperms Are Not More Vulnerable to Drought-Induced Embolism Than Angiosperm Trees. Plant Physiol, 172(2), 661-667.

Levionnois, S. (2019). Diversité et variabilité de l'architecture vasculaire et hydraulique de la pousse feuillée chez des arbres de canopée d'une forêt tropicale humide. Thèse de doctorat. Guyane.

Levionnois, S., Ziegler, C., Jansen, S., Calvet, E., Coste, S., Stahl, C., Heuret, P. (2020a). Vulnerability and hydraulic segmentations at the stem-leaf transition: coordination across Neotropical trees. New Phytologist.

Levionnois, S., Jansen, S., Wandji, R. T., Beauchene, J., Ziegler, C., Coste, S., Heuret, P. (2020b). Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. New Phytologist.

Levionnois, S., Ziegler, C., Heuret, P., Jansen, S., Stahl, C., Calvet, E., Goret, J-Y., Bonal, D., Coste, S. (soumis). Is vulnerability segmentation at the leaf-stem transition a drought resistance mechanism? A theoretical test with a trait-based model for Neotropical canopy tree species. Soumis à Tree Physiology.

Lewis, S. L., Brando, P. M., Phillips, O. L., van der Heijden, G. M. F., Nepstad, D. (2011). The 2010 Amazon Drought. Science, 331, 554.

Li, S., Feifel, M., Karimi, Z., Schuldt, B., Choat, B., Jansen, S. (2016). Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. Tree Physiology, 36(2), 179-192.

Li, S., Lens, F., Espino, S., Karimi, Z., Klepsch, M., Schenk, H. J., Jansen, S. (2016). Intervessel Pit Membrane Thickness as a Key Determinant of Embolism Resistance in Angiosperm Xylem. IAWA Journal, 37(2), 152-171.

Li, W., Fu, R., Juarez, R. I. N., Fernandes, K. (2008). Observed change of the standardized precipitation index, its potential cause and implications to future climate change in the Amazon region. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 363(1498), 1767-1772.

Li, X., Blackman, C. J., Choat, B., Duursma, R. A., Rymer, P. D., Medlyn, B. E., Tissue, D. T. (2018a). Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. Plant, Cell & Environment, 41(3), 646-660.

Li, X., Blackman, C. J., Rymer, P. D., Quintans, D., Duursma, R. A., Choat, B., Tissue, D. T. (2018b). Xylem embolism measured retrospectively is linked to canopy dieback in natural populations of Eucalyptus piperita following drought. Tree Physiology, 38(8), 1193-1199.

Li, X., Blackman, C. J., Peters, J. M. R., Choat, B., Rymer, P. D., Medlyn, B. E., Oliveira, R. (2019). More than iso/anisohydry: Hydroscapes integrate plant water use and drought tolerance traits in 10 eucalypt species from contrasting climates. Functional Ecology, 33(6), 1035-1049.

Li, X., Delzon, S., Torres-Ruiz, J., Badel, E., Burlett, R., Cochard, H., Choat, B. (2020). Lack of vulnerability segmentation in four angiosperm tree species: evidence from direct X-ray microtomography observation. Annals of Forest Science, 77(2).

Lin, Y.-S., Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Prentice, I. C., Wang, H., Baig, S., .Wingate, L. (2015). Optimal stomatal behaviour around the world. Nature Climate Change, 5(5), 459-464.

Liu, H., Ye, Q., Gleason, S. M., He, P., Yin, D. (2020). Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: climatic seasonality matters. New Phytologist.

Lobo, A., Torres-Ruiz, J. M., Burlett, R., Lemaire, C., Parise, C., Francioni, C., Delzon, S. (2018). Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. Forest Ecology and Management, 424, 53-61.

Losso, A., Bar, A., Damon, B., Dullin, C., Ganthaler, A., Petruzzellis, F., Beikircher, B. (2019). Insights from in vivo micro-CT analysis: testing the hydraulic vulnerability segmentation in *Acer pseudoplatanus* and *Fagus sylvatica* seedlings. New Phytologist, 221(4), 1831-1842.

Loubry, D. (1994a). Déterminismes du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française. Thèse de doctorat, Paris 6.

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(12), 1843-1857.

Lovejoy, T. E., & Nobre, C. (2018). Amazon tipping point: American Association for the Advancement of Science.

Lu, Y., Alejandra Equiza, M., Deng, X., Tyree, M. T. (2010). Recovery of *Populus tremuloides* seedlings following severe drought causing total leaf mortality and extreme stem embolism. Physiologia Plantarum, 140(3), 246-257.

Machado, R., Loram-Lourenco, L., Farnese, F. S., Alves, R., de Sousa, L. F., Silva, F. G., Menezes-Silva, P. E. (2020). Where do leaf water leaks come from? Trade-offs underlying the variability in minimum conductance across tropical savanna species with contrasting growth strategies. New Phytologist.

Magel, E., Jay-Allemand, C., Ziegler, H. (1994). Formation of heartwood substances in the stemwood of *Robinia pseudoacacia* L. II. Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk. Trees, 8(4), 165-171.

Magritte, R. (1929). La trahison des images. *Oil on canvas painting*, 2.

Maherali, H., Pockman, W. T., Jackson, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. Ecology, 85(8), 2184-2199.

Malhi, Y., Phillips, O. L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Higuchi, N. (2002). An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). Journal of Vegetation Science, 13(3), 439-450.

Malhi, Y., Aragão, L. E., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., 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 of the United States of America, 106(49), 20610-20615.

Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., Zelazowski, P. (2014). Tropical forests in the Anthropocene. Annual Review of Environment and Resources, 39, 125-159.

Manzi, O. J. L., Bellifa, M., Ziegler, C., Mihle, L., Levionnois, S., Burban, B., Leroy, C., Coste, S., Stahl, C. (soumis). Drought stree recovery of hydraulic and photochemical traits in Neotroical tree saplings. Soumis à Tree Physiology.

Marechaux, I., Bartlett, M. K., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., Chave, J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. Functional Ecology, 29(10), 1268-1277.

Maréchaux, I., Bartlett, M. K., Gaucher, P., Sack, L., Chave, J. (2016). Causes of variation in leaf-level drought tolerance within an Amazonian forest. Journal of Plant Hydraulics, 3, e004.

Marechaux, I., Bartlett, M. K., Iribar, A., Sack, L., Chave, J. (2017). Stronger seasonal adjustment in leaf turgor loss point in lianas than trees in an Amazonian forest. Biology Letters, 13(1).

Maréchaux, I., & Chave, J. (2017). An individual-based forest model to jointly simulate carbon and tree diversity in Amazonia: description and applications. Ecological Monographs, 87(4), 632-664.

Marechaux, I., Bonal, D., Bartlett, M. K., Burban, B., Coste, S., Courtois, E. A., Chave, J. (2018). Dry-season decline in tree sapflux is correlated with leaf turgor loss point in a tropical rainforest. Functional Ecology, 32(10), 2285-2297.

Maréchaux, I., Saint-André, L., Bartlett, M. K., Sack, L., Chave, J., Mariotte, P. (2019). Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforest. Journal of Ecology, 108(3), 1030-1045.

Marengo, J. A., Nobre, C. A., Tomasella, J., Oyama, M. D., Sampaio de Oliveira, G., De Oliveira, R., Brown, I. F. (2008). The drought of Amazonia in 2005. Journal of Climate, 21(3), 495-516.

Marengo, J. A., Tomasella, J., Alves, L. M., Soares, W. R., Rodriguez, D. A. (2011). The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. Geophysical Research Letters, 38(12).

Markesteijn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. Journal of Ecology, 97(2), 311-325.

Markesteijn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., Bongers, F. (2011a). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. Plant, Cell & Environment, 34(1), 137-148.

Markesteijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., Sack, L. (2011b). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. New Phytologist, 191(2), 480-495.

Martin-StPaul, N., Longepierre, D., Huc, R., Delzon, S., Burlett, R., Joffre, R., Cochard, H. (2014). How reliable are methods to assess xylem vulnerability to cavitation? The issue of 'open vessel' artifact in oaks. Tree Physiology, 34(8), 894-905.

Martin-StPaul, N., Delzon, S., Cochard, H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. Ecology Letters, 20(11), 1437-1447.

Martinez-Vilalta, J., Cochard, H., Mencuccini, M., Sterck, F., Herrero, A., Korhonen, J. F., Zweifel, R. (2009). Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. New Phytologist, 184(2), 353-364.

Martinez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguade, D., Retana, J., Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. New Phytologist, 204(1), 105-115.

Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Lloret, F. (2016). Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. Ecological Monographs, 86(4), 495-516.

Martinez-Vilalta, J., & Garcia-Forner, N. (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. Plant, Cell & Environment, 40(6), 962-976.

Mayle, F. E., Burbridge, R., Killeen, T. J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. Science, 290(5500), 2291-2294.

Mayle, F. E., & Power, M. J. (2008). Impact of a drier Early–Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 363(1498), 1829-1838.

McAdam, S. A., Manzi, M., Ross, J. J., Brodribb, T. J., Gómez-Cadenas, A. (2016). Uprooting an abscisic acid paradigm: Shoots are the primary source. Plant Signaling & Behavior, 11(6), 652-659.

McAdam, S. A., & Brodribb, T. J. (2018). Mesophyll cells are the main site of abscisic acid biosynthesis in water-stressed leaves. Plant Physiology, 177(3), 911-917.

McAdam, S. A. M., & Cardoso, A. A. (2018). The recurrent evolution of extremely resistant xylem. Annals of Forest Science, 76(1).

McCulloh, K. A., & Meinzer, F. C. (2015). Further evidence that some plants can lose and regain hydraulic function daily. Tree Physiology, 35(7), 691-693.

McCulloh, K. A., Domec, J. C., Johnson, D. M., Smith, D. D., Meinzer, F. C. (2019). A dynamic yet vulnerable pipeline: Integration and coordination of hydraulic traits across whole plants. Plant, Cell & Environment, 42(10), 2789-2807.

McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Yepez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, 178(4), 719-739.

McDowell, N. G., & Sevanto, S. (2010). The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? New Phytologist, 186(2), 264-266.

McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. Plant Physiology, 155(3), 1051-1059.

McDowell, N. G., Beerling, D. J., Breshears, D. D., Fisher, R. A., Raffa, K. F., Stitt, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. Trends in Ecology and Evolution, 26(10), 523-532.

McDowell, N. G., & Allen, C. D. (2015). Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. Nature Climate Change, 5(7), 669-672.

McDowell, N., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K., Brando, P., Brienen, R., Chambers, J., Xu, X. (2018). Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. New Phytologist, 219(3), 851-869.

Medeiros, C. D., Scoffoni, C., John, G. P., Bartlett, M. K., Inman-Narahari, F., Ostertag, R., Violle, C. (2018). An extensive suite of functional traits distinguishes Hawaiian wet and dry forests and enables prediction of species vital rates. Functional Ecology, 33(4), 712-734.

Meinzer, F. C., James, S. A., Goldstein, G., Woodruff, D. (2003). Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. Plant, Cell & Environment, 26(7), 1147-1155.

Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Domec, J. C., Goldstein, G., Campanello, P. I., Gatti, M. G., Villalobos-Vega, R. (2008). Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. Oecologia, 156(1), 31-41.

Meinzer, F. C., Johnson, D. M., Lachenbruch, B., McCulloh, K. A., Woodruff, D. R. (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. Functional Ecology, 23(5), 922-930.

Meinzer, F. C., McCulloh, K. A., Lachenbruch, B., Woodruff, D. R., Johnson, D. M. (2010). The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. Oecologia, 164(2), 287-296.

Meinzer, F. C., & McCulloh, K. A. (2013). Xylem recovery from drought-induced embolism: where is the hydraulic point of no return? Tree Physiology, 33(4), 331-334.

Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., Smith, D. D., McCulloh, K. A., Howard, A. R., Magedman, A. L. (2016). Mapping 'hydroscapes' along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. Ecology Letters, 19(11), 1343-1352.

Meir, P., Mencuccini, M., Dewar, R. C. (2015a). Drought-related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. New Phytologist, 207(1), 28-33.

Meir, P., Wood, T. E., Galbraith, D. R., Brando, P. M., Da Costa, A. C. L., Rowland, L., Ferreira, L. V. (2015b). Threshold Responses to Soil Moisture Deficit by Trees and Soil in Tropical Rain Forests: Insights from Field Experiments. BioScience, 65(9), 882-892.

Melcher, P. J., Michele Holbrook, N., Burns, M. J., Zwieniecki, M. A., Cobb, A. R., Brodribb, T. J., Sack, L. (2012). Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. Methods in Ecology and Evolution, 3(4), 685-694.

Mencuccini, M., Minunno, F., Salmon, Y., Martinez-Vilalta, J., Holtta, T. (2015). Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. New Phytologist, 208(2), 396-409.

Merckx, V. S., Smets, E. F., Specht, C. D. (2013). Biogeography and conservation Mycoheterotrophy (pp. 103-156): Springer.

Metcalfe, D. B., Meir, P., Aragao, L. E., Lobo-do-Vale, R., Galbraith, D., Fisher, R. A., Williams, M. (2010). Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. New Phytologist, 187(3), 608-621.

Michaletz, S. T., Weiser, M. D., McDowell, N. G., Zhou, J., Kaspari, M., Helliker, B. R., Enquist, B. J. (2016). The energetic and carbon economic origins of leaf thermoregulation. Nature Plants, 2, 16129.

Millard, P., Sommerkorn, M., Grelet, G.-A. (2007). Environmental change and carbon limitation in trees: a biochemical, ecophysiological and ecosystem appraisal. New Phytologist, 175(1), 11-28.

Mitchell, P. J., O'Grady, A. P., Tissue, D. T., White, D. A., Ottenschlaeger, M. L., Pinkard, E. A. (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. New Phytologist, 197(3), 862-872.

Mitchell, P. J., O'Grady, A. P., Tissue, D. T., Worledge, D., Pinkard, E. A. (2014). Co-ordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. Tree Physiology, 34(5), 443-458.

Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. PLoS Biology, 11(5), e1001569.

Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., Gibon, Y. (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. Journal of Experimental Botany, 62(6), 1715-1729.

Munoz-Villers, L. E., Holwerda, F., Alvarado-Barrientos, M. S., Geissert, D. R., Dawson, T. E. (2018). Reduced dry season transpiration is coupled with shallow soil water use in tropical montane forest trees. Oecologia, 188(1), 303-317.

Nardini, A., Lo Gullo, M. A., Salleo, S. (2011). Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? Plant Science, 180(4), 604-611.

Nardini, A., Pedà, G., Rocca, N. L. (2012). Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. New Phytologist, 196(3), 788-798.

Nardini, A., Battistuzzo, M., Savi, T. (2013). Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. New Phytologist, 200(2), 322-329.

Nepstad, D. C., de Carvalho, C. R., Davidson, E. A., Jipp, P. H., Lefebvre, P. A., Negreiros, G. H., Vieira, S. (1994). The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature, 372(6507), 666-669.

Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., Cardinot, G. (2007). Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. Ecology, 88(9), 2259-2269.

Nolf, M., Creek, D., Duursma, R., Holtum, J., Mayr, S., Choat, B. (2015). Stem and leaf hydraulic properties are finely coordinated in three tropical rain forest tree species. Plant, Cell & Environment, 38(12), 2652-2661.

