



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>

00/1668

Se N 00 / 3
/ 6



INRA
Centre de Recherches Forestières
Unité d'Ecophysiologie Forestière
54280 Champenoux



Université H. Poincaré, Nancy I
Faculté des Sciences
Domaine Scientifique Grignard BP 239
54506 Vandoeuvre-les-Nancy

UFR Sciences et Techniques Biologiques
Ecole doctorale : Biologie et Santé

Thèse

présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy I

en Biologie Forestière

par

Damien BONAL



*Variabilité interspécifique de l'efficience d'utilisation
de l'eau en forêt tropicale humide guyanaise :*

*Groupes fonctionnels
Interprétation écophysiologique
Intégration à l'échelle du couvert*

Soutenue publiquement le 8 mars 2000 devant la commission d'examen composée de :

JM. Favre

N. Buchmann

F. J. BIBLIOTHEQUE SCIENCES NANCY 1



A. D. 095 130158 8

D. Sabatier

JM. Guehl

Professeur, Université H. Poincaré, Nancy I

Dr. Habil., Max Planck Institut, Iéna, Allemagne

Directeur de Recherches, INRA Montpellier

Directeur de Recherches, INRA Clermont-Ferrand

Maître de Conférence, Université Paris VI

Chargé de Recherches, IRD Montpellier

Directeur de Recherches, INRA Nancy

Président

Rapporteur

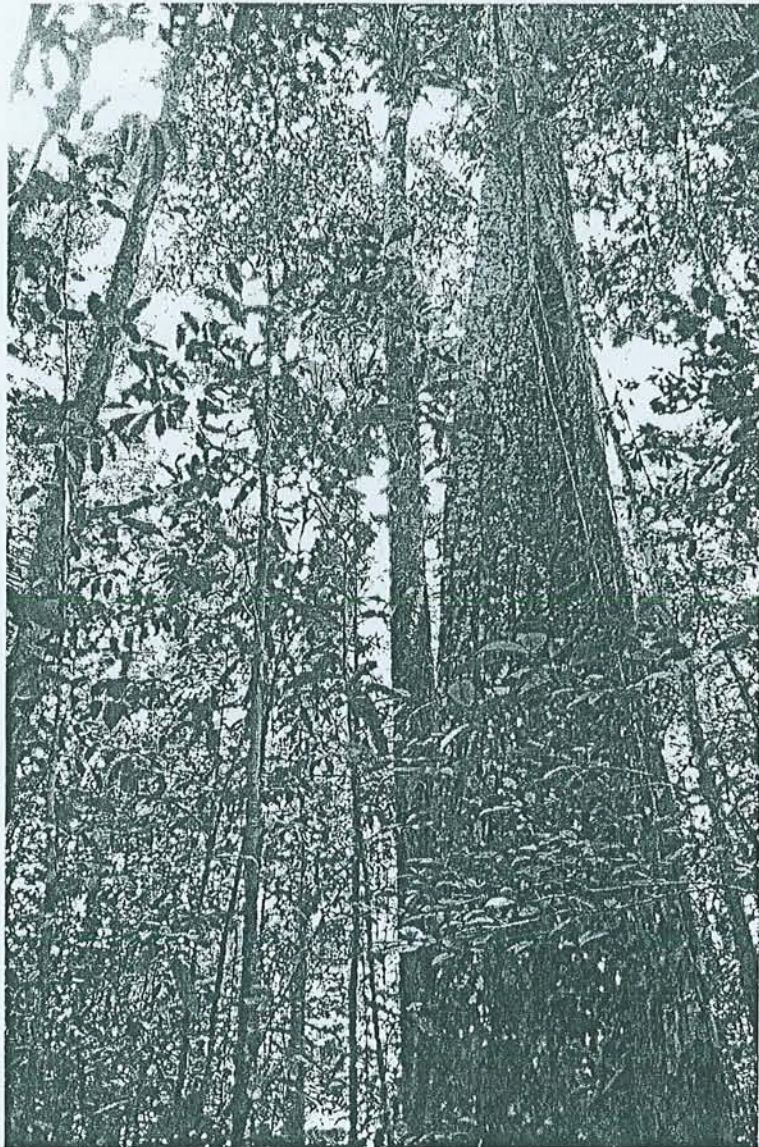
Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse



La Nature est une somme, et non pas un tout.

à Annabel

Avant propos

Ce mémoire de thèse en Biologie Forestière de l'Université Henri Poincaré de Nancy I est rédigé sous forme de thèse sur publications. Le travail expérimental a été réalisé à la station de Recherches Forestières de l'INRA de Kourou, en Guyane Française. Ce mémoire est divisé en deux parties, la première correspondant à une synthèse en français, la deuxième rassemblant quatre annexes qui correspondent à quatre articles rédigés en anglais.

Dans la synthèse, par souci de clarté, les figures ou tableaux présentés dans les articles n'ont pas été répétés. Ils sont rappelés par un chiffre romain correspondant au numéro de l'annexe, précédés par la lettre A-, et suivi du numéro de tableau ou figure mentionné dans l'article et de la page correspondante dans ce mémoire (par exemple, A-II Fig. 1 p. 72 pour la figure 1 de l'annexe II que l'on trouve à la page 72 du présent mémoire). Certaines figures ou tableaux qui n'apparaissent pas dans ces articles sont référencés par un chiffre arabe seul précédé de Fig. ou Tab.

Articles scientifiques acceptés :

Annexe I. BONAL D., SABATIER D., MONTPIED P., TREMEAUX D., GUEHL JM. 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among canopy trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia*

Annexe II. D. BONAL, BARIGAH T.S., GRANIER A., GUEHL J.M. 2000. Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant, Cell and Environment*

Annexe IV. BONAL D., ATGER C., BARIGAH T., FERHI A., GUEHL JM, FERRY B. 2000. Water acquisition patterns of two tropical canopy trees of French Guiana as inferred from H_2^{18}O extraction patterns. *Annals of Forest Science*

Articles scientifiques soumis :

Annexe III. BONAL. D., GUEHL JM. 2000. Homeostatic regulation of leaf water potential in relation to drought in *Virola michelii*, a tropical rainforest canopy tree species? *Functional Ecology*



Remerciements

Même s'ils ont peu contribué à l'aspect scientifique de ce travail, je veux exprimer ici ma profonde reconnaissance à mes parents, CLAUDE et FRANCOISE, qui depuis toujours m'ont stimulé, encouragé, supporté.

J'aimerais remercier très sincèrement les différents membres du Jury :

Jean-Michel FAVRE, qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider ce jury

François TARDIEU, pour s'être intéressé à ce travail

Nina BUCHMANN, für Ihre freundliche Unterstützung und ihr Interesse an dieser Arbeit

Pierre CRUIZIAT, pour l'intérêt manifesté pour ce travail

André FERHI, pour sa gentillesse, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et initié à l'oxygène¹⁸

Daniel SABATIER, pour m'avoir donné accès aux données botaniques de Saint-Elie et évité vingt années de travail de reconnaissance des espèces de la forêt guyanaise

et Jean-Marc GUEHL. Je tiens à lui exprimer ici toute ma reconnaissance pour m'avoir en premier lieu donné la chance de travailler sur ce sujet de thèse. Je désire lui exprimer mon profond respect et le remercier pour sa disponibilité envers moi - ses nombreuses missions en Guyane au cours de ces trois années en témoignent -, pour m'avoir éclairé à chacune de nos discussions et pour son soutien incessant. Je lui témoigne ici toute mon amitié.

Je tiens également à remercier toutes les personnes de l'INRA, de SILVOLAB ou d'ailleurs, qui de diverses manières ont contribué à la réalisation de ce travail :

Francis CAILLIEZ, Chef du Département Forêts et Milieux Naturels de l'INRA, pour avoir donné le coup de pouce nécessaire à l'obtention d'une bourse INRA

Gilbert AUSSÉNAC, Directeur de Recherches INRA Nancy, responsable de l'unité de Recherches en Ecophysiologie Forestière de Nancy, pour m'avoir accueilli dans son équipe et encouragé tout au long de ces années

André GRANIER et Erwin DREYER, Directeurs de Recherches INRA Nancy, pour leur disponibilité constante et leur aide

Meriem FOURNIER-DJIMBI, Directrice de l'U.M.R. Guyane, pour sa gentillesse et son soutien

Denis GIROU, Président de Silvolab, pour son soutien, le soutien financier de Silvolab et l'initiation au ski nautique

Tété BARIGAH, pour m'avoir accueilli dans le laboratoire d'écophysiologie de l'INRA de Kourou, pour avoir stimulé de nombreuses réflexions et pour son amitié

Rosine GROSS, pour son aide efficace, même à 8000 km, et son amitié

Jacqueline GACHET, pour sa gentillesse et son efficacité

Claude BRECHET, Beverley HENRY et Graham FARQUHAR, pour les très nombreuses analyses isotopiques

Sylvie GOURLET-FLEURY, et tous les responsables du CIRAD-forêt, pour l'accès aux dispositifs de Paracou

Roland HUC et Hervé COCHARD, Chargés de Recherches INRA, pour la mission hydraulique

Jean-Pierre PASCAL, pour les discussions très enrichissantes sur les groupes fonctionnels

Olivier ROUPSARD et Catherine PICON-COCHARD, pour leur aide et les fructueuses discussions

Les responsables de l'ONF Guyane, pour l'accès au site de Petit-Saut

Sans oublier :

Marie-Béatrice BOGEAT-TRIBOULOT, Jacqueline BOHIN, Patrick GROSS, Pierre COUTERON
- Alice AMBOUILLE, Moïse BEREAU, Jean-Marc BOUVET, Bernd DEGEN, Saintano
DUFORT, Bruno FERRY, Pascal IMBERT, Patrick LABBE, Eliane LOUISANNA, Laurent
MAGGIA, Dominique PAILLETTE, Marie-Françoise PREVOST, Josie SANTINI, Alain XANDE

Au cours de ces années, d'autres personnes m'ont aidé à me changer les idées, m'ont apporté leur soutien, leur amitié. Qu'elles en soient remerciées :

Tous les membres de ma famille et de celle de mon épouse
Olivier ROUX-FOUILLET, mon cousin, pour son accueil chaleureux à Nancy
Nicolas et Johann PERTHUISOT, pour leur amitié
Olivier et Marie-Claude MONTEUUIS, pour leurs conseils au moment crucial de choisir ma voie,
et pour leur amitié
Les "footeux" du campus, dont Cyril DUTECH, Sylvain DARNET, Vincent FREYCON, Thomas
PEROT, Jérôme SEITER, etc.
Michael DELORME, qui a su me rappeler qu'une thèse se gagne à l'entraînement !
Nicolas et Johann (encore), Blaise et Dorothée CLEMENT, Cyril (encore) et Isabelle NOLIBOS,
Dominique et Sophie PAGET, les copains de Guyane
Chris BARALOTO, fournisseur officiel de tee-shirts

Je voudrais également faire un clin d'œil à mon fils, MATHIEU, qui par ses sourires, ses pleurs, les
nuits sans sommeil, etc., m'a rappelé chaque jour qu'il y a une autre vie avec la thèse, et dédier
finalement ce travail à ma tendre épouse, ANNABEL, qui m'a encouragé, supporté (dans les
deux sens du terme) tout au long de ce travail.

Table des Matières

PARTIE I : SYNTHESE

LISTE DES ABREVIATIONS	
INTRODUCTION GENERALE	1
CADRE THEORIQUE	5
APPROCHE EXPERIMENTALE	13
1. VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU	18
1.1. Facteurs influençant l'efficacité d'utilisation de l'eau	18
1.2. Variabilité interspécifique de WUE_{int} en forêt tropicale	19
1.2.1. Composition isotopique du carbone des feuilles	19
1.2.2. Composition isotopique du carbone de la cellulose du bois	20
1.3. Origine de la variabilité de WUE_{int} en forêt tropicale humide	20
1.3.1. Relation entre $\delta^{13}C$ et diamètre des arbres : effet canopée ?	20
1.3.2. Contrôle génétique de WUE_{int}	21
1.3.3. WUE_{int} , sécheresse et compétition en forêt tropicale humide	22
1.4. Groupes fonctionnels d'espèces	23
1.5. Conclusions	25
2. INTERPRETATION ECOPHYSIOLOGIQUE DE LA VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE WUE_{int}	26
2.1. Composantes écophysiologiques de la diversité interspécifique de WUE_{int}	26
2.1.1. Evidence du rôle majeur de g_s	26
2.1.2. Relation entre $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$	26
2.1.3. Relation entre $\delta^{13}C$ et potentiel hydrique foliaire	27
2.2. Régulation stomatique des échanges gazeux et du potentiel hydrique des arbres	28
2.2.1. Caractéristiques stomatiques et foliaires	28
2.2.2. Réponse à la contrainte hydrique atmosphérique	29
2.2.3. Réponse à la contrainte hydrique édaphique	32
2.2.3.1. Espèces tolérantes	33
2.2.3.2. Espèces évitantes	34
2.2.4. Relation avec $\delta^{13}C$	35
2.3. Conclusions	35
3. INTEGRATION A L'ECHELLE DU COUVERT ET DE L'ECOSYSTEME	36
3.1. Discrimination isotopique du couvert et de l'écosystème forestier tropical humide	36
3.2. Efficacité d'utilisation de l'eau du couvert forestier tropical humide	37
3.3. Conclusions	38
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	39
REFERENCES	43

PARTIE II : ANNEXES

ANNEXE I.	52
ANNEXE II.	69
ANNEXE III.	83
ANNEXE IV.	93

Liste des Abréviations

$\delta^{13}\text{C}$	Composition isotopique du carbone foliaire (‰)
$\delta^{13}\text{C}_a$	Composition isotopique du carbone du CO_2 atmosphérique (‰)
$\delta^{13}\text{C}_c$	Composition isotopique du carbone de la cellulose du bois (‰)
$\delta^{13}\text{C}_i$	Composition isotopique foliaire moyenne du carbone de l'espèce i dans une parcelle (‰)
$\delta^{13}\text{C}_R$	Composition isotopique du carbone du CO_2 respiré (‰)
$\delta^{13}\text{C}_{\text{trop}}$	Composition isotopique du carbone du CO_2 troposphérique (‰)
$\delta^{18}\text{O}$	Composition isotopique de l'oxygène de la matière totale dans la feuille (‰)
$\delta^{18}\text{O}_c$	Composition isotopique de l'oxygène de la cellulose du bois (‰)
$\delta^{18}\text{O}_l$	Composition isotopique de l'oxygène de l'eau foliaire (‰)
$\delta^{18}\text{O}_s$	Composition isotopique de l'eau puisée dans le sol (‰)
$\delta^{18}\text{O}_v$	Composition isotopique de la vapeur d'eau atmosphérique (‰)
Δ	Dérivée de la fonction saturante (Pa C^{-1})
Δ_f	Discrimination isotopique du carbone au cours de la photosynthèse (‰)
Δ_A	Discrimination isotopique du carbone du couvert (‰)
Δ_e	Discrimination isotopique du carbone de l'écosystème (‰)
γ	Constante psychrométrique (Pa C^{-1})
λ	Chaleur latente de vaporisation ($2.5 \cdot 10^6 \text{ J kg}^{-1}$)
v	Différence de pression de vapeur d'eau entre la cavité sous-stomatique et l'air extérieur (hPa)
Θ	Humidité volumique du sol ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$)
ρ	Masse volumique de l'air (kg m^{-3})
Ψ_s	Potentiel hydrique du sol (MPa)
Ψ_w	Potentiel hydrique foliaire (MPa)
Ψ_{wm}	Potentiel hydrique foliaire en milieu de journée (MPa)
Ψ_{wp}	Potentiel hydrique foliaire de base, obtenue en fin de nuit (MPa)
a	Coefficient de discrimination isotopique du carbone lors de la diffusion stomatique du CO_2 ($= 4.4\text{‰}$)
A	Vitesse d'assimilation foliaire nette de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
A-	Annexe
ABA	Acide abscissique
Ann.	Annexe
b	Coefficient de discrimination isotopique du carbone lors de la carboxylation ($= 27.0\text{‰}$)
BA_i	Surface terrière de l'espèce i dans une parcelle (<i>basal area</i>) (m^2)
C_E	Conductance hydraulique spécifique foliaire ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)
C_{Ju}	Conductance hydraulique spécifique de l'aubier ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)
C_i	Concentration en CO_2 intercellulaire ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
CO_2	Dioxyde de carbone
C_p	Chaleur sensible de l'air sec à pression constante ($\text{J kg}^{-1} \text{ C}^{-1}$)
DBH	Diamètre des arbres à 1.30 m de haut (<i>diameter at breast height</i>) (cm)
DVD	Drainage vertical libre (<i>deep vertical drainage</i>)
e_a	Pression de vapeur d'eau dans l'atmosphère (hPa)
e_c	Facteur de fractionnement isotopique associé au changement d'état de l'eau (‰)
e_i	Pression de vapeur d'eau dans la chambre sous-stomatique (hPa)
e_k	Facteur de fractionnement isotopique associé à la diffusion de la vapeur d'eau dans l'air (‰)
E	Vitesse de transpiration foliaire ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
E_p	Transpiration en phase liquide à l'échelle de la plante (mmol s^{-1})

Fig.	Figure
G	Flux de chaleur sensible dans la biomasse aérienne et dans le sol (W m^{-2})
g_a	Conductance aérodynamique (m s^{-1})
g_b	Conductance de la couche limite pour la vapeur d'eau ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
g_c	Conductance du couvert pour la vapeur d'eau ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
g_{CO_2}	Conductance stomatique pour le CO_2 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
g_s	Conductance stomatique pour la vapeur d'eau ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
GPP	Productivité primaire brute (<i>gross primary productivity</i>)
H_2O	Eau
I_p	Rayonnement photosynthétiquement actif ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Ju	Densité de flux de sève ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$)
[N]	Concentration en azote (%)
NEP	Productivité nette de l'écosystème (<i>net ecosystem productivity</i>)
O_2	Oxygène
P	Pression atmosphérique (Pa)
R_e	Rapport molaire $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ dans l'échantillon
R_s	Rapport molaire $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ dans le standard Pee Dee Belemnite
R_n	Rayonnement net au-dessus du couvert (W m^{-2})
REW	Proportion de la réserve utile en eau du sol restant disponible par rapport à la quantité d'eau utile maximale (<i>relative extractable water content</i>) (%)
RWC	Teneur en eau relative de la feuille (%)
SLD	Drainage latéral superficiel (<i>superficial lateral drainage</i>)
SLM	Masse sèche foliaire par unité de surface foliaire (g m^{-2})
SWC	Teneur en eau du sol (%)
T	Transpiration total de la parcelle ($\text{mm h}^{-1} \approx \text{kg m}^{-2} \text{h}^{-1}$)
Tab.	Tableau
VPD	Déficit de saturation de l'air (hPa)
W_{ld}	Poids net de la matière sèche foliaire (g)
W_{lf}	Poids frais de la feuille (g)
W_{ls}	Poids à saturation en eau de la feuille (g)
W_{sd}	Poids sec du sol (g)
W_{sf}	Poids frais du sol (g).
WUE	Efficacité d'utilisation de l'eau ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
WUE_{int}	Efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
ZIC	Zone intertropicale de convergence

Introduction générale

A l'échelle de la planète, les forêts recouvrent environ 32 % des terres émergées. Les forêts sont localisées en majorité dans la zone intertropicale (42 %), dont plus de la moitié en Amérique du Sud. Si le principal réservoir de carbone impliqué dans le fonctionnement de la biosphère est le CO₂ dissous dans l'eau des mers et des océans, le biotope terrestre en contient également une part non négligeable (Houghton *et al.* 1985). Les forêts tropicales humides constituent de loin le premier lieu de stockage de carbone à la surface de la terre avec près de 53 % du stock du carbone biosphérique terrestre (Solomon *et al.* 1993). Les forêts tropicales humides sont également les écosystèmes caractérisés par la plus forte production primaire brute à l'échelle de la planète (Lloyd et Farquhar 1994). Ces forêts jouent un rôle prépondérant dans les échanges et les interactions entre la biosphère et l'atmosphère et la régulation du cycle biogéochimique du carbone (Bazzaz 1998).

Les vitesses actuelles d'émissions anthropologiques de CO₂ excèdent la capacité nette d'absorption du carbone des océans et des écosystèmes terrestres. La concentration en CO₂ de l'atmosphère augmente ainsi depuis le début de l'ère industrielle et contribue au réchauffement général de la planète par l'augmentation de l'effet de serre atmosphérique. D'autre part, le cycle de l'eau joue un rôle prépondérant dans la régulation des flux de chaleur dans l'atmosphère (Loaiciga *et al.* 1996). Le cycle de l'eau est ainsi considéré comme un facteur primordial dans l'évolution future du climat. Les conséquences des changements de climat sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres restent sujettes à de nombreuses interrogations. De même, la réponse des différents écosystèmes terrestres aux changements de climat et l'influence de ces écosystèmes sur la régulation du cycle du carbone et de l'eau restent très peu connues (Lloyd *et al.* 1996 ; Loaiciga *et al.* 1996).

La physionomie générale de la couverture forestière tropicale humide semble au premier abord très homogène. En réalité, il existe une forte variabilité géographique des conditions climatiques (pluviométrie, température) et édaphiques (Lasserre 1979). De plus, au sein même du couvert végétal, les conditions environnementales (lumière, humidité de l'air, température, etc.) varient suivant des gradients horizontaux ou verticaux (Cruiziat 1966 ; Yoda 1974).

L'écosystème forestier tropical humide renferme la majeure partie des espèces animales et végétales sur la planète. Il se caractérise par une très forte biodiversité. A l'intérieur d'un même écosystème, la biodiversité peut être divisée en trois composantes (Barbault 1998) : spécifique, génétique et fonctionnelle. La diversité spécifique se réfère à la diversité des organismes vivants dans un écosystème. La diversité génétique se réfère à la variabilité des gènes d'une espèce au sein d'une même population. Elle est liée au mode de reproduction des espèces, à la migration des espèces, etc. La diversité fonctionnelle concerne la variabilité du fonctionnement des différentes espèces dans un écosystème. Nous nous intéresserons principalement à cette dernière composante de la biodiversité. Les forêts tropicales humides sont caractérisées également par la complexité des interactions et des relations entre les espèces qui les composent. Les connaissances sur le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement de l'écosystème restent encore très éparses. De nombreuses études sont ainsi nécessaires pour estimer et comprendre la diversité fonctionnelle de cet écosystème et le rôle de cette diversité dans la dynamique des peuplements et le fonctionnement de l'écosystème.

La grande diversité et l'hétérogénéité de la forêt tropicale humide s'expliquent en partie par sa dynamique actuelle. Depuis les travaux d'Aubréville en 1938, la forêt tropicale humide "n'est

plus considérée comme une entité homogène mais comme un ensemble hétérogène de sous-unités d'âge, de structure, de composition et de dimension variables, une mosaïque composée d'un grand nombre de petites sous-unités interdépendantes" (Oldeman 1974 ; Whitmore 1975). La présence de perturbations à faible échelle dans la forêt (chablis, volis, renouvellement d'arbres morts sur pied, etc.) maintient un certain équilibre dynamique dans le couvert forestier (Riéra *et al.* 1990). Lors de telles perturbations endogènes, des changements radicaux de conditions environnementales dans le couvert contribuent en partie au maintien de la multiplicité des niches écologiques dans un espace restreint (*in* Barbault 1997). La grande diversité de la forêt tropicale humide s'explique également par son histoire. Cette forêt a subi de nombreuses perturbations au cours de l'ère quaternaire (Servant *et al.* 1993). En Amérique du Sud, elle a disparu sur de vastes étendues au profit de savanes, au même moment où les zones tempérées de l'hémisphère Nord subissaient des périodes de glaciation. La reconquête par la forêt de ces zones, à partir de "zones refuges", s'étale sur plusieurs dizaines de milliers d'années (Prance 1982 ; Granville 1982 ; Servant *et al.* 1993 ; Charles-Dominique *et al.* 1998). La capacité des espèces à coloniser des sols de savane, les différents modes de dissémination des graines, de survie, les différences importantes de climat à l'intérieur même de la Guyane (pluviométrie), le relief, la présence de cours d'eau, etc. peuvent expliquer en partie cette hétérogénéité et la répartition spatiale actuelle des espèces.

Même si de nombreux scientifiques d'horizons divers se sont attachés à étudier ces forêts depuis plus de deux siècles, les connaissances actuelles sur le fonctionnement écophysologique des espèces végétales qui les composent restent encore très limitées et imprécises. Les études écophysologiques menées depuis une vingtaine d'années ont porté en général sur un petit nombre d'espèces d'arbres, principalement choisies sur des critères d'adaptation aux conditions de lumière (ex. Bazzaz and Pickett 1980 ; Doley *et al.* 1988 ; Huc and Guehl 1989 ; Roberts *et al.* 1990 ; Alexandre 1991 ; Meinzer *et al.* 1993 ; Tinoco-Ojanguren et Pearcy 1993 ; Huc *et al.* 1994 ; Koch *et al.* 1994 ; Hogan *et al.* 1995 ; Guehl *et al.* 1998). Ces études ont permis de conclure à l'existence de différences importantes entre espèces concernant la régulation de leur potentiel hydrique et le fonctionnement de leurs échanges gazeux. En particulier, les espèces pionnières montrent des valeurs plus fortes de vitesse d'assimilation nette de CO₂ foliaire (A) et de vitesse de transpiration foliaire (E) que les espèces forestières. De plus, le rapport de ces deux termes, qui définit les besoins en eau des plantes pour la production de leur biomasse et qui s'exprime par le terme "efficacité d'utilisation de l'eau" (WUE, *Water use efficiency*) (Kramer 1983), est généralement moins élevé pour les espèces pionnières que pour les forestières. Cependant, des études récentes ont montré qu'il existait des différences très fortes de WUE à l'intérieur même des espèces forestières de la canopée (Guehl *et al.* 1998 ; Martinelli *et al.* 1998). Ces résultats suggèrent que des travaux sont encore nécessaires pour caractériser la diversité fonctionnelle des espèces de la forêt tropicale humide. De telles études devraient également permettre d'appréhender le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement de l'écosystème.

La diminution actuelle des surfaces couvertes par la forêt tropicale humide pourrait tendre à modifier le climat global des régions tropicales. Par ailleurs, les modèles de changements globaux prédisent une diminution de la pluviométrie en milieu tropical au cours des prochaines décennies, intensifiant les périodes de sécheresse en milieu tropical sec et humide (Bawa et Markham 1995). Or, les réponses des espèces face aux changements climatiques prédits ou aux perturbations d'origine anthropique sont relativement peu connues (Schneider et Root 1996). Peu de travaux ont été menés, par exemple, sur la réponse des arbres de la canopée au stress hydrique. De plus, les mécanismes physiologiques qui permettent aux espèces tropicales de s'adapter à ces conditions (régulation des échanges gazeux, du potentiel hydrique) restent encore très peu connus (Grantz 1990 ; Schulze 1993 ; Bunce 1996 ; Jones 1998 ; Whitehead 1998). De telles perturbations sont également susceptibles de modifier la composition floristique des peuplements (Bazzaz 1998) et

donc le fonctionnement de l'écosystème. Des études supplémentaires sur les réponses des espèces à la sécheresse et sur l'élucidation des mécanismes à l'origine de ces différences sont nécessaires.

Le développement au cours des deux dernières décennies de méthodologies basées sur l'utilisation des isotopes stables du carbone, de l'azote, de l'oxygène ou de l'hydrogène a permis de mieux prendre en compte le rôle de la biodiversité dans l'étude des flux de carbone, d'azote ou d'eau entre les écosystèmes et l'atmosphère. En particulier, l'utilisation des isotopes de l'azote a permis de caractériser la diversité interspécifique de l'acquisition de l'azote des arbres de la forêt tropicale humide guyanaise (Domenach *et al.* 1989 ; Roggy 1998). Concernant l'acquisition du carbone, les méthodologies isotopiques permettent d'estimer simplement certains paramètres écophysologiques pour un nombre important d'individus en intégrant la variabilité temporelle de ces paramètres (Farquhar *et al.* 1982, 1989). L'estimation des profondeurs d'acquisition de l'eau par les arbres peut également être obtenue à l'aide de ces méthodologies. Ces méthodologies seront décrites plus en détails dans le chapitre "Cadre théorique". De façon synthétique, l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE_{int}), qui est le rapport de la vitesse d'assimilation nette de CO_2 (A) sur la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s) intégré sur la période de vie de l'organe considéré, peut être estimée à partir des valeurs de composition isotopique du carbone de la matière végétale ($\delta^{13}C$) (Farquhar *et al.* 1982, 1989). Les stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources en eau par les plantes peuvent être appréhendées par les mesures de composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}O$) ou de l'hydrogène (δ^2H) de l'eau du sol et de la sève brute (Dawson et Ehleringer 1991 ; Ehleringer *et al.* 1991 ; Ehleringer et Dawson 1992 ; Flanagan *et al.* 1992). La composition isotopique de l'oxygène de la matière végétale ($\delta^{18}O$) dépend essentiellement de celle de l'eau présente dans les feuilles et de celle de l'eau puisée dans le sol. Il a été suggéré que $\delta^{18}O$ puisse permettre de distinguer l'origine - stomatique ou photosynthétique - des différences de WUE_{int} entre espèces (Farquhar *et al.* 1989 ; Ehleringer et Dawson 1992 ; Dawson et Ehleringer 1993).

Le développement des méthodologies isotopiques concernant l'oxygène et le carbone a apporté des éléments nouveaux pour la compréhension et la quantification des interactions écosystème-atmosphère (Farquhar *et al.* 1993 ; Ciais *et al.* 1995 ; Flanagan et Ehleringer 1998). A partir de mesures de concentration en CO_2 atmosphérique et de la composition isotopique du CO_2 de l'air au-dessus des océans et des couverts végétaux, il est possible d'interpréter le rôle des différents écosystèmes dans les échanges de CO_2 avec l'atmosphère (Approches "top-down"). En effet, l'absorption de CO_2 par les océans s'accompagne généralement d'une très faible discrimination isotopique vis à vis du carbone ou de l'oxygène, alors que l'assimilation de CO_2 par les végétaux s'accompagne d'une forte (C_4) ou d'une très forte (C_3) discrimination isotopique. Certains écosystèmes jouent ainsi le rôle de puits de carbone pour l'atmosphère, alors que d'autres sont des sources de CO_2 . Ce type d'approche requiert la connaissance de certains paramètres écophysologiques caractérisant le fonctionnement des divers écosystèmes. Or, peu d'informations concernant ce fonctionnement sont actuellement disponibles. Certains auteurs ont tenté d'apporter des éléments permettant de caractériser ces fonctionnements, en particulier la valeur de discrimination isotopique du carbone du couvert végétal ou de l'écosystème (Lloyd et Farquhar 1994 ; Buchmann *et al.* 1997a).

Afin de comprendre et de modéliser le fonctionnement d'écosystèmes aussi complexes que celui de la forêt tropicale humide tout en prenant en compte le rôle de la biodiversité, il est nécessaire de regrouper les espèces présentant des caractéristiques physiologiques, morphologiques, phénologiques, écophysologiques, etc., similaires (Chapin *et al.* 1996 ; Lloyd et Farquhar 1994 ; Condit *et al.* 1996). La définition de tels groupes fonctionnels permet une simplification rationnelle de l'écosystème considéré, tout en maintenant une représentation fidèle de sa diversité fonctionnelle. Un groupe fonctionnel peut être défini comme "un ensemble d'espèces ayant des

impacts similaires sur les processus d'un écosystème" (Hobbie *et al.* 1993). De nombreux regroupements d'espèces d'arbres de la forêt tropicale humide ont été proposés (*in* Favrichon 1995). Ils sont basés généralement sur des critères écologiques de dynamique de croissance, de type de régénération, de taux de survie, de tolérance à l'ombre, de germination des graines, etc. Peu de travaux ont porté sur le regroupement des espèces de la forêt tropicale humide sur la base de critères fonctionnels (Guehl *et al.* 1998). Parmi ces critères, les valeurs intégrées de WUE_{int} estimées par le $\delta^{13}C$ de la matière végétale revêtent un intérêt particulier car elles sont associées aux transferts d'eau et de carbone entre la biosphère et l'atmosphère.

OBJECTIFS

L'objectif principal de ce travail consiste en l'analyse de la diversité fonctionnelle des arbres de la canopée en forêt tropicale humide guyanaise. La diversité fonctionnelle sera principalement décrite à travers l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE_{int}), estimée par les valeurs de $\delta^{13}C$ foliaire sur un grand nombre d'espèces (criblages). A partir de ces données, nous tenterons d'établir si les différences interspécifiques de $\delta^{13}C$ sont associées à d'autres caractéristiques écologiques telles que le degré de tolérance à l'ombre ou le type de phénologie foliaire (sempervirent/décidu) des espèces. Si de telles associations existent, nous tenterons de définir des groupes d'espèces à l'intérieur desquels l'ensemble des critères pris en compte restent peu variables (concept de groupe fonctionnel).

Les différences interspécifiques, et éventuellement entre groupes d'espèces, de WUE_{int} traduisent des différences du rapport entre les composantes (A et g_s) déterminant WUE_{int} . Afin de caractériser au plan écophysio-écologique, et finalement autécologique, les espèces ou les groupes d'espèces, nous chercherons à déterminer quelle composante principale explique la diversité de WUE_{int} . De plus, cette diversité traduit-elle des différences de régulation des échanges gazeux foliaires et du potentiel hydrique, de comportement vis à vis de contraintes hydriques édaphique ou atmosphérique, ou de profondeur de prélèvement de l'eau par les racines ?

Il s'agit également de considérer les espèces dans leur ensemble, comme composantes du couvert végétal, et d'étudier le rôle de la diversité fonctionnelle dans le fonctionnement du couvert forestier. Pour ce faire, nous intégrerons le fonctionnement de chacune des espèces à l'échelle du couvert en estimant la discrimination isotopique du couvert au cours de la photosynthèse. Nous tenterons d'identifier les facteurs qui déterminent la discrimination isotopique globale à l'échelle du couvert.

Cadre théorique

Il est important de souligner que deux types de métabolisme prédominent chez les végétaux supérieurs (C_3 et C_4). Cependant, tous les arbres des forêts tempérées ou tropicales ont un métabolisme carboné en C_3 (Osmond *et al.* 1982). Notre étude portant uniquement sur le fonctionnement écophysologique des arbres, nous n'aborderons que les processus d'échanges gazeux chez les plantes en C_3 .

1. FLUX D'EAU

1.1. En phase liquide

Dans le système sol-plant-atmosphère, l'eau circule sous deux phases, liquide et gazeuse (Fig. 1a). Le flux d'eau en phase liquide d'une plante (E_p , mmol s^{-1}) est la résultante du flux d'eau absorbée par les racines dans le sol et des flux entre les réservoirs d'eau dans la plante et la sève brute. Les flux liés à ces réservoirs étant généralement négligeable par rapport au flux de sève brute pour des échelles temporelles supérieures à la journée (Cruiziat 1978), E_p est assimilé au flux de sève brute. Ce flux est généralement rapporté à la surface d'aubier de la plante et est ainsi donné sous forme de densité de flux de sève (J_u , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$).

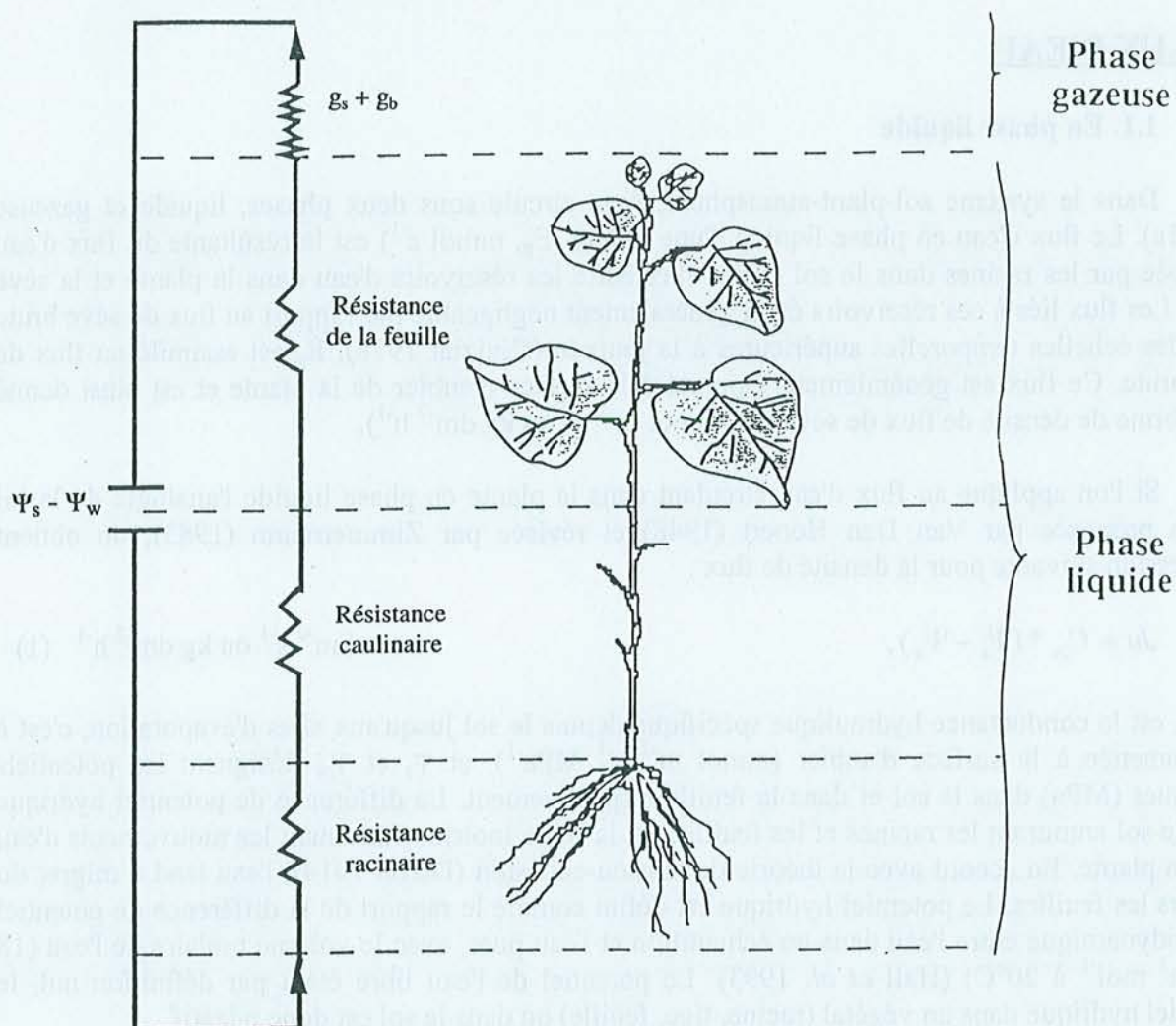
Si l'on applique au flux d'eau circulant dans la plante en phase liquide l'analogie de la loi d'Ohm proposée par Van Den Honert (1948) et révisée par Zimmermann (1983), on obtient l'expression suivante pour la densité de flux :

$$J_u = C_{ju} * (\Psi_s - \Psi_w), \quad \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{ ou } \text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1} \quad (1)$$

où C_{ju} est la conductance hydraulique spécifique depuis le sol jusqu'aux sites d'évaporation, c'est à dire ramenée à la surface d'aubier ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), et Ψ_s et Ψ_w désignent les potentiels hydriques (MPa) dans le sol et dans la feuille respectivement. La différence de potentiel hydrique entre le sol entourant les racines et les feuilles est la force motrice entraînant les mouvements d'eau dans la plante. En accord avec la théorie de tension-cohésion (Dixon 1914), l'eau tend à migrer du sol vers les feuilles. Le potentiel hydrique est défini comme le rapport de la différence de potentiel thermodynamique entre l'eau dans un échantillon et l'eau pure, avec le volume molaire de l'eau ($18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \text{mol}^{-1}$ à 20°C) (Hall *et al.* 1993). Le potentiel de l'eau libre étant par définition nul, le potentiel hydrique dans un végétal (racine, tige, feuille) ou dans le sol est donc négatif.

Le potentiel hydrique du sol peut être estimé en considérant que lorsque le flux d'eau dans la plante est nul, la plante équilibre son potentiel hydrique avec celui du sol (Aussenac et Granier 1978). Dans l'équation 1, le potentiel du sol est alors remplacé par le potentiel hydrique foliaire avant le lever du soleil, ou potentiel de base (Ψ_{wp}), car on estime qu'en fin de nuit, les potentiels du sol et des feuilles sont complètement équilibrés dans le système sol-plante (Aussenac *et al.* 1984). Le potentiel hydrique de base est souvent utilisé comme un indicateur de la contrainte hydrique subie par la plante en phase de dessèchement (Aussenac et Granier 1978). Une autre estimation de la contrainte hydrique édaphique peut être obtenue en mesurant directement la teneur en eau gravimétrique du sol ("soil water content", SWC, %) ou la teneur en eau volumétrique du sol (θ , $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$). En conditions naturelles, il est souvent nécessaire d'établir des profils verticaux de SWC ou de θ pour caractériser la disponibilité en eau dans le sol pour les plantes. L'analyse des cinétiques de

Transpiration foliaire, E



Absorption racinaire

Fig. 1a. Schéma du fonctionnement hydrique dans le continuum sol-plant-atmosphère d'après l'analogie électrique. D'après Ewers et Cruiziat (1990).

transpiration de couverts en relation avec le dessèchement du sol montre que la proportion de réserve utile du sol restant disponible par rapport à la quantité d'eau utile maximale (situation de capacité au champs), appelée REW ("*relative extractable water content*", %), constitue un bon indicateur de l'état de contrainte, la régulation stomatique intervenant typiquement lorsque $REW < 30\%$ (Granier *et al.* 1999).

1.2. En phase vapeur

Dans les feuilles, au niveau des cellules du mésophylle, l'eau liquide se transforme en vapeur d'eau et est libérée dans l'atmosphère par évaporation (Fig. 1b). On parle de transpiration foliaire. Cette transpiration est primordiale pour la survie des feuilles et de la plante car elle permet une libération d'énergie et un refroidissement des feuilles soumises aux rayonnement solaire. Le moteur de la libération de vapeur d'eau dans l'atmosphère est le gradient de concentration en vapeur d'eau entre les espaces intercellulaires (W_i) et l'atmosphère (W_a). Les feuilles étant habituellement recouvertes d'une cuticule presque imperméable à l'eau, les pertes en eau foliaire sont presque exclusivement réalisées à travers les ouvertures dans la cuticule créées par les stomates (Fig. 1b). Quelques faibles échanges de vapeur d'eau peuvent survenir par l'intermédiaire de lenticelles sur l'écorce des tiges ou des troncs, ainsi qu'à travers la cuticule. Les stomates sont composés de deux cellules de garde et généralement de deux cellules voisines qui entourent les cellules de garde (Hall *et al.* 1993). Les stomates jouent le rôle de valves hydrauliques. L'ouverture ou la fermeture des stomates est réalisée grâce aux variations de pression de turgescence dans les deux cellules de garde.

Si l'on applique le formalisme simplifié de la loi de Fick au transfert de vapeur d'eau à travers les stomates, la vitesse de transpiration foliaire (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est définie par le produit de la différence de concentration en vapeur d'eau entre les espaces intercellulaires et l'atmosphère ($W_i - W_a$, mmol mol^{-1}) et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) :

$$E = g_s * (W_i - W_a) . \quad \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \quad (2)$$

La différence ($W_i - W_a$) est couramment remplacée par ($v * P$), où v (hPa) est la différence de pression de vapeur d'eau entre les espaces intercellulaires et l'atmosphère et P , la pression atmosphérique.

1.3. Transpiration du couvert végétal

L'estimation de l'évapotranspiration totale d'un couvert peut être obtenue en recensant tous les flux d'énergie entre le couvert et son environnement. Plusieurs expressions issues de ce bilan d'énergie ont été formulées. Nous présentons celle de Penman-Monteith que nous avons utilisée pour estimer les conductances pour la diffusion de la vapeur d'eau de quelques couverts (g_c , m s^{-1}) (A-II) (Monteith 1965) :

$$\lambda T = \frac{\Delta * (R_n - G) + \rho * C_p * VPD * g_a}{\Delta + \gamma * \left(1 + \frac{g_a}{g_c}\right)}, \quad (3)$$

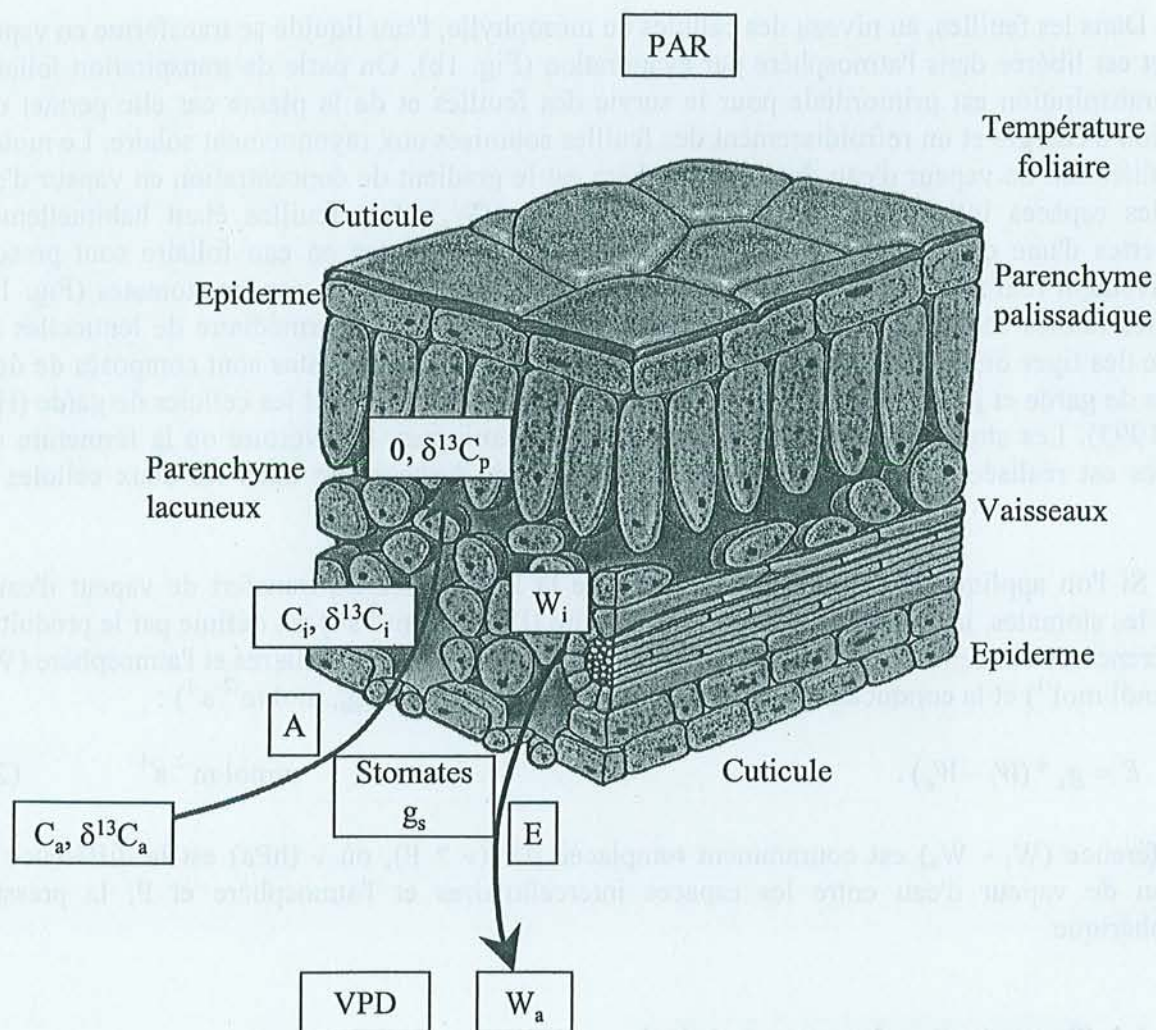


Fig. 1b. Schéma d'une coupe transversale de feuille d'arbre montrant les échanges gazeux entre la feuille et l'atmosphère. Se reporter à la liste des abréviations pour la signification des différents termes.

où T est la transpiration du couvert ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), λ est la chaleur latente de vaporisation ($= 2.5 \cdot 10^6 \text{ J kg}^{-1}$), R_n est le rayonnement net au-dessus du couvert (W m^{-2}), G est le taux de variation du flux de chaleur sensible dans la biomasse plus le flux de chaleur dans le sol (W m^{-2}), Δ est la dérivée de la fonction saturante (Pa C^{-1}), γ est la constante psychrométrique (Pa C^{-1}), ρ est la masse volumique de l'air sec (kg m^{-3}), C_p est la chaleur sensible de l'air sec à pression constante ($\text{J kg}^{-1} \text{C}^{-1}$), VPD est le déficit de pression de vapeur d'eau (Pa), g_a est la conductance aérodynamique (m s^{-1}). Connaissant les valeurs des différents paramètres climatiques et de la transpiration du couvert, il est possible d'estimer la conductance d'un couvert forestier pour la vapeur d'eau (g_c) qui représente une valeur intégrée de g_s par rapport à la surface foliaire du couvert.

2. ASSIMILATION DE CO_2

L'assimilation de CO_2 désigne l'ensemble des processus biophysiques et biochimiques par lesquels les plantes chlorophylliennes réduisent le CO_2 atmosphérique en composés organiques dans les chloroplastes grâce à l'apport d'énergie lumineuse, tout en produisant et libérant du O_2 . Même si le rendement de la photosynthèse par rapport à l'énergie solaire incidente est faible (moins de 1 %), la transformation photosynthétique de l'énergie est le processus élémentaire de production d'énergie sur Terre.

La diffusion du CO_2 atmosphérique vers les chloroplastes où les enzymes (principalement la Ribulose Biphosphate Carboxylase/Oxygénase, RUBISCO) fixent le CO_2 se fait presque essentiellement à travers les stomates, la cuticule des feuilles étant quasi-imperméable au CO_2 . La concentration en CO_2 de l'air est proche actuellement de $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$ et il existe un gradient de concentration décroissant entre l'atmosphère et les sites de carboxylation. Ce gradient est le moteur de l'assimilation du CO_2 au cours de la journée. L'application de la loi de Fick au transfert de CO_2 à travers les stomates donne une expression de la vitesse d'assimilation de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en fonction de la conductance stomatique pour la diffusion du CO_2 (g_{CO_2}) et le gradient de concentration de CO_2 entre l'atmosphère et les espaces intercellulaires ($C_a - C_i$) :

$$A = g_{\text{CO}_2} * (C_a - C_i) . \quad \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \quad (4)$$

La conductance stomatique pour la diffusion du CO_2 peut être remplacée par le rapport entre la conductance stomatique pour la vapeur d'eau et une approximation du rapport de diffusivité entre le CO_2 et la vapeur d'eau dans l'air (1.6).

3. EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU

La définition et l'emploi du terme efficacité d'utilisation de l'eau chez les plantes (WUE, "Water Use Efficiency") ont évolué au cours du temps. Initialement, les besoins en eau des plantes étaient définis comme "la quantité d'eau par unité de matière végétale produite" (in Kramer 1983). Ce terme a été remplacé par le "taux de transpiration" puis finalement par "l'efficacité d'utilisation de l'eau" qui décrit de façon plus satisfaisante les relations entre la productivité de la plante et la consommation en eau. En écophysiologie, à l'échelle de la feuille, WUE (mmol mol^{-1}) est définie comme le rapport entre la vitesse d'assimilation de CO_2 (A) et la vitesse de transpiration foliaire (E) (Kramer 1983). En considérant le rapport terme à terme des équations (2) et (4) et en les réarrangeant, on obtient l'expression suivante :

$$WUE = \frac{C_a * \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right)}{1.6 * \nu} \quad \text{mmol mol}^{-1} \quad (5)$$

On peut considérer également le rapport entre la vitesse d'assimilation de CO₂ (A) et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s). Ce rapport a l'intérêt de ne pas inclure la variable essentiellement climatique ν et est appelé efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE_{int}). L'équation 5 devient alors :

$$WUE_{int} = \frac{C_a * \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right)}{1.6} \quad \mu\text{mol mol}^{-1} \quad (6)$$

Dans ce mémoire, le terme WUE_{int} sera généralement préféré à WUE car il traduit mieux les caractéristiques de fonctionnement propres aux différentes espèces.

4. UTILISATION DES METHODOLOGIES ISOTOPIQUES STABLES EN ECOPHYSIOLOGIE

Depuis 1970, un intérêt grandissant est accordé à l'utilisation des isotopes stables du carbone, de l'oxygène ou de l'hydrogène en écophysiologie. Les isotopes sont des "*atomes avec le même nombre d'électrons que l'atome de base mais qui diffèrent par leur nombre de neutrons dans le noyau, c'est à dire leur masse atomique*". Chaque élément de base peut posséder un ou plusieurs isotopes, sous forme radioactive ou stable. Nous ne nous intéressons qu'aux isotopes stables. Leur proportion est constante à l'état naturel (Audigie *et al.* 1992). L'intérêt des isotopes stables repose sur le fait que leurs propriétés physiques (densité, point de fusion ou d'ébullition, etc.) et chimiques (vitesse de réaction, constante d'équilibre, etc.) diffèrent légèrement de celles des éléments de base en raison des différences de masse atomique. La séparation et la quantification des isotopes sont obtenues à l'aide de spectromètres de masse. Le spectromètre de masse permet de comptabiliser les ions et d'obtenir des rapports molaires entre isotopes lourds et légers. Afin de comparer des rapports isotopiques obtenus sur des spectromètres de masse différents, on exprime les résultats en fonction d'un standard de référence. McKinney *et al.* (1950) ont proposé une expression donnant la composition isotopique relative (δ) d'un élément X par rapport à un standard en pour mille (‰) :

$$\delta_x = \frac{R_e - R_s}{R_s} * 1000, \quad \text{‰} \quad (7)$$

où R_e et R_s sont les rapports isotopiques dans l'échantillon et le standard, respectivement. Les rapports isotopiques des standards ont été définis par différents laboratoires et sont reconnus mondialement. Les standards pour le carbone sont calibrés par rapport au premier standard défini par Craig (1957) qui correspond à un fossile de *Belemnitella americana* de la formation géologique Pee Dee du Crétacé. Son rapport isotopique équivaut à 0.0112372. Pour l'oxygène ou l'hydrogène, le standard est le SMOW ("*Standard of Mean Ocean Water*"). Avec le développement de spectromètres performants, il est devenu possible d'obtenir des mesures de composition isotopique précises et fiables. En général, les mesures sont répétées plusieurs fois et dix à quinze minutes sont suffisantes pour analyser un échantillon (Boutton 1991). O'Leary *et al.* (1992) soulignent qu'une précision de 0.2 ‰ pour les valeurs de composition isotopique peut être raisonnablement obtenue mais elle dépend en particulier de la qualité de la collecte et de la préparation des échantillons

(échantillons homogènes, poudre fine). Le volume de l'échantillon à analyser dépend des caractéristiques des spectromètres de masse, du degré de précision requis et du contenu en isotopes de l'échantillon. En général, 0.5 à 5.0 mg de matériel végétal à convertir en CO₂ pour l'analyse isotopique du carbone (Boutton 1991) ou 3.0 ml d'eau pour l'oxygène (Ferhi, comm. pers.) sont suffisants.

4.1. Composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$)

L'estimation de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque peut être obtenue à l'aide de mesures directes des échanges gazeux entre la feuille et l'atmosphère. Cette estimation implique des technologies parfois imprécises. Farquhar *et al.* (1982) ont proposé un modèle simple reliant WUE_{int} à la discrimination isotopique du carbone au cours de la photosynthèse (Δ_f).

La discrimination isotopique (Δ_f) est définie par :

$$\Delta_f = \left(\frac{R_o}{R_f} - 1 \right) * 1000, \quad \text{‰} \quad (8)$$

avec R_o et R_f , les rapports isotopiques du carbone dans le produit d'origine et dans le produit final, respectivement. Des équations 7 et 8 et en conservant la notation "‰" pour les compositions isotopiques, on peut déduire l'expression de Δ en fonction de la composition isotopique :

$$\Delta_f = \frac{\delta_a - \delta_p}{1000 + \delta_p} * 1000, \quad \text{‰} \quad (9)$$

avec δ_a et δ_p , les valeurs de composition isotopiques du CO₂ dans l'air et dans la plante (‰), respectivement.

Au cours du transfert de CO₂ de l'atmosphère vers les chloroplastes, divers phénomènes physiques ou chimiques induisent une succession de fractionnements isotopiques du carbone. Farquhar et Lloyd (1993) ont proposé une expression simplifiée du modèle de Farquhar *et al.* (1982) :

$$\Delta_f = a * \frac{C_a - C_i}{C_a} + b * \frac{C_i}{C_a} = a + (b - a) * \frac{C_i}{C_a}. \quad \text{‰} \quad (10)$$

A partir de l'équation 6, en réarrangeant les différents termes et en les remplaçant dans l'équation 10, on obtient une relation théorique entre Δ_f ou $\delta^{13}\text{C}$ et WUE_{int} , connaissant les valeurs de a (4.4 ‰) et de b (27.7 ‰) et de C_a :

$$\text{WUE}_{\text{int}} = \frac{C_a * \frac{b - \Delta_f}{b - a}}{1.6} \quad \mu\text{mol mol}^{-1} \quad (11)$$

La relation entre WUE_{int} et $\delta^{13}\text{C}$ est positive, celle entre WUE_{int} et Δ_f est négative. Ces relations ont été validées en estimant indépendamment les deux membres de l'équation 11 par mesure d'échanges gazeux foliaires, d'une part, et par mesure de la discrimination isotopique instantanée (on mesure la composition isotopique du CO₂ de l'air traversant l'enceinte de mesure des

échanges gazeux avant et après l'enceinte), d'autre part (Farquhar *et al.* 1989). Mais le plus souvent, on a cherché à valider ces relations non pas en considérant WUE_{int} mais en considérant l'efficacité de transpiration, c'est à dire le rapport entre la biomasse accumulée et l'eau transpirée. De nombreuses études sur plantes cultivées font effectivement état d'une relation linéaire entre l'efficacité de transpiration et Δ_f (Farquhar et Richards 1984 ; Hubick et Farquhar 1987 ; Wright *et al.* 1988 ; Hubick et Farquhar 1989 ; Ehleringer *et al.* 1991 ; Read *et al.* 1991). Cette linéarité a été vérifiée également pour de nombreuses espèces d'arbres (Osorio et Pereira 1994 ; Guehl *et al.* 1995a, 1995c) mais elle est apparue inexistante pour certaines espèces, probablement en raison du fait que l'efficacité de transpiration ne dépend pas seulement des échanges gazeux foliaires mais aussi des pertes de carbone à l'échelle de la plante, notamment en relation avec la respiration (Zhang et Marshall 1994 ; Guehl *et al.* 1995a, 1995c).

Un résultat majeur fourni par l'utilisation de l'outil discrimination isotopique du carbone consiste en la mise en évidence, en conditions environnementales fixes, de différences très nettes de Δ_f entre espèces, reflétant des différences des valeurs intégrées dans le temps de C_i et de WUE_{int} (Eqn 10). Ehleringer (1988) a proposé une interprétation écologique d'une telle variabilité entre espèces pour Δ_f et WUE_{int} . Cet auteur suggère que la variabilité interspécifique de Δ_f et WUE_{int} ou de C_i , dans un environnement donné, reflète la variabilité d'un point de consigne ("set-point") du fonctionnement foliaire réglant l'équilibre entre vitesse de transpiration et vitesse d'assimilation de CO_2 . Ce point de consigne détermine le degré d'ouverture des stomates correspondant pour chaque espèce à un niveau de compromis donné entre l'augmentation de la vitesse d'assimilation de CO_2 (bénéfice) et l'augmentation de la vitesse de transpiration (coût). Ainsi, l'interprétation des valeurs de Δ_f et des différences entre espèces, en interaction avec le milieu, s'inscrit dans le concept des relations d'optimisation entre assimilation de CO_2 et transpiration (Cowan 1986).

Les valeurs de $\delta^{13}C$ foliaire fournissent une estimation de WUE_{int} intégrée sur la durée de vie des feuilles (Farquhar *et al.* 1982, 1989). Cette période correspond à quelques mois, exceptionnellement quelques années en milieu tropical (Loubry 1994 ; Lovelock *et al.* 1998). De plus, cette estimation intègre uniquement le fonctionnement des feuilles de pleine lumière alors qu'une partie importante du feuillage des arbres est à l'ombre. Or, les feuilles d'ombre montrent généralement des valeurs de $\delta^{13}C$ nettement plus négatives que les feuilles de pleine lumière (Leavitt 1982 ; Schleser 1992 ; Waring et Silvester 1994 ; Van der Merwe et Medina 1989 ; Medina *et al.* 1991 ; Buchmann *et al.* 1997b). Le fonctionnement des espèces intégré sur une période de temps plus longue (plusieurs années) et sur la totalité du feuillage des arbres peut être estimé grâce aux mesures de $\delta^{13}C$ de la matière totale du bois ou de la cellulose dans le tronc.

4.2. Composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}O$) et de l'hydrogène (δ^2H) dans l'eau

Les mesures de composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}O$) ou de l'hydrogène (δ^2H) de l'eau de la sève brute et de l'eau du sol suscitent depuis quelques années un intérêt écologique et écophysologique important, en particulier dans l'estimation des profondeurs d'extraction de l'eau dans le sol par les racines et des stratégies d'acquisition de l'eau par les plantes (Dawson et Ehleringer 1991 ; Ehleringer *et al.* 1991 ; Ehleringer et Dawson 1992 ; Flanagan *et al.* 1992 ; Dawson 1993 ; Dawson *et al.* 1998). Il a été montré qu'aucun fractionnement isotopique de l'oxygène ou de l'hydrogène de l'eau ne se produit au cours du passage de l'eau du sol dans les racines et dans les vaisseaux du xylème (Wershaw *et al.* 1966 ; Allison *et al.* 1984 ; Leaney *et al.* 1985 ; White *et al.* 1985). Ainsi, la composition isotopique de l'eau de la sève brute reflète la valeur moyenne de composition isotopique de l'eau du sol où les racines puisent l'eau. Or, du fait des différences de signature isotopique de l'eau de pluie (Craig 1961 ; Dansgaard 1964) et de

l'évaporation de l'eau du sol dans les couches superficielles, des différences de $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^2\text{H}$ de l'eau du sol, voire des gradients verticaux de composition isotopique de l'eau dans le sol, peuvent apparaître (Ehleringer *et al.* 1991 ; Flanagan *et al.* 1992 ; Valentini *et al.* 1992 ; Jackson *et al.* 1995 ; Rouspard *et al.* 1999). En comparant les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ ou $\delta^2\text{H}$ de l'eau de la sève brute et celles des gradients dans le sol, il est possible d'estimer la profondeur d'extraction moyenne de l'eau du sol par les racines des différentes plantes pondérée en fonction de l'extraction dans les différents compartiments du sol présentant des signatures isotopiques différentes, ou d'évaluer d'éventuelles variations de ces profondeurs pour une plante donnée au cours des saisons.

4.3. Composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) dans la matière organique

L'eau puisée dans le sol circule dans la sève brute et est libérée sous forme de vapeur d'eau à la surface des feuilles, au niveau de la chambre sous-stomatique. L'évaporation de l'eau induit un enrichissement isotopique de l'eau dans la feuille, les molécules les plus légères - contenant des atomes de ^{16}O et ^1H - s'évaporant plus facilement que les molécules lourdes - contenant des atomes de ^{17}O , ^{18}O ou ^2D - (Craig et Gordon 1965 ; Gonfiantini *et al.* 1965). La composition isotopique de l'eau foliaire ($\delta^{18}\text{O}_l$) dépend de la composition isotopique de l'eau de source (puisée dans le sol) ($\delta^{18}\text{O}_s$), de la composition isotopique de la vapeur d'eau atmosphérique ($\delta^{18}\text{O}_v$), du rapport de pression de vapeur d'eau entre l'air (e_a) et la chambre sous-stomatique (e_i) qui dépend de la vitesse de transpiration foliaire, et de facteurs de fractionnement isotopique associés à la diffusion de la vapeur d'eau dans l'air non-saturé (e_k) et au changement d'état de l'eau (liquide à gazeux) (e_c), suivant la relation donnée par Dongmann *et al.* (1974) :

$$\delta^{18}\text{O}_l = \delta^{18}\text{O}_s + e_k + e_c + \left(\delta^{18}\text{O}_v - \delta^{18}\text{O}_s - e_k \right) * \frac{e_a}{e_i} \quad \text{‰} \quad (12)$$

La composition isotopique de l'oxygène de la matière organique totale, et de la cellulose en particulier, dépend principalement de $\delta^{18}\text{O}_l$ (Ferhi et Letolle 1977 ; DeNiro et Epstein 1979). Du fait des différents échanges d'oxygène entre l'eau et le CO_2 au cours de la synthèse cellulosique, la composition isotopique de l'oxygène de la cellulose ($\delta^{18}\text{O}_c$) est supérieure à celle de l'eau dans la feuille d'environ 27 ± 3 ‰ (Ferhi et Letolle 1977 ; DeNiro et Epstein 1979, 1981 ; Sternberg 1989a).

Les variations d'humidité atmosphérique ou édaphique ont une influence sur la composition isotopique du carbone foliaire ($\delta^{13}\text{C}$) ou de la cellulose du bois ($\delta^{13}\text{C}_c$) - à travers la régulation stomatique - ou sur celle de l'oxygène de la matière organique totale ($\delta^{18}\text{O}$) ou de la cellulose ($\delta^{18}\text{O}_c$) - à travers les changements du rapport e_a/e_i -. Ainsi, il a été suggéré que l'utilisation conjointe des deux méthodologies isotopiques puisse permettre de distinguer le rôle des stomates et/ou de l'activité photosynthétique dans la régulation de WUE_{int} (Farquhar *et al.* 1989 ; Ehleringer et Dawson 1992 ; Farquhar *et al.* 1998). Si WUE_{int} est principalement contrôlé par g_s , la relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ doit être positive. Inversement, cette relation est négative ou absente si A est principalement à l'origine des variations de WUE_{int} . Des techniques fiables et rapides apparues récemment permettent désormais de mesurer les compositions isotopiques de l'oxygène dans la matière organique (Farquhar *et al.* 1998).

4.4. Discrimination isotopique du carbone à l'échelle du couvert ou de l'écosystème

Deux modèles principaux de discrimination isotopique du carbone à l'échelle du couvert ou de l'écosystème ont été proposés (Lloyd et Farquhar 1994 ; Buchmann *et al.* 1997a). Lloyd et

Farquhar (1994) estiment la discrimination isotopique du carbone totale des arbres de la canopée au cours de la photosynthèse (Δ_A) en incluant tous les facteurs de fractionnement isotopique discriminant contre le ^{13}C au cours de la photosynthèse et la respiration foliaire (nocturne et diurne). Ce modèle permet d'estimer Δ_A sur la base de mesures directes d'échanges gazeux, connaissant divers paramètres écophysiologiques ou environnementaux. Dans le deuxième modèle proposé par Buchmann *et al.* (1997a), on envisage une approche différente. On considère l'analogie entre la discrimination isotopique qui se produit au niveau de la feuille et celle qui se produit à l'échelle d'un écosystème terrestre lors du processus global d'échanges de CO_2 entre l'écosystème et l'atmosphère. Dans le cas de la feuille (Eqn 9), la source initiale de CO_2 est l'air entourant la feuille et le produit final, les sucres synthétisés dans la plante. La discrimination au cours de la photosynthèse est donc, au dénominateur près ($1000 + \delta^{13}\text{C}$), la différence entre $\delta^{13}\text{C}$ de l'air ($\delta^{13}\text{C}_a$) et $\delta^{13}\text{C}$ de la feuille. A l'échelle d'un écosystème terrestre, la source considérée est le CO_2 troposphérique et le produit final est le CO_2 respiré à l'échelle de l'écosystème. Il a été montré que la respiration mitochondriale n'induisait pas de fractionnement isotopique du carbone (Lin et Ehleringer 1997). Ainsi, la composition isotopique du carbone du CO_2 respiré par les végétaux et les micro-organismes du sol dans un écosystème ($\delta^{13}\text{C}_R$) peut être considérée comme une estimation de la composition isotopique du carbone intégrée sur toute la matière organique dans l'écosystème. La discrimination isotopique de l'écosystème (Δ_e) est ainsi déduite des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 troposphérique ($\delta^{13}\text{C}_{\text{trop}}$) et de $\delta^{13}\text{C}_R$ suivant l'équation :

$$\Delta_e = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{trop}} - \delta^{13}\text{C}_R}{1000 + \delta^{13}\text{C}_R} * 1000. \quad \% \quad (13)$$

Il faut souligner qu'à l'échelle intégrée dans le temps, le flux de CO_2 associé à Δ_A est la productivité primaire brute ("*gross primary productivity*", GPP). Cependant, le flux associé à Δ_e est la productivité nette de l'écosystème ("*net ecosystem productivity*" NEP) intégrant, outre la productivité primaire brute, la respiration des végétaux et celle des micro-organismes du sol.

Approche expérimentale

1. LA GUYANE FRANCAISE

Cette étude a été réalisée en Guyane Française, département français d'outre-mer situé sur la côte nord-est du continent sud-américain, entre une latitude de 1°44' et 5°45' Nord et entre une longitude de 51°34' et 54°31' Ouest (Fig. 2). La Guyane Française occupe une superficie de 91000 km², recouverte à 80 % par la forêt tropicale, définie comme une forêt ombrophile sempervirente. Au contraire de la forêt amazonienne au Brésil, la forêt guyanaise est relativement bien préservée, en particulier parce qu'il n'existe pas de réelle tradition d'exploitation forestière et d'agriculture dans ce département. De plus, le niveau de vie en Guyane est assez élevé par rapport aux pays voisins et la pression démographique est restée faible. Avec l'île de Bornéo, cette forêt est ainsi l'une des rares régions au monde où le patrimoine forestier est presque intact (Sabatier et Prévost 1990).

Le climat de la Guyane Française est de type tropical humide. Les températures moyennes varient entre 26 et 30 °C pendant la journée et 18 et 26 °C la nuit. L'humidité atmosphérique moyenne est élevée (75 à 90 %) mais peut atteindre 60-65% au cours de journées ensoleillées en saison sèche (Lasserre 1979). Deux saisons principales se succèdent : une saison sèche de mi-juillet à novembre et une saison humide de décembre à mi-juillet, entrecoupée d'une courte saison sèche en mars-avril (Lasserre 1979 ; A-II). Les précipitations dépendent de l'influence de la zone intertropicale de convergence (ZIC), une zone de basses pressions atmosphériques qui oscille autour de l'équateur. Ces précipitations connaissent de fortes variations à l'intérieur du territoire. Elles suivent un gradient décroissant de la côte vers l'intérieur (3500-4000 à 1500-2000 mm) mais aussi de l'Est vers l'Ouest dans la partie littorale.

La Guyane peut être divisée en trois grandes régions morphologiques. La bande côtière, étroite, formée sur des argiles marines du Quaternaire, s'oppose au paysage de collines de l'intérieur correspondant à des formations granitiques ou schisteuses beaucoup plus anciennes (Précambrien). Ce paysage de petites collines rarement supérieures à 500 m appartient au "Bouclier Guyanais", une grande région définie comme "*géologiquement stabilisée depuis une longue période et qui a subi de nombreux phénomènes d'érosion (sédimentation, orogénèse, métamorphisme, granitisation)*". Entre ces deux régions, la plaine côtière relativement ancienne est caractérisée par une formation détritique continentale appelée série détritique de base constituée de sables grossiers apportés principalement par les cours d'eau. Les conditions climatiques en Guyane (chaud et humide) sont favorables à l'altération rapide et complète des minéraux primaires de la roche mère granitique ou schisteuse, entraînant la formation de sols ferralitiques. Sur les paysages de collines, ce sont des sols profonds, à structure poreuse, contenant des minéraux peu altérables (quartz, muscovite) et secondaires (kaolinite) associés à des oxydes de fer ou d'aluminium, leur conférant des couleurs vives rouges ou jaunes. Sur les sols développés sur la roche granitique, les mouvements d'eau peuvent être superficiels et l'entraînement des argiles par l'eau concentre les éléments ferreux qui conduisent à la formation de cuirasses latéritiques très dures. Les sols développés sur roches schisteuses sont complexes et l'on rencontre en général un drainage vertical libre (DVD, *deep vertical drainage*) en haut de pente et un drainage latéral superficiel (SLD, *superficial lateral drainage*) en milieu et bas de pente.

Les unités morphologiques décrites précédemment expliquent des différences à grande échelle de répartition de la végétation (Sabatier et Prévost 1990). Les conditions de drainage et d'hydromorphie du sol sont en effet déterminantes dans la physionomie et la composition floristique

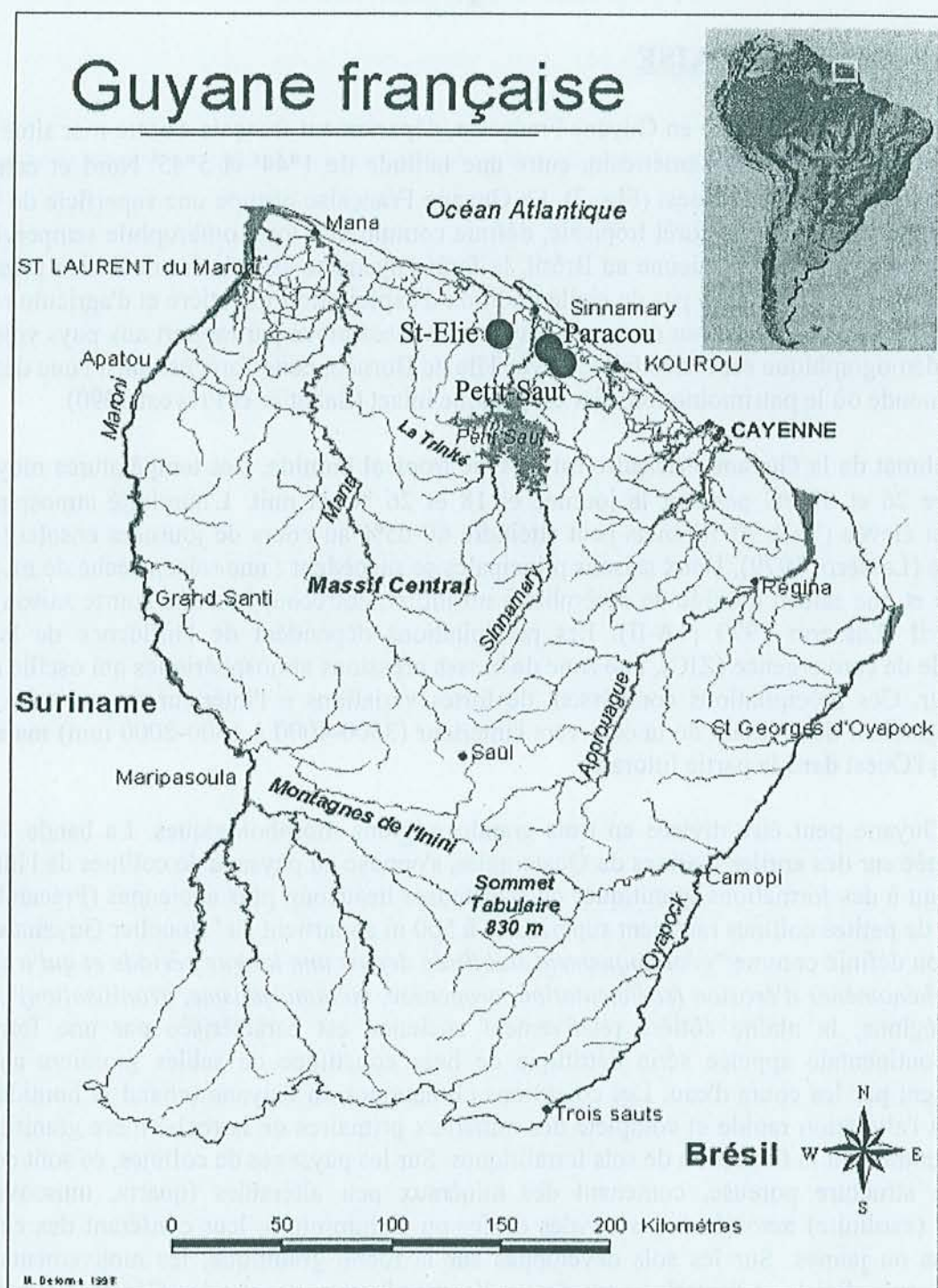


Fig. 2. Carte de l'Amérique du Sud et de la Guyane.

des forêts tropicales humides (Lescure et Bouvet 1985 ; Sabatier et Prévost 1990). La bande côtière est couverte de mangrove ou de marais et peut devenir une forêt marécageuse. A l'intérieur, sur les zones à roches schisteuses, la forêt humide sempervirente domine avec une voûte qui atteint 35 m, mais d'où peuvent émerger des arbres de 50 m de haut. Sur les zones granitiques où le sol s'appauvrit et les cuirasses latéritiques affleurent, cette forêt est remplacée par une forêt humide basse, riche en épiphytes ou fougères arborescentes sur sols humides ou en lianes sur les sommets.

La forêt tropicale humide en Guyane se caractérise par une forte diversité spécifique (Sabatier et Prévost 1990). Concernant les espèces arborées, la richesse minimale de la flore est évaluée à 68 familles et plus de 1250 espèces atteignant un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) supérieur à 10 cm (Sabatier et Prévost 1990 ; Sabatier et Molineau, comm. pers.). La répartition des espèces par famille n'est pas homogène puisque 61% des espèces se retrouvent dans 13 familles seulement (Sabatier et Prévost 1990). La famille des Sapotaceae constitue la plus grande famille, suivie de trois familles de Légumineuses (Caesalpiniaceae, Mimosaceae et Fabaceae) où l'on retrouve de nombreuses essences d'intérêt commercial (*Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata*, *Vouacapoua americana*, *Diplotropis purpurea*, etc.).

La physionomie générale et l'architecture du couvert forestier guyanais semblent homogènes au premier abord mais il existe en réalité une très forte diversité des peuplements (Sabatier et Prévost 1990). Non seulement les familles d'arbres diffèrent par leur nombre d'espèces, mais leur répartition sur le territoire varie également, ce qui engendre des gradients de composition floristique. La répartition des espèces pourrait avoir une origine historique, reflétant les différentes perturbations à grande échelle subies par ces forêts au cours de l'ère Quaternaire (Prance 1982 ; Granville 1982 ; Charles-Dominique *et al.* 1998). Les conditions environnementales et la pédologie pourraient aussi expliquer en partie ces différences. L'hétérogénéité spatiale de la composition floristique de ces peuplements peut dépendre aussi de perturbations de plus ou moins grande échelle, comme la chute d'un ou plusieurs arbres. A une moindre échelle, d'autres variations (édaphiques, topographiques, etc.) influencent la composition floristique et la structure des peuplements (Lescure et Boulet 1985 ; Sabatier et Prévost 1990 ; Sabatier *et al.* 1997). Les conditions de circulation de l'eau dans le sol (DVD sur sols poreux profonds ; SLD sur sols amincis) (Lescure et Boulet 1985) peuvent induire des différences de profondeur d'enracinement et favoriser parfois la prédominance de certaines espèces (Barthès 1988 ; Sabatier *et al.* 1997).

2. PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

2.1. Forêt naturelle

Nous avons concentré notre étude de la variabilité interspécifique de $\delta^{13}\text{C}$ en forêt naturelle sur deux sites distants d'une trentaine de kilomètres : Paracou (5°20'N, 52°50'W) et St-Elie (5°18' N ; 53°30' W) (Fig. 2). Ces sites ont été sélectionnés pour leur facilité d'accès et l'existence de bases de données donnant la détermination botanique des différents arbres de la canopée, le diamètre des arbres et leurs coordonnées spatiales. Ces deux sites diffèrent par leur composition floristique (A-I), mais montrent de fortes similitudes de climat (pluviométrie annuelle moyenne, vent, ensoleillement, etc.), d'altitude, de relief et de type de sol. Sur le site de Paracou, localisé sur la concession du CIRAD-Forêt, une parcelle de 1.25 ha a été étudiée. A St-Elie, deux parcelles de 1.0 ha qui diffèrent par leurs types de drainage dans le sol ont été choisies. La parcelle St-Elie DVD (*Deep Vertical Drainage*) correspond à la parcelle P décrite par Sabatier *et al.* (1997), alors que la parcelle St-Elie SLD (*Superficial Lateral Drainage*) correspond à la parcelle R. A Paracou, des feuilles matures de pleine lumière de 187 arbres ont été prélevées au fusil, répartis dans 64 espèces. Dans la parcelle St-

Tab. 1. Caractéristiques de tempérament vis à vis de la lumière et d'efficacité d'utilisation intrinsèque de l'eau (WUE_{int}) des espèces étudiées en plantation de Paracou et en chambre de culture.

Espèce	Famille	Tempérament	WUE_{int}
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	Semi-tolérante à l'ombre	Très forte
<i>Diploptropis purpurea</i>	Caesalpiniaceae	Héliophile	Très faible
<i>Virola surinamensis</i>	Myristicaceae	Héliophile	Intermédiaire
<i>Virola michelii</i>	Myristicaceae	Héliophile	Très faible

2. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

2.1. L'essai de culture

Pour avoir connaissance de la sensibilité intrinsèque des espèces étudiées à la lumière, nous avons réalisé des essais de culture en chambre de culture et en plantation de Paracou. Les essais de culture ont été réalisés en chambre de culture à l'aide d'un dispositif expérimental qui permet de contrôler les conditions de culture (température, humidité, lumière, etc.). Les essais de plantation ont été réalisés en plantation de Paracou, à l'aide d'un dispositif expérimental qui permet de contrôler les conditions de culture (température, humidité, lumière, etc.). Les résultats de ces essais sont présentés dans le tableau 1.

Elie DVD, des feuilles ont été prélevées sur 106 arbres répartis dans 46 espèces et sur 115 arbres répartis dans 54 espèces dans la parcelle St-Elie SLD. A Paracou, deux carottes de bois ont en plus été prélevées par arbre. Les feuilles ont été prélevées dans le but d'estimer la composition isotopique du carbone de chaque arbre dans les trois parcelles (saison des pluies 1998) et afin de mesurer le potentiel hydrique foliaire avant le lever du soleil (Ψ_{wp}) et en milieu de journée (Ψ_{wm}) pour une partie des espèces (saison sèche 1998 et saison des pluies 1999) à St-Elie. Les différents arbres et espèces ont été sélectionnés (1) de telle sorte à couvrir une gamme assez large de taxons, (2) en privilégiant les espèces communes aux trois parcelles, (3) en fonction de l'abondance relative de l'espèce dans la parcelle et le statut social des arbres dans la canopée.

En forêt naturelle de Petit-Saut, située à 3 km de l'embranchement de la N1 et de la route du barrage de Petit-Saut, nous avons comparé les stratégies d'acquisition de l'eau chez deux espèces, *Eperua falcata* et *Dicorynia guianensis*, à l'aide des méthodologies isotopiques développées au chapitre "Cadre théorique, 4.2.". Nous avons comparé les profondeurs d'extraction de l'eau d'arbres adultes de ces deux espèces en saison sèche et en saison des pluies sur deux types de drainage distincts (DVD, SLD).