Norman, J., & Anderson, M. (2005). Soil–plant–atmosphere continuum, in Encyclopedia of Soils in the Environment

O'Brien, M. J., Leuzinger, S., Philipson, C. D., Tay, J., Hector, A. (2014). Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. Nature Climate Change, 4(8), 710-714.

O'Brien, M. J., Burslem, D. F., Caduff, A., Tay, J., Hector, A. (2015). Contrasting nonstructural carbohydrate dynamics of tropical tree seedlings under water deficit and variability. New Phytologist, 205(3), 1083-1094.

O'Brien, M. J., Engelbrecht, B. M. J., Joswig, J., Pereyra, G., Schuldt, B., Jansen, S., Firn, J. (2017). A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. Journal of Applied Ecology, 54(6), 1669-1686.

O'Brien, M. J., Ong, R., Reynolds, G. (2017). Intra-annual plasticity of growth mediates drought resilience over multiple years in tropical seedling communities. Global Change Biology, 23(10), 4235-4244.

O'Brien, M. J., Valtat, A., Abiven, S., Studer, M. S., Ong, R., Schmid, B. (2020). The role of soluble sugars during drought in tropical tree seedlings with contrasting tolerances. Journal of Plant Ecology.

Ogasa, M., Miki, N. H., Murakami, Y., Yoshikawa, K. (2013). Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. Tree Physiology, 33(4), 335-344.

Oliva Carrasco, L., Bucci, S. J., Di Francescantonio, D., Lezcano, O. A., Campanello, P. I., Scholz, F. G., Hao, G.-Y. (2015). Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. Tree Physiology, 35(4), 354-365.

Oliveira, R. S., Costa, F. R. C., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P. R., Almanza, Y., Poorter, L. (2019). Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. New Phytologist, 221(3), 1457-1465.

Olson, M. E., Soriano, D., Rosell, J. A., Anfodillo, T., Donoghue, M. J., Edwards, E. J., .Mendez-Alonzo, R. (2018). Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115(29), 7551-7556.

Oren, R., Sperry, J., Katul, G., Pataki, D., Ewers, B., Phillips, N., Schäfer, K. (1999). Survey and synthesis of intra-and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. Plant, Cell & Environment, 22(12), 1515-1526.

Ouédraogo, D.-Y., Mortier, F., Gourlet-Fleury, S., Freycon, V., Picard, N., Turnbull, M. (2013). Slow-growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa. Journal of Ecology, 101(6), 1459-1470.

Paine, C. T., Baraloto, C., Chave, J., Hérault, B. (2011). Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. Oikos, 120(5), 720-727.

Paine, C. T., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., Doucet, J. L. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. Journal of Ecology, 103(4), 978-989.

Palacio, S., Hoch, G., Sala, A., Körner, C., Millard, P. (2014). Does carbon storage limit tree growth? New Phytologist, 201(4), 1096-1100.

Pammenter, N. W., & Van der Willigen, C. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. Tree Physiology, 18(8-9), 589-593.

Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Canadell, J. G. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science, 333(6045), 988-993.

Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., Jackson, R. B. (2013). The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 44(1), 593-622.

Pereira, L., Bittencourt, P. R., Oliveira, R. S., Junior, M. B., Barros, F. V., Ribeiro, R. V., Mazzafera, P. (2016). Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism - new perspectives on methods in plant hydraulics. New Phytologost, 211(1), 357-370.

Pereira, L., Domingues-Junior, A. P., Jansen, S., Choat, B., Mazzafera, P. (2017). Is embolism resistance in plant xylem associated with quantity and characteristics of lignin? Trees, 32(2), 349-358.

Phillips, O. L., Aragao, L., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Torres-Lezama, A. (2009). Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. Science, 323(5919), 1344-1347.

Phillips, O. L., van der Heijden, G., Lewis, S. L., Lopez-Gonzalez, G., Aragao, L. E., Lloyd, J., Vilanova, E. (2010). Drought-mortality relationships for tropical forests. New Phytologist, 187(3), 631-646.

Pillet, M., Joetzjer, E., Belmin, C., Chave, J., Ciais, P., Dourdain, A., Zhou, S. (2018). Disentangling competitive vs. climatic drivers of tropical forest mortality. Journal of Ecology, 106(3), 1165-1179.

Pittermann, J., Stuart, S. A., Dawson, T. E., Moreau, A. (2012). Cenozoic climate change shaped the evolutionary ecophysiology of the Cupressaceae conifers. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109(24), 9647-9652.

Pivovaroff, A. L., Sack, L., Santiago, L. S. (2014). Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. New Phytologist, 203(3), 842-850.

Pivovaroff, A. L., Pasquini, S. C., De Guzman, M. E., Alstad, K. P., Stemke, J. S., Santiago, L. S., Field, K. (2016). Multiple strategies for drought survival among woody plant species. Functional Ecology, 30(4), 517-526.

Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Functional Ecology, 396-410.

Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. Biotropica, 40(3), 321-331.

Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I. J., Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytologist, 182(3), 565-588.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcon, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Pena-Claros, M., 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.

Porporato, A., Laio, F., Ridolfi, L., Rodriguez-Iturbe, I. (2001). Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress: III. Vegetation water stress. Advances in Water Resources, 24(7), 725-744.

Powell, T. L., Wheeler, J. K., de Oliveira, A. A. R., da Costa, A. C. L., Saleska, S. R., Meir, P., Moorcroft, P. R. (2017). Differences in xylem and leaf hydraulic traits explain differences in drought tolerance among mature Amazon rainforest trees. Global Change Biology, 23(10), 4280-4293.

Powers, J. S., Vargas G, G., Brodribb, T. J., Schwartz, N. B., Pérez-Aviles, D., Smith-Martin, C. M., Calderón-Morales, E. (2020). A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. Global Change Biology, 26(5), 3122-3133.

Pritzkow, C., Williamson, V., Szota, C., Trouvé, R., Arndt, S. K. (2020). Phenotypic plasticity and genetic adaptation of functional traits influences intra-specific variation in hydraulic efficiency and safety. Tree Physiology, 40(2), 215-229.

R Team (2019). Core R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.5. 3. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*.

Ratzmann, G., Meinzer, F. C., Tietjen, B. (2019). Iso/Anisohydry: Still a Useful Concept. Trends in Plant Science, 24(3), 191-194.

Reich, P. B., & Cornelissen, H. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 102(2), 275-301.

Rodríguez-Calcerrada, J., Li, M., López, R., Cano, F. J., Oleksyn, J., Atkin, O. K., Gil, L. (2017). Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of

nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. New Phytologist, 213(2), 597-610.

Rodriguez-Dominguez, C. M., Buckley, T. N., Egea, G., de Cires, A., Hernandez-Santana, V., Martorell, S., Diaz-Espejo, A. (2016). Most stomatal closure in woody species under moderate drought can be explained by stomatal responses to leaf turgor. Plant, Cell & Environment, 39(9), 2014-2026.

Rodriguez-Dominguez, C. M., Carins Murphy, M. R., Lucani, C., Brodribb, T. J. (2018). Mapping xylem failure in disparate organs of whole plants reveals extreme resistance in olive roots. New Phytologist, 218(3), 1025-1035.

Rowland, L., Da Costa, A. C. L., Galbraith, D. R., Oliveira, R. S., Binks, O. J., Oliveira, A. A. R., Meir, P. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. Nature, 528, 119-122.

Ryan, M. G. (2015). Tree mortality: Large trees losing out to drought. Nature Plants, 1(10).

Sack, L., & Holbrook, N. M. (2006). Leaf hydraulics. Annu. Rev. Plant Biol., 57, 361-381.

Sack, L., & Scoffoni, C. (2011). Minimum epidermal conductance (g_{min}, aka cuticular conductance). PrometheusWiki, Permanent link:/tiki-pagehistory. php.

Sack, L., & Scoffoni, C. (2012). Measurement of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance and their responses to irradiance and dehydration using the Evaporative Flux Method (EFM). J Vis Exp(70).

Sakschewski, B., Von Bloh, W., Boit, A., Poorter, L., Peña-Claros, M., Heinke, J., Thonicke, K. (2016). Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. Nature Climate Change, 6(11), 1032-1036.

Sala, A. (2009). Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106 (26) E68.

Sala, A., Piper, F., Hoch, G. (2010). Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. New Phytologist, 186(2), 274-281.

Salati, E., Dall'Olio, A., Matsui, E., Gat, J. R. (1979). Recycling of water in the Amazon basin: an isotopic study. Water Resources Research, 15(5), 1250-1258.

Saleska, S. R., Wu, J., Guan, K., Araujo, A. C., Huete, A., Nobre, A. D.,Restrepo-Coupe, N. (2016). Dry-season greening of Amazon forests. Nature, 531(7594), E4-E5.

Sanchez-Martinez, P., Martinez-Vilalta, J., Dexter, K. G., Segovia, R. A., Mencuccini, M. (2020). Adaptation and coordinated evolution of plant hydraulic traits. Ecology Letters.

Santiago, L. S., Bonal, D., De Guzman, M. E., Avila-Lovera, E. (2016). Drought Survival Strategies of Tropical Trees. In G. Goldstein & L. S. Santiago (Eds.), Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment (Vol. 6, pp. 243-258).

Santiago, L. S., De Guzman, M. E., Baraloto, C., Vogenberg, J. E., Brodie, M., Herault, B., Bonal, D. (2018). Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. New Phytologist, 218(3), 1015-1024.

Santos, V., Ferreira, M. J., Rodrigues, J., Garcia, M. N., Ceron, J. V. B., Nelson, B. W., Saleska, S. R. (2018). Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Nino drought in a Central Amazon forest. Global Change Biology, 24(9), 4266-4279.

Schenk, H. J., Espino, S., Romo, D. M., Nima, N., Do, A. Y., Michaud, J. M., Steppe, K. (2017). Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory. Plant Physiology, 173(2), 1177-1196.

Schenk, H. J., Jansen, S., Hölttä, T. (2020). Positive pressure in xylem and its role in hydraulic function. New Phytologist.

Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C. D., Drucker, D. P., Costa, F. R. C., Nogueira, A., Magnusson, W. E. (2013). Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. Plant Ecology & Diversity, 7(1-2), 241-253.

Schlesinger, W. H., & Jasechko, S. (2014). Transpiration in the global water cycle. Agricultural and Forest Meteorology, 189, 115-117.

Schmitt, S., Hérault, B., Ducouret, É., Baranger, A., Tysklind, N., Heuertz, M., Derroire, G. (2020). Topography consistently drives intra-and inter-specific leaf trait variation within tree species complexes in a Neotropical forest. Oikos.

Schneider, T., Bischoff, T., Haug, G. H. (2014). Migrations and dynamics of the intertropical convergence zone. Nature, 513(7516), 45-53.

Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C. R., Townes, S. V., John, G. P., Bartlett, M. K., Sack, L. (2017a). Outside-Xylem Vulnerability, Not Xylem Embolism, Controls Leaf Hydraulic Decline during Dehydration. Plant Physiology, 173(2), 1197-1210.

Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C. R., Townes, S. V., John, G. P., Cochard, H., Sack, L. (2017b). Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. New Phytologist, 213(3), 1076-1092.

Scoffoni, C., Sack, L., Ort, D. (2017). The causes and consequences of leaf hydraulic decline with dehydration. Journal of Experimental Botany, 68(16), 4479-4496.

Sergent, A. S., Varela, S. A., Barigah, T. S., Badel, E., Cochard, H., Dalla-Salda, G., Martin-StPaul, N. K. (2020). A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees. Forest Ecology and Management, 468, 118175.

Sevanto, S., McDowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R., Pockman, W. T. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. Plant, Cell & Environment, 37(1), 153-161.

Sevanto, S. (2014). Phloem transport and drought. Journal of Experimental Botany, 65(7), 1751-1759.

Sevanto, S. (2018). Drought impacts on phloem transport. Current Opinion in Plant Biology, 43, 76-81.

Silvatech, INRAE (2018) Structural and functional analysis of tree and wood Facility, doi: 10.15454/1.5572400113627854E12) des UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF and 4370 EA LERMAB du centre de recherche INRAE Grand-Est Nancy, de l'Université de Lorraine et d'AgroParisTech.

Silvertown, J., Araya, Y., Gowing, D. (2015). Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. Journal of Ecology, 103(1), 93-108.

Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M., Molina, R. (1997). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. Nature, 388(6642), 579-582.

Skelton, R. P., Brodribb, T. J., McAdam, S. A. M., Mitchell, P. J. (2017a). Gas exchange recovery following natural drought is rapid unless limited by loss of leaf hydraulic conductance: evidence from an evergreen woodland. New Phytologist, 215(4), 1399-1412.

Skelton, R. P., Brodribb, T. J., Choat, B. (2017b). Casting light on xylem vulnerability in an herbaceous species reveals a lack of segmentation. New Phytologist, 214(2), 561-569.

Skelton, R. P., Dawson, T. E., Thompson, S. E., Shen, Y., Weitz, A. P., Ackerly, D. (2018). Low Vulnerability to Xylem Embolism in Leaves and Stems of North American Oaks. Plant Physiology, 177(3), 1066-1077.

Slot, M., & Winter, K. (2017). In situ temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of two Panamanian lowland tropical forests with contrasting rainfall regimes. New Phytologist, 214(3), 1103-1117.

Smith-Martin, C. M., Skelton, R. P., Johnson, K. M., Lucani, C., Brodribb, T. J., Sala, A. (2020). Lack of vulnerability segmentation among woody species in a diverse dry sclerophyll woodland community. Functional Ecology, 34(4), 777-787.

Sorek, Y., Grinshtein, S., Netzer, Y., Shtein, I., Jansen, S., Hochberg, U. (2020). An increase in xylem embolism resistance of grapevine leaves during the growing season is coordinated with stomatal regulation, turgor loss point, and intervessel pit membranes. New Phytologist.

Sperry, J. S., Christman, M. A., Torres-Ruiz, J. M., Taneda, H., Smith, D. D. (2012). Vulnerability curves by centrifugation: is there an open vessel artefact, and are 'r' shaped curves necessarily invalid? Plant, Cell & Environment, 35(3), 601-610.

Sperry, J. S., Wang, Y., Wolfe, B. T., Mackay, D. S., Anderegg, W. R., McDowell, N. G., Pockman, W. T. (2016). Pragmatic hydraulic theory predicts stomatal responses to climatic water deficits. New Phytologist, 212(3), 577-589.

Sperry, J. S., Venturas, M. D., Anderegg, W. R. L., Mencuccini, M., Mackay, D. S., Wang, Y., Love, D. M. (2017). Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. Plant, Cell & Environment, 40(6), 816-830.

Stahl, C., Burban, B., Wagner, F., Goret, J.-Y., Bompy, F., Bonal, D. (2013a). Influence of seasonal variations in soil water availability on gas exchange of tropical canopy trees. Biotropica, 45(2), 155-164.

Stahl, C., Herault, B., Rossi, V., Burban, B., Brechet, C., Bonal, D. (2013b). Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: does tree dimension matter? Oecologia, 173(4), 1191-1201.

Steffen, W., Crutzen, P. J., McNeill, J. R. (2007). The Anthropocene: are humans now overwhelming the great forces of nature. AMBIO: A Journal of the Human Environment, 36(8), 614-621.

Stojnic, S., Suchocka, M., Benito-Garzon, M., Torres-Ruiz, J. M., Cochard, H., Bolte, A., Delzon, S. (2018). Variation in xylem vulnerability to embolism in European beech from geographically marginal populations. Tree Physiology, 38(2), 173-185.

Strakhov, N. M. (1967). Principles of lithogenesis: Springer.

Sullivan, M. J., Lewis, S. L., Affum-Baffoe, K., Castilho, C., Costa, F., Sanchez, A. C., Monteagudo-Mendoza, A. (2020). Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. Science, 368(6493), 869-874.

Svensk, M., Coste, S., Gerard, B., Gril, E., Julien, F., Maillard, P., Leroy, C. (2020). Drought effects on resource partition and conservation among leaf ontogenetic stages in epiphytic tank bromeliads. Physiologia Plantarum, 170(4), 488-507.

Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). Photosynthesis: physiological and ecological considerations. Plant Physiology, 9, 172-174.

Tobin, M. F., Pratt, R. B., Jacobsen, A. L., De Guzman, M. E. (2013). Xylem vulnerability to cavitation can be accurately characterised in species with long vessels using a centrifuge method. Plant Biology, 15(3), 496-504.

Tomasella, M., Beikircher, B., Haberle, K. H., Hesse, B., Kallenbach, C., Matyssek, R., Mayr, S. (2018). Acclimation of branch and leaf hydraulics in adult Fagus sylvatica and Picea abies in a forest through-fall exclusion experiment. Tree Physiology, 38(2), 198-211.

Tomasella, M., Petrussa, E., Petruzzellis, F., Nardini, A., Casolo, V. (2020). The Possible Role of Non-Structural Carbohydrates in the Regulation of Tree Hydraulics. International Journal of Molecular Sciences, 21(1).

Torres-Ruiz, J. M., Cochard, H., Mayr, S., Beikircher, B., Diaz-Espejo, A., Rodriguez-Dominguez, C. M., Enrique Fernandez, J. (2014). Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: further evidence of an open-vessel artifact associated with centrifuge and air-injection techniques. Physiologia Plantarum, 152(3), 465-474.

Torres-Ruiz, J. M., Jansen, S., Choat, B., McElrone, A. J., Cochard, H., Brodribb, T. J., Delzon, S. (2015). Direct x-ray microtomography observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. Plant Physiology, 167(1), 40-43.

Torres-Ruiz, J., M, Cochard, H., Delzon, S. (2016). Why do trees take more risks in the Amazon? Journal of Plant Hydraulics, 3, e005.

Torres-Ruiz, J. M., Cochard, H., Choat, B., Jansen, S., Lopez, R., Tomaskova, I., Delzon, S. (2017). Xylem resistance to embolism: presenting a simple diagnostic test for the open vessel artefact. New Phytologist, 215(1), 489-499.

Trifilo, P., Nardini, A., Lo Gullo, M. A., Barbera, P. M., Savi, T., Raimondo, F. (2015). Diurnal changes in embolism rate in nine dry forest trees: relationships with species-specific xylem vulnerability, hydraulic strategy and wood traits. Tree Physiology, 35(7), 694-705.

Trueba, S., Pouteau, R., Lens, F., Feild, T. S., Isnard, S., Olson, M. E., Delzon, S. (2017). Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. Plant, Cell & Environment, 40(2), 277-289.

Trueba, S., Pan, R., Scoffoni, C., John, G. P., Davis, S. D., Sack, L. (2019). Thresholds for leaf damage due to dehydration: declines of hydraulic function, stomatal conductance and cellular integrity precede those for photochemistry. New Phytologist, 223(1), 134-149.

Trugman, A. T., Detto, M., Bartlett, M. K., Medvigy, D., Anderegg, W. R. L., Schwalm, C., Pacala, S. W. (2018). Tree carbon allocation explains forest drought-kill and recovery patterns. Ecology Letters, 21(10), 1552-1560.

Tyree, M., & Jarvis, P. (1982). Water in tissues and cells. Physiological plant ecology II (pp. 35-77): Springer.

Tyree, M. T., & Sperry, J. S. (1988). Do Woody Plants Operate Near the Point of Catastrophic Xylem Dysfunction Caused by Dynamic Water Stress? Answers from a Model, 88(3), 574-580.

Tyree, M. T., & Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annual Review of Plant Biology, 40(1), 19-36.

Tyree, M. T., & Ewers, F. W. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytologist, 119(3), 345-360.

Tyree, M. T. (1997). The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. Journal of Experimental Botany, 48(10), 1753-1765.

Tyree, M. T., Salleo, S., Nardini, A., Gullo, M. A. L., Mosca, R. (1999). Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? Plant Physiology, 120(1), 11-22.

Tyree, M. T., Vargas, G., Engelbrecht, B. M., Kursar, T. A. (2002). Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. Journal of Experimental Botany, 53(378), 2239-2247.

Tyree, M. T., Engelbrecht, B. M., Vargas, G., Kursar, T. A. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in panama. Relationship to a field assessment of drought performance. Plant Physiology, 132(3), 1439-1447.

Tyree, M. T., & Zimmermann, M. H. (2002). Xylem structure and the ascent of sap. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

Urli, M., Porte, A. J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. Tree Physiology, 33(7), 672-683.

Väänänen, P. J., Osem, Y., Cohen, S., Grünzweig, J. M. (2020). Differential drought resistance strategies of co-existing woodland species enduring the long rainless Eastern Mediterranean summer. Tree Physiology, 40(3), 305-320.

Vaieretti, M. V., Díaz, S., Vile, D., Garnier, E. (2007). Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. Annals of botany, 99(5), 955-958.

Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 39(1), 237-257.

Van den Honert, T. (1948). Water transport in plants as a catenary process. Discussions of the Faraday Society, 3, 146-153.

van der Sande, M. T., Poorter, L., Schnitzer, S. A., Engelbrecht, B. M. J., Markesteijn, L. (2019). The hydraulic efficiency–safety trade-off differs between lianas and trees. Ecology, 100(5), e02666.

Vårhammar, A., Wallin, G., McLean, C. M., Dusenge, M. E., Medlyn, B. E., Hasper, T. B., Uddling, J. (2015). Photosynthetic temperature responses of tree species in Rwanda: evidence of pronounced negative effects of high temperature in montane rainforest climax species. New Phytologist, 206(3), 1000-1012.

Veenendaal, E. M., Swaine, M. D., Lecha, R. T., Walsh, M. F., Abebrese, I. K., Owusu-Afriyie, K. (1996). Responses of West African Forest Tree Seedlings to Irradiance and Soil Fertility. Functional Ecology, 10(4), 501.

Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K., Hodgson, J. G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. New Phytologist, 154(1), 147-157.

Venturas, M. D., Mackinnon, E. D., Jacobsen, A. L., Pratt, R. B. (2015). Excising stem samples underwater at native tension does not induce xylem cavitation. Plant, Cell & Environment, 38(6), 1060-1068.

Venturas, M. D., Sperry, J. S., Hacke, U. G. (2017). Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. Journal of Integrative Plant Biology, 59(6), 356-389.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5), 882-892.

Volaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. Global Change Biology, 24(7), 2929-2938.

Volaire, F., Gleason, S. M., Delzon, S. (2020). What do you mean “functional” in ecology? Patterns versus processes. Ecology and Evolution.

Wagner, F., Rossi, V., Stahl, C., Bonal, D., Herault, B. (2012). Water availability is the main climate driver of neotropical tree growth. PLoS One, 7(4), e34074.

Wagner, F., Rossi, V., Aubry-Kientz, M., Bonal, D., Dalitz, H., Gliniars, R., Herault, B. (2014). Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. PLoS One, 9(3), e92337.

Wagner, F. H., Hérault, B., Bonal, D., Stahl, C., Anderson, L. O., Baker, T. R., Cesar Botosso, P. (2016). Climate seasonality limits leaf carbon assimilation and wood productivity in tropical forests. Biogeosciences, 13(8), 2537-2562.

Walter, A., Christ, M. M., Barron-gafford, G. A., Grieve, K. A., Murthy, R., Rascher, U. (2005). The effect of elevated CO2 on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of Populus deltoides. Global Change Biology, 11(8), 1207-1219.

Warren, J. M., Brooks, J. R., Meinzer, F. C., Eberhart, J. L. (2008). Hydraulic redistribution of water from Pinus ponderosa trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway. New Phytologist, 178(2), 382-394.

Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., Taskinen, S. (2012). smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. Methods in Ecology and Evolution, 3(2), 257-259.

Weber, R., Schwendener, A., Schmid, S., Lambert, S., Wiley, E., Landhausser, S. M., Hoch, G. (2018). Living on next to nothing: tree seedlings can survive weeks with very low carbohydrate concentrations. New Phytologist, 218(1), 107-118.

Wheeler, J. K., Huggett, B. A., Tofte, A. N., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M. (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. Plant, Cell & Environment, 36(11), 1938-1949.

Whitehead, D., Edwards, W. R. N., Jarvis, P. G. (1984). Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. Canadian journal of forest research, 14(6), 940-947.

Wiley, E., Casper, B. B., Helliker, B. R., Bonser, S. (2017). Recovery following defoliation involves shifts in allocation that favour storage and reproduction over radial growth in black oak. Journal of Ecology, 105(2), 412-424.

Williams, L., & Araujo, F. (2002). Correlations among predawn leaf, midday leaf, and midday stem water potential and their correlations with other measures of soil and plant water status in Vitis vinifera. Journal of the American Society for Horticultural Science, 127(3), 448-454.

Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity...Correctly. American Journal of Botany, 97(3), 519-524.

Wolf, A., Anderegg, W. R., Pacala, S. W. (2016). Optimal stomatal behavior with competition for water and risk of hydraulic impairment. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113(46), E7222-E7230.

Wolfe, B. T., Sperry, J. S., Kursar, T. A. (2016). Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. New Phytologist, 212(4), 1007-1018.

Wolfe, B. T. (2020). Bark water vapour conductance is associated with drought performance in tropical trees. Biology Letters, 16(8), 20200263.

Woodruff, D., Bond, B., Meinzer, F. (2004). Does turgor limit growth in tall trees? Plant, Cell & Environment, 27(2), 229-236.

Worbes, M., & Junk, W. J. (1999). How old are tropical trees? The persistence of a myth. IAWA Journal, 20(3), 255-260.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Diemer, M. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428(6985), 821-827.

Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Díaz, S., Law, E. A. (2017). Global climatic drivers of leaf size. Science, 357(6354), 917-921.

Wu, J., Serbin, S. P., Ely, K. S., Wolfe, B. T., Dickman, L. T., Grossiord, C., Rogers, A. (2020). The response of stomatal conductance to seasonal drought in tropical forests. Global Change Biology, 26(2), 823-839.

Wurth, M. K., Pelaez-Riedl, S., Wright, S. J., Korner, C. (2005). Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. Oecologia, 143(1), 11-24.

Zhang, Y., Lamarque, L. J., Torres-Ruiz, J. M., Schuldt, B., Karimi, Z., Li, S., Jansen, S. (2018). Testing the plant pneumatic method to estimate xylem embolism resistance in stems of temperate trees. Tree Physiology, 38(7), 1016-1025.

Zhu, S.-D., Liu, H., Xu, Q.-Y., Cao, K.-F., Ye, Q., Poorter, L. (2016). Are leaves more vulnerable to cavitation than branches? Functional Ecology, 30(11), 1740-1744.

Zhu, S. D., Chen, Y. J., Ye, Q., He, P. C., Liu, H., Li, R. H., Cao, K. F. (2018). Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. Tree Physiology, 38(5), 658-663.

Ziegler, C., Coste, S., Stahl, C., Delzon, S., Levionnois, S., Cazal, J., Bonal, D. (2019). Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought. Annals of Forest Science, 76(4).

Zimmermann, M. H. (1983). Xylem structure and the ascent of sap. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

Zwieniecki, M. A., & Holbrook, N. M. (2009). Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. Trends in Plant Science, 14(10), 530-534.

ANNEXE

Levionnois *et al.* 2020

New Phytologist

Research

Vulnerability and hydraulic segmentations at the stem–leaf transition: coordination across Neotropical trees

Sébastien Levionnois[1,2], Camille Ziegler[1,3], Steven Jansen[4], Emma Calvet[1], Sabrina Coste[1], Clément Stahl[1], Camille Salmon[2], Sylvain Delzon[5], Charlotte Guichard[1] and Patrick Heuret[1,2]

[1]UMR EcoFoG, AgroParisTech, CIRAD, CNRS, INRAE, Université des Antilles, Université de Guyane, Kourou 97310, France; [2]AMAP, Univ Montpellier, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Montpellier 34000, France; [3]UMR SILVA, INRAE, Université de Lorraine, Nancy 54000, France; [4]Institute of Systematic Botany and Ecology, Ulm University, Ulm D-89081, Germany; [5]Univ. Bordeaux, INRAE, BIOGECO, Pessac F-33615, France

Authors for correspondence:
Sébastien Levionnois
Tel: +33 760 26 73 83
Email: sebastien.levionnois.pro@gmail.com

Patrick Heuret
Tel: +33 467 61 55 14
Email: patrick.heuret@inrae.fr

Received: *5 March 2020*
Accepted: *18 May 2020*

New Phytologist (2020)
doi: 10.1111/nph.16723

Key words: drought-induced embolism resistance, hydraulic segmentation, leaf-specific conductivity, stem–leaf transition, tropical trees, vulnerability segmentation.

Summary

- Hydraulic segmentation at the stem–leaf transition predicts higher hydraulic resistance in leaves than in stems. Vulnerability segmentation, however, predicts lower embolism resistance in leaves. Both mechanisms should theoretically favour runaway embolism in leaves to preserve expensive organs such as stems, and should be tested for any potential coordination.
- We investigated the theoretical leaf-specific conductivity based on an anatomical approach to quantify the degree of hydraulic segmentation across 21 tropical rainforest tree species. Xylem resistance to embolism in stems (flow-centrifugation technique) and leaves (optical visualization method) was quantified to assess vulnerability segmentation.
- We found a pervasive hydraulic segmentation across species, but with a strong variability in the degree of segmentation. Despite a clear continuum in the degree of vulnerability segmentation, eight species showed a positive vulnerability segmentation (leaves less resistant to embolism than stems), whereas the remaining species studied exhibited a negative or no vulnerability segmentation.
- The degree of vulnerability segmentation was positively related to the degree of hydraulic segmentation, such that segmented species promote both mechanisms to hydraulically decouple leaf xylem from stem xylem. To what extent hydraulic and vulnerability segmentation determine drought resistance requires further integration of the leaf–stem transition at the whole-plant level, including both xylem and outer xylem tissue.

Introduction

Global climate change leads to increasing frequency of extreme drought events in tropical rainforests (Duffy *et al.*, 2015; Hilker *et al.*, 2014; Gloor *et al.*, 2015). Tropical rainforests host the highest biodiversity world-wide and play a disproportionate role in terrestrial ecosystem functions, such as hydrological (Mu *et al.*, 2011; Schlesinger & Jasechko, 2014) and carbon (C) cycles (Bonan, 2008; Pan *et al.*, 2011). Extreme drought events endanger these ecosystem functions, particularly by inducing tree mortality (Phillips *et al.*, 2009; Allen *et al.*, 2010; Zuleta *et al.*, 2017; Aleixo *et al.*, 2019), leading to large release of stored C and altering species and functional community composition (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Therefore, drought-induced tree mortality requires a better understanding of tree drought resistance in order to predict future biodiversity and global C dynamics. However, understanding drought-induced tree mortality and drought resistance requires the identification of physiological thresholds and plant traits associated with drought resistance (Choat *et al.*, 2018; McDowell *et al.*, 2018).