2.2. Conditions semi-contrôlées (Plantation)

De nombreuses expérimentations ont été mises en place dans la plantation d'essences locales de Paracou (52° 56' E, 5° 17' N, altitude 40 m). La plantation a été effectuée en 1983 et 1984 après élimination complète de la végétation. Elle comporte 22 espèces d'arbres représentant les principales essences de la canopée de Guyane, disposées en placeaux monospécifiques sans répétition. L'espacement entre arbres est de 3x3 m et au total 49 plants par placeaux (28 pour *Andira coriacea* et *Diplotropis purpurea*) ont été plantés, avec remplacements des plants morts 6 à 12 mois après.

Sur 19 espèces (la forte mortalité des plants de 3 espèces ne permettant pas de répétitions suffisantes), nous avons prélevé des feuilles et des carottes d'aubier en saison sèche et en saison des pluies pour étudier la variabilité interspécifique du fonctionnement hydrique (Ψ_w) et carboné ($\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des feuilles et de la cellulose) et des caractéristiques foliaires de ces espèces (masse foliaire par unité de surface foliaire, épaisseur des feuilles, densités stomatiques, etc.).

Pour trois espèces sélectionnées pour leurs différences importantes de Δ_f et leur appartenance à des groupes de tolérance à l'ombre distincts (Tab. 1) (*Eperua falcata* Aub. ; *Virola surinamensis* Warb.; *Diplotropis purpurea* (Rich.) Amsh.), nous avons étudié les deux membres (A et E, ou g_s) du rapport WUE (ou WUE_{int}) et leurs déterminants écophysiologiques. Les arbres étudiés (3-4 par espèce) mesuraient entre 12 et 18 m de haut. Deux échafaudages ont été utilisés pour accéder aux feuilles de pleine lumière de ces arbres. Une espèce de référence était sélectionnée pour chaque expérience et les deux autres étaient comparées à celle-ci l'une après l'autre. Au cours des mêmes journées, nous avons effectué des mesures d'échanges gazeux, de potentiel hydrique foliaire, de teneur en eau relative foliaire, de transpiration à l'échelle de l'arbre, en saison sèche et en saison des pluies. L'évolution journalière de ces paramètres a été suivie. Ces mesures ont été généralement répétées sur plusieurs journées et les résultats présentés dans les différentes annexes correspondent à des journées "types". Nous avons caractérisé les teneurs en eau dans le sol (SWC, *Soil Water Content*) et estimé les profondeurs d'enracinement des arbres de ces trois espèces en saison sèche à l'aide des méthodologies isotopiques.

2.3. Conditions contrôlées (chambre de culture)

Nous avons étudié en conditions contrôlées l'influence du stress hydrique atmosphérique et édaphique sur le fonctionnement des échanges gazeux de trois espèces sélectionnées pour leurs différences de WUE_{int} : *Eperua falcata*, *Virola michelii* et *Diploptropis purpurea* (Tab. 1). Des plants âgés de 2 ans ont été disposés dans une chambre de culture dans laquelle les conditions climatiques, en particulier le déficit de saturation de l'air (VPD), peuvent être contrôlées. Une partie des plants a subi un cycle de dessèchement induit par l'absence d'arrosage. Les autres plants étaient maintenus à la capacité au champ. L'évolution des échanges gazeux et du potentiel hydrique foliaire a été suivie tout au long du cycle de dessèchement et au cours de cinétiques de VPD imposées une fois par semaine à tous les plants.

3. TECHNIQUES

3.1. Echanges gazeux

Toutes les mesures d'échanges gazeux ont été effectuées à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge portable (IRGA) monté en circuit ouvert, de modèle CIRAS1 (PPSystem, UK). Une chambre d'assimilation de 2.5 cm^2 ("*Parkinson Leaf Cuvette*") est connectée à l'IRGA. Elle permet de mesurer également le rayonnement photosynthétiquement actif (I_p) arrivant sur la chambre et la température de l'air dans la chambre. Différents paramètres écophysologiques (A , E , g_s , C_i) ont été calculés sur la base des équations données par Caemmerer et Farquhar (1981). Les potentiels hydriques foliaires ont été mesurés à l'aide d'une chambre à pression de type Scholander (PMS Instruments Model 1000, Corvallis, Oregon) (Scholander *et al.* 1965). Le potentiel hydrique du sol a été estimé à partir du potentiel hydrique de base, avant le lever du soleil en plantation ou en forêt naturelle, ou avant l'éclairement des plants dans la chambre de culture (Ritchie et Hinckley 1975 ; Granier et Colin 1990).

3.2. Flux de sève

Les flux de transpiration des arbres en plantation ont été évalués à partir de mesures de densité de flux de sève xylémique suivant la méthode thermo-électrique développée par André Granier, INRA Nancy (Granier 1985). Deux sondes composées de thermocouples sont insérées dans le tronc des arbres à environ 1.3 m du sol, à 10-12 cm d'écart l'une de l'autre, sur la partie la plus à l'ombre du tronc pour limiter des gradients de température liés au rayonnement solaire. (Granier, comm. pers.). De plus, une feuille de mousse aluminisée recouvre les sondes de chaque arbre afin de les protéger contre la pluie et réduire encore le risque de gradients thermiques indépendants des flux de sève. La mesure des différences de potentiel induites par les différences de température entre les sondes est enregistrée à l'aide de centrales d'acquisition de données (Campbell Scientific 21X, Shepshed, UK) toutes les 10 s et une moyenne est prise toutes les demi-heures. La profondeur d'aubier et la surface d'aubier au niveau des sondes a été mesurée en prélevant des carottes de bois à la tarière de Pressler et en utilisant du Lugol pour colorer l'amidon. A partir des densités de flux de sève et des surfaces d'aubier, la transpiration totale des arbres dans chaque parcelle et la transpiration totale de la parcelle ont été calculées. Afin d'obtenir les paramètres climatiques dans la plantation tout au long de cette étude et une estimation de la demande évaporatoire atmosphérique, une station météorologique automatique (ENERCO 405AK, Cimet Electronique, Paris) a été installée à proximité de la plantation.

3.3. Teneur en eau du sol

L'humidité du sol a été estimée par la méthode gravimétrique (SWC) en forêt naturelle de Petit-Saut et en plantation de Paracou. Des prélèvements de sol (100-200 ml) tous les 30 cm à Petit-Saut et 20 cm à Paracou jusqu'à 300 cm ont été réalisés à la tarière en 3-4 points autour des arbres étudiés. L'humidité volumique du sol dans les pots installés en chambre de culture a été obtenue à l'aide de sondes Théta ML1-108 (Delta-T devices LTD, Cambridge).

3.3. Profondeur d'extraction de l'eau

La profondeur d'extraction de l'eau par les racines de deux espèces d'arbres de la canopée en forêt naturelle de Petit-Saut et des trois espèces étudiées en plantation de Paracou a été estimée à l'aide des méthodologies isotopiques développées au chapitre "*Cadre théorique, 4.2.*". Des prélèvements de sol (100 ml) jusqu'à 300 cm de profondeur à la tarière, ainsi que des prélèvements d'aubier à la machette, d'eau de la crique à Petit-Saut et d'eau de pluie, ont été réalisés en saison sèche (Petit-Saut et Paracou) et en saison des pluies (Petit-Saut). Les échantillons ont été conservés au froid (-25 °C) dans des récipients fermés hermétiquement en attendant l'extraction de l'eau qui a été réalisée dans le laboratoire de l'INRA de Kourou à l'aide d'une ligne de distillation cryogénique sous vide. D'après Rouspard (1997) et Ferhi (comm. pers.), nous avons monté trois lignes d'extraction en parallèle afin d'augmenter le rendement journalier des extractions. Les échantillons d'eau extraite ont été envoyés au laboratoire de Géodynamiques de Thonon les Bains (France) pour l'analyse de la composition isotopique de l'oxygène de l'eau ($\delta^{18}\text{O}$).

3.4. Préparation des échantillons en vue des analyses isotopiques ou élémentaires

3.4.1. Feuilles

Les feuilles prélevées ont été séchées 48 h à 70 °C puis broyées finement à l'aide d'un moulin à café (Moulinex, France), après élimination du rachis des feuilles composées. La poudre a été conservée dans des flacons hermétiques. Au laboratoire d'écophysiologie de l'INRA Nancy, environ 1 mg de poudre (0.8-1.3 mg) a été pesé au centième de mg près et placé dans des capsules d'étain (6x4 mm). Les échantillons ont été analysés par spectrométrie de masse à Nancy (Laboratoire d'Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, F-54280 France) (N, C, $\delta^{13}\text{C}$), ou en Australie (Australian National University, Canberra 0200, Australia) (N, C, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$).

3.4.2. Cellulose

La cellulose des échantillons de bois a été extraite au laboratoire d'Ecophysiologie Forestière de l'INRA Nancy selon le protocole mis en place par Picon et Sandquist (1997), adapté de Leavitt et Danzer (1993). Le principe de cette extraction consiste à éliminer de l'échantillon la lignine, l'hémicellulose, les pectines, les tannins ou autres molécules phénoliques et ne conserver que la cellulose. Les échantillons ont ensuite été pesés et analysés suivant le même protocole que les échantillons de feuille.

Synthèse

1. VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU

1.1. Facteurs influençant l'efficacité d'utilisation de l'eau

De nombreux paramètres environnementaux ou physiologiques influencent les différentes composantes définissant WUE_{int} ou $\delta^{13}C$. L'objectif premier de ce travail étant d'étudier la variabilité interspécifique de WUE_{int} et de $\delta^{13}C$, il est essentiel de bien identifier ces paramètres afin de séparer l'effet "espèce" recherché des autres effets possibles.

La concentration en CO_2 atmosphérique (C_a) a une influence directe sur WUE_{int} en raison de la relation directe entre C_a et la vitesse d'assimilation de CO_2 (A) (Eqn. 4). Il a été montré de plus que l'augmentation de C_a peut entraîner une diminution de g_s (Picon *et al.* 1996a) et donc une augmentation de WUE_{int} . La concentration en CO_2 de l'air dans le couvert forestier montre un fort gradient croissant du sommet du houppier vers le sol (Lloyd *et al.* 1996 ; Buchmann *et al.* 1997a). En forêt tropicale humide, ce gradient est principalement localisé dans les quinze premiers mètres au-dessus du sol et varie peu au-delà.

Le $\delta^{13}C$ du CO_2 de l'air atmosphérique ($\delta^{13}C_a$) intervient dans l'estimation de WUE_{int} à partir du $\delta^{13}C$ foliaire (Farquhar *et al.* 1982). Keeling *et al.* (1989) ont observé en Alaska une variation de 1.0 ‰ du $\delta^{13}C_a$ au cours d'une même année. Dans le couvert forestier tropical, les variations saisonnières de $\delta^{13}C_a$ sont très faibles mais il existe en revanche de fortes variations journalières (Quay *et al.* 1989 ; Broadmeadow *et al.* 1992 ; Buchmann *et al.* 1997a). De même, de forts gradients verticaux de $\delta^{13}C_a$ entre le sol et le houppier apparaissent au cours de la journée, les valeurs les plus négatives se trouvant au niveau du sol (Quay *et al.* 1989 ; VanderMerwe et Medina 1989 ; Lloyd *et al.* 1996 ; Buchmann *et al.* 1997a). Brooks *et al.* (1997b) ont montré que le gradient de $\delta^{13}C_a$ dans le couvert en forêt boréale explique 22.0 % de la variabilité interspécifique du $\delta^{13}C$ foliaire.

Des gradients verticaux importants de lumière sont également observés dans le couvert forestier ou dans le houppier des arbres (Cruiziat 1966 ; Yoda 1974). Comme la lumière joue un rôle déterminant dans l'assimilation de CO_2 par les plantes, des variations de lumière entraînent des variations de WUE_{int} et de $\delta^{13}C$ dans les feuilles du couvert végétal, les valeurs de $\delta^{13}C$ foliaire les plus négatives correspondant aux zones les plus à l'ombre (Francey *et al.* 1985 ; Leavitt 1993 ; Waring et Silvester 1994 ; Schleser 1990 ; Jackson *et al.* 1993 ; Brooks *et al.* 1997b).

Le contrôle de WUE_{int} et de $\delta^{13}C$ dépend également de l'humidité de l'air. Lorsque le déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (VPD) augmente, la conductance stomatique et la vitesse d'assimilation de CO_2 tendent à diminuer, avec également une diminution de la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) et donc de WUE_{int} et $\delta^{13}C$ (Madhavan *et al.* 1991 ; Winter *et al.* 1982).

D'autres facteurs influencent directement ou indirectement les valeurs de WUE_{int} ou $\delta^{13}C$. On peut noter en particulier l'humidité du sol (Guehl *et al.* 1991, 1994 ; Zhang et Marshall 1994 ; Picon *et al.* 1996a), la structure ou la texture des sols (Masle et Farquhar 1988), la concentration en azote dans le sol (Raven et Farquhar 1990), la pression atmosphérique (Körner *et al.* 1988 ; Read et Farquhar 1991), l'âge des feuilles (Francey et Farquhar 1982 ; Guehl *et al.* 1991).

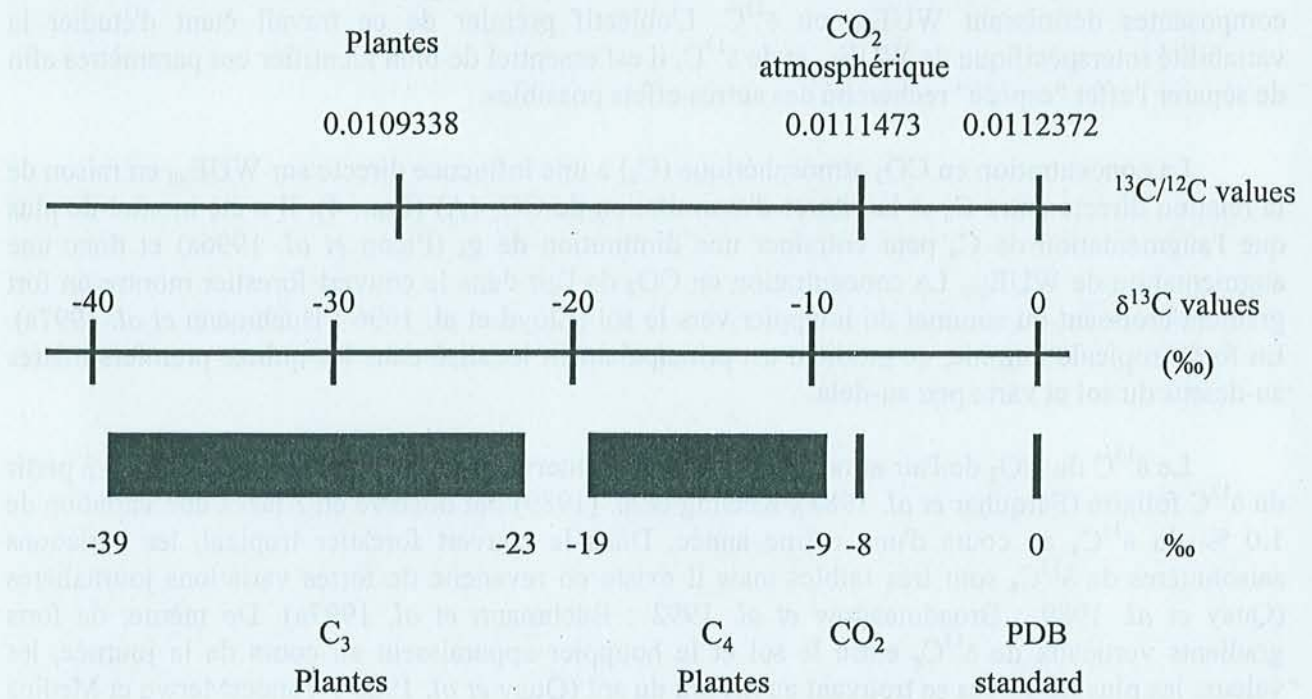


Fig. 3. Caractéristiques isotopiques du CO₂ de l'air et des végétaux ayant un métabolisme en C₃ et C₄. D'après Deleens *et al.* 1995.

1.2. Variabilité interspécifique de WUE_{int} en forêt tropicale

Les mesures directes et instantanées de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque des plantes nécessitent la mise en place de protocoles expérimentaux lourds, rendant généralement impossible la comparaison de ces valeurs entre un nombre important d'arbres et d'espèces. En revanche, les méthodologies isotopiques basées sur la composition isotopique du carbone foliaire ($\delta^{13}C$) constituent une approche simple et bien appropriée à l'estimation des valeurs intégrées dans le temps de WUE_{int} . Ce type d'approche n'est envisageable que si les feuilles considérées sont soumises à des conditions environnementales identiques.

1.2.1. Composition isotopique du carbone des feuilles

Les études portant sur la variabilité interspécifique de $\delta^{13}C$ des arbres de la forêt tropicale humide portent généralement sur un nombre très faible d'espèces par rapport à l'extrême diversité taxonomique décrite par les botanistes. Cependant, une forte variabilité interspécifique de $\delta^{13}C$ (et donc de WUE_{int}) de feuilles matures et de pleine lumière collectées au sommet du houppier d'arbres, en conditions naturelles ou artificielles, en forêt tropicale humide a pu être observée. Huc *et al.* (1994) travaillant sur des jeunes arbres de cinq espèces d'arbres en plantation monospécifique à Paracou ont trouvé une amplitude de valeurs de $\delta^{13}C$ de 3.6 ‰ entre espèces. Dans cette même plantation, l'écart des valeurs de $\delta^{13}C$ que nous avons obtenu pour 19 espèces, pour les arbres âgés de quinze ans, est de 3.4 ‰. En forêt naturelle de Paracou, Guehl *et al.* (1998) ont observé une amplitude de $\delta^{13}C$ de 4.5 ‰ pour 18 espèces abondantes de la canopée. Martinelli *et al.* (1998) ont échantillonné en forêt tropicale humide de Rondônia, au Brésil, des feuilles de près de 200 arbres appartenant à toutes les strates du couvert forestier. Les facteurs environnementaux (lumière, humidité de l'air, CO_2 , etc.) le long du transect suivi variaient fortement et induisaient probablement de fortes différences de $\delta^{13}C$ et WUE_{int} (effet canopée) entre les différents arbres. Si l'on restreint la comparaison interspécifique des valeurs de $\delta^{13}C$ aux arbres qui appartenaient à la partie supérieure de la canopée, le nombre d'espèces considérées est réduit à 25. Les valeurs de $\delta^{13}C$ variaient alors de -34.3 à -28.8 ‰ entre ces espèces (amplitude de 5.5 ‰).

Nous avons poursuivi cet effort d'échantillonnage. A l'intérieur de parcelles de 1.0 ha environ pour lesquelles environ 60 espèces d'arbres de la canopée ont été étudiées, l'amplitude moyenne des valeurs de $\delta^{13}C$ est proche de 6.0 ‰ (A-I). Cette amplitude est nettement supérieure à celle reportée par des études précédemment menées en forêt tropicale humide sur un nombre nettement inférieur d'espèces d'arbres. L'amplitude théorique maximale estimée pour les plantes ayant un métabolisme en C_3 (Farquhar *et al.* 1982, 1989) est de 16.0 ‰ (-23.0 à -39.0 ‰) (Fig. 3).

Si l'on considère des valeurs de C_a et $\delta^{13}C_a$ égales respectivement à 360 $\mu mol\ mol^{-1}$ et -8.0 ‰ (Buchmann *et al.* 1997a) et que l'on applique aux valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues le modèle simplifié de fractionnement isotopique au cours de la photosynthèse (Farquhar *et al.* 1982) (Eqn. 11), les espèces d'arbres de la canopée en forêt naturelle de Guyane Française montrent une gamme de valeurs estimées de WUE_{int} dans un rapport de 1 à 3 (A-I).

Pour les trois parcelles que nous avons étudiées, les valeurs de $\delta^{13}C$ des espèces se répartissent de façon relativement similaire autour de la valeur moyenne dans la parcelle, proche de -30.7 ‰ (A-I Fig. 3 p. 59). Parmi les espèces les plus efficaces ($\delta^{13}C$ peu négatif), nous trouvons quelques essences commerciales abondantes telles que *Eperua falcata*, *Eperua grandiflora*, *Dicorynia guianensis*. D'autres espèces, également abondantes, comme *Iryanthera sagotiana*, *Licania membranaceae*, *Eschweilera parviflora* sont les moins efficaces.

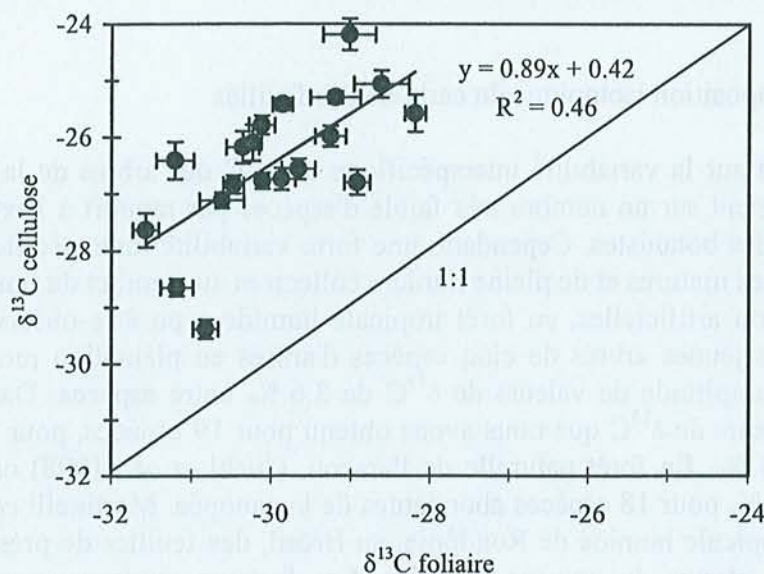


Fig. 4. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ de la cellulose de l'aubier et $\delta^{13}\text{C}$ foliaire pour 19 espèces en plantation de Paracou, Guyane Française.

Si l'on considère des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ égal à respectivement à -26.0 permille et -28.0 permille (Björkman et al. 1987) et que l'on suppose des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ égales à la même valeur de $\delta^{13}\text{C}$ pour les deux compartiments (Björkman et al. 1987) (Fig. 1), les espèces situées de la gauche en forme normale de Guyane Française seraient les espèces les plus riches en ^{13}C dans les feuilles (A-F), dans les tiges (G-I) et dans les racines (J-L).

Pour les trois parties des arbres étudiés, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des espèces se situent dans la gamme de -26.0 à -30.0 permille. Les valeurs moyennes des $\delta^{13}\text{C}$ sont de -27.5 permille pour les feuilles, -28.5 permille pour les tiges et -29.5 permille pour les racines. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont plus élevées pour les espèces de la gauche (A-F) que pour les espèces de la droite (G-L). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont plus élevées pour les espèces de la gauche (A-F) que pour les espèces de la droite (G-L).

D'autres études en forêt tropicale montrent une forte diversité interspécifique de $\delta^{13}\text{C}$. Pour les espèces échantillonnées uniquement sur un même site, Körner *et al.* (1988, 1991) ont observé des différences interspécifiques de $\delta^{13}\text{C}$ foliaire de près de 4.1 ‰ en Papouasie Nouvelle-Guinée et de 5.4 ‰ au Venezuela. Sternberg *et al.* (1989) observent une différence de $\delta^{13}\text{C}$ de 2.4 ‰ (-31 ‰ à -28.6 ‰) en forêt tropicale humide au Panama et Broadmeadow *et al.* (1992) de 4.7 ‰ (-32.3 ‰ à -27.6 ‰) dans une forêt tropicale à Trinidad.

*La variabilité interspécifique des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ obtenue dans notre étude pour des arbres de la canopée croissant dans des conditions environnementales similaires est la plus forte jamais observée en forêt boréale (Brooks *et al.* 1997a), tempérée (Ehleringer *et al.* 1991 ; Balesdent *et al.* 1993 ; Marshall et Zhang 1994 ; Sobrado et Ehleringer 1997) ou tropicale.*

1.2.2. Composition isotopique du carbone de la cellulose du bois

Le $\delta^{13}\text{C}$ de la cellulose ($\delta^{13}\text{C}_c$) du tronc des arbres est généralement bien corrélé au $\delta^{13}\text{C}$ foliaire, que ce soit en milieu tempéré ou tropical (Leavitt et Long 1982 ; Schleser 1990, 1992 ; Guehl *et al.* 1998 ; Fig. 4). Cependant, des résultats contradictoires ont été obtenus quant à la valeur du facteur de fractionnement isotopique au cours des différentes étapes de la synthèse de la cellulose. Leavitt et Long (1982) et Schleser (1990, 1992) concluent que ce facteur de fractionnement est relativement constant entre espèces d'arbres des forêts tempérées, compris entre 2.0 et 3.0 ‰. Nos observations (Fig. 4), celles de Guehl *et al.* (1998) et de Martinelli *et al.* (1998), suggèrent qu'en forêt tropicale humide ce facteur de fractionnement dépend des espèces. Les différences entre $\delta^{13}\text{C}$ de la cellulose du bois et celui des feuilles varient entre 1.4 et 4.8 ‰ pour 19 espèces en plantation de Paracou (Fig. 4) et entre 1.1 et 5.6 ‰ pour 62 espèces en forêt naturelle de Paracou (données non présentées). Les raisons de telles différences restent inconnues.

Si l'on considère les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_c$ pour 62 espèces d'arbres de la canopée en forêt naturelle de Paracou, l'amplitude obtenue entre espèces est de 4.1 ‰ (-29.1 à -24.7 ‰). Cette amplitude est un peu plus faible que celle obtenue pour les feuilles de pleine lumière des mêmes arbres (5.4 ‰, A-I Fig. 1 p. 55 ; A-I App. 1 p. 66) mais elle reste suffisamment importante pour confirmer la forte diversité interspécifique du fonctionnement des différentes espèces d'arbres de la canopée en forêt tropicale humide.

1.3. Origine de la variabilité de WUE_{int} en forêt tropicale humide

1.3.1. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et diamètre des arbres : effet canopée ?

De nombreux auteurs ont expliqué la variabilité interspécifique de $\delta^{13}\text{C}$ foliaire observée en forêt tropicale humide par un effet "canopée" sur le $\delta^{13}\text{C}$. Cet effet correspond à l'influence conjuguée des gradients de C_a , de $\delta^{13}\text{C}_a$ et de lumière dans le couvert sur le $\delta^{13}\text{C}$ foliaire des arbres (Quay *et al.* 1989 ; VanderMerwe et Medina, 1989 ; Broadmeadow *et al.* 1992 ; Buchmann *et al.* 1997a ; Martinelli *et al.* 1998). Généralement, une relation positive entre $\delta^{13}\text{C}$ et diamètre moyen des arbres (Buchmann *et al.* 1997a) ou hauteur des arbres (Martinelli *et al.* 1998) est observée.

Dans notre étude, cet effet semble mineur par rapport à la principale source de variation du $\delta^{13}\text{C}$ qui est l'appartenance taxonomique. En effet, un soin particulier a été porté pour récolter uniquement des feuilles matures et de pleine lumière au sommet des houppiers. Toutefois, dans les

trois parcelles étudiées, une relation faible mais significative a été observée entre le diamètre moyen des espèces et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (A-I). Cette relation est totalement expliquée par un effet espèce à St-Elie mais elle est indépendante de l'effet espèce à Paracou (A-I). Dans notre étude, les arbres échantillonnés mesurent plus de 15.0 m de haut. Or, Buchmann *et al.* (1997a) ont montré que le gradient de C_a ou $\delta^{13}\text{C}_a$ dans le couvert n'apparaissait que dans le sous-étage. De plus, les feuilles échantillonnées étaient toutes exposées au soleil en milieu de journée. Néanmoins, les arbres qui se développent dans des ouvertures de la canopée et qui mesurent entre 15.0 et 25.0 m peuvent être sujets à un ombrage latéral de la part des grands arbres dominants qui les entourent. Cet effet se traduit par une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles (Leavitt et Long 1986 ; Waring et Silvester 1994).

L'effet "canopée" n'explique pas la variabilité interspécifique des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ en forêt tropicale humide mais un léger effet micro-climatique sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ne peut cependant pas être totalement exclu pour les arbres les moins hauts.

1.3.2. Contrôle génétique de WUE_{int}

L'existence d'un contrôle génétique de WUE_{int} est bien établie pour les espèces cultivées (Farquhar et Richards 1984 ; Farquhar *et al.* 1989 ; Hubick et Farquhar 1989 ; Martin *et al.* 1989 ; Condon et Richards 1992 ; Wright 1996 ; Mian *et al.* 1998) ou même les arbres (Read et Farquhar 1991 ; Zhang *et al.* 1993 ; Flanagan et Johnsen 1995 ; Guehl *et al.* 1995b). Grâce à l'approche QTL (*Quantitative Trait Loci*), l'existence de régions génomiques associées à la variabilité phénotypique du $\delta^{13}\text{C}$ foliaire a été établie pour de l'orge (*Hordeum vulgare*) (Handley *et al.* 1994) ou le soja (*Glycine max*) (Mian *et al.* 1998) et, concernant les arbres, pour le pin maritime (*Pinus pinaster*) (Plomion et Guehl, comm. pers.).

Des travaux menés dans des tests de descendance de quelques conifères des forêts tempérées (Zhang *et al.* 1993 ; Flanagan et Johnsen 1995 ; Guehl *et al.* 1995b) montrent une forte héritabilité de WUE_{int} . En forêt tropicale humide, de telles expérimentations qui permettraient d'évaluer la composante génotypique de la variabilité interspécifique de $\delta^{13}\text{C}$ n'ont pas encore été mises en place. Cependant, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pour des arbres d'un même site se caractérisent généralement par une faible variabilité (Guehl *et al.* 1998 ; Fig. 4 ; A-I Fig. 1 p. 55 ; A-I App. 1 p. 66). De même, la comparaison des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ d'une espèce donnée pour des sites qui diffèrent par le type de drainage, la composition floristique générale, les perturbations subies ou pour des arbres d'âges différents, montre également l'existence d'une faible variabilité de $\delta^{13}\text{C}$ (Guehl *et al.* 1998 ; A-I Fig. 1 p. 55 ; A-I App. 1 p. 66). De plus, le classement basé sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des espèces communes aux parcelles de St-Elie ou celui des espèces communes aux trois parcelles que nous avons étudiées était maintenu entre les parcelles (A-I Tab. 3 p. 58).

*La faible variabilité (phénotypique) de $\delta^{13}\text{C}$ en fonction des conditions environnementales et de l'environnement floristique (gradients de composition floristique générale des peuplements) suggère un contrôle génétique étroit de ce caractère au niveau de l'espèce en forêt tropicale humide. Nous ne disposons pas de données suffisantes pour évaluer de façon satisfaisante le niveau de variabilité phénotypique de $\delta^{13}\text{C}$ au niveau intra-spécifique, ni surtout évaluer la composante génotypique de cette composante. Par analogie avec les hypothèses faites en matière de diversité génétique (McRoberts *et al.* 1999), il serait intéressant de déterminer, pour un critère comme $\delta^{13}\text{C}$, si l'existence d'une variabilité interspécifique très élevée en forêt tropicale humide est associée à une variabilité intra-spécifique plus réduite, comparativement aux forêts tempérées et boréales.*

1.3.3. WUE_{int} , sécheresse et compétition en forêt tropicale humide

L'efficacité d'utilisation de l'eau traduit le rapport entre la quantité de CO_2 assimilée et la quantité d'eau transpirée au cours d'une période donnée. Il a été montré depuis longtemps que WUE_{int} est liée à l'adaptation à la sécheresse (Cowan 1986 ; Picon *et al.* 1996a, 1996b ; Guehl *et al.* 1995) mais quel peut être l'intérêt d'une telle adaptation pour les espèces en forêt tropicale humide ? En effet, dans ce milieu, la pluviométrie annuelle varie entre 2000 et 5000 mm (Lasserre 1979 ; A-II Fig. 1 p. 72). Ces niveaux de précipitations sont les plus forts à l'échelle de la planète. Toutefois, les pluies ne sont pas réparties de façon homogène au cours de l'année. La plupart des forêts tropicales humides subissent chaque année une à deux périodes de déficit hydrique de quelques mois occasionnées par la diminution des épisodes pluvieux (A-II Fig. 1 p. 72) et l'augmentation de la demande évaporative atmosphérique. Si les caractéristiques pédologiques des sols de ces forêts occasionnent parfois leur engorgement en saison des pluies, elles favorisent également le dessèchement des horizons supérieurs du sol en saison sèche (Guehl 1984 ; Ducrey et Guehl 1985 ; Bariac *et al.* 1996 ; A-II Fig. 2 p. 75). Les arbres de ces forêts peuvent donc rencontrer épisodiquement ou sur des périodes de quelques mois un stress hydrique édaphique important (août à novembre en Guyane Française, A-II Fig. 1 p. 72). Ainsi, des différences de WUE_{int} pourraient conférer à certaines espèces des caractéristiques différentes d'adaptation au stress hydrique, à toutes les étapes de l'ontogenèse et de la silvigenèse. Toutefois, Jones (1993) souligne que la sélection naturelle pour de fortes WUE_{int} n'est pas une stratégie efficace pour les espèces. En effet, dans un environnement aussi dense, si en conditions limitantes d'eau certaines espèces économisent l'eau disponible dans le sol, celle-ci sera probablement utilisée par d'autres espèces. Nous examinerons en détails dans les chapitres §2.2.2. et §2.2.3. les différentes adaptations à la sécheresse édaphique ou atmosphérique d'espèces montrant des WUE_{int} distinctes.

Dans le paragraphe précédent, nous avons envisagé le stress édaphique occasionnel encouru par les espèces quelques mois dans l'année. Il a été montré également que les forêts tropicales humides ont subi de longues périodes de sécheresse au cours de l'ère Quaternaire (Prance 1982 ; Granville 1982 ; Servant *et al.* 1993 ; Charles-Dominique *et al.* 1998). Ces forêts ont alors régressé sur de vastes étendues par rapport à leur aire actuelle de répartition géographique, se maintenant dans des zones réduites appelées "zones refuges". Il est possible qu'au cours de ces régressions, de nombreuses espèces se soient adaptées à ces conditions de sécheresse. Ces espèces pourraient avoir développé de fortes WUE_{int} , augmentant la diversité générale interspécifique de WUE_{int} . Sur la base de cette réflexion, nous avons cherché à savoir s'il y avait une relation entre $\delta^{13}C$ (WUE_{int}) et l'aire de distribution des espèces (A-I). En particulier, nous avons testé si les espèces dont l'aire de répartition s'étend de la Guyane Française jusqu'aux forêts tropicales sèches (ex. Nord-ouest du Venezuela, Panama) montraient des caractéristiques particulières de $\delta^{13}C$. Une telle relation n'a pas pu être mise en évidence (A-I).

Une origine possible de la diversité de WUE_{int} entre espèces serait liée à la capacité d'adaptation de certaines espèces à l'occurrence de sécheresses édaphiques occasionnelles et une adaptation différente aux conditions environnementales passées.

Dans une forêt aussi hétérogène et complexe, en ce qui concerne les interactions biotiques (compétition, etc.) et abiotiques (effets des variables climatiques, du sol etc.) que la forêt tropicale humide, la spécialisation par niches écologiques permet le maintien de la diversité interspécifique (Connell 1978). Une autre stratégie possible consiste en une adaptation aux conditions environnementales rencontrées dans plusieurs niches écologiques. Ces deux types de stratégie

permettent d'expliquer en partie l'installation et la coexistence d'un nombre important d'espèces ayant des contraintes écologiques diverses, mais n'éliminent cependant pas l'existence d'une forte compétition entre elles pour les ressources communes (lumière, eau ou éléments nutritifs). La forte spécialisation de certaines espèces ou les capacités d'adaptation à de larges gradients de conditions environnementales pour d'autres, pourrait contribuer à la forte diversité spécifique fonctionnelle dans cet écosystème, en particulier pour WUE_{int} .

1.4. Groupes fonctionnels d'espèces

Les espèces d'arbres d'un même milieu ont des besoins qualitatifs identiques en ressources énergétiques ou nutritionnelles (lumière, eau, CO_2 , éléments nutritifs). En revanche, ces espèces diffèrent par leur degré de tolérance à ces ressources. Elles se répartissent par rapport à des gradients de lumière, d'eau, d'éléments nutritifs, etc. On parle du concept de continuum de distribution des plantes (Swaine et Whitmore 1988 ; Austin et Smith 1989). De nombreuses études ont montré également une certaine continuité des caractéristiques écophysiologiques des différentes espèces dans un même milieu, en particulier de WUE_{int} (Medina *et al.* 1991 ; Valentini *et al.* 1992 ; Brooks *et al.* 1997a ; Sobrado et Ehleringer 1997 ; Guehl *et al.* 1998 ; Martinelli *et al.* 1998). En forêt naturelle de Guyane Française, une forte continuité des valeurs de $\delta^{13}C$ des différentes espèces d'arbres a été observée (A-I Fig. 1 p. 55). Cette continuité rend difficile le regroupement statistique des espèces de la forêt tropicale humide, ou d'autres milieux, sur la base des valeurs de WUE_{int} uniquement.

Néanmoins, de nombreuses espèces appartenant à des groupes écologiques ou taxonomiques identiques montrent une similitude de fonctionnement écophysiologique (WUE_{int}). En forêt boréale, Brooks *et al.* (1997a) montrent que les différents groupes d'espèces basés sur leur type biologique ("*life-forms*") (arbres, fougères, mousses) se distinguent nettement par leur fonctionnement écophysiologique ($\delta^{13}C$). Les arbres sont généralement plus efficaces vis à vis de l'eau que les mousses et les fougères. Des différences de $\delta^{13}C$ existent également entre plantes ayant une longévité distincte. Smedley *et al.* (1991) ont montré dans une communauté herbacée colonisant une région aride des USA que les plantes pérennes avaient des valeurs de $\delta^{13}C$ supérieures à celles des plantes annuelles. De plus, les espèces qui fleurissent tardivement dans la saison ont des valeurs de $\delta^{13}C$ supérieures à celles des plantes fleurissant plus tôt.

Du fait du rôle majeur de la lumière dans le fonctionnement des plantes chlorophylliennes, des arbres en particulier, de nombreuses études ont cherché à regrouper les espèces en fonction de leur tolérance à l'ombre. De nombreuses classifications et terminologies décrivent ainsi les différents types de tempérament des espèces vis à vis de la lumière (*in* Favrichon 1995). L'analyse et la caractérisation du fonctionnement écophysiologique des espèces de ces différents groupes est une étape primordiale dans le but de modéliser celui de l'écosystème. En forêt tropicale humide guyanaise, ce type d'étude a été initié par Guehl *et al.* (1998). Le présent travail poursuit cette investigation et l'étend à un échantillon plus important d'espèces. Une forte association entre groupes écologiques de tolérance à l'ombre en forêt tropicale humide guyanaise définis par Favrichon (1995) et efficacité d'utilisation de l'eau a effectivement pu être mise en évidence (Huc *et al.* 1994 ; Guehl *et al.* 1998 ; A-I Fig. 3 p. 59 ; A-I Tab. 2 p. 57). Les espèces étudiées correspondent à trois groupes de tolérances à l'ombre définis par Favrichon (1995). Les espèces qui atteignent la canopée, mais qui sont capables de s'établir et de se reproduire dans le sous-bois et qui ont de faibles vitesses de croissance dans toutes les classes de diamètre, sont caractérisées de *tolérantes à l'ombre*. Les espèces qui ont besoin de lumière pour se reproduire, mais qui peuvent s'établir dans le sous-bois et qui ont de plus fortes vitesses de croissance dans les fortes classes de

diamètre par rapport aux faibles classes de diamètre, sont caractérisées de *semi-tolérantes à l'ombre*. Enfin, les espèces qui ont besoin d'ouvertures dans la canopée pour s'établir et se reproduire et qui ont de plus fortes vitesses de croissance dans les faibles classes de diamètre par rapport aux fortes classes de diamètre, sont caractérisées d'*héliophiles*. Ce type d'association confirme le concept de "types fonctionnels" d'espèces, suggéré par Grime (1977) et Tilman (1988). Ces types fonctionnels regroupent des espèces ayant plusieurs caractéristiques fonctionnelles communes, le $\delta^{13}\text{C}$ et le comportement vis à vis de la lumière dans notre cas.

Les espèces semi-tolérantes à l'ombre possèdent les valeurs les plus fortes de WUE_{int} (valeurs les moins négatives de $\delta^{13}\text{C}$). Les espèces héliophiles ont des valeurs de WUE_{int} plus faibles que les semi-tolérantes, ce qui paraît en accord avec la capacité des espèces héliophiles à croître rapidement au stade sub-adulte et à dominer les autres espèces lorsque l'éclairement est non limitant (Oldeman et Van Dijk 1991). Parmi les espèces héliophiles se trouvent en particulier les espèces pionnières. Les caractéristiques de WUE_{int} de ces deux groupes écologiques d'espèces sont conformes à la littérature (Bazzaz et Picket 1980 ; Doley *et al.* 1988 ; Huc et Guehl 1989 ; Alexandre 1991 ; Huc *et al.* 1994). En revanche, de façon surprenante, il existe une inadéquation entre le gradient de $\delta^{13}\text{C}$ et le gradient de tolérance à l'ombre. En effet, les espèces tolérantes à l'ombre montrent des valeurs nettement plus faibles de WUE_{int} que les espèces semi-tolérantes et héliophiles (Guehl *et al.* 1998 ; A-I Fig. 3 p. 59 ; A-I Tab. 2 p. 57). De telles valeurs de WUE_{int} pour les espèces tolérantes à l'ombre pourraient caractériser une forte adaptation aux conditions limitées d'ensoleillement dans le sous-bois (Givnish 1988). Les espèces tolérantes à l'ombre maintiendraient des stomates très ouverts pour maximiser l'assimilation de CO_2 . Cependant, l'estimation du WUE_{int} de ces espèces a été réalisée sur des arbres adultes constituant la canopée et dont les feuilles photosynthétisent en conditions non-limitantes de lumière. Par ailleurs, de nombreux travaux ont étudié la capacité d'adaptation photosynthétique des espèces des différents groupes de tempérament à la lumière en forêt tropicale humide (*in* Chazdon *et al.* 1996). Ces études suggèrent une faible plasticité d'adaptation à de très forts niveaux d'éclairement chez les espèces tolérantes à l'ombre. Ainsi, l'origine des faibles valeurs de WUE_{int} pour les arbres adultes des espèces tolérantes à l'ombre pourrait être une adaptation à long terme aux conditions de lumière peu favorables dans le sous-bois, associée à une faible capacité d'acclimatation à court terme aux changements d'intensité lumineuse.