According to the cohesion–tension theory (Dixon & Joly, 1895; Dixon, 1914), water is transported under tension through the plant, from the soil to the atmosphere. The evaporation of water at the air–liquid interface close to stomata creates a driving force for water movements from roots to leaves. The water transport system of plants is not impermeable to gas, and gas bubbles can be formed in xylem sap within conduits, which is more likely to occur under drought stress. Embolism within conduits impedes water flow, such that the accumulation of embolism leads to the loss of hydraulic conductivity, the loss of transpiration, and finally dehydration (Brodribb & Cochard, 2009; Urli *et al.*, 2013; Blackman *et al.*, 2019a). Therefore, there is a selective pressure on plants to be embolism resistant, which is affected by environmental water availability (McAdam & Cardoso, 2018).

Plant drought resistance is usually defined as the dehydration time between the onset of water stress with stomatal closure and various stages of tissue dehydration, and eventually mortality (Blackman *et al.*, 2016; Volaire, 2018). According to this definition, drought resistance involves various mechanisms that delay

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

the critical occurrence of embolism in xylem conduits. The leaf 'safety-valve' mechanism, as first proposed by Zimmermann (1983), predicts that drought-induced embolism events should be confined to disposable organs, such as leaves, in favour of more expensive and perennial organs, such as branches and trunk. Then, embolism formation and complete dehydration of leaves should limit the upstream water demand and would decrease the effective evaporative crown surface area (Blackman *et al.*, 2019b), at the cost of C assimilation. Two hypotheses have been proposed to highlight this safety-valve mechanism: the hydraulic segmentation hypothesis and the vulnerability segmentation hypothesis.

First, based on Zimmermann (1983), the hydraulic segmentation hypothesis predicts a 'hydraulic constriction' at the stem–leaf junction, which drives the leaves to be more hydraulically resistant (or less conductive). This differentiation of hydraulic resistance should drive a larger, steeper water potential gradient at the stem–leaf transition than along the stem for instance (Zimmermann, 1978, 1983). Even if embolism resistance is similar in leaf and stem xylem, maintaining lower water potentials in leaves should result in xylem embolism in the leaf veins prior to stem xylem. Hydraulic segmentation patterns have been repeatedly demonstrated, mainly in the 1980s and 1990s, based on leaf-specific conductivity measurements (hydraulic conductivity of an organ divided by the supplied leaf area; kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}) and on comparison between leaves and stems (Zimmermann, 1978; Tyree *et al.*, 1991; Tyree & Alexander, 1993; Joyce & Steiner, 1995; Nardini & Pitt, 1999; Cruiziat *et al.*, 2002; Eisner *et al.*, 2002; however, see Pivovaroff *et al.*, 2014). However, there is no clear demonstration of a link between hydraulic segmentation, the appearance of embolism within leaves, and the time to dehydration.

Second, the vulnerability segmentation hypothesis (Tyree & Ewers, 1991; Tyree & Zimmermann, 2002) predicts leaves to be less resistant than stems to the drought-induced loss of conductance. Though the loss of conductance in stems is only driven by xylem embolism, the loss of conductance in leaves could be driven by xylem embolism and/or the loss of functionality of the outside-xylem compartment (Scoffoni *et al.*, 2017a). With the development of new methods for measuring xylem resistance to embolism in stems and leaves, and the loss of leaf conductance, the vulnerability segmentation hypothesis has gained renewed interest since the 2000s. Positive segmentation (leaf less resistant to the loss of conductance than stem) has been shown frequently (Hao *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2009; Johnson *et al.*, 2011, 2016; Bucci *et al.*, 2012; Nolf *et al.*, 2015; Charrier *et al.*, 2016; Hochberg *et al.*, 2016; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018; Skelton *et al.*, 2018; Losso *et al.*, 2019). However, there are also records of negative segmentation (leaf more resistant to the loss of conductance than stem; Klepsch *et al.*, 2018), or the absence of segmentation (leaf and stem equally resistant to the loss of conductance; Chen *et al.*, 2009; Nolf *et al.*, 2015; Skelton *et al.*, 2017, 2018; Klepsch *et al.*, 2018; Losso *et al.*, 2019). A recent meta-analysis suggests that the degree of vulnerability segmentation is correlated with biome aridity (Zhu *et al.*, 2016), with a larger positive segmentation degree found in dry regions. Therefore, a lack of vulnerability segmentation has been suggested for tropical rainforest trees (Zhu *et al.*, 2016), but this suggestion requires more evidence. Moreover, more data on embolism resistance of leaves and stems are desirable, since we do not know how segmentation might be linked with leaf longevity or leaf phenology (i.e. winter and drought deciduousness, evergreen, marcescent).

Most studies investigating the vulnerability segmentation hypothesis were based on measurements of the whole leaf conductance, integrating both the xylem pathway and the outside-xylem pathway (Hao *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2009, 2010; Johnson *et al.*, 2011, 2016; Bucci *et al.*, 2012; Nolf *et al.*, 2015; Scoffoni *et al.*, 2017b), whereas water transport in the stem relies on xylem only. But owing to long-standing methodological concerns, differences between leaf and stem xylem in embolism resistance have only recently been investigated (Charrier *et al.*, 2016; Hochberg *et al.*, 2016; Skelton *et al.*, 2017, 2018; Klepsch *et al.*, 2018; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018), and not yet on a broad set of species.

Here, we combine anatomical and physiological measurements to test for hydraulic and vulnerability segmentation at the stem–leaf transition and the potential coordination between both types of segmentation. We studied trees from the Amazon rainforest spanning a wide taxonomic range of species, phylogenetic diversity (magnoliids, rosids, asterids), and functional diversity. For 21 species and 53 trees, we measured xylem embolism resistance in both leaf veins and stem wood to test the vulnerability segmentation hypothesis. Verifying the hydraulic segmentation hypothesis was based on theoretical conductivity measurements. We specifically addressed the following two questions:

First, do tropical rainforest trees exhibit hydraulic and/or vulnerability segmentation at the stem–leaf transition? We hypothesize that there is a continuum of hydraulic and vulnerability segmentations across species.

re hydraulic and vulnerability segmentation correlated across species? Indeed, even if hydraulic and vulnerability segmentation should theoretically lead to the same effect—that is, a safety-valve pattern—these two types of segmentation have not been studied together on a broad set of species.

Regarding the possible coordination of both types of segmentation, we can posit three hypotheses. First, we can hypothesize that the different types of segmentation negatively trade off with each other if they are both associated with costs and benefits;, that is, the combination of both segmentation types in a pronounced way may not be compatible by severely impeding water flow, gas exchange, and C assimilation. Second, we can hypothesize that the safety-valve pattern is always under strong selection, which leads to a positive coordination between hydraulic and vulnerability segmentation to maximize the safety-valve effect. Third, an independence of the type of segmentation could be hypothesized for two reasons: first, depending on the phylogenetic position and the various levels of canalization (i.e. a strong genetic control limiting phenotypic variability; Waddington, 1942) among anatomical traits, hydraulic segmentation could be easily selected and achieved rather than the vulnerability segmentation, or

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

inversely; second, the hydraulic segmentation could not be a proper way to achieve a safety-valve pattern.

Materials and Methods

Study site and species

The experiment was conducted in French Guiana, at the Paracou experimental station (https://paracou.cirad.fr/; 5°16′26″N, 52°55′26″W), in a lowland tropical rainforest (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004). The warm and wet tropical climate of French Guiana is highly seasonal due to the north–south movement of the intertropical convergence zone. Average annual rainfall (2004–2014) at the study site was 3102 ± 70 mm, and the average annual air temperature was 25.7 ± 0.1°C (Aguilos *et al.*, 2019). There is a long dry season, lasting from mdi-August to mid-November, during which rainfall is < 100 mm month^{-1}.

Only canopy, dominant, adult trees were sampled. A total of 21 tree species and 53 trees were sampled, with three trees per species for a total of 14 species. For seven species, only one to two trees were sampled. The species covered a large phylogenetic diversity, with the main clades of the flowering plants represented; that is, magnoliids, rosids, and asterids (Table 1).

There is very little information on the foliar phenology of tree species in French Guiana (growth, leaf shedding). Based on the studies of Loubry (1994a,b) and personal observations, we can state that five of the species we studied are deciduous and five are evergreen (Table 1). Following discussions with several botanist colleagues, we believe that the 14 remaining species are evergreen, although we cannot support this hypothesis with growth monitoring information (D. Sabatier, J.-F. Molino, J. Engel, personal communication)

Stem embolism resistance

The field sampling procedure for the measurements of stem embolism resistance was held between January and July 2017 (after the dry season). Canopy branches 2–3 m in length were sampled by professional tree climbers. Sun-exposed branches were sampled as much as possible, within the safety limits of the climbers. Just after the cut, the branches were defoliated and wrapped in wet tissue. On the same day of collection, branches were recut under water to a length of 1.5 m. Then, branches were totally wrapped in wet paper towels, with the stem ends closed off using gaffer tape. Vulnerability curves were obtained with the flow-centrifugation technique, using a 1 m diameter rotor to avoid open-vessel artefact during stem embolism resistance measurements (CAVI1000 technology; DGMeca, Gradignan, France; Lamarque *et al.*, 2018; Lobo *et al.*, 2018). This method was developed for and validated on many long-vesselled species, such as *Quercus* sp. (Lobo *et al.*, 2018). Vessel length was also controlled by measuring maximum vessel length following the

Table 1 List of species studied, their family classification, leaf phenology, and presence of exudates at the leafy shoot level.

Species	Family	Phenology	Month*	Exudates†
Bocoa prouacensis	Fabaceae	Evergreen?		No
Chaetocarpus schomburgkianus	Peraceae	Evergreen (Loubry, 1994)		No
Chrysophyllum sanguinolentum	Sapotaceae	Evergreen (Nicolini & Heuret, pers. obs.)		Yes
Dicorynia guianensis	Fabaceae	Deciduous (Loubry, 1994)	Any month of the year	No
Eperua falcata	Fabaceae	Deciduous (Loubry, 1994)	Jan–Feb–Mar–Apr–May–Jun–Jul–Aug–Sep–Dec	No
Eperua grandiflora	Fabaceae	Evergreen?		No
Eschweilera coriacea	Lecythidaceae	Evergreen?		No
Eschweilera sagotiana	Lecythidaceae	Evergreen?		No
Goupia glabra	Goupiaceae	Evergreen (Loubry, 1994)		No
Gustavia hexapetala	Lecythidaceae	Evergreen?		No
Iryanthera sagotia	Myristicaceae	Evergreen?		No
Lecythis persistens	Lecythidaceae	Evergreen?		No
Lecythis poiteauii	Lecythidaceae	Deciduous (Loubry, 1994)	Jan–Apr	No
Licania membranacea	Chrysobalanaceae	Evergreen?		No
Manilkara bidendata	Sapotaceae	Evergreen?		Yes
Moronobea coccinea	Clusiaceae	Deciduous (Loubry, 1994)	Feb–Mar–Apr–May–Jun–Jul–Aug–Sep–Oct	Yes
Pradosia cochlearia	Sapotaceae	Deciduous (Loubry, 1994)	Sep–Oct–Nov	Yes
Protium opacum	Burseraceae	Evergreen?		Yes
Protium sagotianum	Burseraceae	Evergreen?		Yes
Protium subserratum	Burseraceae	Evergreen?		Yes
Qualea rosea	Vochysiaceae	Evergreen (Loubry, 1994)		No
Symphonia sp1	Clusiaceae	Evergreen?		Yes
Tachigali melinonii	Fabaceae	Evergreen?		No
Virola michelii	Myristicaceae	Evergreen (Loubry, 1994)		No

'Evergreen?' refers to a lack of certitude if or not the species is evergreen.
* Refers to the month when deciduousness has been observed.
† Here, we only refer to species displaying exudates hindering repeated measurements of leaf water potential with the pressure chamber.

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

air-injection method (see Ziegler *et al.*, 2019). Branches were sent from Kourou to Bordeaux by priority transport and arrived there within 3 d. There, branches were recut to 1 m length under water and debarked at both ends before flow-centrifugation measurements were conducted. Vulnerability curves were fitted with a sigmoid function (Pammenter & Van der Willigen, 1998). $P_{12,stem}$, $P_{50,stem}$, and $P_{88,stem}$ (megapascals) were extracted from vulnerability curves, such that $P_{x,stem}$ corresponds to the water potential for which x% of the maximum conductivity is lost. The data relative to the diversity of stem embolism resistance are discussed by Ziegler *et al.* (2019), where the reader can find the precisely described method with the flow-centrifuge method (Cochard *et al.*, 2013).

Leaf embolism resistance

Measurements of leaf embolism resistance were held between November 2018 and March 2019, on the same trees that were sampled for the measurements of stem embolism resistance. We generally sampled three trees per day, during the morning and before solar midday, in order to avoid low leaf water potentials. Branches similar to the one previously collected were cut (1 m long, sun-exposed branches with *c.* 50 leaves or leaflets for monitoring of water potential as described later). Once arrived on the forest ground, the proximal stem of the branch was recut under water to avoid artefactual embolism. This recut stem extremity was then placed in a 5 l water-filled plastic bottle, and all the leaves were packed in a black plastic bag. This system should minimize dehydrating of the branches and allow the water potential to homogenize across the branch (Brodribb *et al.*, 2016b). Bagged branches were brought back to the laboratory after field work and allowed to rehydrate overnight.

To measure embolism resistance of leaf xylem, we relied on an optical light transmission method (Brodribb *et al.*, 2016a,b). Embolism is detected and quantified, during the sample dehydration, by monitoring changes in light transmission through the xylem, since a water-filled and an air-filled (i.e. embolized) conduit do not exhibit the same transmittance. A high spatial resolution was provided by a 6400 dpi-imaging scanner (Epson Perfection V800; Epson America Inc., Long Beach, CA, USA). The sampled branch was put on a bench and a fully developed and undamaged leaf was tapped with gaffer tape on the scanner to avoid movements with dehydration-induced shrinkage. The tape was placed on the leaf margins to monitor the veins, not to prevent leaf water loss. The drying leaf was imaged every 4 min until all the leaves of the branch were fully dried up. The scanning process was automatized with a custom computer program. The leaf was illuminated from the abaxial face side and scanned on the adaxial face side to create an image of transmitted light. The scanned image was cropped to 15 mm × 30 mm (according to the memory mass storage), encompassing all the vein orders, including the midrib.

Identification and quantification of embolism events were carried out using a custom ImageJ macro (https://imagej.nih.gov/ij/). All the macros required for image analyses, as also the detailed description of all steps for image analyses, are provided at www.opensourceov.org. Briefly, image subtraction between successive images in the stack was run, highlighting changes in light transmission between two images in case an embolism event occurred during the 4 min time window. The amount of embolism was quantified by calculating the number of embolized pixels scanned out of the total number of embolized pixels at the end of the dry-down period. Artefacts caused by slow movements induced by leaf shrinkage were filtered. For N raw images, we get $N-1$ 'subtraction-result' images. The 'subtraction-result' images containing embolism were isolated: a threshold was applied to highlight the embolism events, and the remaining noise was cleaned. The number of pixels per 'subtraction-result' image was quantified with the ImageJ 'analyse particle' function. Knowing the date and the time of capture of each image, we knew the cumulated number of 'embolized pixels' according to dehydration time. In order to get vulnerability curves, time was converted in water potential by monitoring the water potential during sample dehydration and the imaging process.