Une association entre famille taxonomique et $\delta^{13}\text{C}$ a également été observée (A-I). Les espèces qui appartiennent à une famille donnée sont plus proches fonctionnellement des espèces de cette famille que des espèces des autres familles (Fig. 5). Les nombreuses espèces de la famille des *Caesalpiniaceae* qui montrent toutes de fortes WUE_{int} illustrent ces observations. Martinelli *et al.* (1998) n'ont pas observé un tel effet, qui était probablement occulté par "l'effet canopée". Il est intéressant de noter également que l'association entre $\delta^{13}\text{C}$ et groupes de tolérance à l'ombre décrite précédemment peut être rapprochée des différences de $\delta^{13}\text{C}$ entre les différentes familles d'arbres de la canopée. Les familles qui montrent de fortes WUE_{int} (ex. *Caesalpiniaceae*) sont composées principalement d'espèces semi-tolérantes à l'ombre, alors que celles qui ont des valeurs très faibles (ex. *Lecythidaceae*, *Euphorbiaceae*, *Chrysobalanaceae*) sont composées principalement d'espèces tolérantes. Les espèces héliophiles sont réparties dans un grand nombre de familles qui montrent des valeurs intermédiaires de $\delta^{13}\text{C}$. Il est intéressant de rappeler que Roggy (1998) a pu mettre en évidence une similitude de regroupement des espèces légumineuses fixatrices d'azote de la forêt tropicale humide guyanaise sur la base de critères taxonomiques (famille) et de tolérance à l'ombre.

Les espèces qui présentent des types de phénologie distincts (caducifolié / sempervirent) montrent généralement des différences de fonctionnement écophysologique (Sobrado 1991 ; Valentini *et al.* 1992 ; Marshall et Zhang 1994 ; Sobrado et Ehleringer 1997 ; Brooks *et al.* 1997a).

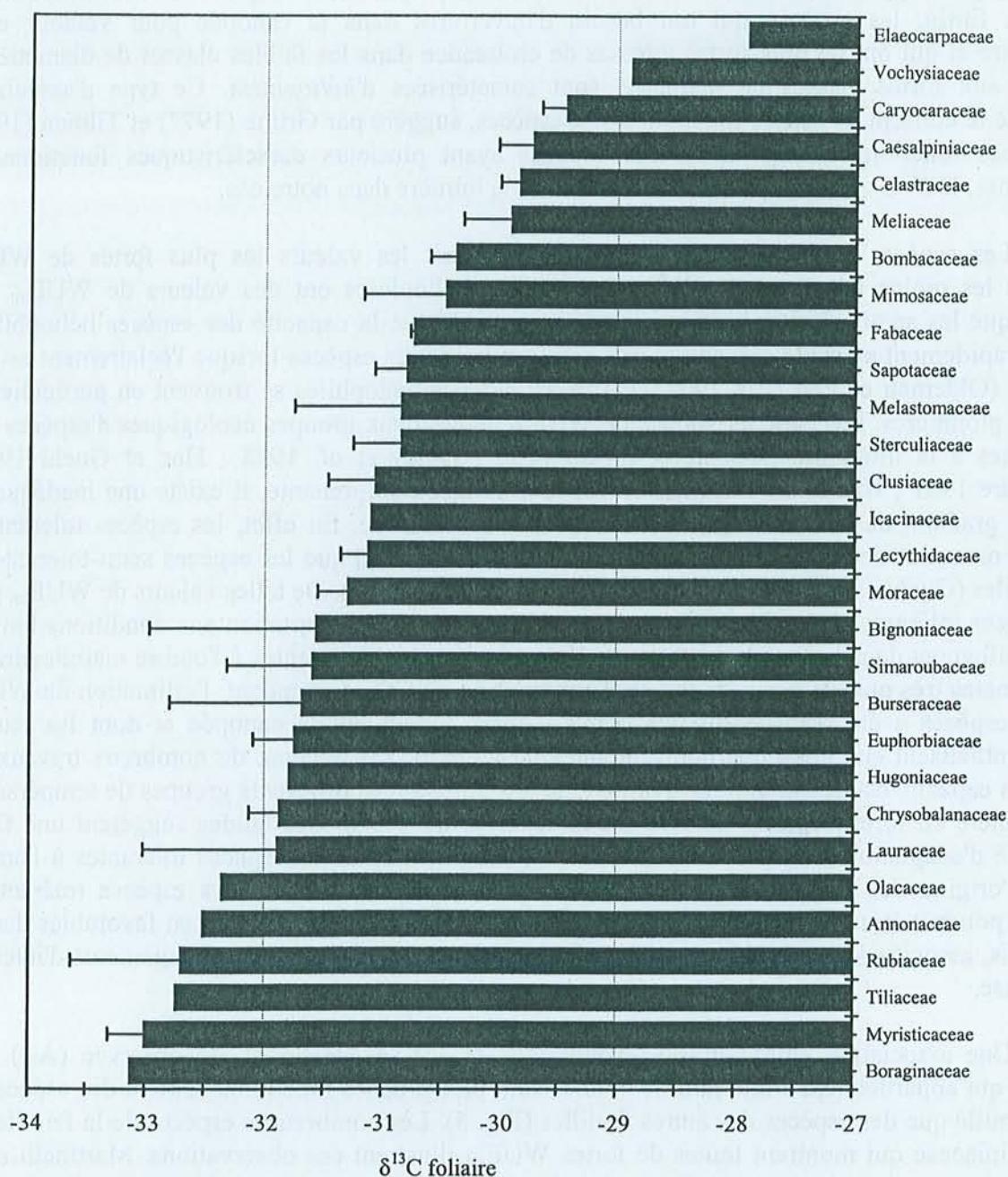


Fig. 5. Composition isotopique moyenne du carbone foliaire ($\delta^{13}\text{C}$) des différentes familles d'espèces d'arbre de la canopée en forêt naturelle de Paracou, Guyane Française.

Toutefois, les résultats divergent en fonction des milieux considérés. En milieu méditerranéen (Valentini *et al.* 1992) ou boréal (Brooks *et al.* 1997a), les caducifoliées ont des valeurs plus négatives de $\delta^{13}\text{C}$ que les sempervirentes, alors que le contraire est observé en forêt tropicale sèche (Sobrado et Ehleringer 1997) ou humide (A-I Tab. 2 p. 57). En forêt tropicale humide, au même titre qu'en forêt tropicale sèche, ce résultat pourrait être rapproché de la période au cours de laquelle les espèces caducifoliées perdent leur feuillage (Loubry 1994 ; Sabatier, comm. pers.). En effet, la chute des feuilles de la majorité des espèces caducifoliées se produit en fin de saison des pluies (juillet à septembre) (Loubry 1994) et les jeunes feuilles rencontrent donc au cours des premiers mois de leur vie des conditions édaphiques et atmosphériques peu favorables, qui peuvent induire de fortes WUE_{int} . Cependant, le fait que la chute des feuilles de certaines espèces caducifoliées soit répartie aussi bien en saison sèche qu'en saison des pluies (Loubry 1994 ; Sabatier, comm. pers.) suggère une certaine prudence quant à cette interprétation. De plus, une association entre type de phénologie et appartenance aux groupes de tolérance à l'ombre a également pu être mise en évidence en forêt tropicale humide guyanaise (A-I). La plupart des espèces semi-tolérantes à l'ombre sont caducifoliées, alors que les espèces héliophiles et tolérantes à l'ombre sont généralement sempervirentes. D'autre part, Valentini *et al.* (1992) et Sobrado et Ehleringer (1997) ont montré que le type de phénologie était lié à la profondeur d'extraction de l'eau par les racines. Ainsi, la relation entre le type de phénologie et $\delta^{13}\text{C}$ décrite précédemment pourrait en réalité traduire une association entre $\delta^{13}\text{C}$ et d'autres critères fonctionnels.

1.5. Conclusions

L'ensemble des études présentées confirme l'intérêt de l'utilisation des méthodologies isotopiques du carbone pour l'étude de la diversité fonctionnelle des arbres de la canopée en forêt tropicale humide. Nos observations confirment également la très forte hétérogénéité et complexité du fonctionnement écophysiolgique de ces espèces. Même si seulement un dixième des espèces d'arbres de la canopée en forêt tropicale humide guyanaise a été étudié, la variabilité interspécifique de WUE_{int} observée est considérable. Sur la base des résultats actuellement disponibles, cette variabilité apparaît comme très nettement supérieure à celles d'autres écosystèmes forestiers à l'échelle de la planète. Afin de mieux caractériser encore cette diversité en milieu tropical, il est nécessaire de poursuivre l'effort de criblage des espèces engagé dans cette étude. Il ne serait pas surprenant de rencontrer des espèces montrant des fonctionnements encore plus extrêmes que ceux observés dans cette étude.

Le continuum des valeurs de WUE_{int} entre espèces suggère une adaptation fine de ces espèces à la complexité de l'habitat et à la multiplicité des niches écologiques qui en résulte. Le rapprochement d'espèces ayant des affinités communes pour la lumière, des caractéristiques de croissance proches et un fonctionnement écophysiolgique similaire, milite en faveur du regroupement fonctionnel d'espèces. La caractérisation de ces types fonctionnels est une étape majeure dans le processus de modélisation du fonctionnement de l'écosystème forestier tropical.

Néanmoins, il reste à caractériser précisément le fonctionnement écophysiolgique des espèces de chacun des groupes définis, à comprendre les mécanismes d'échanges gazeux qui induisent de telles différences d'efficacité d'utilisation de l'eau entre espèces et à prévoir le comportement de ces espèces lorsqu'elles sont soumises à différentes contraintes environnementales.

2. INTERPRETATION ECOPHYSIOLOGIQUE DE LA VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE WUE_{int}

L'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque des espèces d'arbres de la forêt tropicale humide montre une très forte diversité interspécifique, indépendamment de facteurs externes tels que le climat ou l'humidité du sol. Cette variabilité traduit des différences entre espèces du rapport de la vitesse d'assimilation de CO_2 (A) à la conductance stomatique (g_s) (ou à la vitesse de transpiration) mais également des divers déterminants écophysiologiques de ces deux composantes. L'interprétation de l'existence d'une telle variabilité interspécifique de WUE_{int} est rendue difficile par le fait que WUE_{int} est définie comme étant le rapport entre deux composantes (A et g_s). En outre, ces deux composantes ne sont pas indépendantes et certains facteurs externes tels que la sécheresse du sol ou la sécheresse atmosphérique n'ont pas la même influence sur ces deux composantes. Dans ce chapitre, nous essayons de montrer à partir de notre étude et de données disponibles dans la littérature quelle composante de WUE_{int} semble expliquer principalement la variabilité de WUE_{int} entre espèces de la forêt tropicale. Les déterminants physiologiques de ces composantes et l'influence de facteurs externes sur ces composantes sont également étudiés.

2.1. Composantes écophysiologiques de la diversité interspécifique de WUE_{int}

2.1.1 Evidence du rôle majeur de g_s

Depuis plus de deux décennies, de nombreuses études ont montré la forte variabilité interspécifique de A ou g_s pour les arbres de la forêt tropicale humide. Les valeurs de A pour des jeunes plants ou des arbres, en conditions peu ou pas limitantes d'énergie lumineuse et d'eau, sont comprises entre 1.0 et 28.0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et entre 0.02 et 1.40 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour g_s (Hozumi *et al.* 1969 ; Bazzaz et Pickett 1980 ; Grace *et al.* 1982 ; Oberbauer et Strain 1984 ; Oberbauer 1985 ; Reich et Borchert 1988 ; Huc et Guehl 1989 ; Dolman *et al.* 1991 ; Roy et Salager 1992 ; Meinzer *et al.* 1993 ; Huc *et al.* 1994 ; Koch *et al.* 1994 ; Hogan *et al.* 1995 ; Meinzer *et al.* 1997 ; Wullschlegel *et al.* 1998 ; A-II Fig. 4 p.75 ; A-III Fig. 2 p. 87).

Afin de déterminer si la diversité des valeurs de A ou de g_s est à l'origine de celle de WUE_{int} , il est nécessaire d'estimer A , g_s et WUE_{int} simultanément et indépendamment. Très peu d'études en forêt tropicale ont combiné ces deux approches. Huc *et al.* (1994) montrent que les espèces qui présentent des valeurs très négatives de $\delta^{13}C$ foliaire (faibles valeurs de WUE_{int}) possèdent de fortes valeurs de A . Notre étude confirme ces observations. En plantation de Paracou (A-II Fig. 4 p. 75) ou en chambre de culture (A-III Fig. 2 p. 87), l'ordre des valeurs de A (numérateur dans le rapport A/g_s) entre espèces est inverse de celui de $\delta^{13}C$ et donc de WUE_{int} . Les vitesses d'assimilation de CO_2 des différentes espèces ne peuvent donc pas être à l'origine directement des différences de WUE_{int} . En revanche, l'ordre des valeurs de g_s (dénominateur dans le rapport A/g_s) entre espèces est également inverse de celui de WUE_{int} (Huc *et al.* 1994 ; A-II Fig. 4 p. 75 ; A-III Fig. 2 p. 87).

Les différences de conductance stomatique pour la vapeur d'eau entre espèces, et non de vitesse d'assimilation de CO_2 , seraient à l'origine de la variabilité interspécifique de WUE_{int} .

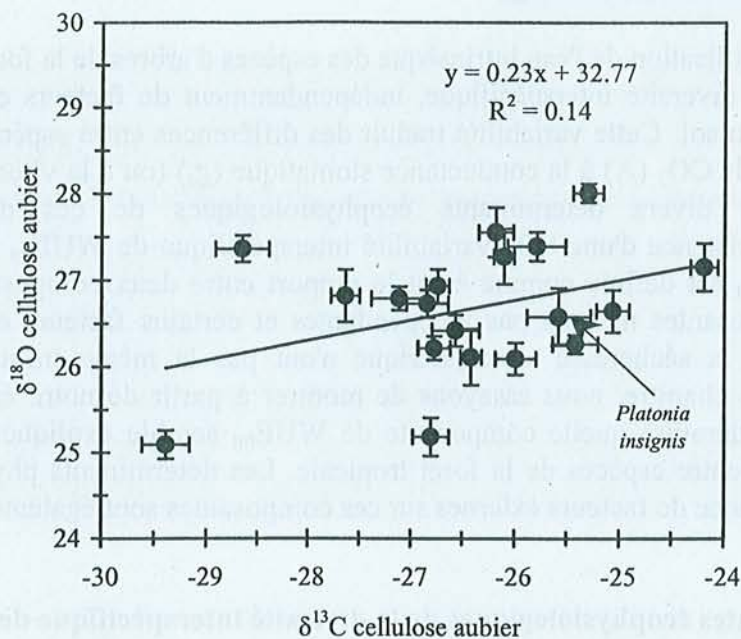


Fig. 6. Relation entre $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ de la cellulose de l'aubier pour 19 espèces en plantation de Paracou, Guyane Française.

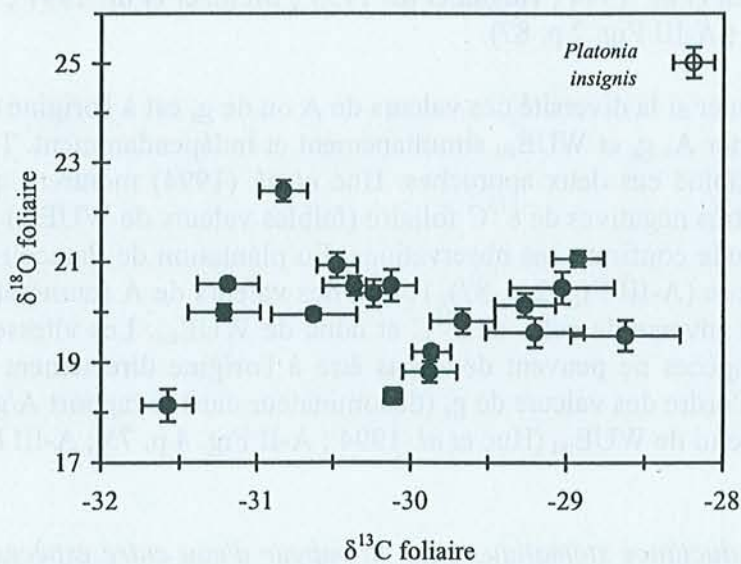


Fig. 7. Relation entre $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ foliaire pour 19 espèces en plantation de Paracou, Guyane Française.

2.1.2. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$

Saurer *et al.* (1997) ont comparé les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ dans la cellulose ($\delta^{13}\text{C}_c$ et $\delta^{18}\text{O}_c$) d'espèces d'arbres de la forêt suisse soumises à différentes conditions d'humidité du sol et de l'air. Ces auteurs ont observé qu'entre les différents sites, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_c$ et $\delta^{18}\text{O}_c$ augmentent conjointement avec le gradient de sécheresse. La fermeture des stomates en conditions de sécheresse est à l'origine de cette relation positive, son effet sur le fractionnement isotopique du carbone ou de l'oxygène allant dans le même sens. Brendel (1998) obtient la même influence des conditions climatiques sur $\delta^{13}\text{C}_c$ et $\delta^{18}\text{O}_c$ pour *Pinus sylvestris* en Ecosse.

En milieu tropical humide, aucune étude jusqu'alors n'a porté sur ces aspects. Nous avons cherché à appliquer cette méthodologie à différentes espèces d'arbres en conditions environnementales similaires (plantation de Paracou) afin d'estimer si la diversité de $\delta^{13}\text{C}$ entre espèces est révélée dans le $\delta^{18}\text{O}$ également et si nous pouvons distinguer l'effet de la conductance stomatique de celui de l'assimilation de CO_2 dans la détermination de WUE_{int} . Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de la cellulose de l'aubier des dix neuf espèces étudiées varient très fortement (25.1 à 28.0 ‰) (Fig. 6). Cette variabilité est plus faible que celle observée pour le $\delta^{13}\text{C}_c$ (-24.2 à -29.4 ‰) (Fig. 4). De même, les valeurs moyennes de $\delta^{18}\text{O}$ foliaire montrent une très forte variabilité interspécifique (18.1 à 25.0 ‰) et une faible variabilité intraspécifique (Fig. 7).

Une relation faible mais significative a été observée entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ foliaire ($R^2 = 0.12$). Toutefois, si *Platonia insignis*, une espèce qui montre des valeurs particulièrement élevées de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ par rapport aux autres espèces, est exclue de l'analyse, aucune relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ pour les dix huit espèces restantes n'est observée (Fig. 7). De même, il existe une très faible relation positive ($R^2 = 0.14$) entre $\delta^{13}\text{C}_c$ et $\delta^{18}\text{O}_c$ pour les différentes espèces (*Platonia insignis* incluse ou exclue de l'analyse) (Fig. 6). La faiblesse de cette relation suggère que le $\delta^{18}\text{O}$ dans la matière organique donnerait une information concernant le fonctionnement foliaire des espèces, différente de celle de $\delta^{13}\text{C}$. Les différences de WUE_{int} entre espèces ne seraient pas liées uniquement à des différences de g_s mais à d'autres paramètres physiologiques (Farquhar *et al.* 1989 ; Ehleringer et Dawson 1992 ; Farquhar *et al.* 1998). Des études complémentaires sont nécessaires afin d'élucider l'origine des différences entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ observées entre feuilles et cellulose du bois mais semblent prometteuses quant à leur application aux espèces de la forêt tropicale humide. Il conviendrait également de comparer les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{18}\text{O}$ de la cellulose foliaire.

2.1.3. Relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et potentiel hydrique foliaire

Que ce soit en forêt tropicale sèche (Borchert 1994 ; Sobrado et Ehleringer 1997) ou tropicale humide (Huc *et al.* 1994 ; A-I Fig. 2 p. 58), une très large diversité interspécifique de potentiel hydrique foliaire (Ψ_{wp} ou Ψ_{wm}) entre arbres de la canopée a été observée. En forêt tropicale humide, des espèces vivant dans des conditions environnementales similaires montrent des valeurs de Ψ_{wm} qui varient entre -0.3 MPa et -3.4 MPa (A-I Fig. 2 p. 58).

La variabilité interspécifique de Ψ_{wm} a pu être mise en parallèle avec celle de $\delta^{13}\text{C}$, une relation négative entre Ψ_{wm} ou Ψ_{wp} et $\delta^{13}\text{C}$ étant généralement observée (Sobrado et Ehleringer 1997 ; A-I Fig. 2 p. 58). En forêt tropicale sèche, cette relation a été expliquée par une accession différente des espèces aux ressources en eau du sol et donc par des niveaux de stress hydrique différents entre espèces (Sobrado et Ehleringer 1997). Des résultats similaires ont été obtenus en milieu aride ou semi-aride (Ehleringer *et al.* 1991 ; Valentini *et al.* 1992). En milieu tropical humide, un tel stress hydrique ne permet ni d'expliquer la diversité des valeurs de Ψ_{wm} ni la relation

Ψ_{wp} sont particulièrement élevées (A-I Fig. 2 p.58 ; A-II Fig. 5 p. 75). Nous suggérons que cette diversité, en particulier les valeurs très négatives de Ψ_{wm} pour certaines espèces, soit liée au fonctionnement intrinsèque de ces espèces. Il est intéressant de noter que si à l'intérieur des groupes de tolérance à l'ombre, les valeurs de $\delta^{13}C$ sont très proches, celles de Ψ_{wm} varient fortement (A-I Fig. 2 p. 58).

Quelles peuvent être les caractéristiques intrinsèques des espèces à l'origine de la relation entre $\delta^{13}C$ et Ψ_{wm} en milieu tropical humide ? L'architecture hydraulique des arbres, en particulier la conductance hydraulique spécifique foliaire (K_L , le rapport entre la conductance hydraulique totale de l'arbre et sa surface foliaire), intervient dans le déterminisme de chacune de ces deux variables. K_L détermine en partie Ψ_w par l'intermédiaire de la transpiration de la plante et est fortement couplée à g_s (in Wullschlegel *et al.* 1998 ; Fort 1997) et donc à C_i , dont dépend également $\delta^{13}C$. Une relation entre $\delta^{13}C$ et conductivité hydraulique a été observée pour des conifères en forêt tempérée (Waring et Silvester 1994 ; Panek et Waring 1995). Nous avons montré qu'à partir des travaux de Panek (1996), la relation négative entre $\delta^{13}C$ et Ψ_{wm} pourrait être expliquée par une relation positive entre $\delta^{13}C$ et A/K_L (A-I). Même si à ce jour, peu d'exemples de mesures indépendantes de ces paramètres dans la littérature illustrent ces hypothèses, les travaux de Huc *et al.* (1994) et les nôtres (A-I ; A-II) tendent à les confirmer. Les espèces ayant de faibles valeurs de $\delta^{13}C$ possèdent en général de fortes valeurs de A et surtout de g_s , et de très fortes valeurs de K_L (Huc *et al.* 1994 ; A-II Tab. 3 p. 75 ; A-II Fig. 4 p. 75 ; A-III Fig. 2 p. 87). D'autres études ont mis en évidence de fortes valeurs de conductance hydraulique spécifique foliaire pour les espèces héliophiles (Tyree *et al.* 1991 ; Machado et Tyree 1994 ; Tyree et Ewers 1996). Ces espèces ont généralement de faibles valeurs de $\delta^{13}C$ (A-I).

La variabilité interspécifique de $\delta^{13}C$ en forêt tropicale humide semble associée, au moins en partie, aux caractéristiques hydrauliques des arbres. Les espèces peu efficaces vis à vis de l'eau ont la capacité de maintenir des potentiels hydriques foliaires peu négatifs au cours de la journée malgré de fortes vitesses de transpiration, grâce à un système conducteur performant. Des études complémentaires sont néanmoins nécessaires pour confirmer ces premières conclusions.

2.2. Régulation stomatique des échanges gazeux et du potentiel hydrique des arbres

La compréhension du contrôle de la régulation stomatique et des contrôles qu'exercent les stomates sur les échanges gazeux fait depuis plusieurs décennies l'objet de très nombreuses études. Le rôle des stomates a été défini comme "un moyen pour la plante de minimiser les pertes en eau par rapport à la quantité de CO_2 assimilée" (Cowan 1977) ou d'éviter le dessèchement de la plante (et l'embolie des vaisseaux du xylème) (Jones et Sutherland 1991) ou de maintenir des températures foliaires optimales (Jones 1998). Les mécanismes qui induisent la régulation stomatique restent encore peu explicités (Grantz 1990 ; Bunce 1996 ; Tardieu *et al.* 1996 ; Jones 1998 ; Whitehead 1998). Nous présentons ici des exemples de fonctionnement des arbres de la forêt tropicale humide issus de la littérature et de nos études, afin d'illustrer la complexité de ces mécanismes, l'originalité du fonctionnement de certaines espèces par rapport aux modèles établis, et afin d'interpréter la diversité de WUE_{int} observée entre espèces.

2.2.1. Caractéristiques stomatiques et foliaires

La conductance stomatique est l'inverse de la résistance que les stomates opposent aux flux

diffusifs de gaz entre la feuille et l'atmosphère. La conductance stomatique dépend en particulier des caractéristiques morphologiques des stomates (longueur de la fente stomatique, densité stomatique) (Ceulemans *et al.* 1988 ; Körner *et al.* 1979 ; Pospisilova et Solarova 1980 ; Kramer 1983 ; Blake *et al.* 1984). Ces différents paramètres ont été comparés chez dix sept espèces en plantation de Paracou qui diffèrent par leur $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 8). Une très forte diversité interspécifique de chacun de ces paramètres a été observée, mais aucune relation entre l'un de ces paramètres et $\delta^{13}\text{C}$ n'a été mise en évidence (données non présentées).

Le rôle primordial des enzymes dans les processus de la photosynthèse, en particulier la RuBisCO, suggère que les relations hydriques et carbonées dans les plantes dépendent de leur état nutritionnel, en particulier de la concentration en azote ([N]) dans les feuilles. Cependant, la relation entre WUE_{int} et [N] semble dépendre des espèces (Guehl *et al.* 1995a). Dans notre étude, en conditions semi-contrôlées ou en forêt naturelle, aucune relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et [N] n'a pu être mise en évidence (données non présentées).

La capacité photosynthétique des feuilles est généralement liée au rapport de la biomasse sèche des feuilles sur la surface foliaire considérée (SLM) (Percy et Sims 1994), qui dépend généralement de l'épaisseur foliaire (Fig. 9). Nos observations et celles de Huc *et al.* (1994) confirment cette hypothèse (A-II Tab. 3 p. 75). Cependant, une telle relation ne semble pas engendrer de relation particulière entre $\delta^{13}\text{C}$ et SLM (A-II).

Ces observations soulignent encore le rôle majeur de g_s et non de A dans l'origine de la variabilité entre espèces de WUE_{int} . La diversité interspécifique de WUE_{int} en forêt tropicale humide ne dépendrait pas directement des caractéristiques morphologiques des stomates ou des feuilles.

2.2.2. Réponse à la contrainte hydrique atmosphérique

a- Echelle foliaire

Même si l'humidité atmosphérique moyenne au cours de l'année en milieu tropical humide est élevée (80-90 %), un déficit de saturation de l'air (VPD) au niveau de la canopée, et à une moindre échelle dans le sous-bois, se développe au cours de la journée (Cruiziat 1966 ; A-II Fig. 3 p. 75). Ce déficit de saturation est quasiment nul en fin de nuit, augmente fortement le matin et peut atteindre près de 26.0 hPa en milieu de journée (A-II Fig. 3 p. 75). Le rayonnement solaire stimule l'ouverture des stomates et le dessèchement de l'air au cours de la journée est le moteur de la transpiration des feuilles et de l'arbre. La plupart des espèces de la canopée en forêt tropicale humide montre ainsi une augmentation de la vitesse de transpiration foliaire (E) au cours de la journée avec l'augmentation de VPD (Turner *et al.* 1984 ; Sun et Ehleringer 1986 ; Meinzer *et al.* 1993 ; Tinoco-Ojanguren et Percy 1993 ; Meinzer *et al.* 1997 ; A-II Fig. 4 p. 75). La vitesse de transpiration foliaire devrait suivre une relation linéaire positive avec le VPD (Eqn. 1) si g_s restait constant au cours de la journée. Or, g_s diminue généralement quand le VPD augmente, induisant communément une relation asymptotique entre E et VPD (Turner *et al.* 1984 ; Roy et Salager 1992 ; Meinzer *et al.* 1993 ; Tinoco-Ojanguren et Percy 1993 ; A-II Fig. 4 p. 75). La diminution de g_s au cours de la journée s'accompagne en général d'une diminution de A (Huc et Guehl 1989 ; Roy et Salager 1992 ; A-II Fig. 4 p. 75).

La relation entre g_s et VPD n'est pas identique entre espèces. La pente de la courbe de réponse de g_s au VPD et l'intensité de la fermeture stomatique diffèrent entre espèces (Sun et

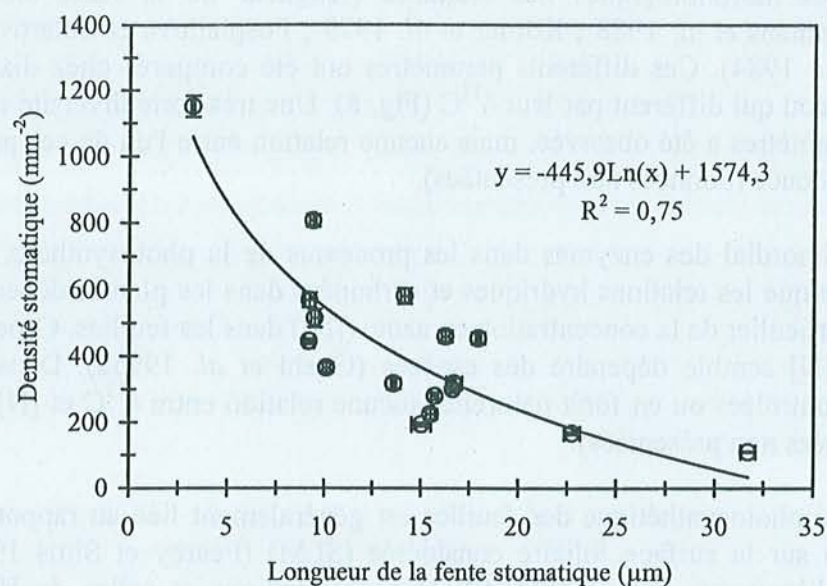


Fig. 8. Relation entre densité stomatique et longueur de la fente stomatique chez 17 espèces en plantation de Paracou, Guyane Française.

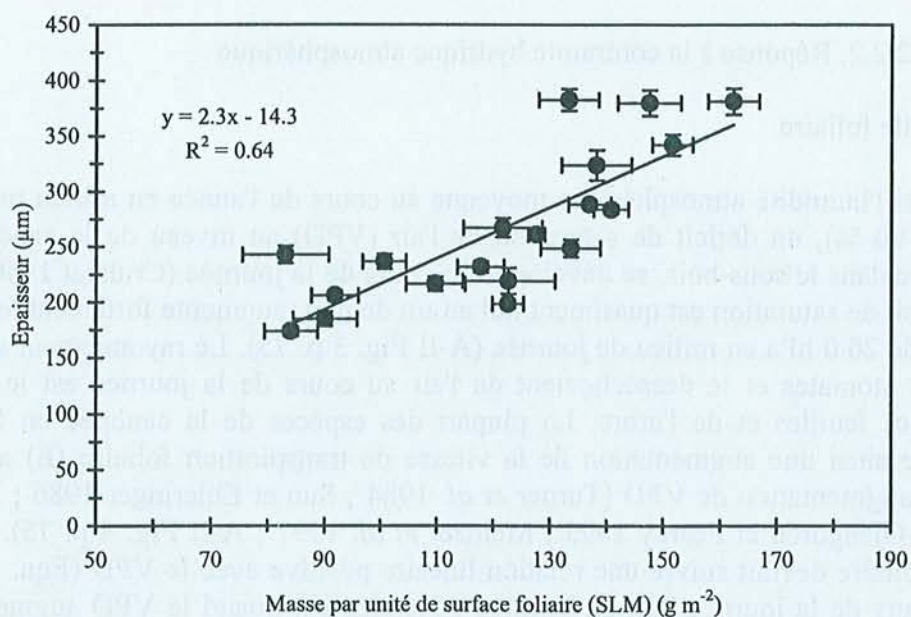


Fig. 9. Relation entre épaisseur du limbe et masse par unité de surface foliaire pour 19 espèces en plantation de Paracou, Guyane Française.

Ehleringer 1986 ; Roberts *et al.* 1990 ; Granier *et al.* 1992 ; A-III Fig. 3 p. 87). Certaines espèces tropicales montrent également des valeurs constantes de g_s et de A au cours de la journée (Grace *et al.* 1982 ; Huc et Guehl 1989 ; Huc *et al.* 1994 ; A-II Fig. 4 p. 75). Chez ces espèces, les valeurs de A et g_s sont généralement faibles par rapport aux autres espèces et associées à de fortes valeurs de WUE_{int} (Huc *et al.* 1994 ; A-II Fig. 4 p. 75). Un tel fonctionnement pour les arbres de la canopée pourrait traduire une certaine adaptation aux conditions atmosphériques contraignantes rencontrées au sommet du houppier. En effet, les espèces les plus efficaces vis à vis de l'eau correspondent au groupe des espèces semi-tolérantes à l'ombre. Or, ces espèces possèdent en moyenne les plus forts diamètres et hauteurs (A-I). Nombreuses sont celles d'ailleurs qui émergent de la canopée. Au stade adulte, ces espèces sont donc soumises à des conditions atmosphériques plus contraignantes que celles dont le houppier est limité à la canopée (vent plus fort ; humidité moindre). Les fortes valeurs de WUE_{int} observées pourraient être liées à une adaptation à ces conditions. La question de savoir si ces espèces fonctionnent avec de telles efficacités quand elles sont encore dans le sous-étage (contrôle génétique ?) reste en suspens.

Il mérite d'être noté que la réponse de g_s au VPD, pour une espèce donnée, semble pouvoir varier en fonction des conditions expérimentales imposées. Nous avons en effet observé qu'en conditions contrôlées, la conductance stomatique pour les trois espèces étudiées diminuait avec l'augmentation de VPD (A-III Fig. 3 p. 87), alors que pour ces mêmes espèces en conditions semi-contrôlées (plantation de Paracou), la diminution de g_s se produisait à VPD quasi-constant (A-II Fig. 7 p. 75). Par ailleurs, les valeurs de g_s de ces espèces dans ces différentes conditions expérimentales diffèrent par un facteur de 5 (A-III Fig. 3 p. 87 ; A-II Fig. 4 p. 75). Des différences de température entre les deux conditions expérimentales ou un rayonnement limitant (PAR) dans la chambre de culture pourraient être à l'origine de ces différences.

La complexité des processus de régulation des stomates et notre compréhension actuelle de ces mécanismes ne nous permet pas d'expliquer simplement de telles différences de régulation stomatique entre espèces. Le potentiel hydrique de la plante a été longtemps considéré comme à l'origine de la fermeture des stomates au cours de la journée, par un effet de rétrocontrôle ("feedback") (Meidner et Mansfield 1968). Au cours de la journée, l'augmentation du VPD induit une augmentation de l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles qui engendre un gradient croissant de différence de potentiel hydrique entre le sol, les racines, les tiges et les feuilles (Fig. 1a). La fermeture des stomates pourrait alors être déclenchée par la diminution du potentiel hydrique dans les cellules de garde. Cependant, nous avons pu montrer que certaines espèces de la forêt tropicale humide se caractérisent par des valeurs très peu négatives de Ψ_{wm} (> -0.4 MPa) quelque soit l'âge des arbres, leur stade de développement ou les conditions hydriques dans le sol (A-I Fig. 2 p. 58 ; A-II Fig. 5 p. 75 ; A-III Fig. 1 p. 87). Pour ces espèces, quand les feuilles subissent un stress hydrique atmosphérique important, Ψ_w diminue très faiblement par rapport à Ψ_{wp} (A-I Fig. 2 p. 58 ; A-II Fig. 5 p. 75 ; A-III Fig. 4 p. 87) alors que les pertes en eau au niveau des feuilles sont importantes (A-II Fig. 4 p. 75 ; A-II Fig. 6 p. 75 ; A-III Fig. 2 p. 87). Il est intéressant de noter que sur la quarantaine d'espèces d'arbres de la canopée que nous avons étudiées, celles qui présentent de tels fonctionnements (*Virola michelii*, *Virola sebifera*, *Virola surinamensis*, *Osteophloem platyspermum*, *Iryanthera hostmanii*, *Iryanthera sagotiana*) appartiennent à la famille des Myristicaceae. La presque totalité des espèces de cette famille présentes en Guyane a été échantillonnée. Cette famille est considérée par les botanistes comme relativement primitive, ayant une architecture de la partie aérienne très stéréotypée (Modèle de Massart, Hallé *et al.* 1978). Néanmoins, les trois espèces qui montraient de tels comportements dans une autre étude (Reekie et Bazzaz 1989) sont des espèces typiquement pionnières de la forêt tropicale humide au Mexique (*Cecropia obtusifolia*, *Myriocarpa longipes*, *Piper auritum*), appartenant à diverses familles, autres que celle des Myristicaceae.

On pourrait penser à priori que l'origine du maintien de telles valeurs élevées de Ψ_{wm} soit une très forte sensibilité stomatique de ces espèces à la sécheresse atmosphérique. Cependant, nos résultats montrent que *Virola michelii* ne se caractérise pas par une sensibilité stomatique à l'augmentation de VPD plus grande que celle d'*Eperua falcata* et de *Diplotropis purpurea*, deux espèces présentant des cinétiques de Ψ_w plus classiques (A-III Fig. 3 p. 87). Les mécanismes sous tendant le fonctionnement foliaire de *Virola* restent à élucider. Comstock et Mencuccini (1998) et Jones (1998) ont proposé l'existence d'un seuil limite de potentiel hydrique correspondant à une valeur de consigne ("set-point") du fonctionnement foliaire et réalisé par l'intermédiaire de la fermeture très rapide des stomates. Pour *Virola* et les autres espèces qui se caractérisent par le maintien de valeurs de Ψ_w très élevées tout au long de la journée, le point de consigne de Ψ_w serait particulièrement élevé. Sur la base des résultats concernant l'effet du VPD et sur la base des caractéristiques de réponse de Ψ_w à la sécheresse du sol (voir ci-dessous) observées pour *Virola michelii*, nous suggérons l'existence d'une régulation "homéostatique" de Ψ_w chez cette espèce. En tout état de cause, si l'on écarte la possibilité d'un artefact de mesure du potentiel hydrique foliaire à la chambre à pression, ce type de fonctionnement, dont la description est originale, nécessite que la conductance hydraulique totale spécifique foliaire (C_E) des arbres soit très élevée. En effet, de très fortes valeurs de C_E pourraient permettre des vitesses de transpiration élevées pour des gradients de potentiel hydrique entre le sol et les feuilles extrêmement faibles. Les estimations de C_E réalisées sur le terrain pour des arbres de *Virola surinamensis* tendent à confirmer cette hypothèse.

Le contrôle de la fermeture des stomates par le potentiel hydrique foliaire permet d'interpréter l'existence de relations positives entre E et VPD ou le maintien de valeurs constantes de E quand VPD augmente (Cowan et Farquhar 1977 ; Farquhar 1978 ; Franks *et al.* 1997). Cependant, certaines espèces en milieu tempéré (Cowan et Farquhar 1977 ; Farquhar 1978) ou en milieu tropical humide (Franks *et al.* 1997 ; A-III Fig. 3 p. 87) montrent une diminution de E avec l'augmentation de VPD, à partir d'une valeur seuil de VPD proche de 16.0 hPa. Ce phénomène a été qualifié de "apparent feedforward" (Cowan et Farquhar 1977 ; Farquhar 1978). Il ne dépendrait pas à priori d'un contrôle rétroactif de g_s par l'intermédiaire du potentiel hydrique de la plante, mais pourrait dépendre d'un effet direct du VPD sur g_s (Grantz 1990). Schulze *et al.* (1972) ont suggéré que les stomates soient en réalité sensibles directement à la pression de vapeur d'eau atmosphérique, indépendamment de l'état hydrique de la plante. Bunce (1996) a suggéré que la transpiration foliaire joue un rôle prédominant dans le contrôle de l'ouverture des stomates par l'intermédiaire des pertes en eau des cellules entourant les cellules gardes des stomates. L'effet de l'acide abscissique (ABA) synthétisé au niveau des feuilles quand la pression de turgescence au cours de la transpiration change dans les cellules de l'épiderme (Grantz 1990 ; Franks *et al.* 1997) ou du rétrocontrôle lié aux variations de flux de vapeur d'eau au niveau des stomates (Schulze 1993) sont également des mécanismes qui pourraient expliquer ces observations, mais qui restent encore à l'état d'hypothèse.

b- Echelle de l'arbre

A l'échelle de l'arbre, la transpiration des différentes espèces de la forêt tropicale humide montre également une forte dépendance vis à vis du VPD et une forte variabilité interspécifique. Lorsque le VPD augmente le matin et les stomates sont ouverts, la densité de flux de sève (J_u) augmente fortement et atteint des valeurs maximales en milieu de journée (Granier *et al.* 1992, 1996 ; A-II Fig. 9 p. 75). Les valeurs maximales de J_u dépendent des espèces. Des valeurs comprises entre 1.1 et 3.9 kg dm⁻² h⁻¹ pour des arbres de la canopée ont été observées (Granier *et al.* 1996 ; Meinzer *et al.* 1997 ; A-II Fig. 9 p. 75). Plusieurs paramètres peuvent être à l'origine de cette variabilité entre espèces :

(a) Le statut social des arbres dans la canopée : les arbres dominés, qui reçoivent moins de lumière que les arbres dominants, montrent des valeurs plus faibles de J_u que les arbres dominants (Granier *et al.* 1996).

(b) Des différences de conductivité hydraulique (Eqn. 1) : De nombreux auteurs ont montré l'existence de différences importantes de conductivité hydraulique entre espèces (Tyree *et al.* 1991 ; Cochard 1991, 1992). De telles mesures n'ont pas pu être réalisées de façon directe dans le cadre de ce travail ; néanmoins, les conductances hydrauliques spécifiques de trois espèces en plantation de Paracou ont été calculées à partir des valeurs de J_u et de différences de potentiel hydrique entre le sol et les feuilles (A-II Tab. 3 p. 75). Les résultats suggèrent l'existence de différences très tranchées de C_E ou C_{Ju} entre espèces.

(c) Des différences de fonctionnement des échanges gazeux foliaires entre espèces. Lorsque la conductance aérodynamique (g_a) est nettement plus forte que la conductance du couvert (g_c), la conductance stomatique peut être considérée comme le facteur principal dans le contrôle de J_u (Jarvis et McNaughton 1985 ; Meinzer *et al.* 1993, 1997).

Une autre approche, qui permet d'opérer un changement d'échelle entre le fonctionnement des feuilles et celui du couvert, repose sur l'estimation de la conductance totale du couvert à partir des flux de transpiration des arbres et de la demande climatique (Monteith 1965). En milieu tropical humide, la sensibilité totale du couvert au VPD est généralement forte que ce soit en plantation mono-spécifique (Granier *et al.* 1992 ; A-II Fig. 10 p. 77) ou en conditions naturelles (Tinoco-Ojanguren et Percy 1993 ; Granier *et al.* 1996). Chez certaines espèces, la diminution de la conductance du couvert peut être suffisamment marquée pour induire une diminution de J_u alors que le VPD augmente encore (A-II Fig. 10 p. 77). Ce phénomène se rapproche du "apparent feedforward" observé au niveau des feuilles (Franks *et al.* 1997).

2.2.3. Réponse à la contrainte hydrique édaphique

Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre §1.5.1., les arbres de la forêt tropicale humide sont confrontés épisodiquement à une diminution importante de la disponibilité en eau dans le sol. Le comportement des espèces de la forêt tropicale vis à vis de ces conditions est très variable. En se plaçant dans des conditions limitantes en eau du sol, nous analysons ici les propriétés anatomiques et les mécanismes écophysiologiques qui confèrent à ces espèces de telles différences d'adaptation. Les stratégies de tolérance à la sécheresse sont distinguées de celles d'évitement (Levitt 1972).

Les mécanismes à l'origine de la régulation des stomates en conditions limitantes d'eau ont été relativement bien étudiés pour les espèces en milieu tempéré mais ne sont pas totalement élucidés. En forêt tropicale humide, peu d'études ont été menées à ce sujet. Initialement, le potentiel hydrique foliaire était considéré comme le mécanisme principal contrôlant le degré d'ouverture des stomates (Schulze et Hall 1982). Ce type de modèle simple a été remis en question par de nombreuses études qui s'accordent sur le fait que l'acide abscissique (ABA), synthétisé au niveau des racines ou des feuilles, joue un rôle prépondérant dans la régulation stomatique en conditions limitantes d'eau (Zhang et Davies 1989 ; Zhang *et al.* 1990 ; Davies et Zhang 1991 ; Tardieu et Davies 1992, 1993 ; Tardieu *et al.* 1993). Cependant, l'action de l'ABA sur la fermeture des stomates semble dépendre des espèces étudiées (Fort 1997 ; Tardieu et Simonneau 1998). De plus, certaines espèces montrent une plus forte sensibilité des stomates à l'ABA en milieu de journée (Tardieu *et al.* 1992 ; Tardieu et Davies 1992 ; Tardieu et Simonneau 1998), suggérant une interaction entre l'ABA et le VPD (espèces "isohydriques"). Certains auteurs suggèrent l'implication d'autres signaux métaboliques entre racines et feuilles dans ce contrôle (Fort *et al.* 1998).

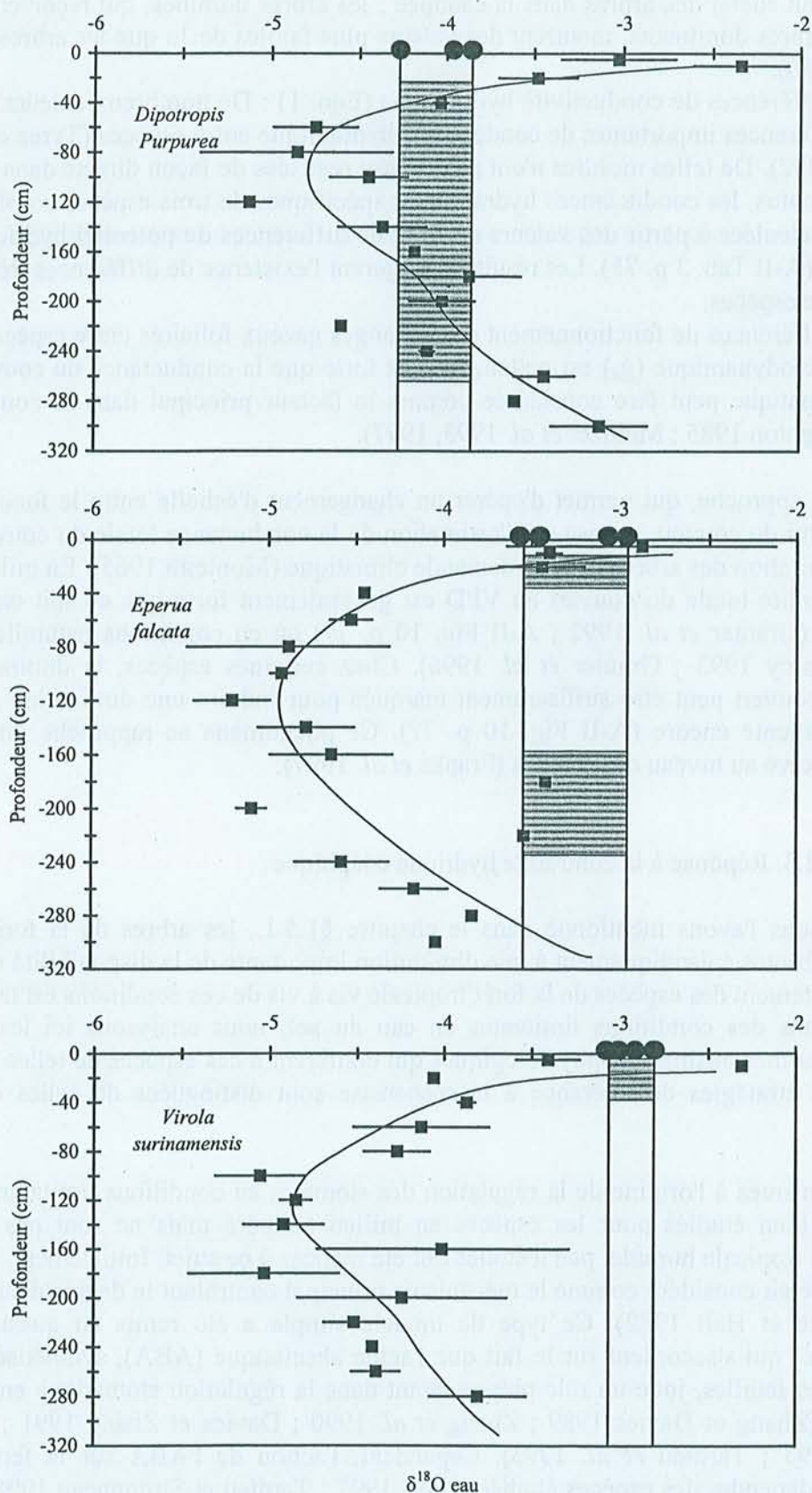


Fig. 10. Composition isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) de l'eau xylémique (points noirs) et de l'eau dans le sol (carrés noirs) pour trois espèces en plantation monospécifique de Paracou en saison sèche. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ du sol correspondent à la moyenne (1 SE) de 3-4 trous par parcelle à proximité des arbres échantillonnés. Les barres verticales correspondent à la projection des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau xylémique. Les surfaces grisées correspondent aux zones présumées de prélèvement d'eau par les arbres.

2.2.3.1. Espèces tolérantes

En milieu tempéré ou aride, les caractéristiques morphologiques foliaires des espèces tolérantes à la sécheresse sont adaptées à la faible disponibilité en eau du sol (faibles densités stomatiques, fortes SLM, épaisseur de feuille importante, cuticule recouverte de cires, etc.) (in Mulkey et Wright 1996). En milieu tropical humide, même si les espèces montrent une très forte variabilité interspécifique de ces différentes caractéristiques (Fig. 8, 9), les espèces tolérantes à la sécheresse ne montrent pas d'adaptations particulières à ces conditions (Medina 1978 ; Hogan *et al.* 1995 ; A-II Tab. I p. 75). Néanmoins, les feuilles de certaines espèces de la forêt tropicale humide se caractérisent par des adaptations physiologiques à la sécheresse. Certaines espèces, en effet, sont capables d'ajuster leur potentiel osmotique au cours de la sécheresse afin de maintenir des pressions de turgescence élevées (Robichaux *et al.* 1984 ; Sobrado 1986).

Les espèces tolérantes à la sécheresse maintiennent généralement des valeurs élevées de A , g_s et E en conditions limitantes d'eau. Hogan *et al.* (1995) ont observé un tel comportement chez *Schefflera morototoni*, une espèce sempervirente de la forêt tropicale humide au Panama. En Guyane Française, un exemple type d'espèce tolérante à la sécheresse édaphique est *Eperua falcata* (Huc et Guehl 1989 ; Huc *et al.* 1994 ; A-I ; A-II ; A-III). Chez cette espèce, en plantation de Paracou, aucune diminution des échanges gazeux entre la saison des pluies et la saison sèche n'a été observée (A-II Fig. 4 p. 75). En conditions contrôlées, une diminution de A ou g_s n'est observée qu'à partir de niveaux de disponibilité en eau du sol très faibles (A-III Fig. 2 p. 87). Pour ces plants, la diminution de Ψ_{wm} est concomitante à celle de Ψ_{wp} , traduisant un comportement typiquement "anisohydrique" (Stocker 1956 ; Tardieu et Simonneau 1998). Des travaux récents ont montré que la concentration en ABA dans la sève brute et le potentiel hydrique des plants joueraient chacun un rôle essentiel dans la régulation des stomates en conditions limitantes d'eau dans le sol chez ces espèces (Tardieu 1993 ; Tardieu et Simonneau 1998). Les signaux hydrauliques et métaboliques seraient cependant sans interactions entre eux (Tardieu et Simonneau 1998).

Il est intéressant de souligner néanmoins l'existence d'une certaine forme de sensibilité à la sécheresse édaphique prolongée chez cette espèce. En effet, les densités de flux de sève chez *Eperua falcata* ont diminué en saison sèche par rapport à la saison des pluies (A-II Fig. 9 p. 75), alors que la vitesse de transpiration des feuilles de pleine lumière est restée constante (A-II Fig. 4 p. 75). Les densités de flux de sève intègrent les flux d'eau vers l'ensemble des feuilles du couvert (feuilles d'ombre et de lumière). Une plus forte sensibilité stomatique à la sécheresse du sol des feuilles d'ombre, comparativement aux feuilles de lumière, a été mise en évidence pour une espèce tempérée (*Fagus silvatica*) (Lemoine *et al.* 1999). Un tel fonctionnement chez *Eperua falcata* pourrait expliquer ces observations. Les mécanismes sous-tendant cette sensibilité stomatique différentielle restent inconnus.

En forêt naturelle ou en plantation, le potentiel hydrique foliaire (Ψ_{wp} ou Ψ_{wm}) d'*Eperua falcata* n'est pas affecté par la sécheresse édaphique, même lorsque celle-ci est très marquée comme en 1997 (A-I Fig. 2 p. 58 ; A-II Fig. 5 p. 75). La constance de Ψ_{wp} suggère que les racines de cette espèce soient capables d'accéder à des horizons profonds moins desséchés. Nos travaux basés sur l'approche isotopique de $\delta^{18}O$ de l'eau tendent à confirmer cette hypothèse en plantation (Fig. 10) et en forêt naturelle (A-IV Fig. 2 p. 98). *Eperua falcata* développe un pivot important et profond qui lui permet d'accéder à des horizons moins dépourvus en eau en saison sèche (< 3.0 m). Que ce soit en milieu tropical sec ou en milieu aride, un tel système racinaire semble conférer des caractéristiques de tolérance à la sécheresse (Ehleringer *et al.* 1991 ; Flanagan *et al.* 1992 ; Nepstad *et al.* 1994 ; Jackson *et al.* 1995 ; Rouspard 1997 ; Midwood *et al.* 1998 ; Rouspard *et al.* 1999).

2.2.3.2. Espèces évitantes

Les espèces évitantes se caractérisent généralement par des adaptations biologiques et physiologiques à la sécheresse du sol leur conférant la capacité de limiter leurs pertes en eau. En milieu tropical sec, le déclenchement de la chute des feuilles est considéré comme une stratégie efficace de lutte contre la sécheresse (Medina 1978). En forêt tropicale humide, en revanche, Loubry (1994) a montré que la plupart des espèces caducifoliées perdent leurs feuilles en fin de saison des pluies. Les nouvelles feuilles se développent alors en conditions limitantes d'eau dans le sol. De plus, aucune chute de feuilles particulière en saison sèche n'a été observée en plantation de Paracou pour les espèces montrant une très forte sensibilité à la sécheresse (A-II). Dans ce milieu, il semblerait donc que la chute des feuilles chez certaines espèces ne puisse pas être considérée comme une adaptation à la sécheresse.

La fermeture des stomates permet également de réduire les pertes en eau. Cette forme d'adaptation à la sécheresse semble être fréquemment rencontrée chez les espèces de la forêt tropicale humide. De nombreux auteurs observent une fermeture stomatique en saison sèche, plus ou moins sévère en fonction des espèces (Huc et Guehl 1989, Meinzer *et al.* 1993 ; Huc *et al.* 1994 ; Hogan *et al.* 1995 ; A-II Fig. 4 p. 75 ; A-III Fig. 2 p. 87). Cette fermeture est généralement accompagnée d'une diminution de A dont l'origine n'est pas nécessairement liée à la fermeture des stomates (A-III). Si nous avons pu effectivement observer une diminution de C_i avec A pour une espèce (*Viola michelii*), une autre espèce évitante (*Diploptropis purpurea*) a montré une augmentation de C_i avec la diminution de A , suggérant une origine non stomatique (Jones 1985).

Certaines espèces de la forêt tropicale humide montrent une très forte diminution de g_s au début du dessèchement du sol, qui se manifeste par le maintien de valeurs élevées de Ψ_{wm} (A-II Fig. 4 p. 75 ; A-III Fig. 2 p. 87). Ce comportement se rapproche de celui des espèces "isohydriques" (Stocker 1956 ; Tardieu et Simonneau 1998). Cependant, des comportements très originaux chez les espèces de la forêt tropicale humide ont pu être mis en évidence. Chez *Diploptropis purpurea*, la fermeture des stomates se traduit par une augmentation modérée de Ψ_{wm} en début de sécheresse (A-II Fig. 5 p. 75 ; A-III Fig. 1 p. 87). L'augmentation de Ψ_{wm} n'est suivie d'une forte diminution que si la disponibilité en eau du sol est réduite davantage. D'autres espèces (*Viola michelii*, *Viola surinamensis*) sont capables de maintenir des valeurs de Ψ_{wm} très peu négatives, quel que soit le niveau de sécheresse. Nous avons suggéré au chapitre §2.2.2. que ces espèces soient caractérisées par une régulation homéostatique de Ψ_w au cours de la journée. Le même type de contrôle semble être observé avec la diminution de la disponibilité en eau dans le sol. La sensibilité de ces espèces à la sécheresse édaphique semble être telle que les stomates se ferment bien avant une diminution de Ψ_w , laissant apparaître une absence de relation entre g_s et Ψ_w . L'influence combinée de signaux métaboliques (ABA) et hydrauliques (seuil de potentiel hydrique) et leur interaction sont probablement à l'origine de ce comportement (Tardieu 1993 ; Tardieu et Simonneau 1998). La confirmation de ces hypothèses, en particulier le rôle de l'ABA dans ce contrôle chez ces espèces, mérite de faire l'objet de nouvelles investigations.

L'existence d'un seuil critique de Ψ_w contrôlant la régulation stomatique peut être rapprochée de l'existence d'un seuil de Ψ_w permettant de limiter les risques de cavitation et d'embolie en conditions limitantes d'eau (Tyree et Sperry 1988 ; Tyree et Ewers 1991, 1996 ; Cochard *et al.* 1992). Les espèces sensibles à l'embolie se caractérisent par une fermeture stomatique précoce au cours de la sécheresse permettant de maintenir des potentiels hydriques au-dessus d'une valeur seuil à partir de laquelle l'embolie se déclenche. Des mesures de vulnérabilité à l'embolie chez les espèces que nous avons étudiées pourraient permettre de progresser dans l'interprétation des différentes réponses stomatiques à la sécheresse.

2.2.4. Relation avec $\delta^{13}\text{C}$

Il est intéressant de noter que les espèces tolérantes à la sécheresse, à Ψ_{wm} très négatifs, possèdent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peu négatives, c'est à dire de fortes valeurs de WUE_{int} (Huc et Guehl 1989 ; Huc *et al.* 1994 ; A-I ; A-II ; A-III). Inversement, les espèces très sensibles à la sécheresse possèdent de faibles valeurs de WUE_{int} . Cette association de caractères, déduite de l'analyse d'un faible nombre d'espèces, est-elle généralisable à l'ensemble des espèces de la forêt tropicale ?

Les espèces de la forêt tropicale humide montrent une forte hétérogénéité de réponse par rapport à l'augmentation de la demande évaporative et surtout par rapport à la diminution de la disponibilité en eau du sol. Les modèles de contrôle stomatique classiquement décrits n'expliquent qu'en partie le fonctionnement de certaines espèces étudiées. Un modèle original de régulation "homéostatique" du potentiel hydrique foliaire a été proposé pour expliquer le comportement atypique de certaines espèces. Nous suggérons l'existence d'une relation positive entre WUE_{int} et tolérance à la sécheresse édaphique.

2.3. Conclusions

A l'aide d'approches méthodologiques distinctes, nous avons pu mettre en évidence que les différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque en forêt tropicale humide sont liées principalement à des différences de conductance stomatique entre espèces. Les conductances hydrauliques semblent également distinguer ces espèces. Les espèces très efficaces se caractérisent par de plus faibles conductances stomatiques que les espèces peu efficaces, généralement associées à de faibles vitesses d'assimilation de CO_2 et de conductance hydraulique.

Les différences de WUE_{int} entre espèces apparaissent comme associées à des réponses distinctes aux conditions environnementales. Les espèces très efficaces vis à vis de l'eau semblent être relativement tolérantes aux contraintes hydriques édaphiques alors que les espèces peu efficaces se caractérisent par une forte sensibilité stomatique à ce stress. Les espèces très efficaces ont probablement développé au cours de leur évolution des caractéristiques qui leur permettent de supporter des pertes importantes d'eau ou qui leur permettent de compenser ces pertes en eau. La sensibilité des espèces peu efficaces vis à vis de l'eau se manifeste par une très forte régulation stomatique au cours du dessèchement. Certaines espèces peuvent ainsi maintenir leur potentiel hydrique presque constant au cours de la journée ou au cours de sécheresses édaphiques. En revanche, il ne semble pas exister de différences particulières de sensibilité à la sécheresse atmosphérique entre espèces efficaces vis à vis de l'eau ou pas. D'autres études sur un échantillonnage plus important d'espèces sont cependant nécessaires pour confirmer ces résultats.

Pour des raisons diverses (temps, disponibilité en graines, absence dans la plantation de Paracou), nous n'avons pas pu caractériser de façon approfondie le fonctionnement des échanges gazeux et du potentiel hydrique d'espèces tolérantes à l'ombre. Ces études sont nécessaires pour confirmer les observations faites sur des espèces semi-tolérantes et héliophiles et pour comprendre la position des espèces tolérantes dans le gradient de WUE_{int} (chapitre §1.). La confirmation de ces résultats pour un échantillon représentatif d'espèces s'avère indispensable pour généraliser les conclusions de ce travail aux différents groupes fonctionnels définis.

3. INTÉGRATION A L'ÉCHELLE DU COUVERT ET DE L'ECOSYSTEME

3.1. Discrimination isotopique du couvert et de l'écosystème forestier tropical humide

Deux modèles de discrimination isotopique à l'échelle intégrée du couvert ou de l'écosystème ont été proposés (chapitre "Cadre théorique") (Lloyd et Farquhar 1994 ; Buchmann *et al.* 1997a). Dans le cadre de ce travail, un autre modèle de discrimination isotopique du couvert qui se rapproche de celui de Lloyd et Farquhar (1994) est présenté (Fig. 11 ; A-I). Au lieu d'estimer Δ_A à partir de données d'échanges gazeux foliaires, la discrimination isotopique moyenne du carbone du couvert (Δ_A) est calculée à partir de la moyenne des $\delta^{13}\text{C}$ des espèces de la canopée (nombre = n) pondérée par la surface terrière de chaque espèce (BA_i) dans un peuplement donné :

$$\Delta_A = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{trop}} - \frac{\sum_{i=1}^n (\delta^{13}\text{C}_i * BA_i)}{\sum_{i=1}^n BA_i}}{1000 + \frac{\sum_{i=1}^n (\delta^{13}\text{C}_i * BA_i)}{\sum_{i=1}^n BA_i}} * 1000. \quad \text{‰} \quad (14)$$

On peut considérer en effet qu'il existe une relation de proportionnalité entre la surface terrière d'une espèce et la biomasse totale de cette espèce dans la biomasse totale du couvert. Ce modèle intègre la très forte diversité fonctionnelle des espèces et la part de chaque espèce dans le fonctionnement du couvert.

Lloyd et Farquhar (1994) ont considéré les mesures d'échanges gazeux de huit espèces d'arbres de la canopée en forêt tropicale humide pour estimer Δ_A et ont obtenu une valeur proche de 18.4 ‰. En forêt tropicale humide de Paracou, Buchmann *et al.* (1997a) obtiennent une valeur de 20.4 ‰ pour la discrimination isotopique du carbone à l'échelle de l'écosystème (Δ_e). Notre estimation de Δ_A pour quelques peuplements de la forêt tropicale humide guyanaise est proche de 23.2 ‰.

Les trois modèles donnent des résultats relativement différents entre eux. Si l'on considère la variabilité interspécifique de $\delta^{13}\text{C}$ obtenue dans cette étude (-34.8 à -27.5 ‰), le faible nombre d'espèces considérées par Lloyd et Farquhar (1994) peut expliquer en partie ces différences. Buchmann *et al.* (1997a, 1998) suggèrent que les différences de résultat entre leur modèle et celui de Lloyd et Farquhar (1994) dépendent en partie de la précision des mesures, de conditions environnementales particulières dans le site étudié, ou de l'échelle d'intégration des différentes estimations. Les différences entre Δ_e et Δ_A pourraient également avoir comme origine une imprécision sur la valeur du $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 troposphérique utilisée dans le calcul de Δ_A . En effet, Buchmann *et al.* (1997a) ont montré que jusqu'à midi, la valeur de $\delta^{13}\text{C}_a$ dans le couvert forestier tropical humide est nettement plus négative que la valeur du CO_2 troposphérique. Ainsi, les feuilles des arbres de la canopée assimilent, au cours d'une partie de la journée, du CO_2 nettement appauvri en ^{13}C par rapport au CO_2 troposphérique. Or, cette dernière valeur utilisée dans le calcul de Δ_A est supposée constante au cours de la journée. Le type d'échantillonnage choisi pourrait aussi, en partie seulement, influencer les valeurs de discrimination isotopique intégrée. A l'aide d'une analyse géostatistique (Couteron et Kokou 1997 ; Couteron 1998), nous avons montré qu'il n'existe pas de

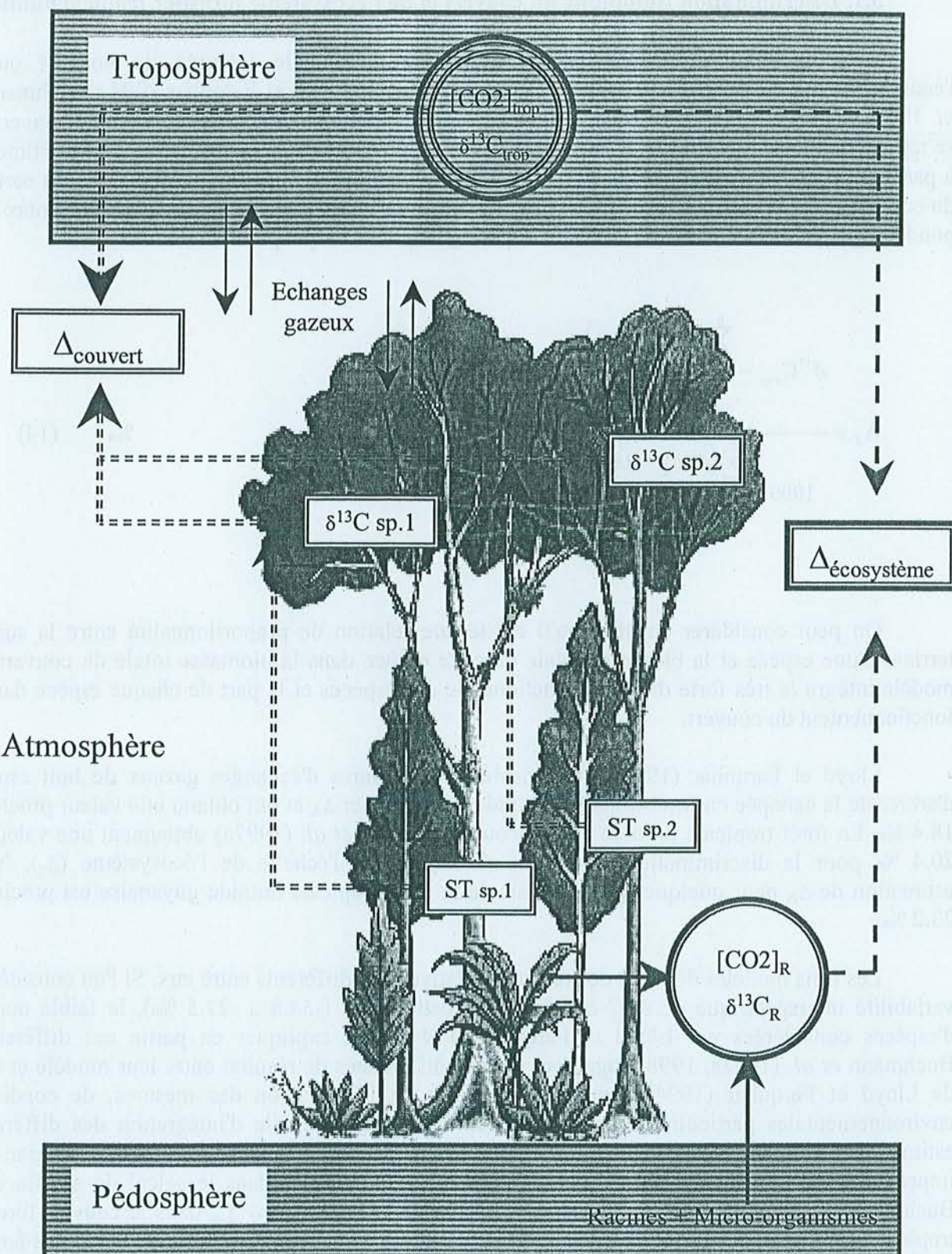


Fig. 11. Schéma conceptuel illustrant le modèle de discrimination isotopique du carbone de l'écosystème (Δ_e , Buchmann *et al.* 1997a) (trait simple pointillé) et de discrimination isotopique du carbone du couvert (Δ_A , A-I) (double trait pointillé). Pour la correspondance des symboles, voir la liste des abréviations ou le texte. Les flèches pleines correspondent aux échanges gazeux ; les flèches pointillés décrivent les mécanismes du modèle.

structuration spatiale des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des arbres dans nos peuplements (données non présentées). Cela suggère que l'échantillonnage que nous avons adopté soit bien représentatif de la discrimination isotopique du couvert dans ce peuplement. Buchmann *et al.* (1998) et Ehleringer et Cook (1998) montrent qu'il existe une forte répétabilité de Δ_e et un faible effet spatial et temporel sur Δ_e .

Si l'on considère l'étendue couverte par les forêts tropicales humides, la forte diversité géographique des conditions climatiques et édaphiques et la forte diversité de composition floristique dans ces forêts, les valeurs de Δ_e ou de Δ_A obtenues ne sont certainement pas représentatives de celles de l'ensemble des forêts tropicales humides. Buchmann *et al.* (1998) montrent que les diverses estimations de Δ_e pour la forêt tropicale humide varient entre 16.2 et 21.1 ‰. Les valeurs de Δ_A des trois peuplements étudiés en forêt tropicale humide guyanaise sont certes proches les unes des autres (22.8, 23.1, 23.6 ‰) (A-I) mais ces peuplements ne sont pas représentatifs de la diversité de ces forêts. Il apparaît donc nécessaire de poursuivre l'échantillonnage des valeurs de discrimination isotopique intégrée pour caractériser le fonctionnement du couvert forestier tropical humide.

L'analyse des facteurs qui différencient les sites où les valeurs de Δ_e ou Δ_A ont été estimées suggère que ni l'architecture des forêts (Buchmann *et al.* 1998) ni le type de drainage (A-I) ni la composition floristique de ces sites (A-I) n'affectent notablement la discrimination isotopique du couvert ou de l'écosystème. Buchmann *et al.* (1998) ont montré d'autre part que pour un écosystème donné, les valeurs de Δ_e ne dépendent pas de la phénologie des espèces présentes (caducifoliées / sempervirentes). En revanche, il semblerait que la relative stabilité de la discrimination isotopique du couvert dans les différents peuplements étudiés puisse être associée à la quasi constance de l'importance relative des différents groupes fonctionnels d'espèces caractérisés par des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ distincts (A-I Fig. 3 p. 59).

Le facteur externe fixant la valeur moyenne de discrimination isotopique du couvert ou de l'écosystème pourrait être le climat (Buchmann *et al.* 1998). Un tel effet n'a pas pu être testé dans le cadre de ce travail car les sites d'études choisis se caractérisent par des conditions climatiques similaires (température, humidité de l'air, pluviométrie annuelle, rayonnement solaire, vent, etc.). Il apparaît donc primordial désormais de comparer les valeurs de Δ_A de peuplements qui diffèrent par leurs conditions climatiques générales.

3.2. Efficience d'utilisation de l'eau du couvert forestier tropical humide

La valeur très élevée de discrimination isotopique du couvert que nous avons obtenue traduit en théorie une faible efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque du couvert. En analysant le fonctionnement du couvert à l'aide d'un modèle "grosse feuille", la faible efficience d'utilisation de l'eau observée traduit un fonctionnement avec des "stomates" très ouverts. Ces "stomates" seraient nettement plus ouverts que ceux d'autres couverts forestiers (boréaux, tempérés) ou de cultures ou prairies (Lloyd et Farquhar 1994 ; Buchmann *et al.* 1998). L'abondance d'espèces peu efficaces (tolérantes à l'ombre) dans ces peuplements explique en partie la forte discrimination isotopique du couvert. Cependant, le poids important des espèces très efficaces (généralement semi-tolérantes) dans la photosynthèse totale du couvert tend à atténuer la discrimination isotopique du couvert (A-I Fig. 3 p. 59). Les conditions climatiques au-dessus du couvert (forte humidité de l'air moyenne) et la forte disponibilité en eau dans le sol peuvent expliquer un tel fonctionnement global. La généralisation de ce résultat à l'ensemble du couvert forestier tropical humide ne sera possible que lorsque des études similaires auront été conduites dans différentes régions tropicales. Enfin il

convient de faire observer que les conclusions, au plan du fonctionnement du couvert, issues de l'intégration des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des différentes espèces, pourraient être vérifiées de façon très pertinente par le recours à des mesures globales de flux de CO_2 et H_2O à l'interface couvert-atmosphère (Grace *et al.* 1996).

3.3. Conclusions

L'approche choisie pour l'étude de la diversité fonctionnelle des espèces de la forêt tropicale humide nous a permis également d'apporter des éléments pour la compréhension du fonctionnement du couvert forestier tropical humide. Le modèle de discrimination isotopique du couvert proposé donne des résultats légèrement différents d'autres modèles et suggère que la forêt tropicale humide soit encore plus discriminante vis à vis du carbone qu'initialement supposé. Ce modèle intègre la très forte diversité fonctionnelle des espèces d'arbres de la canopée mais n'inclue pas le fonctionnement des arbres et autres espèces végétales du sous-bois. En raison des valeurs généralement plus négatives de $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles des arbres du sous-bois, l'intégration dans ce modèle du fonctionnement de ces arbres se traduirait par des valeurs encore supérieures de Δ_A pour l'écosystème forestier tropical humide.

La similitude des valeurs de discrimination isotopique du couvert obtenues pour trois peuplements distincts par leur composition isotopique ou leur type de drainage suggère qu'il existe un facteur qui "contrôle" cette valeur de discrimination. La régulation dans le couvert forestier de l'installation des espèces appartenant aux différents groupes fonctionnels définis permettrait de maintenir une valeur constante de discrimination. Cette valeur serait fixée par les conditions climatiques au-dessus du couvert. Ces observations suggèrent que des perturbations modestes d'origine anthropique (ex. faible exploitation forestière) qui perturberaient légèrement l'équilibre dynamique de la forêt et sa composition floristique modifieraient faiblement le fonctionnement de l'écosystème. En revanche, une exploitation à plus fort impact pourrait engendrer des modifications très importantes de ce fonctionnement et des flux globaux entre couvert forestier tropical et atmosphère.

Conclusion et Perspectives

L'objectif principal de ce travail était la mise en évidence de la diversité fonctionnelle des espèces d'arbres de la forêt tropicale humide guyanaise à partir de l'évaluation de leurs caractéristiques d'échanges gazeux foliaires faite à travers l'utilisation de l'outil discrimination isotopique du carbone. Nos observations, portant environ sur un dixième des espèces arborées rencontrées en Guyane, montrent que la diversité fonctionnelle interspécifique est la plus forte jamais observée dans les différents écosystèmes forestiers à l'échelle de la planète. A l'intérieur d'un même peuplement, l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque des espèces placées en conditions environnementales similaires varie du simple au triple.

Une telle diversité de fonctionnement semble liée en partie à l'hétérogénéité et la complexité de l'écosystème forestier tropical. Les gradients de conditions environnementales dans le couvert végétal favorisent la multiplication des niches écologiques et l'installation d'un nombre important d'espèces ayant des fonctionnements écophysologiques distincts. Parmi ces gradients, celui de la lumière joue un rôle primordial dans la dynamique de régénération et d'équilibre du peuplement. Même si une surprenante discontinuité entre le gradient de tolérance à l'ombre et celui de WUE_{int} a été mise en évidence, une certaine association entre le fonctionnement de ces espèces et les critères de tolérance à l'ombre au stade sub-adulte a été montrée. Ce résultat confirme le concept de type fonctionnel d'espèces dans l'écosystème forestier tropical humide. La possibilité de regroupement des espèces en types fonctionnels similaires est une étape majeure dans la modélisation du fonctionnement de cet écosystème.

Nous avons tenté de caractériser le fonctionnement écophysologique des espèces des différents groupes fonctionnels mis en évidence à l'aide du criblage isotopique. L'efficacité d'utilisation de l'eau semble principalement gouvernée par la conductance stomatique, et indirectement par la conductance hydraulique spécifique foliaire. Les espèces qui possèdent de fortes WUE_{int} et qui sont généralement semi-tolérantes à l'ombre maintiennent leurs stomates relativement fermés. Une des raisons invoquées pourrait être leur position souvent émergente dans le couvert forestier. Ces espèces rencontrent donc des conditions hydriques atmosphériques plus stressantes que les autres espèces. Au contraire, les espèces tolérantes à l'ombre maintiendraient leurs stomates ouverts pour maximiser l'assimilation de CO_2 en conditions limitantes de lumière. Quand elles atteignent la canopée, leur faible plasticité à la lumière ne semble pas leur permettre de s'adapter aux nouvelles conditions environnementales. Les espèces héliophiles montrent généralement des caractéristiques de WUE_{int} intermédiaires, parfois proches de celles des espèces tolérantes à l'ombre. Ces espèces maintiendraient des stomates très ouverts pour maximiser l'assimilation de CO_2 quand l'intensité lumineuse est élevée.

La diversité du fonctionnement des espèces de la forêt tropicale humide se traduit également par des différences de sensibilité des espèces aux conditions hydriques dans le sol. Il semblerait que les espèces très efficaces vis à vis de l'eau tolèrent des niveaux nettement plus faibles de disponibilité en eau du sol que les espèces peu efficaces. En revanche, la réponse des espèces au stress hydrique atmosphérique ne semble pas dépendre des caractéristiques de WUE_{int} .

Le fonctionnement écophysologique des espèces de la forêt présente des similitudes avec celui des espèces en forêt tempérée. Cependant, des résultats nouveaux sur le comportement de certaines espèces en conditions limitantes en eau dans le sol ou dans l'atmosphère ont été mis en

évidence. Nous avons émis l'hypothèse originale de l'existence d'une régulation homéostatique du potentiel hydrique foliaire chez plusieurs espèces de la famille des Myristicaceae. Les mécanismes qui sous-tendent ce modèle de fonctionnement restent à préciser. Des études supplémentaires devraient ainsi être envisagées, mettant en œuvre par exemple des mesures directes de conductance hydraulique des différentes parties des arbres de ces espèces (système racinaire, tige, etc.) afin de vérifier les hypothèses selon lesquelles les espèces qui montrent un tel comportement possèdent de fortes conductances hydrauliques et une très forte sensibilité à la cavitation. De plus, très peu de travaux ont été réalisés sur l'influence de l'ABA ou d'autres signaux métaboliques sur la régulation stomatique en conditions limitantes d'eau chez les arbres de la forêt tropicale humide.

Nous avons mis en évidence des types fonctionnels d'espèces basés sur un seul critère écophysio-logique (WUE_{int} , estimée à partir de $\delta^{13}C$). Dans l'objectif de modéliser le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble, une étape supplémentaire à la caractérisation de ces groupes consisterait en l'intégration d'autres caractéristiques fonctionnelles de ces espèces. L'approche choisie pourrait être basée également sur les méthodologies isotopiques. Les travaux préliminaires sur l'utilisation des méthodologies basées sur la composition isotopique de l'oxygène de la matière organique des arbres de la forêt tropicale humide semblent prometteurs. Dans ce milieu, il apparaît possible de différencier à l'aide de cette méthodologie le rôle des stomates et/ou de l'activité photosynthétique dans la régulation de WUE_{int} . Cette approche pourrait être combinée à celle du carbone pour mieux caractériser les modes d'acquisition et d'utilisation des ressources carbonées et hydriques par les arbres.

Nos travaux suggèrent l'existence d'un contrôle génétique étroit de $\delta^{13}C$ et WUE_{int} au niveau de l'espèce en forêt tropicale humide. Notre approche de l'étude de la diversité fonctionnelle des espèces est complémentaire des travaux menés actuellement sur la génétique et la dynamique des populations en forêt tropicale humide. Des études ultérieures associant ces deux approches (diversité fonctionnelle et génétique) devraient être mises en place afin d'évaluer de façon plus globale la biodiversité en forêt tropicale humide et les conditions de son maintien. En particulier, dans le cadre des changements globaux de l'environnement, il est important de prévoir les potentialités génétiques et fonctionnelles d'adaptation de ces espèces. Les résultats de telles recherches devraient permettre d'apporter des informations précises au gestionnaire sur la détermination de règles d'aménagement des forêts et sur les stratégies de préservation de la biodiversité.

Nous avons appliqué les méthodologies basées sur la composition isotopique de l'oxygène de l'eau dans le sol et dans la sève brute pour caractériser les différentes stratégies d'acquisition de l'eau des arbres de la forêt guyanaise. Des gradients importants de $\delta^{18}O$ de l'eau dans le sol en fonction de la profondeur sont effectivement induits par les conditions environnementales dans la forêt et les différentes signatures isotopiques des pluies. Cependant, l'aspect sinueux de ces gradients restreint considérablement leur intérêt. Nous proposons l'utilisation d'une méthodologie basée sur l'apport d'eau marquée en ^{18}O ou en 2H à proximité des arbres étudiés à différentes profondeurs pour comparer les stratégies d'acquisition des arbres en forêt naturelle (Matthes-Sears *et al.* 1993). Un meilleur suivi du $\delta^{18}O$ de l'eau de pluie devrait également permettre de mieux comprendre et interpréter les gradients observés dans le sol. De plus, à l'aide de ces méthodologies, il pourrait être judicieux d'étudier les stratégies de développement racinaire et d'exploration des différents horizons du sol par les racines des jeunes plants. Ce type d'étude devrait permettre d'estimer en particulier l'influence de l'enracinement sur la survie des semis dans les phases initiales de la silvigénèse.