For most species, leaf water potential was monitored with a Scholander pressure chamber (Model 1505D; PMS Instrument Co., Albany, OR, USA). Leaf water potential was measured every 1–3 h, depending on the speed of the water potential drop. We used three leaves per measurement, with the leaves sampled at different positions within the branch sample. The imaging process and water potential monitoring started together, at 08:00 h, after one night of rehydration. The first water potential measurement was then done just after a leaf was placed and tapped on the scanner. In this way, we generally had five or six leaf water potential measurements per day. For every species, the first measured leaf water potential was above −0.5 MPa, confirming that the branch rehydration with plastic bags was effective. The drop in water potential between the first and the second measurements was generally high, but the drop per unit of time stabilized rapidly and remained linear, indicating stomatal closure, and a drop of water potential only driven by minimum leaf conductance (Brodribb *et al.*, 2016a,b). After stomatal closure, the leaf water potential vs time curve followed a highly linear phase, allowing estimation of water potential during the night, when measurements were not feasible. Knowing the cumulated embolism vs time curve and the leaf water potential vs time curve, it was possible to plot the cumulated embolism vs water potential curve, known as the vulnerability curve.

For species producing exudates, we could not easily and repeatedly measure leaf water potential with the pressure chamber (Table 1). For these species, water potential was monitored with a psychrometer (ICT International, Armidale, NSW, Australia) attached to the stem, providing a continuous measure of water potential. We assumed equilibrated water potentials between leaf and stem because samples spent a night in a plastic bag, and because of closed stomata during most of the time of the branch dehydration (Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018). For the eight species with exudates, we could not easily and repeatedly measure leaf water potential with the pressure chamber (Table 1). In a first step (October 2017), we validated on species without exudates that the use of pressure chamber and a psychrometer (ICT International) attached to the stem gave comparable results for

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

the measurement of the water potential (errors < 0.3 MPa). Then, for species with exudates, water potential was monitored with the psychrometer, providing a continuous measure of water potential. Vulnerability curves were fitted with a sigmoid curve (Pammenter & Van der Willigen, 1998) using the 'fitplc' function of the FITPLC package in R (Duursma & Choat, 2017). Embolism was expressed as the percentage of the total 'embolized pixels' across images. Vulnerability curves were expressed as the percentage of 'embolized pixels' according to the water potential. $P_{12,leaf}$, $P_{50,leaf}$, and $P_{88,leaf}$ (megapascals) were extracted from vulnerability curves, such that $P_{x,leaf}$ corresponds to the water potential for which x% of the maximum number of 'embolized pixels' is reached. For half of the species studied, embolism could not be observed in thick and lignified midribs. Therefore, our vulnerability curves were based on embolism events occurring only in second, third, and higher vein orders.

Assessment of vulnerability segmentation

The vulnerability segmentation degree was assessed as $P_{50,leaf} - P_{50,stem}$. The larger the positive difference was between $P_{50,leaf}$ and $P_{50,stem}$, the larger was the segmentation degree (Tyree & Zimmermann, 2002). We therefore refer to positive segmentation when leaves are more vulnerable than the stem and to negative segmentation if the opposite case occurs. The two measures of embolism resistance for leaves and stems were assessed with two different methods: one was based on optical measurements, and one was based on hydraulic measurements. Whereas the optical method directly quantifies the amount of embolism (as the percentage of embolized particles), the flow-centrifuge method quantifies loss of hydraulic conductivity (PLC, %), and thus quantifies embolism indirectly. The validity of our $P_{50,stem}$ measurements has been discussed by Ziegler *et al.* (2019). However, Brodribb *et al.* (2016b) found a strong linear relationship between a hydraulic $P_{50,leaf}$ and an optical $P_{50,leaf}$. Brodribb *et al.* (2017) also found a strong linear relationship for stem measurements between a hydraulic $P_{50,stem}$ based on the flow-centrifugation technique and an optical $P_{50,stem}$. These results confirm that cumulated 'embolized pixels' can be compared to the cumulated loss of hydraulic conductivity. Moreover, all our vulnerability curves were S-shaped, indicating that most of the embolism events occurred abruptly, in a small range of water potential, thereby indicating that most of the loss of conductivity should have also occurred within this water potential range.

Assessment of hydraulic segmentation

Most previous studies investigating hydraulic segmentation are based on hydraulic flow measurements (Zimmermann, 1978; Tyree *et al.*, 1991; Tyree & Alexander, 1993; Joyce & Steiner, 1995; Nardini & Pitt, 1999; Cruiziat *et al.*, 2002; Eisner *et al.*, 2002). Here, the hydraulic segmentation was assessed only based on anatomical measurements, allowing for the calculation of theoretical hydraulic conductivities based on the Hagen–Poiseuille law (Tyree & Zimmermann, 2002). To our knowledge, only a few studies have directly compared theoretical hydraulic conductivity with flow-measurement conductivity in flowering plants for stems (Hargrave *et al.*, 1994; Choat *et al.*, 2007) or leaves (Martre *et al.*, 2000). Theoretical conductivity is logically overestimated, because end-wall resistivity in vessels due to pits and perforations is not taken into account in theoretical calculations (Sperry *et al.*, 2005; Wheeler *et al.*, 2005; Christman & Sperry, 2010). However, the relationship between conductivities measured with the two techniques is strong ($R^2 = 0.74$ in Hargrave *et al.* (1994), Martre *et al.* (2000), and Choat *et al.* (2007)), conserving the ranking of species or samples and supporting the use of theoretical conductivity in a relative, comparative perspective. Moreover, several studies suggest that the end-wall resistivity is strongly correlated to lumen resistivity or vessel diameter ($0.82 < R^2 < 0.96$; Sperry *et al.*, 2005; Wheeler *et al.*, 2005; Hacke *et al.*, 2006; Christman & Sperry, 2010). This further supports the interest of vessel diameter for estimating hydraulic conductivity without taking into account end-wall resistivity, and above all the use of theoretical hydraulic conductivity to compare species.

Hydraulic segmentation was assessed at the shoot level. In the context of our study, a shoot was defined as a single unbranched stem supporting the longest succession of intact leaves, with no missing leaves at nodes between the youngest and the oldest leaf (Fig. 1). Hydraulic segmentation was assessed as the difference between the leaf-specific conductivity (LSC, kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}) at the shoot level (LSC_{shoot}) and the LSC at the leaf level (LSC_{leaf}), following that:

$$\frac{F}{K_{th}} = \frac{E}{LSC} \quad \text{and} \quad K_{th} = \frac{dP}{dx}$$

(E, evapotranspiration, kg; F, water flux, kg s^{-1}; A_L, downstream leaf area, m^2; K_{th}, hydraulic conductivity, kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}). Thus:

$$\frac{F}{K_{th}} = \frac{E}{LSC} \quad \text{and} \quad K_{th} = \frac{dP}{dx}$$

(dP/dx, pressure gradient, MPa m^{-1}; Tyree & Ewers, 1991). Thus, LSC is inversely proportional to the pressure drop between the base of the considered organ and the site of transpiration. Finally, the difference between LSC_{shoot} and LSC_{leaf} (i.e. the hydraulic segmentation degree, $LSC_{shoot} - LSC_{leaf}$) is the theoretical pressure drop between the shoot and the leaf, or the segmentation degree. We had seven compound-leaved species in our data set. Thus, to be rigorous, we considered that LSC_{leaf} for compound-leaved species was the LSC of a single leaflet (Fig. 1).

For measurements of stem embolism resistance, we sampled leafy shoots of branches used for the CAVI1000 measurements. In the laboratory, we selected the most appropriate shoot defined as vigorous, with undamaged leaves, no inflorescences or infructescences, and with the longest succession of leaves for a given species. We cut all leaves and measured their total area with a scanner and the IMAGEJ program. We measured the length of the shoot stem with a ruler. We sampled a 1 cm long stem section of the shoot stem at the very base of the shoot for anatomical observations. We sampled the petiole of a leaf situated in the

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

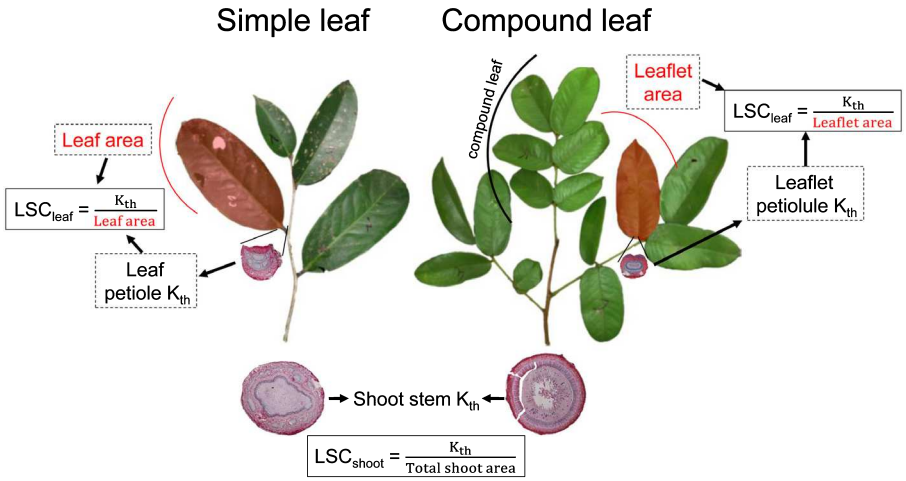


Fig. 1 Schematic representation of the sampling procedure for assessing the hydraulic segmentation degree. For simple-leaved species (left panel), leaf-specific conductivity (LSC) at the leaf level (LSC_{leaf}) is the theoretical hydraulic conductivity of the petiole divided by the area of the entire supplied simple leaf (in red, right panel). For compound-leaved species (right panel), LSC_{leaf} is the theoretical hydraulic conductivity of the petiolule divided by the area of supplied leaflet (in red, right panel). In both cases, LSC at the shoot level (LSC_{shoot}) is the theoretical hydraulic conductivity at the base of the shoot divided by the entire shoot leaf area. In both cases (simple leaf and compound leaf), the hydraulic segmentation degree is assessed as the difference between LSC_{shoot} and LSC_{leaf}.

middle part of the shoot, and we measured the length of this leaf with a ruler. For compound-leaved species, we sampled the petiolule of a leaflet situated at the middle part of the leaf. Petioles and petiolules were sampled at the leaf and leaflet basis, respectively. For compound leaves, we measured the length of this leaflet, plus the rachis path length between the sampled leaflet and the leaf petiole.

We measured one shoot for each individual tree. For each shoot we included a stem sample from the base of the shoot and a petiole sample (or a petiolule sample for compound leaves). From these samples, we made 8 µm thickness cross-sections by paying attention to having a complete section of the xylem. Samples were embedded in paraffin, and cross-sections were realized with a rotary microtome (Microm HM 355 S; Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Anatomical sections were coloured with a FASGA (safranin + Alcian blue) staining (Tolivia & Tolivia, 1987). Images of each cross-section were digitized with an optical microscope (Olympus BX60; Olympus Corp., Tokyo, Japan) with ×1000 magnification and a Canon EOS 500D camera (lens Olympus U-TVI-X; F 0.0; ISO 100; speed $1/25^{th}$s). We measured the number of vessels and the cross-sectional area of each vessel with a light microscope and ImageJ. Knowing the number of vessels and vessel surface area, we calculated the theoretical hydraulic conductivity K_{th} of the stem at the base of the shoot and of the petiole or petiolule. Stem and petiole K_{th} served to finally calculate LSC_{shoot} and LSC_{leaf}, respectively, as K_{th} divided by the shoot leaf area and individual leaf area (or leaflet area for compound leaves), respectively.

As the vessel diameter increases axially, basipetally, and predictably from leaf tip to the trunk base to mitigate the hydrodynamic resistance with the hydraulic path length (West *et al.*, 1999; Olson *et al.*, 2014; Lechthaler *et al.*, 2019a), we standardized the effect on vessel diameter for this path length by dividing LSC_{shoot} by the stem length between the apex and the base of the shoot and by dividing LSC_{leaf} by leaf length (Lechthaler *et al.*, 2019b). Finally, the standardized LSC segmentation is our estimate of stem–leaf hydraulic segmentation throughout this study.

Statistical analyses

All statistical analyses were performed with the R software (http://CRAN-R-project.org). For the trait-by-trait analysis, we used standardized major axis regression (Warton *et al.*, 2006), which allows measurement of the error on both *x*-axis and *y*-axis (Harvey & Pagel, 1991), with the R package SMATR (Falster *et al.*, 2006). We analysed the average per species. We used comparison tests to compare all traits between the shoot or stem and the leaf across all species. Comparison tests were conducted with Student, Welch, or Mann–Whitney–Wilcoxon tests, depending on the parameters of the samples (effectives, normality of distribution, variance).