Outre l'intérêt de notre étude pour la caractérisation du fonctionnement écophysologique des espèces de la forêt tropicale humide, nos travaux trouvent des applications dans la compréhension de l'écologie et de la répartition des espèces et les conditions édaphiques ou climatiques dans lesquelles ces espèces seraient les plus performantes. Ces travaux sont complémentaires des approches étudiant le comportement des espèces vis à vis de la lumière (Barigah *et al.* 1998). Deux exemples illustrent l'intérêt de ces travaux : *Virola surinamensis* (appelé *Yayamadou marécage*) est généralement associée aux sols très humides de bas-fonds ou en bord de rivière (Bena 1960). La mise en évidence d'une extrême sensibilité à la sécheresse édaphique associée à une stratégie d'acquisition de l'eau basée uniquement sur les horizons supérieurs du sol permet de comprendre une telle répartition. *Eperua falcata* a été décrite comme une espèce plutôt inféodée aux sols minces et humides (Barthes 1988 ; Sabatier *et al.* 1997). Cependant, nos observations et celles de nombreux forestiers (comm. pers.) montrent que cette espèce serait relativement ubiquiste. Elle est présente sur un gradient très large de conditions édaphiques, topographiques, et climatiques, mais semble effectivement plus abondante sur des sols humides, mal drainés et qui peuvent subir d'importantes variations de teneur en eau au cours de l'année. La très forte tolérance à la sécheresse édaphique et l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque élevée de cette espèce expliquent en partie ces observations. Sur les sols bien drainés, favorables à l'installation et la croissance de nombreuses espèces d'arbres, les semis d'*Eperua falcata* sont rapidement dominés par d'innombrables espèces plus compétitives. La présence d'*Eperua falcata* sur de tels sites n'est pas impossible mais moins fréquente.

La mise en place de programmes de plantation d'espèces locales est fréquemment invoquée pour tenter de restaurer les vastes zones, en Amérique du Sud par exemple, où la forêt a été détruite au profit de cultures ou de prairies. Ce type de programme nécessite la connaissance des caractéristiques écologiques et écophysologiques des espèces plantées, de façon à prédire leur réponse aux conditions environnementales. De même, la gestion durable des forêts en place, tropicales ou autres, ne pourra être réalisée que si les acteurs de cette gestion ont à leur disposition des informations précises sur le fonctionnement des espèces, leur sylviculture, leur diversité génétique. Les travaux que nous avons pu mener apportent quelques éléments sur le fonctionnement de certaines espèces de la canopée et sur les conditions édaphiques ou climatiques dans lesquelles ces espèces seront probablement les plus performantes.

L'une des originalités de notre étude est d'avoir tenté de caractériser le fonctionnement du couvert forestier par intégration spatiale de la composition isotopique du carbone des espèces qui le composent. De telles informations sont utiles pour comprendre et modéliser les échanges de carbone et d'eau entre la biosphère terrestre et l'atmosphère. Elles apportent des éléments précieux pour la compréhension du rôle des différents écosystèmes terrestres dans le puits de carbone atmosphérique. La valeur de discrimination isotopique du carbone à l'échelle du couvert que nous avons obtenue montre que celui-ci discrimine fortement vis à vis du carbone et semble fonctionner globalement avec des stomates très ouverts. Cette valeur est nettement supérieure à d'autres estimations pour ce même écosystème, et pour la plupart des autres écosystèmes terrestres à l'échelle de la planète.

L'occurrence de conditions environnementales particulières (sécheresses édaphiques occasionnelles) et le type de drainage dans le sol jouent un rôle prépondérant dans l'installation et le développement des espèces. Cependant, à moyen et à long terme, ces conditions semblent jouer un rôle mineur sur le fonctionnement global du couvert par rapport à l'équilibre dynamique dans le peuplement. L'exploitation forestière, en revanche, engendre des perturbations drastiques de la composition floristique, de la dynamique des peuplements et des conditions environnementales dans le couvert. En particulier, l'exploitation des espèces semi-tolérantes à l'ombre et des espèces

héliophiles dans un peuplement tend à réduire l'efficacité d'utilisation de l'eau globale du couvert. Les conséquences de telles perturbations majeures sur le fonctionnement global de l'écosystème restent inconnues. Dans le dispositif expérimental de Paracou où différents niveaux d'exploitation ont été réalisés en 1986, il serait intéressant de comparer les valeurs de Δ_A de parcelles exploitées ou gardées intactes. Dans d'autres forêts, telle que celle de Counami où l'exploitation forestière devrait être réalisée prochainement (Teillier 1997), la comparaison des valeurs de Δ_A avant et après exploitation devrait nous permettre d'évaluer l'impact de telles perturbations sur le fonctionnement du couvert.

Notre échantillon comprend la plupart des espèces abondantes des différents sites étudiés et un certain nombre d'espèces rares. Considérant la diversité de la composition floristique des peuplements en forêt guyanaise (Sabatier et Prévost 1990), cet échantillon est loin d'être représentatif de la forêt tropicale humide guyanaise. Des études similaires sont donc nécessaires dans d'autres peuplements en Guyane Française voire dans les pays voisins pour conforter ces acquis sur la caractérisation de la diversité globale de la forêt tropicale humide. Certains critères devraient être pris en considération dans le choix des prochains sites d'étude : (1) la composition floristique des peuplements ; (2) la pluviométrie, l'altitude, le type de sol ; (3) les perturbations récentes (exploitation forestière) ou (4) anciennes (régressions de la forêt et existence de refuges forestiers au cours de l'ère Quaternaire). Ces critères sont plus ou moins dépendants les uns des autres et leur choix est dicté par le fait qu'ils influencent probablement la discrimination isotopique globale de la canopée (Δ_A). Des études utilisant la même approche que celle de ce travail et couvrant l'ensemble des critères précédemment cités devraient être menées en Guyane Française et dans l'ensemble du bassin Amazonien pour caractériser le fonctionnement global du couvert forestier tropical humide.

Références

- ALEXANDRE D.H. 1991. Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais : *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*. Ann. Sci. For. 48:101-112.
- ALLISON G.B., BARNES C.J., HUGHES M.W., LEANEY F.W. 1984. Effect of climate and vegetation on oxygen-18 and deuterium profiles in soils. pp. 105-122. IN Isotope hydrology, IAEA, Vienna.
- AUDIGIE C., DUPONT G., ZONZAIN F. 1992. Principes des méthodes d'analyse biochimique. Tome 2. Série Biosciences et Techniques. Doin, Paris. 174p.
- AUSSENAC G., GRANIER A. 1978. Quelques résultats de cinétiques journalière de potentiel de sève chez les arbres forestiers. Ann. Sci. For. 35, 19-32.
- AUSSENAC G., GRANIER A., IBRAHIM M. 1984. Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) franco). Acta Oecolo 5:241-253.
- AUSTIN M.P., SMITH T.M. 1989. A new model for the continuum concept. Vegetatio 83:34-47.
- BALESDENT J., GIRARDIN C., MARIOTTI A. 1993. Site related $\delta^{13}\text{C}$ of tree leaves and soil organic matter in a temperate forest. Ecology 74:1713-1721.
- BARBAULT R. 1997. Biodiversité. Hachette livre, Paris 159 p.
- BARBAULT R. 1998. Conserver et gérer la biodiversité en Guyane : quelle stratégie pour la recherche ? Revue d'Ethobiologie 40:207-217.
- BARIAC T., MILLET A., LADOUCHE B., MATHIEU R., FRIMALDI C., GRIMALDI M., SARRAZIN M., HUBERT P., MOLICOVA H., BRUCKLER L., VALLES V., BERTUZZI P., BES B., GAUDU J.C., HOROYAN J., BOULEGUE J., JUNG F., BRUNET Y., BONNEFOND J.M., TOURNEBIZE R., GRANIER A. 1996. Décomposition géochimique de l'hydrogramme de crue sur un petit bassin versant Guyanais (Piste de Saint-Elie, Dispositif ECEREX, Orstom-CTFT, Guyane Française). IN L'Hydrologie Tropicale: Géoscience et Outil pour le Développement (Actes de la conférence de Paris, mai 1995) IAHS #238.
- BARIGAH T.S., IMBERT P., HUC R. 1998. Croissance et assimilation nette foliaire de jeunes plants de dix arbres de la forêt guyanaise cultivés à cinq niveaux d'éclairement. Ann. Sci. For. 55:681-706.
- BARTHES B. 1988. Premiers résultats à l'étude des relations sol-végétation en forêt de Paracou (Guyane). Cas du Wapa et du Gonfolo. Rapport ORSTOM-CTFT Cayenne. 33p.
- BAWA K.S., MARKHAM A. 1995. Climate change and tropical forests. Trends Ecol. Evol. 10:348-349.
- BAZZAZ F.A. 1998. Tropical forests in a future climate change: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle. Climatic Change 39:317-336.
- BAZZAZ F.A., PICKET S.T.A. 1980. Physiological ecology of a tropical succession : a comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11:287-310.
- BENA P. 1960. Essences forestières de Guyane. Imp. Nationale, Paris. 488p.
- BLAKE T.J., TSCHAPLINSKI T.J., EASTHAM A. 1984. Stomatal control of water use efficiency in poplar clones and hybrids. Can. J. Bot. 62:1344-1351.
- BORCHERT R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology 75:1437-1449.
- BOUTTON T.W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials : I. Sample preparation and mass spectrometric analysis. IN Carbon isotopes techniques. Ac. Press.
- BRENDEL O. 1998. Scots Pine : phenotypic diversity in remnant native stands as indicated by gas exchange, stable isotope and ring width measurements. Thèse de doctorat, University Newcastle upon Tyne, UK.
- BROADMEADOW M.S.J., GRIFFITHS H., MAXWELL C., BORLAND A.M. 1992. The carbon isotope ratio of plant organic material reflects temporal and spatial variations in CO_2 within tropical forest formations in Trinidad. Oecologia 89:435-441.
- BROOKS J.R., FLANAGAN L.B., BUCHMANN N., EHLENGER J.R. 1997a. Carbon isotope composition of boreal plants : functional grouping of life forms. Oecologia 110:301-311.
- BROOKS J.R., FLANAGAN L.B., VARNEY G.T., EHLENGER J.R. 1997b. Vertical gradients in photosynthetic gas exchange characteristics and refixation of respired CO_2 within boreal forest canopies. Tree Physiol. 17:1-12.
- BUCHMANN N., BROOKS, L.B., FLANAGAN L.B., EHLENGER J.R. 1998. Carbon isotope discrimination of terrestrial ecosystems. pp. 203-221. IN (Eds) GRIFFITHS H. Stable isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical processes. Environmental Plant Biology, BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford UK.
- BUCHMANN N., GUEHL J.M., BARIGAH T.S., EHLENGER J.R. 1997a. Interseasonal comparison of CO_2 concentrations, isotopic composition, and carbon dynamics in an Amazonian rainforest (French Guiana). Oecologia 110:120-131.
- BUCHMANN N., KAO W.Y., EHLENGER J.R. 1997b. Influence of stand structure on carbon-13 of vegetation, soils, and canopy air within deciduous and evergreen forests in Utah (USA). Oecologia 110:109-119.

- BUNCE J.A. 1996. Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant Cell Environ.* 19:131-135.
- CAEMMERER Von S. et FARQUHAR G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387.
- CEULEMANS R., IMPENS I., IMLER R. 1988. Stomatal conductance and stomatal behaviour in *Populus* clones and hybrids. *Can. J. Bot.* 66:1404-1414.
- CHAPIN F.S.III, BRET-HARTE M.S., HOBBIE S.E., ZHONG H. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *J. Veg. Sci.* 7:347-358.
- CHARLES-DOMINIQUE P., BLANC P., LARPIN D., LEDRU M.P., RIERA B., SARTHOU C., SERVANT M., TARDY C. 1998. Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecol.* 19:295-302.
- CHAZDON R.L., PEARCY R.W., LEE D.W., FETCHER N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *IN* (Eds) MULKEY S.S., CHAZDON R.L., SMITH A.P. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman et Hall, New-York. 675p.
- CIAIS P., TANS P.P., TROLIER M., WHITE J.W.C., FRANCEY R.J. 1995. A large northern hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. *Science* 269:1098-1102.
- COCHARD H. 1991. Vulnérabilité à la cavitation de quelques espèces forestières feuillues et résineuses : Aspects méthodologiques, importance écophysologique. Thèse de doctorat, Université Paris-Orsay.
- COCHARD H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol.* 11:73-83.
- COCHARD H., BRED A., GRANIER A., AUSSÉNAC G. 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Ann. Sci. For.* 49:225-233.
- COCHARD H., GRANIER A. 1999. Fonctionnement hydraulique des arbres forestiers. *Rev. For. Fr.* 2:121-134.
- COMSTOCK J., MENCUCCINI M. 1998. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. et G.), a desert subshrub. *Plant Cell Environ.* 21:1029-1038.
- CONDIT R., HUBBELL S.P., FOSTER R.B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *J. Veget. Sci.* 7:405-416.
- CONDON A.G., RICHARDS R.A. 1992. Broad-sense heritability and genotype x environment interaction for carbon isotope discrimination in field-grown wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 43:921-934.
- CONNELL J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- COUTERON P. 1998. Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-sahéliens au nord-ouest du Burkina-Faso. Thèse de doctorat Université Toulouse. 223p.
- COUTERON P., KOKOU K. 1997. Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina-Faso, West Africa. *Plant Ecol.* 132:211-227.
- COWAN I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* 4:117-128.
- COWAN I.R. 1986. Economics of carbon fixation in higher plants. p.133-170. *IN* (Eds) GIVNISH T.J. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- COWAN I.R., FARQUHAR G.D. 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Sym. Soc. Exp. Bot.* 31:471-505.
- CRAIG H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta* 12:133-149.
- CRAIG H. 1961. Isotopic variations in meteoric waters. *Science* 133:1702-1703.
- CRAIG H., GORDON L.I. 1965. Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere. pp. 9-130. *IN* (Eds) TONGIORGI E. *Proceedings of a conference on stable isotopes in oceanographic studies and paleotemperatures*, Spoleto.
- CRUIZIAT P. 1966. Note sur le micro-climat de la strate inférieure de la forêt équatoriale comparé à celui d'une clairière. *Biologia Gabonica* 2:361-402.
- CRUIZIAT P. 1978. La circulation de l'eau dans la plante en flux non conservatif: quelques faits et problèmes. *Houille Blanche* 34:243-253.
- DANSGAARD W. 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16:436-468.
- DAVIES W.J., ZHANG J. 1991. Roots signals and the regulation of growth and development of plant in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:55-76.
- DAWSON T.E. 1993. Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition : perspectives on plant competition, distribution, and water relations. pp. 465-496. *IN* (Eds) EHRLINGER, J.R., HALL. A.E., FARQUHAR G.D. *Stable isotopes and plant-carbon water relations*. Ac. Press Inc.
- DAWSON T.E., EHRLINGER J.R. 1991. Streamside trees that do not use stream water. *Nature* 350:335-337.
- DAWSON T.E., EHRLINGER J.R. 1993. Isotopic enrichment of water in the "woody" tissues of plants : Implications for plant water source, water uptake, and other studies which use the stable isotopic composition of cellulose. *Geo. Cosmo. Acta* 57:3487-3492.

- DAWSON T.E., PAUSCH R.C., PARKER H.M. 1998. The role of hydrogen and oxygen stable isotopes in understanding water movement along the soil-plant-atmospheric continuum. pp. 169-183. *IN* (Eds) GRIFFITHS H. Stable isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical processes. Environmental Plant Biology, BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford UK.
- DELEENS E., BARTHES L., PRIOUL J.L. 1995. Modélisation du fractionnement isotopique du flux de C photosynthétique chez les végétaux à métabolisme en C₃ et C₄ et les applications obtenues en chambre d'assimilation. pp. 43-64. *IN* (Eds) MAILLARD P., BONHOMME R. Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. Les Colloques N°70, Ed INRA, Paris. Dec. 1993. 360p.
- DeNIRO M.J., EPSTEIN S. 1979. Relationship between the oxygen isotope ratios of terrestrial plant cellulose, carbon dioxide, and water. *Science* 204:51-53.
- DeNIRO M.J., EPSTEIN S. 1981. Isotopic composition of cellulose from aquatic organisms. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42:495-506.
- DIXON H.H. 1914. Transpiration and the ascent of sap in plants. Macmillan, London.
- DOLEY D., UNWIN G.L., YATES D.J. 1988. Spatial and temporal distribution of photosynthesis and transpiration by single leaves in a rainforest tree, *Argyrodendron peralatum*. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:317-326
- DOLMAN A.J., GASH J.H.C., ROBERTS J., SHUTTLEWORTH W.J. 1991. Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. *Agri. For. Meteorol.* 54:303-318.
- DOMENACH A.M., KURDALI F., BARDIN R. 1989. Estimation of symbiotic dinitrogen fixation in alder forest by the method based on natural ¹⁵N abundance. *Plant Soil* 118:51-59.
- DONGMANN G., NURNBERG H.W., WAGNER K. 1974. On the enrichment of H₂¹⁸O in the leaves of transpiring plants. *Rad. Envi. Biophysics* 11:41-52.
- DUCREY M., GUEHL J.M. 1985. Fonctionnement hydrique de l'écosystème forestier. Flux et bilans au niveau du couvert et dans le sol. Influences du défrichement. pp. 103-136. *IN* (Eds) SARRAILH J.M. Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais.
- EHLERINGER J.R., COOK C.S. 1998. Carbon and isotope ratios of ecosystem respiration along an Oregon conifer transect: preliminary observations based on small-flask sampling. *Tree Physiol.* 18:513-519.
- EHLERINGER J.R., DAWSON T.E. 1992. Water uptake by plants : perspectives from stable isotope composition. *Plant Cell Environ.* 15:1073-1082.
- EHLERINGER J.R., PHILLIPS S.L., SCHUSTER W.F.S., SANDQUIST D.R. 1991. Differential utilisation of summer rains by desert plants. Implications for competition and climate change. *Oecologia* 88:430-434.
- EWERS F.W., CRUIZIAT P. 1990. Measuring water transport and shortage. pp. 91-115. *IN* (Eds) LASOIE J.P., HINCKLEY T.M. Technique and approaches in forest ecophysiology. CRC Press, Boca Raton, Boston.
- FARQUHAR G.D. 1978. Feedforward responses of stomata to humidity. *Aust. J. Plant Physiol.* 5:787-800.
- FARQUHAR G.D., BARBOUR M.M., HENRY B.K. 1998. Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. pp. 27-48. *IN* (Eds) GRIFFITHS H. Stable isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical processes. Environmental Plant Biology, BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford, UK.
- FARQUHAR G.D., EHLERINGER J.R., HUBICK K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 40:503-537.
- FARQUHAR G.D., LLOYD J. 1993. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. pp. 47-70. *IN* (Eds) EHLERINGER, J.R., HALL. A.E., FARQUHAR G.D. Stable isotopes and plant-carbon water relations. Ac. Press Inc.
- FARQUHAR G.D., LLOYD J., TAYLOR J.A., FLANAGAN L.B., SYVERTSEN J.P., HUBICK K.Y., WONG S.C., EHLERINGER J.R. 1993. Vegetation effects on the isotope composition of oxygen in atmospheric CO₂. *Nature* 363:439-443.
- FARQUHAR G.D., O'LEARY M.H., BERRY J.A. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant. Physiol.* 9:121-137.
- FARQUHAR G.D., RICHARDS R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.* 11:539-552.
- FAVRICHON V. 1995. Modèle matriciel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane Française). Thèse de doctorat, Université Claude Bernard-Lyon1.
- FERHI A., LETOLLE R. 1977. Transpiration and evaporation as the principal factors in oxygen isotope variations of organic matter in land plants. *Physiol. veg.* 15:363-370.
- FLANAGAN L.B., EHLERINGER J.R. 1998. Ecosystem-atmosphere CO₂ exchange : interpreting signals of change using stable isotope ratios. *Tree* 13:10-14.
- FLANAGAN L.B., EHLERINGER J.R., MARSHALL J.D. 1992. Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant Cell Environ.* 15:831-836.
- FLANAGAN L.B., JOHNSON K.H. 1995. Genetic variation in carbon isotope discrimination and its relationship to growth under field conditions in full-sib families of *Picea mariana*. *Can. J. For. Res.* 25:39-47.

- FORT C. 1997. Régulation des échanges hydriques de jeunes plants de différentes espèces forestières feuillues et résineuses : effet de la contrainte hydrique, rôle du substrat et origine de la régulation stomatique. Thèse de doctorat Université H.P. Nancy I.
- FORT C., MULLER F., LABEL P., GRANIER A., DREYER E. 1998. Stomatal conductance, growth and root signaling in *Betula pendula* seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiol.* 18:769-776.
- FRANCEY R.J., FARQUHAR G.D. 1982. An explanation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in tree rings. *Nature* 297:28-31.
- FRANCEY R.J., GIFFORD R.M., SHARKEY T.D., WEIR B. 1985. Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). *Oecologia* 66:211-218.
- FRANKS P.J., COWAN I.R., FARQUHAR G.D. 1997. The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit : information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant Cell Environ.* 20:142-145.
- GIVNISH T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:63-92.
- GONFIANTINI R., GRATZIU S., TONGIORGI E. 1965. Oxygen isotopic composition of water in leaves. pp. 405-410. *IN* Isotope and radiation in soil-plant-nutrition studies. IAEA, Vienna.
- GRACE J., MALHI Y., LLOYD J., MCINTYRE J., MIRANDA A.C., MEIR P., MIRANDA H.S. 1996. The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. *Global Change Biology* 2:209-217.
- GRANIER A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42:193-200.
- GRANIER A., COLIN F. 1990. Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann. Sci. For.* 47:189-200.
- GRANIER A., BREDA N., BIRON P., VILLETTE S. 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.* in press.
- GRANIER A., HUC R., BARIGAH T.S. 1996. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agri. For. Meteorol.* 78:19-29.
- GRANIER A., HUC R., COLIN F. 1992. Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Ann. Sci. For.* 49:17-24.
- GRANTZ D.A. 1990. Plant response to atmospheric humidity. *Plant Cell Environ.* 13:667-679.
- GRANVILLE De J.J. 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. pp. 159-181. *IN* (Eds) PRANCE G.T., Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New-York.
- GRIME J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111:1169-1194.
- GUEHL JM. 1984. Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise. Influence de la couverture pédologique. *Ann. Sci. For.* 41:195-236.
- GUEHL JM., AUSSENAC G., BOUACHRINE J., ZIMMERMANN R., PENNES J.M., FERHI A., GRIEU P. 1991. Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can. J. For. Res.* 21:1507-1515.
- GUEHL JM., DOMENACH AM., BEREAU M., BARIGAH TS. CASABIANCA H., FERHI A., GARBAYE J. 1998. Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana. A dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). *Oecologia* 116:316-330.
- GUEHL JM., FORT C., FERHI A. 1995a. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytol.* 131:149-157.
- GUEHL JM., NGUYEN-QUEYRENS A., LOUSTEAU D., FERHI A. 1995b. Genetic and environmental determinants of water-use efficiency and carbon isotope discrimination in forest trees. pp. 297-321. *IN* EUROSILVA- Contribution to forest tree physiology. Colloques N°76, Dourdan. Nov 1994. Eds INRA, Paris.
- GUEHL JM., PICON C., SENEQUIER C. 1995c. Discrimination isotopique du carbone et efficience d'utilisation de l'eau chez les arbres forestiers. pp. 83-101. *IN* (Eds) MAILLARD P., BONHOMME R. Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. Les Colloques N°70, Eds INRA, Paris. Dec. 1993. 360p.
- HALL D.O., SCURLOCK J.M.O., BOLHAR-NORDENKAMPF H.R., LEEGOOD R.C., LONG S.P. 1993. Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual. Chapman. London. 465p.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer, Berlin.
- HANDLEY L.L., NEVO E., RAVEN J.A., MARTINEZ6CARRASCO R., SCRIMGEOUR C.M., PAKNIYAT., FORSTER B.P. 1994. Chromosome 4 controls potential water use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) in Barley. *J. Exp. Bot.* 45:1661-1663.
- HOBBIE S.E., JENSEN D.B., CHAPIN F.S. III. 1993. Resource supply and disturbance as controls over present and future plant diversity. pp. 385-408. *IN* (Eds) SCHULZE E.D., MOONEY H.A., Biodiversity and ecosystem function, Springer-Verlag, Berlin.
- HOGAN K.P., SMITH A.P., SAMANIEGO M. 1995. Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. *Biotropica* 27:324-333.

- HOUGHTON R.A., BOONE R.D., MELILLO J.M., PALM C.A., WOODWELL G.M., MYERS N., MOORE B., SKOLE D.L. 1985. Net flux of CO₂ from tropical forests in 1980. *Nature* 316:617-620.
- HOZUMI K., YODA K., KIRA T. 1969. Production ecology of tropical rain forests in Southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. *Nat. Life S.E. Asia* 6:57-81.
- HUBICK K.T., FARQUHAR G.D. 1987. Carbon isotope discrimination-selecting for water-use efficiency. *Aust. Cotton Grower* 8:66-68.
- HUBICK K.T., FARQUHAR G.D. 1989. Genetic variation of transpiration efficiency among barley genotypes is negatively correlated with carbon isotope discrimination. *Plant Cell Environ.* 12:795-904.
- HUC R., FERHI A., GUEHL JM. 1994. Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* 99:297-305.
- HUC R., GUEHL JM. 1989. Environmental control of CO₂ assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guiana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua flacata* Aubl.). *Ann. Sci. For.* 46s:443-447.
- JACKSON P.C., CAVELIER J., GOLDSTEIN G., MEINZER F.C., HOLBROOK N.M. 1995. Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. *Oecologia* 101:197-203.
- JACKSON P.C., MEINZER F.C., GOLDSTEIN G., HOLBROOK N.M., CAVELIER J., RADA F. 1993. Environmental and physiological influences on carbon isotope composition of gap and understory plants in a lowland tropical forest. pp. 131-140. *IN* (Eds) EHLERINGER, J.R., HALL, A.E., FARQUHAR G.D. Stable isotopes and plant-carbon water relations. Ac. Press Inc.
- JARVIS P.G., McNAUGHTON K.G. 1985. Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Res.* 15:1-49.
- JONES H.G. 1985. Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant Cell Environ.* 8:95-104.
- JONES H.G. 1993. Drought tolerance and water-use efficiency. pp. 193-203 *IN* (Eds) SMITH J.A.C., GRIFFITHS H. Water deficits. Plant responses from cell to community. Environmental Plant Biology Series, Lancaster, UK.
- JONES H.G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. of experimental Botany* 49:387-398.
- JONES H.G., SUTHERLAND R.A. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ.* 14:607-612.
- KEELING C.D., BACASTOW R.B., CARTER A.F., PIPER S.C., WHORF T.P., HEIMANN M., MOOK W.G., ROELOFFZEN H. 1989. A three dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds. 1. Analysis of observational data. pp. 165-236. *IN* (Eds) PETERSON D.H. Aspects of climate variability in the pacific and the western Americas. American Geophysical Union. Mono. 55, Washington.
- KOCH G.W., AMTHOR J.S., GOULDEN M.L. 1994. Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon : Measurements from the radeau des Cimes. *Tree Physiol.* 14:347-360.
- KÖRNER C., FARQUHAR G.D., ROKSANDIC Z. 1988. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia* 74:623-632.
- KÖRNER C., FARQUHAR G.D., WONG S.C. 1991. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia* 88:30-40.
- KÖRNER C., SCHEEL J.A., BAUER H. 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13:45-82.
- KRAMER P.J. 1983. Water relations of plants. Academic. Press, Inc.
- LASSERRE G. 1979. Atlas des départements français d'Outre-Mer. La Guyane. CNRS-ORSTOM
- LEANNEY F.W., OSMOND C.B., ALLISON G.B., ZIEGLER H. 1985. Hydrogen-isotope composition of leaf water in C₃ and C₄ plants : its relationship to the hydrogen-isotope composition of dry matter. *Planta* 164:215-220.
- LEAVITT S.W. 1982. Inference of past atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ and P_{co2} from $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ measurements in tree rings. Thèse de doctorat, University of Arizona, USA.
- LEAVITT S.W. 1993. Seasonal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ changes in tree rings : species and site coherence, and a possible drought influence. *Can J. for. Res.* 23:210-218.
- LEAVITT S.W., DANZER S.R. 1993. Method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chem.* 65:87-89.
- LEAVITT S.W., LONG A. 1982. Evidence for $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fractionation between tree leaves and wood. *Nature* 298:742-743.
- LEAVITT S.W., LONG A. 1986. Stable-carbon isotope variability in tree foliage and wood. *Ecology* 67:1002-1010.
- LEMOINE D., GRANIER A., COCHARD H. 1999. Mechanism of freeze-induced embolism in *Fagus sylvatica* L. *Trees* 16:1-5.
- LESCURE J.P., BOULET R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17:155-164.
- LEVITT J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. 697p.
- LIN G., EHLERINGER J.R. 1997. Carbon isotopic fractionation does not occur during dark respiration in C₃ and in C₄ plants. *Plant Physiol.* 114:391-394.

- LLOYD J., FARQUHAR G.D. 1994. ^{13}C discrimination during CO_2 assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* 99:201-215.
- LLOYD J., KRUIJT B., HOLLINGER D.Y., GRACE J., FRANCEY R.J., WONG S.C., KELLIHER F.M., MIRANDA A.C., FARQUHAR G.D., GASH J.H.C., VYGODSKAYA N.N., WRIGHT I.R., MIRANDA H.S., SCHULZE E.-D. 1996. Vegetation effects on the isotopic composition of atmospheric CO_2 at local and regional scales : Theoretical aspects and a comparison between rain forest in Amazonia and a Boreal Forest in Siberia. *Aust. J. Plant Physiol.* 23:371-399.
- LOAICIGA H.A., VALDES J.B., VOGEL R., GARVEY J., SCHWARZ H. 1996. Global warming and the hydrologic cycle. *J. Hydrol.* 174:83-127.
- LOUBRY D. 1994. Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N.). Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 394p.
- LOVELOCK C.A., KURSAR T.A., SKILLMAN J.B., WINTER K. 1998. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Funct. Ecol.* 12:553-560.
- LUGO A.E. 1970. Photosynthetic studies on four species of rain forest seedlings. *IN* (Eds) ODUM H.T., PIGEON R.F. A tropical rainforest. Oak ridge, Tenn. USA. Atomic Energy Commission.
- MACHADO J.L., TYREE M.L. 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.
- MADHAVAN S., TREICHEL I., O'LEARY M.H. 1991. Effects of relative humidity on carbon isotope fractionation in plants. *Bot. Acta* 104:292-294.
- MARSHALL J.D., ZHANG J. 1994. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the North-Central Rockies. *Ecology* 75:1887-1895.
- MARTIN B., NIENHUIS J., KING G., SCHAEFER A. 1989. Restriction fragment length polymorphisms associated with water use efficiency in tomato. *Science* 243:1725-1728.
- MARTINELLI L.A., ALMEIDA S., BROWN I.F., MOREIRA M.Z., VICTORIA R.L., STERNBERG L.S.L., FERREIRA C.A.C., THOMAS W.W. 1998. Stable carbon isotope ratio of tree leaves, boles, and fine litter in a tropical forest in Rondônia, Brazil. *Oecologia* 114:170-179.
- MASLE J., FARQUHAR G.D. 1988. Effects of soil strength on the relation of water-use efficiency and growth to carbon isotope discrimination in wheat seedlings. *Plant Physiol.* 86:32-38.
- MATTHES-SEARS U., KELLY P.E., LARSON D.W. 1993. Early-spring gas exchange and uptake of deuterium-labelled water in the poikilohydric fern *Polypodium virginianum*. *Oecologia* 95:9-13.
- McKINNEY C.R., McREA J.M., EPSTEIN S., HALLEN H.A., UREY H.C. 1950. Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Rev. Sci. Instrum.* 21:724-730.
- McROBERTS N., FINCH R.P., SINCLAIR W., MEIKLE A., MARSHALL G., SQUIRE G., McNICOL J. 1999. Assessing the ecological significance of molecular diversity data in natural plant populations. *J. Exp. Bot.* 50: 1635-1645.
- MEDINA E. 1978. Adaptations of tropical trees to moisture stress. pp. 225-237. *IN* (Eds) GOTTEY F. Ecosystems of the world. Vol 14A Elsevier publish.
- MEDINA E., MINCHIN P. 1980. Stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves in Amazonian rain forests. *Oecologia* 45:377-378.
- MEDINA E., STERNBERG L., CUEVAS E. 1991. Vertical stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values in closed natural and plantation forests in the Luquillo mountains, Puerto Rico. *Oecologia* 87:369-372.
- MEIDNER H., MANDSFIELD T.A. 1968. Physiology of stomata. McGraw-Hill, London.
- MEINZER F.C., ANDRADE J.L., GOLDSTEIN G., HOLBROOK N.M., CAVELIER J., JACKSON P. 1997. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest : the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant Cell Environ.* 20:1242-1252.
- MEINZER F.C., GOLDSTEIN G., HOLBROOK N.M., JACKSON P., CAVELIER J. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant Cell Environ.* 16:429-436.
- MIAN M.A.R., ASHLEY D.A., BOERMA H.R. 1998. An additional QTL for water use efficiency in Soybean. *Crop Science* 38:390-393.
- MIDWOOD A.J., BOUTTON T.W., ARCHER S.R., WATTS S.E. 1998. Water use by woody plants on contrasting soils in a savanna parkland: assessment with $\delta^2\text{H}$ and $\delta^{18}\text{O}$. *Plant Soil* 205:13-24.
- MONTEITH J.L. 1965. Evaporation and environment. pp. 205-234. *IN* (Eds) FOGG G.E. The state and movement of water in living organisms. Ac. Press, New-York.
- MULKEY S.S., WRIGHT S.J. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. pp. 187-216. *IN* (Eds) MULKEY S.S., CHAZDON R.L., SMITH A.P. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman et Hall, NY.
- NEPSTAD D.C., CARVALHO De C.R., DAVIDSON E.A., JIPP P.H., LEFEBVRE P.A., NEGREIROS G.H., SILVA Da E.D., STONE T.A., TRUMBORE S.E., VIEIRA S. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372:666-669.

- OBERBAUER S.F. 1985. Plant water relations of selected species in wet and dry tropical lowland forests in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33:137-142.
- OBERBAUER S.F., STRAIN B.R. 1984. Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Res.* 5:227-232.
- OLDEMAN R.A.A. 1974. Architecture de la forêt guyanaise. *Mémoires ORSTOM* 73:1-204.
- OLDEMAN R.A.A., DIJK van J.V. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. pp. 22-64. *IN* (Eds) GOMEZ-POMPA A., WHITMORE T.C., HADLEY M. Rain forest regeneration and management. MAB UNESCO, Parthenon Publishing.
- O'LEARY M.H., MADHAVAN S., PANETH P. 1992. Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. *Plant Cell Environ.* 15:1099-1104.
- OSMOND C.B., WINTER B., ZIEGLER H. 1982. Functional significance of different pathways of CO₂ fixation in photosynthesis. pp. 479-547. *IN* (Eds) LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation. Springer-Verlag, New-York.
- OSORIO J., PEREIRA J.S. 1994. Genotypic differences in water use efficiency and ¹³C discrimination in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.* 14:871-882.
- PANEK J.A. 1996. Correlations between stable carbon-isotope abundance and hydraulic conductivity in douglas-fir across a climate gradient in Oregon, USA. *Tree Physiol.* 16:747-755.
- PANEK J.A., WARING R.H. 1995. Carbon isotope variation in Douglas-fir foliage. Improving the δ¹³C-climate relationship. *Tree Physiol.* 15:657-663.
- PEARCY R.W., SIMS D.A. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments : scaling from the leaf to the whole plants. pp. 145-170. *IN* (Eds) CALDWELL M.M., PEARCY R.W. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ac. Press Inc. San Diego.
- PENMAN H.L. 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London.* 193:120-146.
- PICON C., GUEHL JM, AUSSÉNAC G. 1996a. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO₂ and drought. *Ann. Sci. For.* 53:431-446.
- PICON C., GUEHL JM, FERHI A. 1996b. Leaf gas exchange and carbon isotope discrimination responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentration. *Plant Cell Environ.* 19:182-190.
- PICON C., SANDQUIST D. 1997. Protocole d'extraction de la cellulose et de l'holocellulose du bois. Rapport interne INRA Nancy. 7p.
- POSPISOLOVA J., SOLAROVA J. 1990. Environmental and biological control of diffusive conductances of adaxial and abaxial leaf epidermes. *Photosynthetica* 14:90-127.
- PRANCE G.T. 1982. Forest refuges : evidence from woody angiosperms. pp. 137-158. *IN* (Eds) PRANCE G.T., Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New-York.
- QUAY P., KING S., WILBUR D., WOFSEY S. 1989. ¹³C / ¹²C of atmospheric CO₂ in the Amazon Basin : Forest and river sources. *J. Geophys. Res.* 94:18327-18336.
- RAVEN J.A., FARQUHAR G.D. 1990. The influence of N metabolism and organic acid synthesis on the natural abundance of isotopes of carbon in plants. *New Phytol.* 116:505-529.
- READ J.J., FARQUHAR G.A. 1991. Comparative studies in *Nothofagus* (Fagaceae). I. Leaf carbon isotope discrimination. *Funct. Ecol.* 5:684-695.
- READ J.J., JOHNSON D.A., ASAY K.H., TIESZEN L.L. 1991. Carbon isotope discrimination, gas exchange, and water-use efficiency in crested wheatgrass clones. *Crop Sci.* 31:1203-1208.
- REEKIE E.G., BAZZAZ F.A. 1989. Competition and patterns of resource use among seedlings of five tropical trees grown at ambient and elevated CO₂. *Oecologia* 79:212-222.
- REICH P.B., BORCHERT R. 1988. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20:60-69.
- RIERA B., PUIG H., LESCURE J.P. 1990. La dynamique de la forêt naturelle. *Bois For. Trop.* 219.
- RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9:165-254.
- ROBERTS J., CABRAL O.M.R., FERREIRA DE AGUIAR L. 1990. Stomatal and boundary-layer conductance in an Amazonian Terra Firme Rain Forest. *J. Appl. Ecol.* 27:336-357.
- ROBICHAUX R.H., RUNDEL P.A.W., STEMMERMANN L., CANFIELD J.E. 1984. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. Dr. W. JUNK Publishers, The Hague.
- ROGGY. J.C. 1998. Contribution des symbioses fixatrices d'azote à la stabilité de l'écosystème forestier tropical guyanais. Thèse de Doctorat, Université de Lyon I.
- ROUPSARD O. 1997. Ecophysiologie et diversité génétique de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. , un arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride. Thèse de doctorat, Université Nancy I.
- ROUPSARD O., FERHI A., GRANIER A., PALLO F., DEPOMMIER D., MALLET B., JOLY H.I., DREYER E. 1999. Reverse phenology and dry season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of sudanian West-Africa. Submitted *Funct. Ecol.*

- ROY J., SALAGER J.L. 1992. Midday depression of net CO₂ exchange of leaves of an emergent rain forest tree in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 8:499-504.
- SABATIER D., GRIMALDI M., PREVOST M.F., GUILLAUME J., GODRON M., DOSO M., CURMI P. 1997. The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rain forest. *Plant Ecol.* 131:81-108.
- SABATIER D., PREVOST M.F. 1990. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois For. Trop.* 219:31-55.
- SAURER M., AELLEN K., SIEGWOLF R. 1997. Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant Cell Environ.* 20:1543-1550.
- SCHLESER G.H. 1990. Investigations of the $\delta^{13}\text{C}$ pattern in leaves of *fagus sylvatica* (L.). *J. Exp. Bot.* 41:565-572.
- SCHLESER G.H. 1992. $\delta^{13}\text{C}$ pattern in a forest tree as an indicator of carbon transfer in trees. *Ecology* 73:1922-1925.
- SCHNEIDER S.H., ROOT T.L. 1996. Ecological implications of climate change will include surprises. *Biodiversity and Conservation* 5:1109-1119.
- SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEMMINGSEN E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339-346.
- SCHULZE E. D. 1993. Soil water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. pp. 129-145. *IN* (Eds) SMITH J.A.C., GRIFFITHS H. Water deficits. Plant responses from cell to community. Environmental Plant Biology Series, Lancaster, UK.
- SCHULZE E.D., HALL A.E. 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. pp. 181-224 *IN* (Eds) LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. Physiological plant ecology II. Water relation and carbon assimilation. Springer-Verlag New-York.
- SCULZE E.D., LANGE O.L., BUSCHBOM U., KAPPEN L., EVENARI M. 1972. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108:259-270.
- SCHULZE E.-D., WILLIAMS R.J., FARQUHAR G.D., SCHULZE W., LANDGRIDGE J., MILLER J.M., WALKER B.H. 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in Northern Australia. *Aust. J. Plant Physiol.* 25:413-425.
- SERVANT M., MALEY J., TURCQ B., ABSY M.L., BRENAC P., FOURNIER M., LEDRU M.P. 1993. Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global Planet. Change* 7:25-40.
- SMEDLEY M.P., DAWSON T.E., COMSTOCK J.P., DONOVAN L.A., SHERRILL D.E., COOK C.S., EHRLINGER J.R. 1991. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. *Oecologia* 85:314-320.
- SOBRADO M.A. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68:413-416.
- SOBRADO M.A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Funct. Ecol.* 5:608-616.
- SOBRADO M.A., EHRLINGER J.R. 1997. Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora* 192:121-124.
- SOLOMON A.M., PRENTICE I.C., LEEMANS R., CRAMER W. 1993. The interaction of climate and land use in future terrestrial carbon storage and release. *Water, Air, Soil Pollut.* 70:595-614.
- STERNBERG L. 1989a. Oxygen and hydrogen isotope ratios in plant cellulose: mechanisms and applications. pp. 124-141. *IN* (Eds) RUNDEL P.W.R., EHRLINGER J.R., NAGY K.A. Stable isotopes in ecological research. Springer Verlag, New-York.
- STERNBERG L. 1989b. A model to estimate carbon dioxide recycling in forests using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and concentrations of ambient carbon dioxide. *Agri. For. Meteo.* 48:163-173.
- STERNBERG L., MULKEY S.S., WRIGHT S.J. 1989. Ecological interpretation of leaf carbon isotope ratios : influence of respired carbon dioxide. *Ecology* 70:1317-1324.
- STOCKER O. 1956. Die Abhängigkeit des transpiration von den umweltafaktoren. pp. 436-488. *IN* (Eds) RUHLAND W. Encyclopedia of Plant Physiology Vol. 3, Springer Verlag, Berlin.
- SUN G.C., EHRLINGER J.R. 1986. Gas exchange in *Shima superba*, a subtropical monsoonal forest tree. *Photosynthetica* 20 158-163.
- SWAINE M.D., WHITMORE T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- TARDIEU F. 1993. Will progresses in understanding soil-root relations and root signalling substantially alter water flux models? *Philo. Trans. Royal Soc. London* 341:57-66.
- TARDIEU F., DAVIES W.J. 1992. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol.* 98:540-545.
- TARDIEU F., DAVIES W.J. 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environ.* 16:341-349.