Results

The $P_{50,leaf}$ varied from −4.61 to −1.35 MPa, and the $P_{50,stem}$ varied from −7.63 to −1.83 MPa across the species studied (Fig. S1). The mean $P_{50,leaf}$ across species was −3.29 ± 0.90 MPa, the mean $P_{50,stem}$ across species was −3.87 ± 1.58 MPa. $P_{50,leaf}$ and $P_{50,stem}$ were on average not significantly different across species (Fig. 2a). $P_{50,leaf}$ was positively related to $P_{50,stem}$ (Fig. 2b), with a slope of 0.31, significantly lower than 1 ($P < 0.001$). One species (*Iryanthera sagotiana*) was outlying from this trend with the highest $P_{50,leaf}$ (less embolism resistant; −1.35 MPa). Nine species showed a positive ($P_{50,leaf} > P_{50,stem}$) vulnerability segmentation based on confidence intervals (Fig. S2; *Chrysophyllum sanguinolentum*, *Eperua grandiflora*, *Eschweilera sagotiana*, *Goupia glabra*, *Gustavia hexapetala*, *Manilkara bidendata*, *Pradosia cochlearia*, *Virola michelii*). Four species showed a negative ($P_{50,}$

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

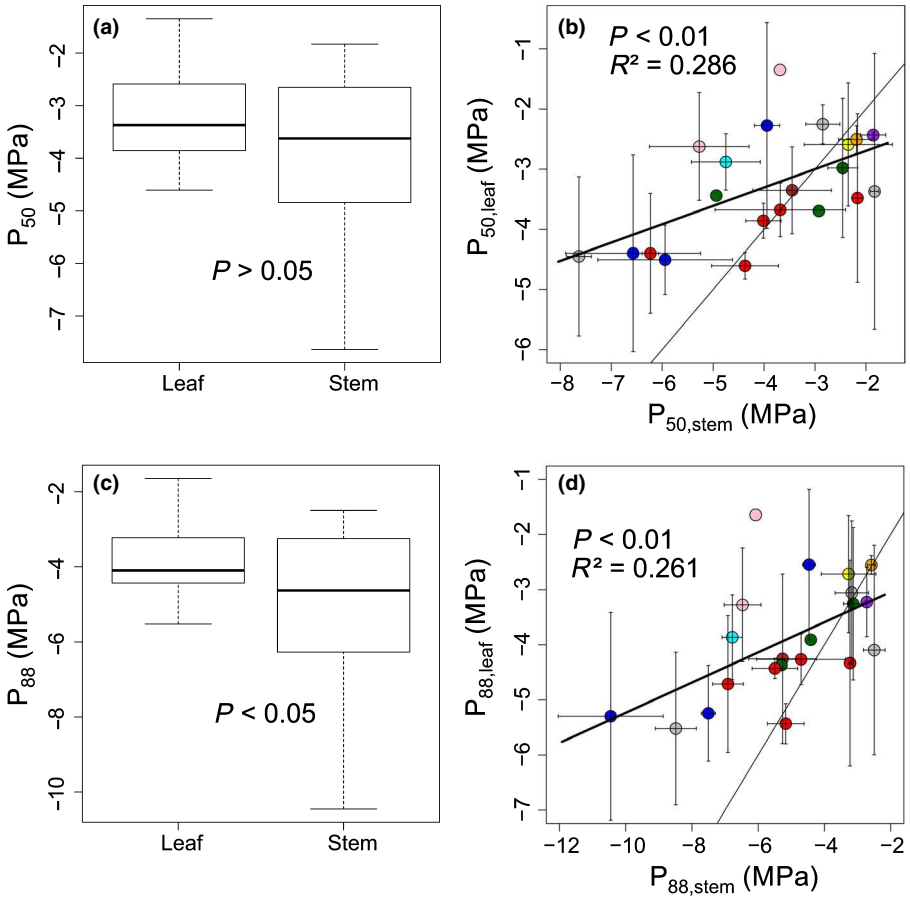


Fig. 2 Vulnerability segmentation at the stem–leaf transition for 21 species in French Guiana. (a) Comparison between $P_{50,leaf}$ and $P_{50,stem}$ across all species. (b) $P_{50,leaf}$ according to $P_{50,stem}$ in comparison with the 1 : 1 line. H0 ($b = 1$) is the null hypothesis for the slope being not different from 1. (c) Comparison between $P_{88,leaf}$ and $P_{88,stem}$ across all species. (d) $P_{88,leaf}$ according to $P_{88,stem}$ in comparison with the 1 : 1 line. The slope is significantly different from 1. P_{50} and P_{88}: water potential inducing 50% and 88% loss of conductance, respectively. Colours indicate botanical families (green, Burseraceae; brown, Chrysobalanaceae; orange, Clusiaceae; red, Fabaceae; cyan, Goupiaceae; grey, Lecythidaceae; pink, Myristicaceae; yellow, Peraceae; blue, Sapotaceae; purple, Vochysiaceae). SDs are plotted around the mean for each species.

$_{leaf} < P_{50,stem}$) vulnerability segmentation based on confidence intervals (Fig. S2; *Bocoa prouacensis*, *Dicorynia guianensis*, *Protium opacum*, *Qualea rosea*). Six species showed no ($P_{50,leaf} = P_{50,stem}$) vulnerability segmentation based on confidence intervals (Fig. S2; *Chaetocarpus schomburgkianus*, *Eperua falcata*, *Lecythis poiteauii*, *Licania membranacea*, *Symphonia* sp1, *Tachigali melinonii*). The three other species were based on only one individual measured, with two species with positive vulnerability segmentation (Fig. S2; *I. sagotiana*, *Protium sagotianum*) and one species with negative vulnerability segmentation (Fig. S2; *Protium subserratum*).

The $P_{88,leaf}$ varied from −5.52 to −1.65 MPa, and the $P_{88,stem}$ varied from −10.45 to −2.50 MPa across species. The mean $P_{88,leaf}$ across species was −3.90 ± 1.06 MPa, the mean $P_{88,stem}$ across species was −4.98 ± 2.03 MPa. $P_{88,leaf}$ was on average significantly different from $P_{88,stem}$ across species (Fig. 2c). $P_{88,leaf}$ was positively related to $P_{88,stem}$ (Fig. 2d), with a slope of 0.27, significantly lower than 1 ($P < 0.001$).

The mean LSC_{leaf} across species was $(1.24 \pm 1.55) \times 10^{-4}$ kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}, the mean LSC_{shoot} across species was $(0.342 \pm 2.50) \times 10^{-4}$ kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}. The mean standardized LSC_{leaf} across species was $(1.01 \pm 1.20) \times 10^{-5}$ kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}, and the mean standardized LSC_{shoot} across species was $(3.02 \pm 2.94) \times 10^{-5}$ kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1} (Fig. 3a). The standardized LSC_{leaf} was on average lower than the LSC_{shoot} across species (Fig. 3a). The standardized LSC_{leaf} was positively related to the standardized LSC_{shoot} (Fig. 3b), with a slope significantly lower than 1 ($P < 0.001$). One species (*C. schomburgkianus*) was highly outlying from this trend with the highest standardized LSC_{leaf} (5.71×10^{-5} kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}). One species displayed a negative LSC segmentation (*I. sagotiana*; Fig. 3b).

The P_{50} vulnerability segmentation ($P_{50,leaf} - P_{50,stem}$) ranged from −1.58 to 3.18 MPa across species, with a mean of 0.65 ± 1.40 MPa (Fig. S2). The P_{88} vulnerability segmentation ($P_{88,leaf} - P_{88,stem}$) ranged from −1.41 to 5.16 MPa across species, with a mean of 1.24 ± 1.77 MPa. The standardized LSC segmentation ranged from 0.23×10^{-5} to 7.63×10^{-5} kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1} across species, with a mean of $(2.01 \pm 2.21) \times 10^{-5}$ kg m^{-1} MPa^{-1} s^{-1}. The standardized LSC segmentation was weakly and positively related to the P_{50} and P_{88} vulnerability segmentation (Fig. 4a,b).

Discussion

Stem–leaf vulnerability segmentation

A third of the tropical tree species studied here (eight species) displayed a positive vulnerability segmentation (i.e. the leaf xylem being more vulnerable to embolism than that of the stems) and showed a very broad range of values up to a maximum degree of 3 MPa between leaf and stem xylem (Fig. 4a), contrary to earlier

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

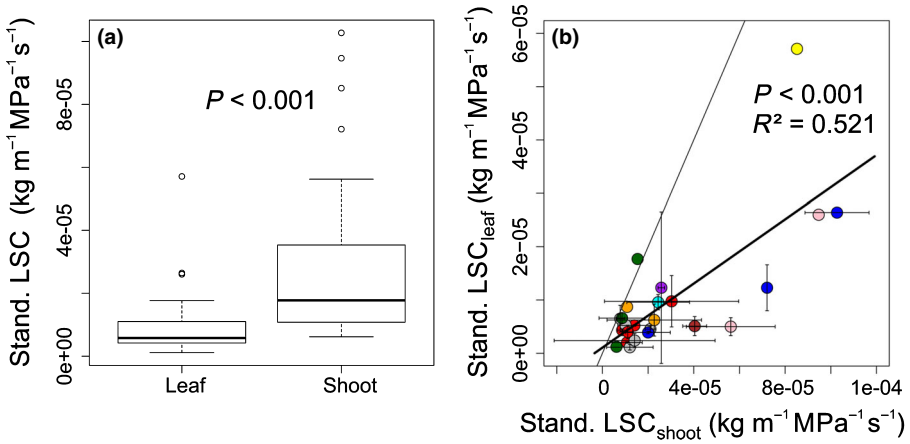


Fig. 3 Hydraulic segmentation at the stem–leaf transition for 21 species in French Guiana. (a) Comparison between standardized leaf-specific conductivity (LSC) at the leaf level (LSC_{leaf}) and shoot level (LSC_{shoot}) across all species. (b) Standardized LSC_{leaf} according to standardized LSC_{shoot} in comparison with the 1 : 1 line. The slope is significantly different from 1. Standardization refers to the division of LSC by the conductive path length. Colours indicate botanical families (green, Burseraceae; brown, Chrysobalanaceae; orange, Clusiaceae; red, Fabaceae; cyan, Goupiaceae; grey, Lecythidaceae; pink, Myristicaceae; yellow, Peraceae; blue, Sapotaceae; purple, Vochysiaceae). SDs are plotted around the mean for each species.

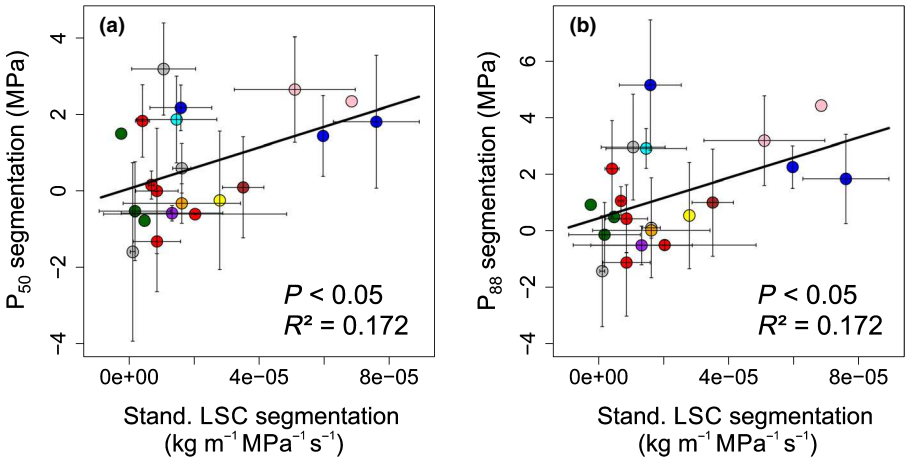


Fig. 4 (a) P_{50} segmentation degree and (b) P_{88} segmentation degree according to the standardized leaf-specific conductivity (LSC) segmentation degree. P_{50} and P_{88} are the water potentials inducing 50% and 88% loss of conductance, respectively. Standardization refers to the division of LSC by the conductive path length. Colours indicate botanical families (green, Burseraceae; brown, Chrysobalanaceae; orange, Clusiaceae; red, Fabaceae; cyan, Goupiaceae; grey, Lecythidaceae; pink, Myristicaceae; yellow, Peraceae; blue, Sapotaceae; purple, Vochysiaceae). SDs are plotted around the mean for each species.

suggestions (Zhu *et al.*, 2016). This segmentation degree is as large as has been reported for *Eucalyptus* species, which are known to be drought-affiliated species (Blackman *et al.*, 2019b). Our results evidenced that some species exhibit vulnerability segmentation and others do not. This is in agreement with past studies showing positively segmented (Hao *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2009; Johnson *et al.*, 2011, 2016; Bucci *et al.*, 2012; Nolf *et al.*, 2015; Charrier *et al.*, 2016; Hochberg *et al.*, 2016; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018; Skelton *et al.*, 2018; Losso *et al.*, 2019), negatively segmented (Klepsch *et al.*, 2018), or unsegmented species (Chen *et al.*, 2009; Nolf *et al.*, 2015; Skelton *et al.*, 2017, 2018; Klepsch *et al.*, 2018; Losso *et al.*, 2019). Although the anatomical, ecological, and physiological mechanisms that underlie this variation remain poorly understood, the available evidence seems to indicate that vulnerability segmentation represents a functional trait in its own right, with a continuum across species, and with a strong variation across species, even at a local scale. This also evidences that some species have evolved vulnerability segmentation, whereas some others have not (no or negative vulnerability segmentation).

The case of the four species that are negatively segmented is of interest. For these species, our results suggest that leaf vein xylem is more resistant to embolism than stem xylem is. Theoretically, when leaves incur hydraulic failure, this means that the upstream system, including stem xylem, has already become highly prone to embolism propagation. Therefore, these species seem not to protect perennial organs as positively segmented species do, assuming that stem embolism occurs in the field and that survival and growth of apical and lateral meristems are affected by embolized stem conduits. The negative vulnerability

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

segmentation is probably due to high embolism resistance of leaf xylem, with a mean of −3.79 MPa across species exhibiting a negative segmentation degree, which is close to the mean $P_{50,stem}$ of −3.93 MPa across the all trees measured (Ziegler *et al.*, 2019). Thus, these species with a negative vulnerability segmentation are not particularly vulnerable to embolism at all. It can also be hypothesized that this low $P_{50,leaf}$ is enough to cope with the local seasonal water deficit, or that these species rely on other drought resistance mechanisms, such as low leaf minimum conductance.

Recently, Blackman *et al.* (2019b) demonstrated for eight *Eucalyptus* species that the vulnerability segmentation degree was strongly and linearly related to the time of plant dehydration in a glasshouse experiment. The results of Blackman *et al.* (2019b) suggest that vulnerability segmentation has a functional significance as a drought resistance mechanism. Moreover, several facts support the importance of vulnerability segmentation for drought resistance (i.e. maximization of dehydration time). First, embolism should theoretically impede leaf water supply (Hochberg *et al.*, 2016), reducing leaf conductance, residual water loss, and a water potential drop of the plant. Second, some studies suggest that vulnerability segmentation could be associated with leaf shedding (Tyree *et al.*, 1993; Hochberg *et al.*, 2017) and that leaf shedding may prevent the reduction of a plant's water potential (Wolfe *et al.*, 2016). Therefore, it would be useful in future research to investigate the functional value of segmentation by directly quantifying the branch and whole-plant plant dehydration time along a gradient of vulnerability segmentation.

With respect to the potential relationship between vulnerability segmentation and deciduousness (Tyree *et al.*, 1993; Hochberg *et al.*, 2017), there is no evidence that deciduousness is associated with the onset of the dry season for Guianese rainforest trees (Table 1; Loubry, 1994a,b), and thus that deciduousness would be a drought resistance mechanism in this context. This further suggests that vulnerability segmentation is not a 'routine trigger' of leaf shedding for Guianese trees. It would also be interesting to know the temporal frequency of leaf xylem embolism in the field, and whether or not vulnerability segmentation actually affects the lifespan of tropical rainforest tree leaves. Leaves could also represent large C investment, especially for leaves with high leaf lifespan (Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014). This also questions the relevance of vulnerability segmentation for species with a high leaf lifespan, and how vulnerability is related to the leaf economics spectrum (Wright *et al.*, 2004).

Stem–leaf hydraulic segmentation

We found that most species were positively hydraulically segmented based on our theoretical-LSC-based approach, displaying a four-fold variation. These results are consistent with previous studies following the hypothesis of Zimmermann (1983) on hydraulic segmentation (Zimmermann, 1978; Tyree *et al.*, 1991; Tyree & Alexander, 1993; Joyce & Steiner, 1995; Nardini & Pitt, 1999; Cruiziat *et al.*, 2002; Eisner *et al.*, 2002). Surprisingly, we found that one species (*I. sagotiana)* exhibited negative segmentation, with the stem being more hydraulically resistant than leaves. However, this finding of negative segmentation seems really idiosyncratic, or even incorrect, since a negative segmentation seems highly unlikely. It would mean that a plant has invested C in a stem structure that is hydraulically inefficient, with water hardly reaching leaves. However, our study strongly suggests that the hydraulic segmentation degree can be considered as a functional trait in its own right, with a strong variation across species at a local scale. Our results may inspire future work on the anatomical determinants and physiological effects of hydraulic segmentation across species based on hydraulic measurements such as *in situ* comparison of water potentials between leaves and stems, or comparison of flow measurements of leaf-specific conductance between leaf and shoot levels.