- TARDIEU F., LAFARGE T., SIMONNEAU T. 1996. Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of observed correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant Cell Environ.* 19:75-84.
- TARDIEU F., SIMONNEAU T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.* 49:419-432.
- TARDIEU F., ZHANG J., GOWING D.J.G. 1993. Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status - A test of a model for droughted or ABA-fed field grown maize. *Plant Cell Environ.* 16:413-420
- TARDIEU F., ZHANG J., KATERJI N., BETHENOD O., PALMER S., DAVIES W.J. 1992. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field grown maize subjected to soil compaction or soil drying. *Plant Cell Environ.* 15:193-197.
- TEILLIER L. 1997. Forêt de Counami : Protocole d'inventaire forestier. Rapport interne ONF. 20p.
- TILMAN D. 1988. Plant strategies and the dynamics and function of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- TINOCO-OJANGUREN C., PEARCY R.W. 1993. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lighthflecks. *Oecologia* 94:388-394.
- TURNER N.C., SCHULZE E.-D., GOLLAN T. 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63:338-342.
- TYREE M.T., EWERS F.W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119:345-360.
- TYREE M.T., EWERS F.W. 1996. Hydraulic architecture of woody tropical plants. pp. 217-243 *IN* (Eds) MULKEY S.S., CHAZDON R.L., SMITH A.P. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman et Hall, New-York. 675p.
- TYREE M.T., SNYDERMAN D.A., WILMOT T.R., MACHADO J.L. 1991. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). *Plant Physiol.* 96:1105-1113.
- TYREE M.T., SPERRY J.S. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answer from a model. *Plant Physiol.* 88:574-580.
- VALENTINI R., SCARASCIA MUGNOZZA G.E., EHLENGER J.R. 1992. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Funct. Ecol.* 6:627-631.
- VAN DEN HONERT T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Faraday Soc.* 3:146-153
- VAN DER MERWE N.J., MEDINA E. 1989. Photosynthesis and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in Amazonian rain forests. *Geo. Cosmo. Acta* 53:1091-1094.
- WARING R.H., SILVESTER W.B. 1994. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ values within the crowns of *Pinus radiata* trees. *Tree Physiol.* 14:1203-1213.
- WERSHAW R.L., FRIEDMAN I., HELLER S.J., FRANK P.A. 1966. Hydrogen isotopic fractionation of water passing through trees. pp. 55-67. *IN* (Eds) HOBSON G.D. Advances in organic geochemistry. Pergamon, NY.
- WHITE J.W.C., COOK E.R., LAWRENCE J.R., BROECKLER W.S. 1985. The D/H ratios of sap in trees : implication for water sources and tree ring D/H ratios. *Geo. Cosmo. Acta* 49:237-246.
- WHITEHEAD D. 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiol.* 18:633-644.
- WHITMORE T.C. 1975. Tropical rainforest of the far East. Clarendon Press, Oxford. 282p.
- WINTER K., HOLTUM J.A.M., EDWARDS G.E., O'LEARY M. H. 1982. Effect of low relative humidity on $\delta^{13}\text{C}$ value in two C_3 grasses and in *Panicum militoides*, a C_3 - C_4 intermediate species. *J. Exp. Bot.* 33:88-91.
- WRIGHT G.C., HUBICK K.T., FARQUHAR G.D. 1988. Discrimination in carbon isotopes of leaves correlates with water-use efficiency of field grown peanut cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:815-825.
- WULLSCHLEGER S.D., MEINZER F.C., VERTESSY R.A. 1998. A review of whole plant water use studies in trees. *Tree Physiol.* 18:499-512.
- YODA K. 1974. Three dimensional light intensity in a tropical rain forest of Malaysia. *Japan. J. Ecol.* 24:247-254.
- ZHANG J., DAVIES W.J. 1989. Abscissic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant Cell Environ.* 12:73-81.
- ZHANG J., GOWING D.J., DAVIES W.J. 1990. ABA as a root signal in root to shoot communication of soil drying. pp. 163-174. *IN* (Eds) DAVIES W.J., JEFFECOAT B. Importance of root to shoot communication in the responses to environmental stress. BSPGR Monograph 21, Bristol.
- ZHANG J., MARSHALL J.D. 1994. Population differences in water-use efficiency of well-watered and water-stressed western larch seedlings. *Can. J. For. Res.* 24:92-99.
- ZHANG J., MARSHALL J.D., JACQUISH B.C. 1993. Genetic differentiation in carbon isotope discrimination and gas exchange in *Pseudotsuga menziesii*. *Oecologia* 93:80-87.
- ZIMMERMANN M.H. 1983. Xylem structure and ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin. 143p.

Annexe I

Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration

D. BONAL¹, D. SABATIER², P. MONTPIED³, D. TREMEAUX³, JM GUEHL³

2000

Oecologia

¹ Silvolab Guyane, Ecophysiologie Forestière, INRA Kourou, BP 709, F-97387 Kourou Cedex, Guyane Française

² Institut de Recherche pour le Développement, Unité de Recherche ORFHE, Cirad-Forêt, Campus de Baillarguet, BP 5035, F-34032 Montpellier Cedex 1, France

³ Unité Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, F-54280 Champenoux, France

Abstract The interspecific variability of sunlit leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), an indicator of leaf intrinsic water-use efficiency (WUE, CO_2 assimilation rate/leaf conductance for water vapour), was investigated in canopy trees of three lowland rainforest stands in French Guiana differing in floristic composition and in soil drainage characteristics, but subjected to similar climatic conditions. We sampled leaves with a rifle from 406 trees in total, representing 102 species. Eighteen species were common to the three stands. Mean species $\delta^{13}\text{C}$ varied over a 6.0‰ range within each stand, corresponding to WUE varying over about a threefold range. Species occurring in at least two stands displayed remarkably stable $\delta^{13}\text{C}$ values, suggesting a close genetic control of species $\delta^{13}\text{C}$. Marked differences in species $\delta^{13}\text{C}$ values were found with respect to (1) the leaf phenology pattern (average $\delta^{13}\text{C}$ = -29.7‰ and -31.0‰ in deciduous-leaved and evergreen-leaved species, respectively) and (2) different types of shade tolerance defined by features reflecting the plasticity of growth dynamics with respect to contrasting light conditions (Favrichon 1994). Heliophilic species exhibited more negative $\delta^{13}\text{C}$ values (average $\delta^{13}\text{C}$ = -30.5‰) (i.e. lower WUE) than hemitolerant species (-29.3‰). However, tolerant species (-31.4‰) displayed even more negative $\delta^{13}\text{C}$ values than heliophilic ones. We could not provide a straightforward ecophysiological interpretation of this result. The negative relationship found between species $\delta^{13}\text{C}$ and midday leaf water potential (Ψ_{wm}) suggests that low $\delta^{13}\text{C}$ is associated with high whole tree leaf specific hydraulic conductance. Canopy carbon isotope discrimination (Δ_A) calculated from the basal area-weighted integral of the species $\delta^{13}\text{C}$ values was similar in the three stands (average Δ_A = 23.1‰) despite differences in stand species composition and soil drainage type, reflecting the similar proportions of the three different shade tolerance types among stands.

Key words: Tropical rainforest, ^{13}C , interspecific diversity, functional grouping, canopy carbon isotope discrimination

Introduction

Tropical rainforests are characterised by the co-existence of a multitude of tree species. More than 1300 tree species with a diameter at breast height (DBH) higher than 10 cm have been identified by botanists in French Guiana (Riéra et al. 1989; Sabatier and Prévost 1990; Sabatier and Prévost, unpublished data). Studies on the ecophysiological diversity of tropical rainforest tree species remain scarce and have concentrated only on a small number of species which were mostly chosen based on light adaptation features (Bazzaz and Picket 1980; Doley et al. 1988; Huc and Guehl 1989; Roberts et al. 1990; Alexandre 1991; Meinzer et al. 1993; Huc et al. 1994; Koch et al. 1994; Hogan et al. 1995; Guehl et al. 1998; Bonal et al. 2000).

Plant carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) measures allow to assess ecophysiological traits and their differences among tree species. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ is related to the time-integrated intrinsic water-use efficiency (WUE), defined as the ratio of leaf area based rate of CO_2 assimilation (A) to stomatal conductance for water vapour (g_s) (Farquhar et al. 1982). Even though leaf $\delta^{13}\text{C}$ is greatly affected by environmental factors, namely light penetration in the canopy and vertical gradients of canopy air $\delta^{13}\text{C}$ (Medina and Minchin 1980; Sternberg et al. 1989; Van der Merwe and Medina 1989; Buchmann et al. 1997), species effects have been found among tropical rainforest trees (Huc et al. 1994; Buchmann et al. 1997; Guehl et al. 1998; Martinelli et al. 1998). The $\delta^{13}\text{C}$ approach is therefore ideal for addressing functional diversity in complex forest ecosystems, and namely for distinguishing functional groups of species (Brooks et al. 1997).

Huc et al. (1994) used the $\delta^{13}\text{C}$ approach to compare the ecophysiological characteristics of pioneer species and late stage forest species growing under similar conditions in plantations. They found that pioneer species had lower $\delta^{13}\text{C}$ values than late stage ones, i.e. lower WUE. Pioneer species also presented higher A, g_s , leaf transpiration rate, midday leaf water potential (Ψ_{wm}) and hydraulic conductance than late stage species. More recently, however, in a study including 18 species in a rainforest of French Guiana, Guehl et al. (1998) found that some very abundant shade-tolerant canopy late stage species presented lower $\delta^{13}\text{C}$ values than pioneer species. This does not conform to the simple paradigm of pioneer/late stage or heliophilic/shade-tolerant dichotomy. Validation of this result over a larger number of species is necessary.

Leaf phenology (deciduous-leaved vs. evergreen-leaved) is another trait that has been found to be associated with contrasting species leaf $\delta^{13}\text{C}$ values in forest ecosystems. In dry tropical conditions, shallow-rooted deciduous-leaved species displayed less negative $\delta^{13}\text{C}$ than the deeply rooted evergreen-leaved ones (Sobrado and Ehleringer 1997). In contrast, in a Mediterranean macchia ecosystem, Valentini et al. (1992) found most negative $\delta^{13}\text{C}$ values for the deeply rooted deciduous-leaved species. Such an assessment has not been carried out for tropical rainforests so far, even though the pattern of leaf phenology of major species is known (for French Guiana, see Loubry 1994; Sabatier, pers. comm.). In tropical rainforests, numerous deciduous-leaved species occur. However, they display distinct seasonal patterns of leaf fall, the drought-deciduous one being only a particular case. Species occurring in lowland rainforests in French Guiana are also characterised by differences in their geographical range of distribution, from French Guiana exclusively to a wide distribution in the wet and dry neotropical zone, as shown by the data compiled in the floras (Flora of the Guianas; Flora Neotropica). Whether such differences in geographical distribution are associated with differences in $\delta^{13}\text{C}$ is a worthy question.

Functional grouping of species based on ecophysiological characteristics (Chapin et al. 1996; Brooks et al. 1997) has become a necessary step to the understanding and modelling of the functioning of complex ecosystems such as the tropical rainforest (Lloyd and Farquhar 1994; Lacroix and Abbadie 1998). The knowledge of whole canopy carbon isotope discrimination (Δ_A) - defined roughly as the difference between atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ and the CO_2 assimilation weighted average leaf $\delta^{13}\text{C}$ of the different species in the canopy (Lloyd and Farquhar 1994) - is critical for our understanding of the global carbon budget and our ability to model carbon fluxes at the earth

scale. Lloyd and Farquhar (1994) attempted to model the role of the different ecosystems on the earth in the global carbon cycle on the basis of Δ_A estimates for these ecosystems. For the tropical rainforest ecosystem, the Δ_A value used in the model was derived from leaf gas exchange studies performed on a reduced number of species which did not take into account the interspecific $\delta^{13}\text{C}$ diversity of this ecosystem (Guehl et al. 1998, Martinelli et al. 1998). Furthermore, tropical rainforests are characterised by spatial gradients of floristic composition and soil characteristics (Lescure and Boulet 1985; Sabatier and Prévost 1990; Sabatier et al. 1997). We may wonder if these factors affect Δ_A .

The objectives of this study were:

1. To assess the variability of sunlit leaf $\delta^{13}\text{C}$ for a large number of canopy tree species. Is leaf $\delta^{13}\text{C}$ for a given species stable over sites namely differing in overall stand floristic composition or in soil conditions? Only sites under similar climatic conditions were considered.
2. To assess whether interspecific differences in $\delta^{13}\text{C}$ are associated (1) with traits like shade tolerance or the leaf phenology pattern, (2) with the type of distribution of the species in South America (e.g. extension towards the dry tropics) and/or (3) merely with the taxonomic position of the species. Based on these characteristics, is it possible to define a simple grouping of species (Tilman 1988) taking account of the variability of $\delta^{13}\text{C}$ among species?
3. To provide an ecophysiological interpretation of the variability in species $\delta^{13}\text{C}$. Does the variability in $\delta^{13}\text{C}$ among species, and also among possible functional groups of species, relate to differences in hydraulic traits assessed by predawn (Ψ_{wp}) and midday (Ψ_{wm}) leaf water potential measurements?
4. To estimate canopy carbon isotope discrimination (Δ_A) by the integration of leaf $\delta^{13}\text{C}$ values over the different species constituting the canopy. Do spatial gradients in stand floristic composition or in soil drainage characteristics modulate Δ_A under similar climatic conditions?

Species were selected as representative (1) of the canopy of three lowland forest stands differing in floristic composition and in soil drainage characteristics, including also a large number of rare species, (2) of the different light adaptation strategies, (3) of the different leaf phenology patterns. Since our aim was also to spatially integrate the tree $\delta^{13}\text{C}$ values, we sampled intensively the three stands and recorded all tree co-ordinates.

Material and Methods

Sampling sites

This study was carried out in the tropical rainforest of French Guiana in two areas differing in floristic composition. The St-Elie site is located in the ECEREX research zone (Sarraiilh 1984) (5°18' N; 53°30' W), the Paracou site is located in the experimental forest zone of Paracou described by Bariteau and Geoffroy (1989), on the concession of "CIRAD-forêt" (5°20'N, 52°50'W). Soils in both sites are oxisols with a ferrallitic cover developed over a Precambrian metamorphic rock (Boulet 1990). The climate is characterised by a long dry season from mid-August to the end of November and a short dry season in February-March. Mean annual rainfall (1986-1993) is 2.9 and 3.0 m in Paracou and St-Elie, respectively. Average annual temperature is 25.8 °C. Leaf area index is close to 8 in both forests (Granier, pers. comm.) and average canopy height is 30 m.

In St-Elie, two untouched one ha stands differing in soil drainage characteristics were chosen among the stands described by Sabatier et al. (1997). Stand St-Elie DVD is characterised by a deep vertical soil drainage, down to several meters depth. Stand St-Elie SLD has mainly a

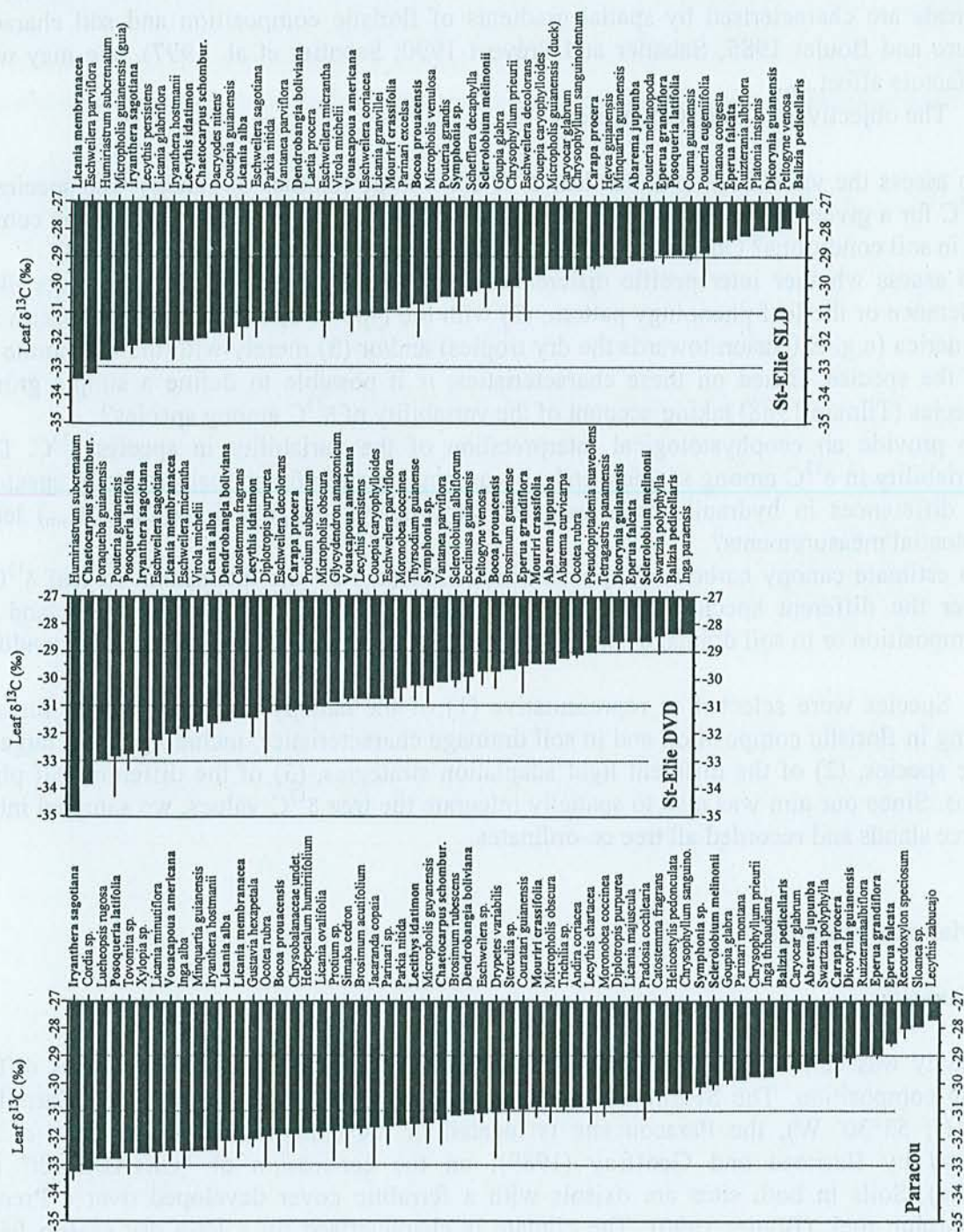


Fig. 1. Carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of fully sunlit leaves of a range of species growing in the three studied stands. The species were ordered according to the $\delta^{13}\text{C}$ values (average species values $\pm$ SE) observed within each stand. The 18 species common to the three stands are indicated in bold characters.

superficial lateral soil drainage, with apparition of a "dry to the touch" character at a depth of less than 1.2 m (Guehl 1984). Sabatier et al. (1997) found that such differences in soil features have a strong influence on the forest community. In Paracou, one untouched 1.25 ha stand with mostly deep vertical soil drainage characteristics was studied.

In each stand, all trees with a DBH higher than 10 cm were inventoried, identified, and named following the Checklist of the Plants of the Guianas (Boggan et al. 1997). Three main families (out of a total of 38 in Paracou and 50 in St-Elie) represent about 50.0% of the trees in each stand. In Paracou, the Lecythidaceae, the Caesalpiniaceae and the Chrysobalanaceae families represent 18.5, 13.2 and 10.1%, respectively (Sabatier and Molineau, unpublished data). For both stands in St-Elie, the first two families are the Lecythidaceae (28.5% for St-Elie DVD and 30.6% for St-Elie SLD) and the Caesalpiniaceae (9.6% for St-Elie DVD and 17.0% for St-Elie SLD), but the next family is the Euphorbiaceae in St-Elie DVD (6.4%) and the Chrysobalanaceae in St-Elie SLD (7.1%).

Trees were selected according to the three following criteria. (1) Relative abundance in the stand. At least three - and up to 11 - trees per species were selected for the 20 main species in each stand. Furthermore, one or two trees per species were selected for sparse species. (2) Social status of the trees in the canopy. Mainly trees reaching the top of the canopy were considered. Additionally, few trees per stands belonging to the sub-canopy, but growing in large canopy gaps, and thus having sunlit leaves, were selected. (3) To cover a wide range of taxa with consideration of species present in the three stands. The second criteria was strictly respected, since it has been demonstrated that vertical gradients in leaf $\delta^{13}\text{C}$ will occur due to light attenuation and gradients in canopy air carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$) (Medina and Minchin 1980; Medina et al. 1991; Buchmann et al. 1997).

We sampled 187 trees representing 64 species in Paracou, 106 trees representing 46 species in St-Elie DVD and 115 trees representing 54 species in St-Elie SLD (Appendix 1 and Fig. 1). One hundred and two species were sampled in total. Twenty-eight species were common to St-Elie DVD and St-Elie SLD; 18 species were common to the three stands. The species considered in our sampling procedure represented 81.2, 67.7, and 83.3% of the total stand basal area in Paracou, St-Elie DVD and St-Elie SLD, respectively. Tree height was measured in Paracou using a laser dendrometer (Ledha Geo, Jenoptik laser, Jena, Germany). DBH of each tree were recorded in the three stands.

Leaf sampling, elemental and isotopic analyses

Leaves were sampled in 1998 in the short dry season in Paracou and in the long dry season in St-Elie. Ten to fifteen fully expanded, sunlit leaves per selected tree were shot down using a rifle. Leaves were oven dried at 70 °C for 48 hours and finely ground. A sub-sample of 1 mg of leaf powdered material was combusted and analysed for C and N elemental concentration and for ^{13}C composition using an isotope ratio mass spectrometer (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, Germany) at the stable isotope facility of INRA Nancy. Carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) was calculated as:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \frac{R_{\text{sa}} - R_{\text{st}}}{R_{\text{st}}} 1000,$$

where R_{sa} and R_{st} are the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio in the sample and in the conventional Pee Dee Belemnite standard, respectively. Since only sunlit leaves were sampled, atmospheric CO_2 concentration (C_{a}) and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{a}}$) can be considered as constant (Buchmann et al. 1997) ($C_{\text{a}} = 358$ ppm; $\delta^{13}\text{C}_{\text{a}} = -7.85\text{‰}$; Buchmann et al. 1997). Therefore, leaf $\delta^{13}\text{C}$ is negatively and linearly related to the time-integrated ratio of intercellular to ambient CO_2 concentration (C_i/C_{a}) and positively related to the time-integrated leaf intrinsic water-use efficiency ($\text{WUE} = A/g_s$) (Farquhar

et al. 1982):

$$\delta^{13}\text{C} \approx \delta^{13}\text{C}_a - \left(a + (b - a) \frac{C_i}{C_a} \right) = \delta^{13}\text{C}_a - \left(a + (b - a) \left(1 - \frac{1.6 \text{ WUE}}{C_a} \right) \right),$$

Leaf water potential

Leaf water potential was measured using a pressure bomb (PMS Instruments Model 1000, Corvallis, Oregon, USA) (Scholander et al. 1965) in the two St-Elie stands in the 1998 long dry season and in the 1999 long wet season. Predawn (Ψ_{wp}) and midday (Ψ_{wm} , 11h00 to 13h30) leaf water potentials were measured on two fully expanded, sunlit leaves per tree that were shot down on one to three trees per species. All leaf water potential measurements were conducted on bright days. Species were selected based on previous studies (Guehl et al. 1998; Bonal and Guehl, unpublished data) in order to cover a wide range of leaf $\delta^{13}\text{C}$ values. All selected trees occupied a dominant position in the canopy. Leaf water potential measurements were performed on the same trees in the wet and the dry season on 27 species in St-Elie DVD and on 18 species in St-Elie SLD, eight species being common to the two stands.

Integration of $\delta^{13}\text{C}$ at canopy level

To estimate canopy carbon isotope discrimination (Δ_A) in the three stands, we were not able to assess the CO_2 assimilation weighted average leaf $\delta^{13}\text{C}$ of the different species in the canopy (Lloyd and Farquhar 1994). We assumed a proportional relationship between basal area and CO_2 assimilation of the different species and calculated a basal area weighted Δ_A as:

$$\Delta_A = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - \frac{\sum_{i=1}^n (\delta^{13}\text{C}_i \text{BA}_i)}{\sum_{i=1}^n \text{BA}_i}}{1000 + \frac{\sum_{i=1}^n (\delta^{13}\text{C}_i \text{BA}_i)}{\sum_{i=1}^n \text{BA}_i}} 1000,$$

where n is the number of species in the stand considered in this study, $\delta^{13}\text{C}_i$ is the average $\delta^{13}\text{C}$ value of species i in the stand, and BA_i is the basal area of species i in the stand. Assuming the assimilation of the understory trees to be negligible in the canopy assimilation we only considered trees with DBH > 20 cm for the Δ_A calculation.

Species characteristics

Species were grouped according to their light adaptation features assessed on the basis of growth dynamics observations made in Paracou on established trees either in the pristine cover or in response to microclimatic changes induced by thinning of various intensities (Favrichon 1994). Within one group, species are characterised by similar growth response patterns to light conditions in the sub-adult and adult stage. More precisely, this classification is based on the following characteristics of trees with DBH > 10 cm: (1) species mean DBH, (2) absolute radial growth rate in the different diameter classes both in control undisturbed plots and in thinned plots in Paracou, (3)

mortality, and (4) recruitment (i.e. accession rate to the 10 cm DBH class) in the control and thinned plots. According to these criteria, three groups were distinguished:

1. Species reaching the upper canopy, but able to establish and reproduce under shade, with low growth rates in all DBH classes. Favrichon (1994) interpreted these species as shade tolerant (T) species.
2. Species able to tolerate low light levels for seedling establishment but needing high light levels to reproduce once in the canopy. These species are characterised by high growth rates, displaying higher growth rates in the higher DBH classes. They were interpreted as hemitolerant (HT) species. Hemitolerance denotes here shade tolerance at the juvenile state and absence of tolerance in mature trees. Many species within this group are potentially emergent (i.e. with tree crowns above the canopy).
3. Species needing openings in the forest cover to establish and reproduce, with high growth rates and displaying higher growth rates in lower diameter classes. They were interpreted as heliophilic (H) species.

Species not studied by Favrichon (1994) were classified according to Bena (1960). It must be emphasised that only trees that had access to full sun were considered in this study. Short-lived heliophilic species as well as lower canopy and understory shade tolerant species were not included. Species were also grouped according to their pattern of leaf phenology (deciduous-leaved/evergreen-leaved) (Loubry 1994; Sabatier, unpublished data) or to their range of distribution in tropical South America (1, Guianas; 2, Guianas+North-Eastern Amazonia; 3, Guianas+Amazon; 4, Amazon to Panama; 5, Tropical South America) (Flora Neotropica) (Appendix 1).

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using SAS/STAT procedures (SAS Institute Inc., 1989). Analyses of variance were used to detect any effect of species, shade tolerance characteristics, area of distribution, or leaf phenology characteristics on $\delta^{13}\text{C}$. These analyses were followed by a Duncan test ($p < 0.05$) to compare the mean $\delta^{13}\text{C}$ values among the different groups. A regression was performed to detect any relationship between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and tree diameter, leaf nitrogen concentration or midday or predawn leaf water potential. In order to disentangle the intrinsic species effect from the diameter effect on $\delta^{13}\text{C}$, a covariance analysis was performed. Finally, a Pearson's correlation analysis among the stands on leaf $\delta^{13}\text{C}$ values corrected for unique nil diameter obtained from the covariance analysis was performed in order to compare the ranking of the 18 species which were common to the three stands, or the ranking of the 28 species which were common to the two stands in St-Elie. These corrected values were calculated only for the purpose of the covariance analysis.

Results

Interspecific differences in leaf $\delta^{13}\text{C}$ and relationships with tree diameter

In each stand, a high interspecific variability in species leaf $\delta^{13}\text{C}$ values was observed ($p < 0.001$) (Appendix 1, Fig. 1). Mean $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -33.2 to -27.6‰ in Paracou, from -34.8 to -28.2‰ in St-Elie DVD and from -33.4 to -27.5‰ in St-Elie SLD, with continuous values between the extremes (Fig. 1). Mean species diameter ranged from 12.4 to 54.0 cm in Paracou, from 14.2 to 97.0 cm in St-Elie DVD and from 10.7 to 105.0 cm in St-Elie SLD (data not shown).

In the three stands, leaf $\delta^{13}\text{C}$ values were positively related to tree diameter ($p < 0.001$), even

Table 1. Degrees of freedom (d_f), coefficient of correlation (R^2) and significance levels (p-value) from covariance analysis between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and tree diameter or species in canopy tree species growing in three natural stands in French Guiana. The two stands in St-Elie differ in soil drainage type: DVD, deep vertical drainage; SLD, superficial lateral drainage (Sabatier *et al.* 1997).

Stand	Source of variation	d_f	R^2	p-value
St-Elie DVD	Diameter	1	0.76	0.55
	Species	45		<0.001
St-Elie SLD	Diameter	1	0.78	0.27
	Species	53		<0.001
Paracou	Diameter	1	0.72	<0.001
	Species	63		<0.001

Table 2. Mean leaf $\delta^{13}\text{C}$ values (± 1 SE) of canopy tree species growing in three natural stands in French Guiana. The two stands in St-Elie differ in soil drainage type: DVD, deep vertical drainage; SLD, superficial lateral drainage. Species were grouped according to their tolerance to shade (Tolerant; Hemitolerant; Heliophilic), or to their range of distribution in South America (1, Guianas; 2, Guianas+North-eastern Amazon; 3, Guianas+Amazon; 4, Amazon to Panama; 5, Tropical South America), or to their pattern of leaf phenology (deciduous-leaved; evergreen-leaved). Additionally, mean tree DBH (± 1 SE) for each shade tolerance group in the three stands is represented. For each group and in each stand, an ANOVA was performed to test the group effect on $\delta^{13}\text{C}$ or DBH (p-value). For each group and in each stand, mean values not sharing common letters are significantly different (Duncan's Multiple Range test, $p < 0.05$).

	Paracou	St-Elie DVD	St-Elie SLD
<i>Leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$)</i>			
Shade Tolerance	p<0.001	p<0.001	p<0.001
Tolerant	-31.6 $\pm$ 0.1 ^c	-31.4 $\pm$ 0.2 ^c	-30.9 $\pm$ 0.2 ^b
Hemitolerant	-29.7 $\pm$ 0.2 ^a	-29.3 $\pm$ 0.2 ^a	-29.0 $\pm$ 0.2 ^a
Heliophilic	-30.6 $\pm$ 0.3 ^b	-30.7 $\pm$ 0.4 ^b	-30.3 $\pm$ 0.2 ^b
Area of distribution	p=0.12	p=0.12	p=0.49
1	-31.1 $\pm$ 0.2	-30.4 $\pm$ 0.3	-30.4 $\pm$ 0.4
2	-31.0 $\pm$ 0.2	-30.9 $\pm$ 0.2	-30.1 $\pm$ 0.3
3	-31.4 $\pm$ 0.4	-30.4 $\pm$ 0.4	-29.7 $\pm$ 0.6
4	-30.8 $\pm$ 0.4	-29.1 $\pm$ 0.7	-30.7 $\pm$ 0.4
5	-30.2 $\pm$ 0.3	-30.8 $\pm$ 0.5	-29.8 $\pm$ 0.2
Leaf phenology	p<0.001	p<0.001	p<0.001
Deciduous	-30.3 $\pm$ 0.2 ^a	-29.7 $\pm$ 0.2 ^a	-29.0 $\pm$ 0.2 ^a
Evergreen	-31.2 $\pm$ 0.1 ^b	-31.1 $\pm$ 0.2 ^b	-30.6 $\pm$ 0.2 ^b
<i>Tree diameter</i>			
Shade Tolerance	p<0.001	p<0.001	p<0.001
Tolerant	28.1 $\pm$ 1.2 ^b	33.4 $\pm$ 1.7 ^b	34.4 $\pm$ 1.8 ^b
Hemitolerant	36.9 $\pm$ 2.4 ^a	55.7 $\pm$ 4.5 ^a	50.3 $\pm$ 4.0 ^a
Heliophilic	31.6 $\pm$ 2.5 ^{ab}	40.5 $\pm$ 6.2 ^b	43.5 $\pm$ 4.6 ^{ab}

Table 3. Pearson correlation coefficients (R) and significance levels (p-value) from a correlation analysis performed on the leaf $\delta^{13}\text{C}$ values of 18 species common to three natural stands in French Guiana, and on 28 species common to the two St-Elie stands. The two stands in St-Elie differ in soil drainage type: DVD, deep vertical drainage; SLD, superficial lateral drainage. Correlation analysis was performed on estimated leaf $\delta^{13}\text{C}$ values corresponding to the Y-axis intercepts for the diameter effect in the covariance analysis presented in Table 1.

		St-Elie DVD	St-Elie SLD	Paracou
18 common species				
St-Elie DVD	R	1.00		
	p-value	0.00		
St-Elie SLD	R	0.63	1.00	
	p-value	<0.01	0.00	
Paracou	R	0.65	0.80	1.00
	p-value	<0.01	<0.01	0.00
28 common species				
St-Elie DVD	R	1.00		
	p-value	0.00		
St-Elie SLD	R	0.62	1.00	
	p-value	<0.01	0.00	

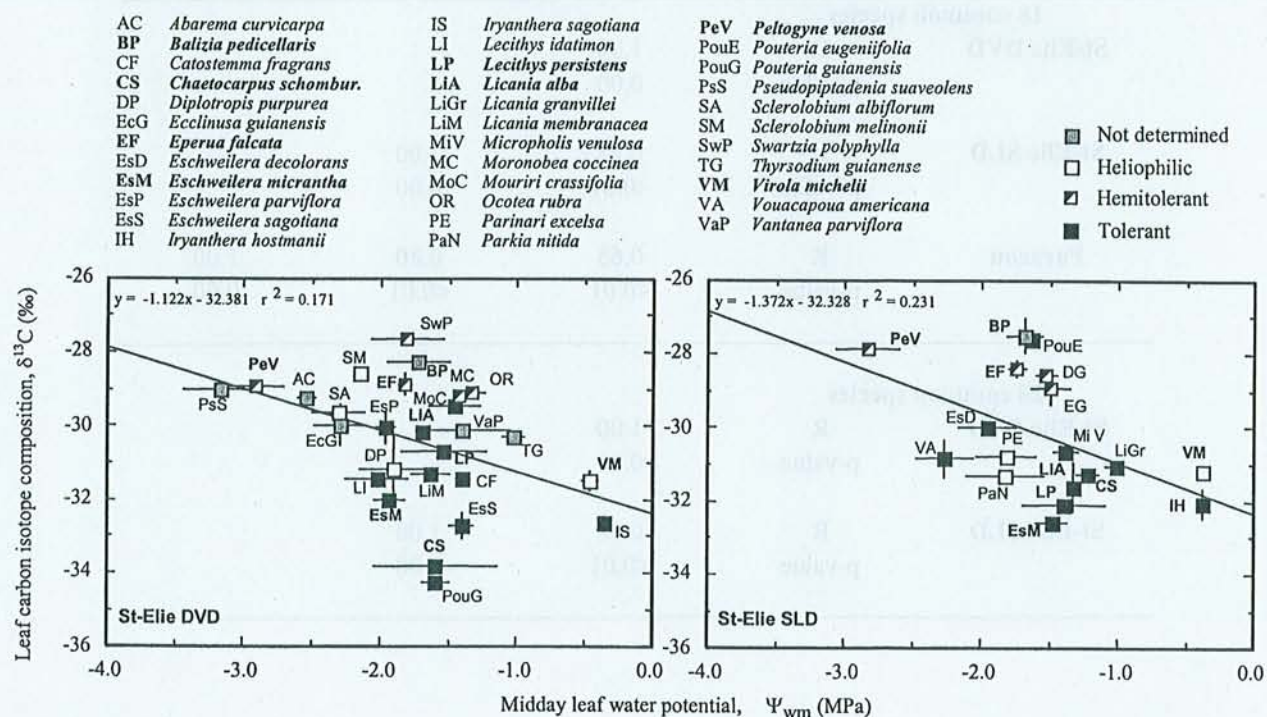


Fig. 2. Relationships between midday leaf water potential (Ψ_{wm}) and sunlit leaf ($\delta^{13}C$) for the average species values ($\pm SE$) in the two St-Elie stands in the wet and the dry seasons. All represented regression lines correspond to significant correlation ($p < 0.05$). The types of shade tolerance of the different species (Favrichon 1994) have been represented: T, tolerant; HT, hemitolerant; H, heliophilic. The eight species common to the two stands are indicated in bold characters.

though the R^2 values were quite low (0.20, 0.23, and 0.20 for Paracou, St-Elie DVD and St-Elie SLD, respectively). The covariance analysis performed to disentangle the intrinsic species effect from the diameter effect on $\delta^{13}\text{C}$ yielded distinct results among the stands (Table 1). In the two St-Elie stands, the variability of $\delta^{13}\text{C}$ was accounted for by the species effect only, whereas in Paracou, both factors affected $\delta^{13}\text{C}$ independently, even though the slope of the $\delta^{13}\text{C}$ vs. diameter was low (0.039‰ cm^{-1}). To account for this slight diameter effect in Paracou, estimated Y-axis intercepts were considered for comparing species. These calculated values were related to the measured ones by a close linear relationship ($\delta^{13}\text{C}_{\text{corrected}} = 0.82 \delta^{13}\text{C}_{\text{measured}} - 6.48$; $R^2 = 0.82$, $p < 0.001$), the variation span of the Y-axis intercepts (data not shown) being similar to that of the measured ones (i.e. 5.6‰). In Paracou (no measurements made in St-Elie) species $\delta^{13}\text{C}$ values were significantly correlated with tree height ($R^2 = 0.23$, $p < 0.001$).

The range of species leaf N concentration values was similar in the three stands (7 to 31 mg g^{-1}) (Appendix 1). Within legumes, there was no significant difference in leaf N concentration between N fixing species and non-fixing species. Mean species leaf $\delta^{13}\text{C}$ values were slightly related to leaf N concentration values in St-Elie DVD stand ($R^2 = 0.22$; $p = 0.03$), whereas no significant relationship was found between these variables in the two other stands (data not shown).

In the three stands, $\delta^{13}\text{C}$ values and tree diameter were significantly different among the three groups of shade tolerance (Table 2). Hemitolerant species displayed less negative leaf $\delta^{13}\text{C}$ values than heliophilic and shade-tolerant species in the three stands. Heliophilic species were characterised by less negative $\delta^{13}\text{C}$ values than shade-tolerant species in Paracou and St-Elie DVD stand, but not in St-Elie SLD stand. Mean tree diameter of tolerant species was similar to that of the heliophilic species and was smaller than the one of hemitolerant species (Table 2). The mean diameter differed between heliophilic and hemitolerant species in St-Elie DVD only. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ was more negative in evergreen-leaved than in deciduous-leaved species in the three stands (average difference = 1.3‰) (Table 2). There was no significant difference in $\delta^{13}\text{C}$ among the five different geographic groups of species distribution (Table 2). In the three stands, $\delta^{13}\text{C}$ values differed significantly among families ($p = 0.001$).

Ranking of species $\delta^{13}\text{C}$ among stands

Eighteen species were common to the three stands (Appendix 1, Fig. 1). The average species $\delta^{13}\text{C}$ values were significantly correlated among the three stands (Table 3), reflecting a consistent overall ranking of species. Furthermore, the species $\delta^{13}\text{C}$ values did not significantly differ among the three stands, except in *Carapa procera* (Appendix 1). Among the 9 species that were represented in two stands with at least two trees sampled by stand, only *Chrysophyllum sanguinolentum* displayed $\delta^{13}\text{C}$ values that differed significantly between stands (Appendix 1). There was no overall significant effect of the type of drainage on $\delta^{13}\text{C}$ for the 28 species that were common to the St-Elie DVD and St-Elie SLD stands (Table 3).