Recent findings challenge hydraulic segmentation as a mechanism for determining a safety-valve pattern as hypothesized by Zimmermann (1984). Martin-StPaul *et al.* (2017) demonstrated that stomatal closure occurs before stem embolism, which may also hold for leaf xylem embolism (Hochberg *et al.*, 2017; Creek *et al.*, 2020). Stomatal closure should theoretically lead to equilibration; that is, homogenization of water potentials across a branch or a plant, reducing any hydraulic segmentation pattern. However, during periods of water stress, residual water losses are never zero, even if stomata are closed, due to both leaky stomata and leaf cuticular conductance, which may drive the leaf minimum conductance (Duursma *et al.*, 2019). The question, therefore, is whether or not residual transpiration could maintain a significant water potential gradient between the leaf and the stem, which may lead to embolism formation in leaves first. In a recent meta-analysis, Duursma *et al.* (2019) showed that the mean leaf minimum conductance across 221 species is *c.* 4.9 mmol m^{-2} s^{-1}, which is far lower than the 'routine' or maximum stomatal conductance by hundreds of millimoles per square metre per second (Brodribb & Holbrook, 2003; Klein, 2014). However, hydraulic segmentation could also be seen as a strategy selected by species that are unable to strongly reduce their leaf minimum conductance and leaf residual water losses. Stem flow measurements at stomatal closure, or measurements of stem and leaf water potentials at stomatal closure, would be useful to properly quantify potential hydraulic segmentation at stomatal closure.

If stomatal closure occurs before embolism propagation occurs in the xylem (Hochberg *et al.*, 2017; Martin-StPaul *et al.*, 2017; Creek *et al.*, 2020), cancelling any safety-valve pattern, the stem–leaf hydraulic segmentation currently suffers from a misinterpretation. Indeed, it can be argued that hydraulic segmentation allows for an equi-resistance principle within the tree. The whole-tree hydraulic system is formed of multiple root-to-leaf pathways, with different path lengths (e.g. due to different leaf heights), and therefore potentially different axial hydraulic resistances (Bettiati *et al.*, 2012). If we assume that all leaves perform at the same metabolic rate, they should be equally supplied with water (Pittermann *et al.*, 2018; Echeverría *et al.*, 2019). Therefore, root-to-leaf pathways with a variable length in a tree should be more or less equally resistant, with no leaves being poorly supplied. As stem–leaf hydraulic segmentation implies that most of

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

the total xylem hydraulic resistance is concentrated in leaves, this also favours water movement along all root–stem xylem pathways. In other words, the bottleneck at the stem–leaf transition will allow root–stem pathways upstream of the bottleneck to be filled with water. This equi-resistance interpretation was already sensed by Zimmermann on an early study of LSC distribution (Zimmermann, 1978, p. 2294): 'Resistances are higher along the path of water from roots to lower lateral leaves than along the path to the leaves at the top of the stem. This should at least partly compensate for the disadvantage of height to which water has to be brought to the top leaves'.

From the equi-resistance point of view, the stem–leaf hydraulic segmentation is just another perspective on the well-described universal axial vessel-widening pattern (Olson *et al.*, 2014, 2018). Indeed, theoretical models and empirical data confirm that the axial basipetal widening in vessel diameter reduces the increase of hydrodynamic resistance with conductive path length (West *et al.*, 1999; Becker *et al.*, 2000; Enquist, 2003; Anfodillo *et al.*, 2013; Olson *et al.*, 2014). However, several studies demonstrate that the vessel widening rate is not constant along a tree, increasing towards leaves, and being the highest within leaves (Petit *et al.*, 2008; Bettiati *et al.*, 2012; Lechthaler *et al.*, 2019a; Levionnois *et al.*, 2020). This pattern of increasing widening rate towards leaves is in agreement with the idea that most of the total hydraulic resistance is concentrated in leaves (Sack & Holbrook, 2006). Moreover, the axial vessel widening pattern has already been investigated within the equi-resistance perspective (Bettiati *et al.*, 2012). Therefore, the measurement of the stem–leaf segmentation would just be a discretization of the continuous axial vessel widening pattern. Along the continuous axial vessel widening, there is certainly a superimposition of discrete rupture in the variation of vessel diameter and LSC at branch and leaf junctions (Isebrands & Larson, 1977; Larson & Isebrands, 1978; Zimmermann, 1978, 1983). In this regard, Zimmermann's view on hydraulic segmentation was tightly related to the idea of 'hydraulic constrictions' at branch and leaf junctions. The hydraulic constriction at the branch–leaf junction, particularly around the petiole, has also been viewed to allow or facilitate leaf abscission. Indeed, leaf shedding has already been shown to prevent water loss and a rapid decrease in plant water potential, which contributes to the stem hydraulic integrity (Wolfe *et al.*, 2016; Hochberg *et al.*, 2017), but not demonstrated for tropical rainforests. Then, drought-induced leaf shedding could be related to leaf abscission, which is associated with hydraulic constriction (André *et al.*, 1999). The implication of the petiole structure for leaf shedding could be investigated in future experiments.

Coordination among segmentations

Hydraulic and vulnerability segmentations were positively related, even if the relationship was weak. However, this may not be unusual based on the number of traits included, their degree of integration, and their variability, which drastically increases the degree of freedom of errors (LSC_{leaf}, LSC_{shoot}, $P_{50,leaf}$, $P_{50,stem}$). If hydraulic segmentation functions as safety-valve pattern, coordination between hydraulic and vulnerability segmentation supports the hypothesis that the safety-valve pattern is under strong selection, favouring at the same time both hydraulic segmentation and vulnerability segmentation. It is remarkable to see that species highly resistant to stem embolism are also species with high hydraulic and vulnerability segmentation, potentially maximizing their dehydration time (Blackman *et al.*, 2016, 2019b), and suggesting a strong selection of drought-related traits for these species. These findings further suggest that hydraulic segmentation and vulnerability segmentation are mechanisms favouring drought resistance.

Our understanding of how both types of segmentation are coordinated would also benefit from hydraulic (instead of theoretical) measurements to assess hydraulic segmentation, because intervessel pits provide considerable hydraulic resistance (Hacke *et al.*, 2006; Sperry *et al.*, 2006) and strongly control drought-induced embolism (Lens *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2016; Kaack *et al.*, 2019). Therefore the variation in pit characteristics between leaves and stems should be a key parameter in the relation between hydraulic segmentation and vulnerability segmentation (Klepsch *et al.*, 2018; Kotowska *et al.*, 2020). Future research directions should address how hydraulic and vulnerability segmentation are related to other well-known mechanisms that affect the drought-resistance spectrum (Bartlett *et al.*, 2016; Pivovaroff *et al.*, 2016; Santiago *et al.*, 2018), such as minimum leaf conductance (Duursma *et al.*, 2019), hydraulic safety margin (Choat *et al.*, 2012), stomatal closure (Martin-StPaul *et al.*, 2017), capacitance (Gleason *et al.*, 2014), and rooting depth (Brum *et al.*, 2017).

Acknowledgements

We thank the climbing team for canopy sampling: Jocelyn Cazal, Valentine Alt, Samuel Counil, Anthony Percevaux, and Elodie Courtois. We thank the following colleagues for technical assistance during field work: Oscar Affholder, Louise Authier, Anne Baranger, Maxime Bellifa, Benoit Burban, Maëlle Cario, Bruno Clair, Maxime Corbin, Elia Dardevet, Alexandre De Haldat Du Lys, Jean-Yves Goret, Emilien Fort, Frederic Fung Fong You, Eva Gril, Thomas Saint-Germain and Ruth Tchana Wandji.

We would like to thank SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Structural and Functional Analysis of Tree and Wood Facility, https://doi.org/10.15454/1.5572400113627854E12) from UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF, and 4370 EA LERMAB EEF research center INRAE Nancy-Lorraine for support with anatomical sectioning. The SILVATECH facility is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01). We also would like to thank the PHENOBOIS platform for embolism resistance measurements (PHENOBOIS, Bordeaux, France).

This study was funded by the GFclim project (FEDER 20142020, project GY0006894). This work has benefited from an 'Investissement d'Avenir' grant managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-25-01). SL was supported by a doctoral fellowship from CEBA.

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

Author contributions

SL, PH and SJ conceived and designed the study; SL, EC, CZ, SC, CStahl, CG and PH collected field samples; SL, PH and CSalmon performed anatomical sections and image analyses; SL and EC performed leaf embolism resistance measurements; CZ and SD managed stem embolism resistance measurements; SL and EC performed data analysis; SL, PH and SJ wrote the manuscript; all authors discussed the results and contributed valuable comments on the manuscript.

ORCID

Sabrina Coste https://orcid.org/0000-0003-3948-4375
Sylvain Delzon https://orcid.org/0000-0003-3442-1711
Steven Jansen https://orcid.org/0000-0002-4476-5334
Patrick Heuret https://orcid.org/0000-0002-7956-0451
Sébastien Levionnois https://orcid.org/0000-0002-7217-9762
Clément Stahl https://orcid.org/0000-0001-5411-1169

References

Aguilos M, Stahl C, Burban B, Hérault B, Courtois EA, Coste S, Wagner F, Ziegler C, Takagi K, Bonal D. 2019. Interannual and seasonal variations in ecosystem transpiration and water use efficiency in a tropical rainforest. *Forests* **10**: e14.

Aleixo I, Norris D, Hemerik L, Barbosa A, Prata E, Costa F, Poorter L. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change* **9**: 384–388.

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH *et al.* 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**: 660–684.

André J-P, Catesson A, Liberman M. 1999. Characters and origin of vessels with heterogenous structure in leaf and flower abscission zones. *Canadian Journal of Botany* 253–261.

Anfodillo T, Petit G, Crivellaro A. 2013. Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA Journal* **34**: 352–364.

Bartlett Klein, Jansen Choat, Sack L. 2016. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **113**: 13098–13103.

Becker P, Gribben RJ, Lim CM. 2000. Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. *Tree Physiology* **20**: 965–967.

Bettiati D, Petit G, Anfodillo T. 2012. Testing the equi-resistance principle of the xylem transport system in a small ash tree: empirical support from anatomical analyses. *Tree Physiology* **32**: 171–177.

Blackman CJ, Creek D, Maier C, Aspinwall MJ, Drake JE, Pfautsch S, O'Grady A, Delzon S, Medlyn BE, Tissue DT *et al.* 2019a. Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. *Tree Physiology* **39**: 910–924.

Blackman CJ, Li X, Choat B, Rymer PD, Kauwe MGD, Duursma RA, Tissue DT, Medlyn BE. 2019b. Desiccation time during drought is highly predictable across species of *Eucalyptus* from contrasting climates. *New Phytologist* **224**: 632–643.

Blackman CJ, Pfautsch S, Choat B, Delzon S, Gleason SM, Duursma RA. 2016. Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. *Plant, Cell & Environment* **39**: 2342–2345.

Bonan GB. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**: 1444–1449.

Brodribb TJ, Bienaimé D, Marmottant P. 2016a. Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **113**: 4865–4869.

Brodribb TJ, Carriqui M, Delzon S, Lucani C. 2017. Optical measurement of stem xylem vulnerability. *Plant Physiology* **174**: 2054–2061.

Brodribb TJ, Cochard H. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology* **149**: 575–584.

Brodribb TJ, Holbrook NM. 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology* **132**: 2166–2173.

Brodribb TJ, Skelton RP, McAdam SAM, Bienaimé D, Lucani CJ, Marmottant P. 2016b. Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. *New Phytologist* **209**: 1403–1409.

Brum M, Teodoro GS, Abrahão A, Oliveira RS. 2017. Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the campos rupestres, a tropical montane biodiversity hotspot. *Plant and Soil* **420**: 467–480.

Bucci SJ, Scholz FG, Campanello PI, Montti L, Jimenez-Castillo M, Rockwell FA, Manna LL, Guerra P, Bernal PL, Troncoso O *et al.* 2012. Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* **32**: 880–893.

Charrier G, Torres-Ruiz JM, Badel E, Burlett R, Choat B, Cochard H, Delmas CEL, Domec J-C, Jansen S, King A *et al.* 2016. Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension. *Plant Physiology* **172**: 1657–1668.

Chen J-W, Zhang Q, Li X-S, Cao K-F. 2009. Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. *Planta* **230**: 459–468.

Chen J-W, Zhang Q, Li X-S, Cao K-F. 2010. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. *Tree Physiology* **30**: 876–885.

Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* **558**: 531–539.

Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG *et al.* 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**: 752–755.

Choat B, Sack L, Holbrook NM. 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist* **175**: 686–698.

Christman MA, Sperry JS. 2010. Single-vessel flow measurements indicate scalariform perforation plates confer higher flow resistance than previously estimated. *Plant, Cell & Environment* **33**: 431–443.

Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany* **64**: 4779–4791.

Creek D, Lamarque LJ, Torres-Ruiz JM, Parise C, Burlett R, Tissue DT, Delzon S. 2020. Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. *Journal of Experimental Botany* **71**: 1151–1159.

Cruiziat P, Cochard H, Améglio T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* **59**: 723–752.

Dixon HH. 1914. *Transpiration and the ascent of sap in plants.* London, UK: Macmillan and Co. Ltd.

Dixon H, Joly J. 1895. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **186**: 563–576.

Duffy PB, Brando P, Asner GP, Field CB. 2015. Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **112**: 13172–13177.

Duursma RA, Blackman CJ, Lopéz R, Martin-StPaul NK, Cochard H, Medlyn BE. 2019. On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist* **221**: 693–705.

Duursma R, Choat B. 2017. FITPLC – an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics* **4**: e002.

Echeverría A, Anfodillo T, Soriano D, Rosell JA, Olson ME. 2019. Constant theoretical conductance via changes in vessel diameter and number with height growth in *Moringa oleifera*. *Journal of Experimental Botany* **70**: 5765–5772.

Eisner NJ, Gilman EF, Grabosky J, Beeson RC. 2002. Branch junction characteristics affect hydraulic segmentation in red maple. *Journal of Arboriculture* **28**: 245–251.

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

Enquist B. 2003. Cope's rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant, Cell & Environment* **26**: 151–161.

Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, Lewis SL, Brienen RJW, Feldpausch TR, Lloyd J, Monteagudo-Mendoza A, Arroyo L, Álvarez-Dávila E *et al.* 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology* **25**: 39–56.

Falster DS, Warton DI, Wright II. 2006. *User's guide to* SMATR*: standardised major axis tests & routines version 2.0, copyright 2006.* [WWW document] URL http://bio.mq.edu.au/research/groups/comparative/SMATR/SMATR_users_guide.pdf [accessed 20 May 2010].

Gleason SM, Blackman CJ, Cook AM, Laws CA, Westoby M. 2014. Whole-plant capacitance, embolism resistance and slow transpiration rates all contribute to longer desiccation times in woody angiosperms from arid and wet habitats. *Tree Physiology* **34**: 275–284.

Gloor M, Barichivich J, Ziv G, Brienen R, Schöngart J, Peylin P, Cintra BBL, Feldpausch T, Phillips O, Baker J. 2015. Recent Amazon climate as background for possible ongoing and future changes of Amazon humid forests. *Global Biogeochemical Cycles* **29**: 1384–1399.

Gourlet-Fleury S, Guehl JM, Laroussinie O. 2004. *Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.* Paris, France: Elsevier.

Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* **26**: 689–701.

Hao G-Y, Hoffmann WA, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Franco AC, Cao K-F, Goldstein G. 2008. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia* **155**: 405–415.

Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD. 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist* **126**: 695–705.

Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology.* Oxford, UK: Oxford University Press. https://global.oup.com/academic/product/the-comparative-method-in-evolutionary-biology-9780198546405?cc=fr&lang=en&#

Hilker T, Lyapustin AI, Tucker CJ, Hall FG, Myneni RB, Wang Y, Bi J, de Moura YM, Sellers PJ. 2014. Vegetation dynamics and rainfall sensitivity of the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **111**: 16041–16046.

Hochberg U, Albuquerque C, Rachmilevitch S, Cochard H, David-Schwartz R, Brodersen CR, McElrone A, Windt CW. 2016. Grapevine petioles are more sensitive to drought induced embolism than stems: evidence from *in vivo* MRI and microcomputed tomography observations of hydraulic vulnerability segmentation. *Plant, Cell & Environment* **39**: 1886–1894.

Hochberg U, Windt CW, Ponomarenko A, Zhang Y-J, Gersony J, Rockwell FE, Holbrook NM. 2017. Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems. *Plant Physiology* **174**: 764–775.

Isebrands JG, Larson PR. 1977. Vascular anatomy of the nodal region in *Populus deltoides* Bartr. *American Journal of Botany* **64**: 1066–1077.

Johnson DM, McCulloh KA, Meinzer FC, Woodruff DR, Eissenstat DM, Phillips N. 2011. Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern US tree species. *Tree Physiology* **31**: 659–668.

Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA, Jordan-Meille L, Ward E, Warren JM, Palmroth S, Domec J-C. 2016. A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiology* **36**: 983–993.

Joyce BJ, Steiner KC. 1995. Systematic variation in xylem hydraulic capacity within the crown of white ash (*Fraxinus americana*). *Tree Physiology* **15**: 649–656.

Kaack L, Altaner CM, Carmesin C, Diaz A, Holler M, Kranz C, Neusser G, Odstrcil M, Schenk HJ, Schmidt V *et al.* 2019. Function and three-dimensional structure of intervessel pit membranes in angiosperms: a review. *IAWA Journal* **40**: 673–702.

Klein T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology* **28**: 1313–1320.

Klepsch M, Zhang Y, Kotowska MM, Lamarque LJ, Nolf M, Schuldt B, Torres-Ruiz JM, Qin D-W, Choat B, Delzon S *et al.* 2018. Is xylem of angiosperm leaves less resistant to embolism than branches? Insights from microCT, hydraulics, and anatomy. *Journal of Experimental Botany* **69**: 5611–5623.

Kotowska MM, Thom R, Zhang Y, Schenk HJ, Jansen S. 2020. Within-tree variability and sample storage effects of bordered pit membranes in xylem of *Acer pseudoplatanus*. *Trees* **34**: 61–71.

Lamarque LJ, Corso D, Torres-Ruiz JM, Badel E, Brodribb TJ, Burlett R, Charrier G, Choat B, Cochard H, Gambetta GA *et al.* 2018. An inconvenient truth about xylem resistance to embolism in the model species for refilling *Laurus nobilis* L. *Annals of Forest Science* **75**: e88.

Larson PR, Isebrands JG. 1978. Functional significance of the nodal constricted zone in *Populus deltoides*. *Canadian Journal of Botany* **56**: 801–804.

Lechthaler S, Colangeli P, Gazzabin M, Anfodillo T. 2019a. Axial anatomy of the leaf midrib provides new insights into the hydraulic architecture and cavitation patterns of *Acer pseudoplatanus* leaves. *Journal of Experimental Botany* **70**: 6195–6201.

Lechthaler S, Turnbull TL, Gelmini Y, Pirotti F, Anfodillo T, Adams MA, Petit G. 2019b. A standardization method to disentangle environmental information from axial trends of xylem anatomical traits. *Tree Physiology* **39**: 495–502.

Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* **190**: 709–723.

Levionnois S, Coste S, Nicolini E, Stahl C, Morel H, Heuret P. 2020. Scaling of petiole anatomies, mechanics and vasculatures with leaf size in the widespread Neotropical pioneer tree species *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). *Tree Physiology* **40**: 245–258.

Li S, Lens F, Espino S, Karimi Z, Klepsch M, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S. 2016. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* **37**: 152–171.

Lobo A, Torres-Ruiz JM, Burlett R, Lemaire C, Parise C, Francioni C, Truffaut L, Tomášková I, Hansen JK, Kjær ED *et al.* 2018. Assessing inter and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management* **424**: 53–61.

Losso A, Bär A, Dämon B, Dullin C, Ganthaler A, Petruzzellis F, Savi T, Tromba G, Nardini A, Mayr S *et al.* 2019. Insights from *in vivo* micro-CT analysis: testing the hydraulic vulnerability segmentation in *Acer pseudoplatanus* and *Fagus sylvatica* seedlings. *New Phytologist* **221**: 1831–1842.

Loubry D. 1994a. *Déterminismes du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5 LAT. N).* PhD thesis, Université Paris 6, Paris, France.

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.

Martin-StPaul N, Delzon S, Cochard H. 2017. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters* **20**: 1437–1447.

Martre P, Durand J-L, Cochard H. 2000. Changes in axial hydraulic conductivity along elongating leaf blades in relation to xylem maturation in tall fescue. *New Phytologist* **146**: 235–247.

McAdam SAM, Cardoso AA. 2018. The recurrent evolution of extremely resistant xylem. *Annals of Forest Science* **76**: e2.

McDowell N, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Brando P, Brienen R, Chambers J, Christoffersen B, Davies S, Doughty C, Duque A *et al.* 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* **219**: 851–869.

Mu Q, Zhao M, Running SW. 2011. Improvements to a MODIS global terrestrial evapotranspiration algorithm. *Remote Sensing of Environment* **115**: 1781–1800.

Nardini A, Pitt F. 1999. Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytologist* **143**: 485–493.

Nolf M, Creek D, Duursma R, Holtum J, Mayr S, Choat B. 2015. Stem and leaf hydraulic properties are finely coordinated in three tropical rain forest tree species. *Plant, Cell & Environment* **38**: 2652–2661.

Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, Isnard S, León-Gómez C, Alvarado-Cárdenas LO, Castorena M. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* **17**: 988–997.

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

Olson ME, Soriano D, Rosell JA, Anfodillo T, Donoghue MJ, Edwards EJ, León-Gómez C, Dawson T, Martínez JJC, Castorena M *et al.* 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **115**: 7551–7556.

Pammenter NW, Van der Willigen C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology* **18**: 589–593.

Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG *et al.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* **333**: 988–993.

Petit G, Anfodillo T, Mencuccini M. 2008. Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytologist* **177**: 653–664.

Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, López-González G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA *et al.* 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* **323**: 1344–1347.

Pittermann J, Olson ME, Way D. 2018. Transport efficiency and cavitation resistance in developing shoots: a risk worth taking. *Tree Physiology* **38**: 1085–1087.

Pivovaroff AL, Pasquini SC, Guzman DEM, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS. 2016. Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Functional Ecology* **30**: 517–526.

Pivovaroff AL, Sack L, Santiago LS. 2014. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist* **203**: 842–850.

Reich PB. 2014. The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.

Rodriguez-Dominguez CM, Carins Murphy MR, Lucani C, Brodribb TJ. 2018. Mapping xylem failure in disparate organs of whole plants reveals extreme resistance in olive roots. *New Phytologist* **218**: 1025–1035.

Sack L, Holbrook NM. 2006. Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* **57**: 361–381.

Santiago LS, Guzman MED, Baraloto C, Vogenberg JE, Brodie M, Hérault B, Fortunel C, Bonal D. 2018. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist* **218**: 1015–1024.

Schlesinger WH, Jasechko S. 2014. Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology* **189–190**: 115–117.

Scoffoni C, Albuquerque C, Brodersen CR, Townes SV, John GP, Bartlett MK, Buckley TN, McElrone AJ, Sack L. 2017a. Outside-xylem vulnerability, not xylem embolism, controls leaf hydraulic decline during dehydration. *Plant Physiology* **173**: 1197–1210.

Scoffoni C, Sack L, Ort D. 2017b. The causes and consequences of leaf hydraulic decline with dehydration. *Journal of Experimental Botany* **68**: 4479–4496.

Skelton RP, Brodribb TJ, Choat B. 2017. Casting light on xylem vulnerability in an herbaceous species reveals a lack of segmentation. *New Phytologist* **214**: 561–569.

Skelton RP, Dawson TE, Thompson SE, Shen Y, Weitz AP, Ackerly D. 2018. Low vulnerability to xylem embolism in leaves and stems of North American oaks. *Plant Physiology* **177**: 1066–1077.

Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* **93**: 1490–1500.

Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant, Cell & Environment* **28**: 456–465.

Tolivia D, Tolivia J. 1987. Fasga: a new polychromatic method for simultaneous and differential staining of plant tissues. *Journal of Microscopy* **148**: 113–117.

Tyree MT, Alexander JD. 1993. Hydraulic conductivity of branch junctions in three temperate tree species. *Trees* **7**: 156–159.

Tyree MT, Cochard H, Cruiziat P, Sinclair B, Ameglio T. 1993. Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell & Environment* **16**: 879–882.

Tyree MT, Ewers FW. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**: 345–360.

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**: 1105–1113.

Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag. https://www.springer.com/gp/book/9783540433545

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

Volaire F. 2018. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Global Change Biology* **24**: 2929–2938.

Waddington CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* **150**: 563–565.

Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* **81**: 259–291.

West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**: 664–667.

Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment* **28**: 800–812.

Wolfe BT, Sperry JS, Kursar TA. 2016. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. *New Phytologist* **212**: 1007–1018.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.

Zhu S-D, Liu H, Xu Q-Y, Cao K-F, Ye Q. 2016. Are leaves more vulnerable to cavitation than branches? *Functional Ecology* **30**: 1740–1744.

Ziegler C, Coste S, Stahl C, Delzon S, Levionnois S, Cazal J, Cochard H, Esquivel-Muelbert A, Goret J-Y, Heuret P *et al.* 2019. Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought. *Annals of Forest Science* **76**: e115.

Zimmermann MH. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* **56**: 2286–2295.

Zimmermann MH. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.

Zuleta D, Duque A, Cardenas D, Muller-Landau HC, Davies SJ. 2017. Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology* **98**: 2538–2546.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Fig. S1 Leaf optical vulnerability curves for all 21 species showing the percentage of observed embolism (%) in the leaf xylem according to xylem water potential (MPa).

Fig. S2 Mean optical vulnerability curves for leaves and mean hydraulic vulnerability curves for stems for all 21 species showing the percentage of observed embolism or loss of conductivity (%) in the xylem according to xylem water potential (MPa).

Please note: Wiley Blackwell are not responsible for the content or functionality of any Supporting Information supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the *New Phytologist* Central Office.

© 2020 The Authors
New Phytologist © 2020 New Phytologist Trust

ABSTRACT

Author : Camille Ziegler
Supervisors : Damien Bonal (INRAE, UMR Silva) & Sabrina Coste (Université de Guyane, UMR EcoFoG)

Title : **Diversity of drought-resistance mechanisms of tropical rainforest tree species**

Keywords : ecophysiology, ecology, interspecific variability, hydraulic failure, French Guiana

Tropical rainforests play a central role in biogeochemical cycles at the global scale. Seasonal droughts alter their functioning, but severe droughts can severely affect tree growth and mortality. Increasingly frequent severe droughts in the past decades over the entire Amazon Basin have triggered changes in tree community composition, but our capacity to predict the fate of these communities is partly hampered by our lack of knowledge on the physiological mechanisms involved in tree drought-resistance. This thesis explores the interspecific diversity of drought resistance mechanisms of tropical rainforest tree species in French Guiana and aims at enhancing our present knowledge on their functioning. This thesis reveals that tropical rainforest canopy tree species can be very resistant to drought-induced stem embolism and that a majority of species achieve high hydraulic safety during the dry season, with strong interspecific differences. However, for most trees, a decrease in soil water availability leads to a decrease in their sap flux density during the dry season, with part of their sensitivity being related to physiological mechanisms involved in drought-resistance strategies. The underlying physiological mechanisms to their strategies vary strongly between species for young tree saplings. Some benefit from an early stomatal closure and low minimum leaf conductance, while others are more resistant to stem embolism and rely on a positive hydraulic vulnerability segmentation. During a severe imposed drought, there was a strong reduction in carbohydrate contents, which highlights the interdependence between the water and carbon balance of trees. However, the main physiological mechanism causing tree mortality seems to be hydraulic failure. The strong interspecific variability within these communities could lead to contrasting responses of tree populations to an increase in the frequency and severity of drought events, which could impact tree community composition in French Guiana.

RÉSUMÉ

Auteur : Camille Ziegler

Directeurs de thèse : Damien Bonal (INRAE, UMR Silva) et de Sabrina Coste (Université de Guyane, UMR EcoFoG)

Titre : **Diversité des mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide**

Mots-clés : écophysiologie, écologie, variabilité interspécifique, défaillance hydraulique, Guyane

Les forêts tropicales humides jouent un rôle clé dans les cycles biogéochimiques à l'échelle globale. Les évènements de sécheresse saisonniers entrainent des modifications dans le fonctionnement de ces forêts. L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des évènements de sécheresse de forte intensité à l'échelle de l'Amazonie entraine déjà un changement dans la composition des communautés d'arbres, mais notre capacité à prédire leur réponse future dépend en partie de nos connaissances des mécanismes physiologiques leur permettant de résister à la sécheresse. Cette thèse explore la diversité interspécifique des mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres en forêt tropicale humide de Guyane et vise à améliorer les connaissances actuelles. Elle montre que les espèces d'arbres de canopée en forêt naturelle peuvent avoir une grande résistance à l'embolie des tiges et qu'une majorité des espèces ont un grand niveau de sureté hydraulique en saison sèche, avec une grande variabilité interspécifique. Cependant, pour la majorité d'entre eux, une diminution de la disponibilité en eau du sol entraine une diminution de leur densité de flux de sève en saison sèche, et une partie de cette sensibilité peut être expliquée par des mécanismes physiologiques liés à des stratégies de résistance à la sécheresse. Les mécanismes physiologiques sous-jacents à ces stratégies varient fortement entre espèces pour de jeunes arbres. Certaines bénéficient d'une fermeture stomatique précoce et d'une faible conductance minimum, alors que d'autres ont une plus grande résistance à l'embolie des tiges et un plus fort degré de segmentation de vulnérabilité, parfois associés à une grande tolérance à l'embolie des tiges. Lors d'une sécheresse de forte intensité, nous avons observé une forte réduction des teneurs en carbohydrates, ce qui souligne l'interdépendance entre le fonctionnement hydraulique et carboné des espèces. Cependant, le principal processus physiologique causant la mort semble être la défaillance hydraulique. Cette forte variabilité interspécifique amène à postuler que les populations d'arbres de forêt tropicale humide pourraient répondre de manière contrastée à une intensification des épisodes de sécheresse, ce qui pourrait avoir des conséquences sur la composition des communautés d'arbres en Guyane.