Relationships between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and leaf water potential

Within each stand, there was a close relationship between the midday leaf water potential (Ψ_{wm}) values observed in the different species in the wet and in the dry seasons ($R^2 = 0.62$ and 0.78 in St-Elie DVD and St-Elie SLD, respectively). There was no significant seasonal effect on Ψ_{wm} . Therefore, we pooled the data from the dry and wet seasons within each species (Fig 2). Average species Ψ_{wm} ranged from -0.4 to -3.2 MPa in St-Elie DVD and from -0.4 to -2.8 MPa in St-Elie SLD (Fig. 2). There was a close relationship between Ψ_{wm} values measured in the two stands (eight species only). Predawn leaf water potential values ranged from -0.2 to -0.7 MPa for both seasons (data not shown). Extremely high Ψ_{wm} values were found in the three species belonging to the Myristicaceae (Fig. 2, Appendix 1). Additional Ψ_{wm} measurements performed on other

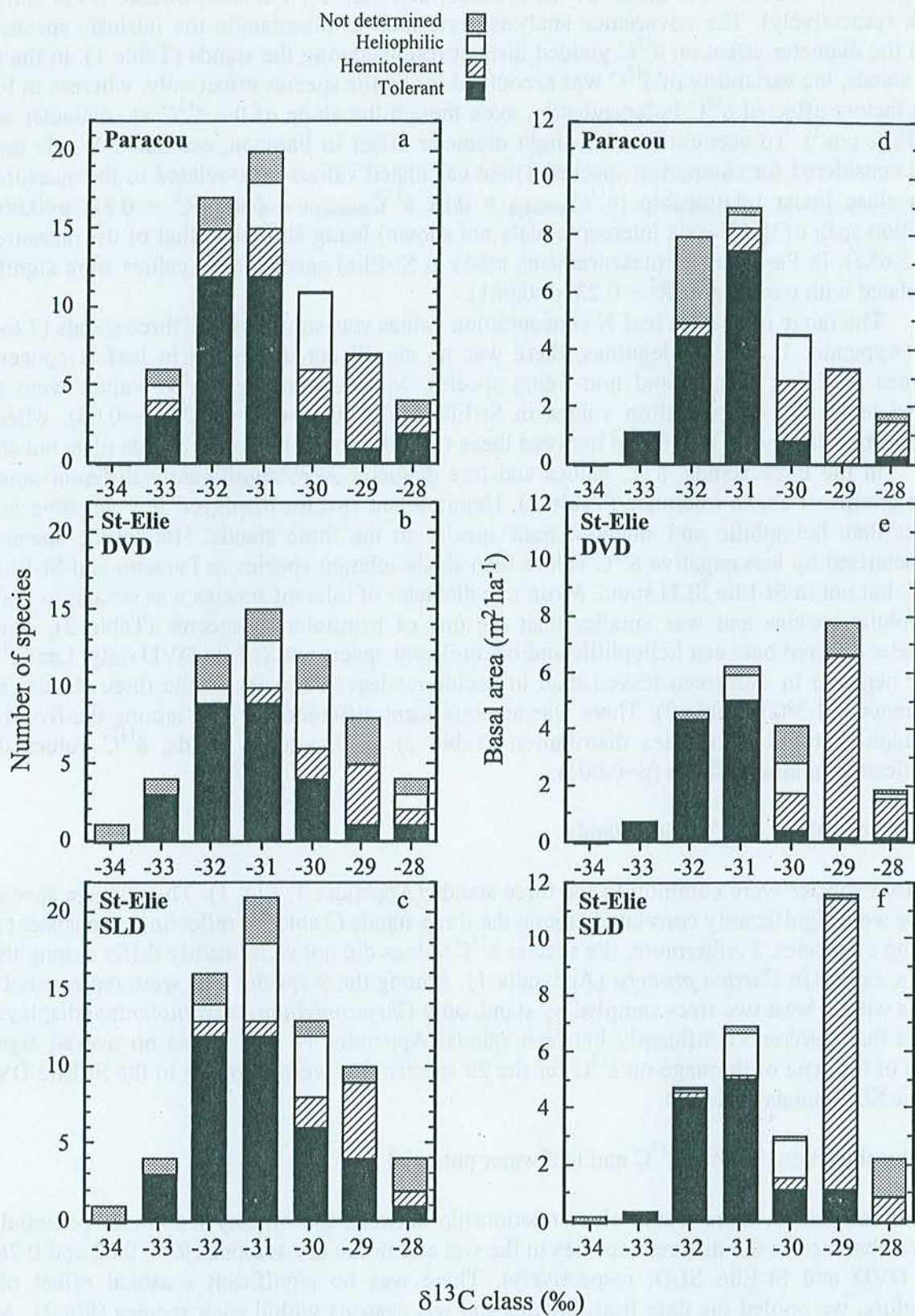


Fig. 3. Frequency distributions of the number of species (a-c), and the corresponding basal area values (d-f), by $\delta^{13}\text{C}$ classes. The shade tolerance types (tolerant, hemitolerant, heliophilic) of the different species have been distinguished according to Favrichon (1994).

Myristicaceae species occurring in French Guiana (*Viola sebifera*, *Viola surinamensis*, and *Osteophloeum platyspermum*) yielded values all higher than -0.4 MPa (data not shown).

In both stands, a negative relationship ($p=0.001$) was found between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and Ψ_{wm} , even though the data displayed an important scatter (Fig. 2) mainly due to the distinct position of the hemitolerant and tolerant species in the overall relationship. For those species common to the two stands, the position of the data in the $\delta^{13}\text{C}$ vs. Ψ_{wm} relationship was similar. Predawn water potential values (St-Elie DVD) were not related to $\delta^{13}\text{C}$ (data not shown).

$\delta^{13}\text{C}$ distribution and carbon isotope discrimination at canopy level (Δ_A)

The distributions of the frequency of species by $\delta^{13}\text{C}$ classes was roughly monomodal (modal $\delta^{13}\text{C} = -31.0\text{‰}$) (Fig. 3a-c). The distribution of total basal area (all sampled species pooled) by $\delta^{13}\text{C}$ classes in Paracou was also monomodal (modal $\delta^{13}\text{C} = -31.0\text{‰}$). In contrast, the distributions were bimodal in both St-Elie stands (Fig. 3d-f): a first mode corresponded to that of Paracou and a second mode was displayed at -29.0‰. This second mode, as well as the basal area corresponding to $\delta^{13}\text{C}$ values higher than -30.0‰ in Paracou, were composed mostly of hemitolerant species (Fig. 3d-f) which represent a high basal area with only a small number of species (Appendix 1, Fig. 3a-c). The first mode of the basal area distribution was almost entirely constituted by the numerous tolerant species. Heliophilic species represented only a small proportion of the total basal area, despite the large number of species.

The calculated Δ_A values were 23.6, 23.0, and 22.6 ‰ in Paracou, St-Elie DVD and St-Elie SLD, respectively.

Discussion

Interspecific variability in leaf $\delta^{13}\text{C}$

We found a high variability of sunlit leaf $\delta^{13}\text{C}$ among tropical rainforest canopy tree species. Mean species $\delta^{13}\text{C}$ values varied over a ca. 6‰ range within each stand and over a 7.3‰ range (-34.8 to -27.5‰) when pooling the three stands. This variability is higher than the range found in a previous study in French Guiana including only 18 species (4.5‰) (Guehl et al. 1998). Martinelli et al. (1998) assessed the interspecific variability of tree leaves $\delta^{13}\text{C}$ in an Amazonian rainforest in Rondônia (Brazil), considering both upper and lower canopy trees. They found an overall range of variability of 7.1‰ for the average species $\delta^{13}\text{C}$ values. Considering only upper canopy trees (total height > 25 m), this range was 5.5‰ (from -34.3 to -28.8‰), which is remarkably consistent with our results.

Even though we only sampled mature, sunlit leaves in order to minimise canopy effects (Buchmann et al. 1997; Martinelli et al. 1998), leaf $\delta^{13}\text{C}$ was related to tree diameter (Table 1). In the two St-Elie stands, this relationship was entirely accounted for by the species effect, whereas in Paracou a slight diameter effect was expressed, independently of the species effect (Table 1). This intrinsic diameter effect observed in Paracou, which was also associated with a tree height effect, might reflect a microclimatic effect on leaf gas exchange (C_i/C_a) and thus on leaf $\delta^{13}\text{C}$. Trees of the low diameter classes were more abundant in Paracou than in the two St-Elie stands. This led us to sample more trees in the 15 to 35 cm diameter classes in Paracou as compared to St-Elie (Table 2). These trees might be subject to more lateral shading from the surrounding taller trees in the morning and in the afternoon, even though they are fully sunlit at midday. Taking account of this diameter effect resulted in negligible effects on the ranking of the species for the $\delta^{13}\text{C}$ values in Paracou.

Despite differences in topography and soil conditions, and differences in background floristic composition among the three stands, species occurring in at least two stands displayed

remarkably stable $\delta^{13}\text{C}$ values (Table 3, Appendix 1). These results suggest a predominant genetic control of species $\delta^{13}\text{C}$ under the similar climatic conditions prevailing in the three stands. The absence of modulation of species $\delta^{13}\text{C}$ by the soil characteristics in St-Elie, together with the fact that stand species composition was affected (Sabatier et al. 1997), suggests that effects of extreme and rare climatic conditions (e.g. severe drought) - rather than average conditions - play a predominant role in community adjustments to soil conditions through differential species mortality and/or recruitment.

Functional grouping of species

Marked differences in species $\delta^{13}\text{C}$ values were found with respect to the different types of shade tolerance (Table 2). However the ranking of the $\delta^{13}\text{C}$ values for these different types was not consistent with the gradient of shade tolerance. Heliophilic species indeed exhibited more negative $\delta^{13}\text{C}$ values (i.e. lower intrinsic water-use efficiency) than hemitolerant species, which is in agreement with the 'gambler' (i.e. resource waster) ecological strategy proposed by Oldeman and van Dijk (1991), leading to the ability of heliophilic species to rapidly dominate neighbours. However, tolerant species displayed even more negative $\delta^{13}\text{C}$ values than heliophilic species, confirming our expectations and first results obtained on a reduced set of species in Paracou (Guehl et al. 1998). Clearly, there are two distinct groups among the late stage species (heliophilic ones excluded) based on the $\delta^{13}\text{C}$ values, in remarkable correspondence with Favrichon's hemitolerant and tolerant groups (Fig 3). Tolerant species are able to grow in understory conditions where light is the main limiting factor. It might be suggested that the extremely negative $\delta^{13}\text{C}$ found in this group is associated with high g_s (Bonafant et al. 2000), allowing to maximise carbon assimilation under low light (Givnish 1988). Low light saturated A values may also explain the low leaf $\delta^{13}\text{C}$. It is noteworthy that this trait was maintained for trees reaching the upper canopy. The hemitolerant group encompasses most emergent species - and is characterised on average by higher DBH values than the tolerant group (Table 2) - whereas emergent species are not included in the tolerant group (Favrichon 1994). High WUE in the former group may be considered as an adaptive trait to the high evaporative demand prevailing in the emerging tree crowns.

Evergreen-leaved species displayed more negative $\delta^{13}\text{C}$ values than deciduous-leaved ones. Sobrado and Ehleringer (1997) found similar results in a tropical dry forest. Because, in wet tropical conditions, the drought-deciduous type is only one among different deciduous patterns (Loubry 1994), differences in phenology can not yet be clearly interpreted from an ecological or ecophysiological point of view. The association found here between $\delta^{13}\text{C}$ and phenology patterns remains to elucidate. However, we found to some extent an association between shade tolerance types and phenology patterns: most hemitolerant species are deciduous (11 out of 17), whereas heliophilic or tolerant species are mainly evergreen (14 out of 18 and 37 out of 53, respectively). Our results clearly point to the absence of association between the gradients in $\delta^{13}\text{C}$ values and the area of distribution of the species. Namely, there was no peculiar $\delta^{13}\text{C}$ characteristic for those species extending towards the dry tropics.

Interestingly, differences among species in $\delta^{13}\text{C}$, and their shade tolerance type, were associated with their taxonomic situation, at least for the four main families represented in the study stands: Caesalpiniaceae (average $\delta^{13}\text{C} = -29.5\text{‰}$) mainly encompass hemitolerant species with least negative $\delta^{13}\text{C}$; Chrysobalanaceae (-31.8‰), Euphorbiaceae (-31.4‰), and Lecythidaceae (-31.2‰) mainly encompass shade-tolerant species with low $\delta^{13}\text{C}$. Heliophilic species are included in numerous families that are less represented and displayed mostly intermediate $\delta^{13}\text{C}$.

Ecophysiological interpretation of the interspecific variability in $\delta^{13}\text{C}$

According to the classical two-step model of carbon isotope discrimination during photosynthesis

(Farquhar et al. 1982), the range of about 6.0‰ we observed between species would correspond to a difference of $85 \mu\text{mol mol}^{-1}$ in average C_i and to A/g_s ranging from 28 to $82 \mu\text{mol mol}^{-1}$.

Leaf N concentrations varied over a fourfold range among species (Appendix 1), highest values being observed in legumes (Caesalpiniaceae, Fabaceae, and Mimosaceae) as already found by Roggy et al. (1999). However, neither the ability for symbiotic nitrogen fixation, nor leaf N concentration were clearly related to leaf $\delta^{13}\text{C}$, confirming previous studies made in Paracou (Guehl et al. 1998).

Midday leaf water potential differed markedly among the species with consistency over the two sites (Fig. 2) and the two seasons. One major result of this study consists in the negative relationships found between average species leaf $\delta^{13}\text{C}$ values and Ψ_{wm} (Fig. 2). These results confirm previous observations made on a reduced number of species growing in monospecific plantations near Paracou (Huc et al. 1994; Bonal et al. 2000). To our knowledge, such relationships have not been described in other wet tropical forests so far. Ehleringer et al. (1991) found a negative relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and Ψ_{wp} among desert species which they attributed to differences in the access to summer rains. In a tropical dry forest in Venezuela, Sobrado and Ehleringer (1997) found a negative relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and Ψ_{wm} which they attributed to differences in the depth of the rooting system. In our study, Ψ_{wp} values remained high ($> -0.7 \text{ MPa}$) in all species, even though soil water depletion occurred in the upper soil layer in the dry season (Guehl 1984; Bonal et al. 2000). This might explain the lack of relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and Ψ_{wp} . Since there was no pronounced difference in Ψ_{wm} between the dry and the wet season in either stand, the low Ψ_{wm} values found in some species, and the high differences in Ψ_{wm} among species, were not induced by differential species responses to soil drought. Furthermore, Ψ_{wm} values of species growing in St-Elie stands and in a nearby 15 years old plantation were similar, and in this plantation, the range of Ψ_{wm} values for 21 tropical rainforest canopy tree species was similar to that in the natural forest (-2.8 to -0.3 MPa) (Bonal et al. 2000; Bonal and Guehl, unpublished data). Therefore, the observed Ψ_{wm} values can be considered as reflecting intrinsic species characteristics.

A theoretical background to analyse interspecific differences in $\delta^{13}\text{C}$ and in Ψ_{wm} is provided by the study by Panek (1996). According to Panek's equations, the negative relationship we found between $\delta^{13}\text{C}$ and Ψ_{wm} can only be accounted for by a positive relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and A/K_L , where K_L denotes the whole tree leaf specific hydraulic conductance (i.e. the whole tree hydraulic conductance divided by the tree leaf area). Indeed, results available from ecophysiological studies performed on seven heliophilic or hemitolerant species in French Guiana differing in leaf $\delta^{13}\text{C}$ values clearly show that low $\delta^{13}\text{C}$ values are associated with high A and very high g_s and calculated K_L (Huc et al. 1994; Bonal et al. 2000). For a given range of Ψ_{wm} values, shade tolerant species clearly displayed lower $\delta^{13}\text{C}$ values than hemitolerant species (Fig.2). Whether this reflects lower A - or higher K_L - in the former group is still unclear.

Canopy carbon isotope discrimination (Δ_A)

The rainforest in French Guiana is characterised by important geographic gradients in floristic composition due to soil, climatic and historical factors (Lescure and Boulet 1985; Sabatier and Prévost 1990; Charles-Dominique et al. 1998). We analysed here the effects of such gradients on Δ_A under common climatic conditions by (1) comparing stands differing in the most represented families and (2) by comparing two stands with different soil water drainage types. Sabatier et al. (1997) have shown that forest communities are affected by the latter factor for the abundance of major species. Despite the large differences in floristic composition among the stands (see basal areas in appendix 1) and the high interspecific variability in $\delta^{13}\text{C}$, Δ_A values were similar in the three stands. This result is to be associated with the similar distribution of the different shade tolerance groups, which correspond to distinct $\delta^{13}\text{C}$ values, in the three stands. This shows that in these highly diverse communities, the substitutions among species occur in such a way as to maintain the

relative importance of the different $\delta^{13}\text{C}$ -contrasted groups and ultimately to maintain Δ_A almost stable. Whether the stability of Δ_A found here for three stands 30 km apart holds in the more contrasting climatic conditions and floristic gradients encountered at larger scale (Guiana, Amazonia, dry tropical forests) is a worthy question. Schulze et al. (1998) found a stability of community average carbon isotope discrimination in forests along rainfall gradient in northern Australia. The mechanisms underlying such adjustments and their ecological implications (niche differentiation for the capture of resources, response to perturbations?) remain unknown.

Our calculated Δ_A values (on average 23.1‰) were about 5.0‰ higher than the values estimated by Lloyd and Farquhar (1994) for tropical rainforests inferred from gas exchange data of a reduced number of species. Hemitolerant and tolerant species constitute the predominant groups in the studied stands (Fig 3). The high Δ_A found in our study can clearly be attributed to the importance of the tolerant group comprising species with extremely negative $\delta^{13}\text{C}$. Direct and careful estimations of Δ_A made in the different types of ecosystems at the surface of the globe will improve the relevance of bottom-up approaches of the global carbon cycle based on the integration of Δ_A values over the different vegetation types (Lloyd and Farquhar 1994). However, Δ_A refers only to the canopy component of the whole ecosystem carbon isotope discrimination and does not incorporate the contribution of plant and soil respiration. The model of ecosystem carbon isotope discrimination (Δ_e) proposed by Buchmann et al. (1997) includes all these components. Buchmann et al (1997) provided an estimate of 20.4‰ for Δ_e in the Paracou forest. The difference between the two approaches ($\Delta_A - \Delta_e = 2.7\text{‰}$) shows the necessity of further researches aimed at assessing the factors influencing both estimates, as discussed in details by Buchmann et al. (1997).

In conclusion, we found an extremely high interspecific variability in sunlit leaf $\delta^{13}\text{C}$ among canopy trees, the range of variations being similar to that found over broad climatic gradients (Schulze et al. 1998) or among distinct life forms within communities (Brooks et al. 1997), in other types of forests. Even though this variability seems to be at least partly driven by differences in hydraulic features among species, its precise ecophysiological basis, as well as its ecological implications (e.g. niche differentiation for water acquisition) largely remain to elucidate. We found an interesting association between species $\delta^{13}\text{C}$, a trait related to leaf gas exchange regulation, on the one hand, and features reflecting the plasticity of growth dynamics with respect to contrasting light conditions, on the other hand. To our knowledge, this association constitutes a first validation, for rainforests, of the concept of functional types of species (Grime 1977; Tilman 1988) stating a unique grouping of species with respect to various functional traits. We could provide here a clear confirmation of the existence of two distinct groups within the non-heliophilic late stage species (Favrichon 1994) as well as elements for the functional characterisation of these groups. An expression of the association between species $\delta^{13}\text{C}$ and the type of shade tolerance, at the integrated canopy level, consisted in the fact that, despite the differences in species composition, similar proportions of the different shade tolerance types among stands were accompanied by similar Δ_A values.

Acknowledgements We are grateful to "CIRAD-Forêts" in Kourou for authorisation to sample trees in Paracou. The wise contribution by Jean-Pierre Pascal (CNRS Lyon) on the discussion on light adaptation strategies of species is acknowledged. Pascal Imbert, Dumaine Duchant and Pascal Giraudeau were of great help in leaf sampling. The excellent technical collaboration of Claude Bréchet for isotopic measurements is acknowledged. Laurent Tellier (ONF) and Tété Barigah (INRA Kourou) were of great help in species determination in Paracou. D. Bonal was supported by a grant from INRA and GIS-Silvolab, French Guiana.

References

- Alexandre DH (1991) Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais: *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*. Ann Sci For 48:101-112
- Bariteau M, Geoffroy J (1989) Sylviculture et régénération naturelle en forêt guyanaise. Rev For Fr 41:309-323
- Bazzaz FA, Pickett STA (1980) Physiological ecology of a tropical succession: a comparative review. Ann Rev Ecol Syst 11:287-310
- Bena P (1960) Essences Forestières de Guyane. Ed. Imprimerie Nationale, Paris, France. 488p.
- Boggan J, Funk V, Kelloff C, Hoff M, Cremers G, Feuillet C (1997) Checklist of the plants of the Guianas: Guiana, Surinam, French Guiana. Georgetown, Guyana. 238p.
- Bonal D, Barigah TS, Granier A, Guehl JM (2000) Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. Plant Cell Environ, in press.
- Boulet R (1990) Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants ECEREX. Hypothèses sur leur dynamique. In: INRA-CTFT Paris (ed.) Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. pp 15-45
- Brooks JR, Flanagan LB, Buchmann N, Ehleringer JR (1997) Carbon isotope composition of boreal plants : functional grouping of life forms. Oecologia 110:301-311
- Buchmann N, Guehl JM, Barigah TS, Ehleringer JR (1997) Interseasonal comparison of CO_2 concentration, isotopic composition, and carbon dynamics in an Amazonian rainforest (French Guiana). Oecologia 110:110-120
- Chapin FS III, Bret-Harte MS, Hobbie SE, Zhong H (1996) Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. J Veget Sci 7:347-358
- Charles-Dominique P, Blanc P, Larpin D, Ledru MP, Riéra B, Sarthou C, Servant M, Tardy C (1998) Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. Acta Oecologia 19: 295-302
- Doley D, Unwin GL, Yates DJ (1988) Spatial and temporal distribution of photosynthesis and transpiration by single leaves in a rainforest tree, *Argyrodendron peralatum*. Aust J Plant Physiol 15:317-326
- Ehleringer JR, Phillips SL, Schuster WSF, Sandquist DR (1991) Differential utilisation of summer rains by desert plants. Oecologia 88:430-434
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Aust J Plant Physiol 9:121-137
- Favrichon V (1994) Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt Guyanaise. Rev Ecol 49:379-403
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. Aust J Plant Physiol 15:63-92
- Guehl JM (1984) Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise. Influence de la couverture pédologique. Ann Sci For 41:195-236
- Guehl JM, Domenach AM, Béreau M, Barigah TS, Casabianca H, Ferhi A, Garbaye J (1998) Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guiana. A dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). Oecologia 116:316-330
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am Nat 111:1169-1194
- Hogan KP, Smith AP, Samaniego M (1995) Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. Biotropica 27:324-333

- Huc R, Ferhi A, Guehl JM (1994) Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* 99:297-305
- Huc R, Guehl JM (1989) Environmental control of CO₂ assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guiana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua flacata* Aubl.). *Ann Sci For* 46s:443-447
- Koch GW, Amthor JS, Goulden ML (1994) Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroun: measurements from the Radeau des Cimes. *Tree Physiol* 14:347-360
- Lacroix G, Abbadie L (1998) linking biodiversity and ecosystem function: an introduction. *Acta Oecologica* 19:189-193
- Lescure JP, Boulet R (1985) Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17:155-164
- Lloyd J, Farquhar GD (1994) ¹³C discrimination during CO₂ assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* 99:201-215
- Loubry D (1994) Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N.). Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 394p.
- Martinelli LA, Almeida S, Brown IF, Moreira MZ, Victoria RL, Sternberg LSL, Ferreira CAC, Thomas WW (1998) Stable carbon isotope ratio of tree leaves, boles, and fine litter in a tropical forest in Rondônia, Brazil. *Oecologia* 114:170-179
- Medina E, Minchin P (1980) Stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values of leaves in Amazonian rainforests. *Oecologia* 45:377-378
- Medina E, Sternberg LSL, Cuevas E (1991) Vertical stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values in closed natural and plantation forests in the Luquillo mountains, Puerto Rico. *Oecologia* 87:369-372
- Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Jackson P, Cavelier J (1993) Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant Cell Environ* 16:429-436
- Oldeman RAA, Dijk van JV (1991) Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: Gomez-Pompa A, Whitmore TC, Hadley M (Eds) Rain forest regeneration and management. MAB UNESCO, Parthenon Publishing, pp 22-64
- Panek JA (1996) Correlation between stable carbon-isotope abundance and hydraulic conductivity in douglas-fir across a climate gradient in Oregon, USA. *Tree Physiol* 16:747-755
- Riéra B, Puig H, Lescure JP (1989) La dynamique de la forêt naturelle. *Bois For Trop* 219:69-78
- Ritchie GA, Hinckley TM (1975) The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv Ecol Res* 9:165-254
- Roberts J, Cabral OMR, Ferreira De Aguiar L (1990) Stomatal and boundary-layer conductance in an Amazonian Terra Firme rainforest. *J Appl Ecol* 27:336-357
- Roggy JC, Prévost MF, Gourbière F, Casabianca H, Garbaye J, Domenach AM (1999) Leaf natural ¹⁵N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rainforest of French Guiana. *Oecologia* 120:171-182
- Sabatier D, Grimaldi M, Prévost MF, Guillaume J, Godron M, Doso M, Curmi P (1997) The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rainforest. *Plant Ecol* 131:81-108
- Sabatier D, Prévost MF (1990) Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois For Trop* 219:31-55
- Sarrailh JM (1984) Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. Opération ECEREX : résumé des premiers résultats. *Bois For Trop* 206:13-32
- SAS Institute (1989) SAS/STAT user's guide. release 6.11 edn. SAS Institute, Cary
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339-346
- Schulze E-D, Williams RJ, Farquhar GD, Schulze W, Landgridge J, Miller JM, Walker BH (1998)

- Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in Northern Australia. *Aust J Plant Physiol* 25:413-425
- Sobrado MA, Ehleringer JR (1997) Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora* 192:121-124
- Sternberg L, Mulkey SS, Wright SJ (1989) Ecological interpretation of leaf carbon isotope ratios: influence of respired carbon dioxide. *Ecology* 70:1317-1324
- Tilman D (1988) Plant strategies and the dynamics and function of plant communities. Princeton University Press, Princeton
- Valentini R, Scarascia Mugnozza GE, Ehleringer JR (1992) Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Func Ecol* 6:627-631
- Van Der Merwe NJ, Medina E (1989) Photosynthesis and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in Amazonian rain forests. *Geo Cosmo Acta* 53:1091-1094

Appendix 1. Shade-tolerance characteristics (H, heliophilic; HT, hemi-tolerant; T, tolerant) according to Favrichon (1994), leaf phenology pattern (D, deciduous-leaved; E, evergreen-leaved) (Loubry 1994; Sabatier pers. comm.) and area of distribution in tropical South America (1, Guianas; 2, Guianas+North-eastern Amazon; 3, Guianas+Amazon; 4, Amazon to Panama; 5, Tropical South America) (Bena 1960; Favrichon 1994; 1992-1995; Flora Neotropica 1990-1994) of tree species growing in three stands (Paracou, St-Elie DVD, St-Elie SLD) in the tropical rainforest of French Guiana. The two stands in St-Elie differ in soil drainage type: DVD, deep vertical drainage; SLD, superficial lateral drainage (Sabatier et al. 1997). Species total basal area (m^2) is reported. For each sampled species and in each stand, leaf $\delta^{13}C$ values (‰) and nitrogen concentration ($mg\ g^{-1}$) are reported. Average species (SEM) values within sites were 0.50‰ for $\delta^{13}C$ and 1.5 $mg\ g^{-1}$ for N concentration. For each species, leaf $\delta^{13}C$ or nitrogen concentrations of species common to at least two stands were compared (ns, not significant; *, $p < 0.05$). The number of trees sampled per species and per stand ranged from 1 to 11.

FAMILY <i>Species</i>	Shade tolerance	Phenology	Area	Basal area (m ² ha ⁻¹)			δ ¹³ C (‰)				Leaf N concentration (mg g ⁻¹)			
				Paracou	St-Elie DVD	St-Elie SLD	Paracou	St-Elie DVD	St-Elie SLD	p	Paracou	St-Elie DVD	St-Elie SLD	p
ANACARDIACEAE														
<i>Thyrsodium guianense</i>	-	E	1	-	0.37	-	-	-30.2	-	-	-	12	-	-
ANNONACEAE														
<i>Xylopia</i> sp.	H	E	2	0.05	-	-	-32.5	-	-	-	14	-	-	-
APOCYNACEAE														
<i>Couma guianensis</i>	T	D	2	0.05	-	0.23	-	-	-28.9	-	-	-	15	-
ARALIACEAE														
<i>Schefflera decaphylla</i>	H	E	2	-	0.02	0.28	-	-	-30.2	-	-	-	8	-
BIGNONIACEAE														
<i>Jacaranda copaia</i>	H	E	5	0.08	0.10	0.11	-31.6	-	-	-	18	-	-	-
BOMBACACEAE														
<i>Catostemma fragrans</i>	T	D	2	0.06	0.04	-	-30.4	-31.4	-	ns	12	15	-	*
BORAGINACEAE														
<i>Cordia</i> sp.	-	-	1	0.03	-	0.02	-33.1	-	-	-	18	-	-	-
BURSERACEAE														
<i>Dacryodes nitens</i>	-	E	1	-	0.17	0.05	-	-	-31.7	-	-	-	11	-
<i>Protium</i> sp.	-	E	-	0.09	0.04	0.01	-31.7	-	-	-	11	-	-	-
<i>Protium subserratum</i>	T	E	2	-	0.21	-	-	-31.1	-	-	-	13	-	-
<i>Tetragastris panamensis</i>	T	E	4	-	0.18	0.03	-	-28.7	-	-	-	10	-	-
CAESALPINIACEAE														
<i>Bocoa prouacensis</i>	T	E	1	0.33	0.22	0.11	-31.8	-29.7	-30.7	ns	25	20	22	ns
<i>Dicorynia guianensis</i>	HT	D	2	0.94	0.60	1.16	-29.0	-28.6	-28.0	ns	20	18	21	ns
<i>Eperua falcata</i>	HT	D	2	0.66	1.50	5.42	-28.5	-28.6	-28.3	ns	16	20	18	*
<i>Eperua grandiflora</i>	HT	E	1	1.33	1.46	2.58	-28.9	-29.5	-28.9	ns	12	12	15	ns
<i>Peltogyne venosa</i>	HT	D	3	-	2.90	0.37	-	-29.7	-27.9	ns	-	16	17	ns
<i>Recordoxylon speciosum</i>	HT	D	1	1.23	-	-	-28.0	-	-	-	20	-	-	-
<i>Sclerolobium albiflorum</i> ^F	H	E	1	-	0.55	-	-	-30.0	-	-	-	29	-	-
<i>Sclerolobium melinonii</i> ^F	H	E	-	0.33	0.44	0.21	-30.0	-28.6	-30.1	ns	25	23	31	ns
<i>Swartzia polyphylla</i> ^F	HT	D	4	0.04	1.39	-	-29.2	-28.4	-	-	27	22	-	-
<i>Vouacapoua americana</i>	T	D	2	1.66	0.33	0.80	-32.4	-30.7	-31.1	ns	21	21	23	ns
CARYOCARACEAE														
<i>Caryocar glabrum</i>	HT	D	5	0.52	-	0.12	-29.4	-	-29.4	ns	11	-	20	ns
CELASTRACEAE														
<i>Goupia glabra</i>	H	E	4	0.50	-	0.62	-29.9	-	-30.0	ns	17	-	14	ns
CHRYSOBALANACEAE														
<i>Couepia caryophylloides</i>	T	E	-	-	0.20	0.05	-	-30.7	-29.6	-	-	17	15	-
<i>Couepia guianensis</i>	HT	E	-	-	-	0.17	-	-	-31.7	-	-	-	13	-
<i>Licania alba</i>	T	E	1	0.40	0.79	1.24	-32.1	-31.6	-31.5	ns	12(1)	7(2)	11	ns
<i>Licania glabriflora</i>	T	-	4	-	-	0.09	-	-	-32.1	-	-	-	14	-

FAMILY <i>Species</i>	Shade tolerance	Phenology	Area	Basal area (m ² ha ⁻¹)			δ ¹³ C (‰)				Leaf N concentration (mg g ⁻¹)			
				Para- cou	St- Elie DVD	St- Elie SLD	Para- cou	St-Elie DVD	St-Elie SLD	p	Para- cou	St- Elie DVD	St- Elie SLD	p
CHRYSOBALANACEAE														
<i>Licania granvillei</i>	T	E	4	-	-	0.14	-	-	-31.0	-	-	-	6	-
<i>Licania membranacea</i>	T	E	3	0.38	0.30	0.01	-32.0	-32.0	-33.4	ns	11	17	13	*
<i>Licania ovalifolia</i>	T	E	1	0.16	-	0.01	-31.8	-	-	-	11	-	-	-
<i>Licania sp. 1</i>	T	-	2	0.25	-	-	-30.6	-	-	-	12	-	-	-
<i>Licania sp. 2</i>	T	-	2	0.42	-	-	-32.5	-	-	-	12	-	-	-
<i>Parinari excelsa</i>	H	E	3	-	-	0.57	-	-	-30.8	-	-	-	12	-
<i>Parinari montana</i>	H	E	5	0.23	-	-	-29.8	-	-	-	15	-	-	-
<i>Parinari sp.</i>	H	E	5	0.25	-	-	-31.5	-	-	-	14	-	-	-
<i>Undetermined</i>	-	-	-	3.31	-	-	-31.8	-	-	-	12	-	-	-
CLUSIACEAE														
<i>Moronobea coccinea</i>	HT	D	1	0.29	0.84	-	-30.8	-30.3	-	ns	12	14	-	ns
<i>Platonia insignis</i>	HT	D	2	-	-	0.87	-	-	-28.0	-	-	-	10	-
<i>Symphonia sp.</i>	HT	E	5	0.96	0.47	0.28	-30.1	-30.2	-30.4	ns	14	15	15	ns
<i>Tovomita sp.</i>	T	E	-	0.52	0.04	0.01	-32.5	-	-	-	16	-	-	-
ELAEOCARPACEAE														
<i>Sloanea sp.</i>	T	D	-	0.05	0.18	0.01	-27.9	-	-	-	28	-	-	-
EUPHORBIACEAE														
<i>Amanoa congesta</i>	-	E	2	-	-	0.49	-	-	-28.4	-	-	-	11	-
<i>Chaetocarpus schomburg.</i>	T	E	1	0.73	0.02	0.27	-31.3	-33.8	-31.9	ns	10	11	9	*
<i>Drypetes variabilis</i>	T	E	2	0.12	-	0.02	-31.0	-	-	-	26	-	-	-
<i>Glycydendron amazoni.</i>	-	D	2	-	0.05	0.03	-	-30.8	-	-	-	21	-	-
<i>Hevea guianensis</i>	T	D	2	-	-	0.03	-	-	-29.2	-	-	-	23	-
FABACEAE														
<i>Andira coriacea</i> ^F	HT	D	1	0.03	-	-	-30.8	-	-	-	18	-	-	-
<i>Diploptropis purpurea</i> ^F	H	E	2	0.15	0.03	-	-30.7	-31.2	-	ns	19	20	-	ns
FLACOURTIACEAE														
<i>Laetia procera</i>	H	E	4	-	-	0.27	-	-	-31.3	-	-	-	19	-
HUGONIACEAE														
<i>Hebepetalum humiriifoli.</i>	T	E	2	0.03	0.15	0.02	-31.8	-	-	-	17	-	-	-
HUMIRIACEAE														
<i>Humiriastrum subcrenat.</i>	-	E	-	-	0.03	0.20	-	-34.8	-32.7	-	-	9	10	-
<i>Vantanea parviflora</i>	-	E	-	-	0.23	0.10	-	-30.1	-31.3	-	-	10	9	-
ICACINACEAE														
<i>Dendrobania boliviana</i>	T	E	-	0.08	0.04	0.07	-31.1	-31.5	-31.3	-	16	13	15	-
<i>Poraqueiba guianensis</i>	-	E	-	-	0.08	-	-	-32.9	-	-	-	11	-	-
LAURACEAE														
<i>Ocotea rubra</i>	HT	E	2	0.22	0.01	-	-31.9	-29.1	-	ns	14	18	-	ns
LECYTHIDACEAE														
<i>Couratari guianensis</i>	T	D	4	0.13	-	-	-30.9	-	-	-	19	-	-	-
<i>Eschweilera coriacea</i>	T	E	4	-	-	0.04	-	-	-31.1	-	-	-	20	-
<i>Eschweilera decolorans</i>	T	E	3	-	0.06	0.37	-	-31.1	-29.8	ns	-	21	22	ns
<i>Eschweilera micrantha</i>	T	E	2	-	2.34	1.02	-	-31.8	-31.3	ns	-	22	17	*
<i>Eschweilera parviflora</i>	T	E	1	-	1.78	0.02	-	-30.7	-33.2	ns	-	20	18	ns
<i>Eschweilera sagotiana</i>	T	E	2	-	0.10	0.87	-	-32.2	-31.3	-	-	15	15	-
<i>Eschweilera sp.</i>	T	E	-	2.17	-	-	-31.0	-	-	-	17	-	-	-
<i>Gustavia hexapetala</i>	T	E	3	0.25	0.02	0.01	-32.0	-	-	-	21	-	-	-
<i>Lecythis chartacea</i>	T	-	2	0.47	-	-	-30.8	-	-	-	23	-	-	-
<i>Lecythis zabucajo</i>	T	D	2	0.23	-	-	-27.7	-	-	-	15	-	-	-
<i>Lecythis idatimon</i>	T	D	2	1.77	1.87	1.97	-31.5	-31.4	-32.0	ns	18	15	13	ns
<i>Lecythis persistens</i>	T	E	2	-	0.25	1.19	-	-30.7	-32.1	-	-	17	14	-
MELASTOMATACEAE														
<i>Mouriri crassifolia</i>	T	E	2	0.65	0.16	0.25	-30.9	-29.4	-30.9	ns	13	10	4	ns
MELIACEAE														
<i>Carapa procera</i>	H	E	5	0.47	0.07	0.22	-29.2	-31.1	-29.3	*	14	15	14	ns
<i>Trichilia sp.</i>	-	E	-	0.12	-	-	-	-30.8	-	-	-	17	-	-

FAMILY	Shade	Phe-	Area	Basal area (m ² ha ⁻¹)			δ ¹³ C (‰)				Leaf N concentration (mg g ⁻¹)			
				Para-	St-	St-	Para-	St-Elie	St-Elie	p	Para-	St-	St-	p
Species	tolerance	nology		cou	Elie DVD	Elie SLD	cou	DVD	SLD		cou	Elie DVD	Elie SLD	
MIMOSACEAE														
<i>Abarema curvicaarpa</i>	-	D	-	-	0.34	-	-	-29.2	-	-	-	24	-	-
<i>Abarema jupunba</i> ^F	-	D	5	0.23	0.06	0.13	-29.4	-29.4	-29.1	-	18	20	19	-
<i>Balizia pedicellaris</i> ^F	-	D	-	0.28	0.11	0.86	-29.5	-28.3	-27.5	ns	23	24	18	ns
<i>Inga alba</i> ^F	H	D	3	0.13	-	-	-32.4	-	-	-	21	-	-	-
<i>Inga paraensis</i> ^F	H	-	-	-	0.18	-	-	-28.3	-	-	-	29	-	-
<i>Inga thibaudiana</i> ^F	H	S	3	0.08	-	-	-29.7	-	-	-	23	-	-	-
<i>Parkia nitida</i>	H	D	4	0.12	0.01	0.28	-31.5	-	-31.3	-	18	-	20	-
<i>Pseudopiptadenia suaveol.</i>	-	D	-	-	0.77	-	-	-29.0	-	-	-	30	-	-
MORACEAE														
<i>Brosimum acutifolium</i>	T	D	2	0.19	-	-	-31.6	-	-	-	18	-	-	-
<i>Brosimum guianense</i>	T	E	5	-	0.13	0.01	-	-29.6	-	-	-	11	-	-
<i>Brosimum rubescens</i>	T	E	5	0.12	-	0.05	-31.1	-	-	-	12	-	-	-
<i>Helicostylis pedunculata</i>	T	E	-	0.07	0.05	-	-30.3	-	-	-	14	-	-	-
MYRISTICACEAE														
<i>Iryanthera hostmanii</i>	T	E	2	0.09	-	0.03	-32.4	-	-32.0	ns	20	-	15	*
<i>Iryanthera sagotiana</i>	T	E	2	0.39	0.37	0.30	-33.2	-32.6	-32.2	ns	16	12	14	ns
<i>Virola michelii</i>	H	E	2	-	0.83	0.36	-	-31.7	-31.2	ns	-	20	12	ns
OLACACEAE														
<i>Minquartia guianensis</i>	-	E	5	0.75	-	0.08	-32.4	-	-29.2	-	18	-	22	-
RUBIACEAE														
<i>Posoqueria latifolia</i>	T	E	-	0.05	0.25	0.04	-32.7	-32.7	-28.9	ns	12	12	12	ns
SAPOTACEAE														
<i>Chrysophyllum prieurii</i>	T	D	5	0.16	-	0.15	-29.7	-	-30.0	ns	19	-	19	ns
<i>Chrysophyllum sanguino.</i>	T	E	3	0.57	-	0.38	-30.3	-	-29.4	*	12	-	11	ns
<i>Ecclinusa guianensis</i>	-	-	3	-	0.96	0.13	-	-29.9	-	-	-	14	-	-
<i>Micropholis guianensis</i> ¹	T	E	4	0.08	-	0.26	-31.4	-	-29.4	ns	14	-	16	ns
<i>Micropholis guianensis</i> ²	T	E	4	-	-	0.52	-	-	-32.4	-	-	-	15	-
<i>Micropholis obscura</i>	T	E	4	0.58	0.48	-	-30.8	-31.0	-	ns	13	13	-	ns
<i>Micropholis venulosa</i>	T	E	5	-	-	0.43	-	-	-30.6	-	-	-	14	-
<i>Pouteria eugeniifolia</i>	T	E	3	-	-	0.86	-	-	-28.8	-	-	-	8	-
<i>Pouteria grandis</i>	T	E	1	-	-	0.18	-	-	-30.4	-	-	-	13	-
<i>Pouteria guianensis</i>	T	E	5	-	0.26	-	-	-32.8	-	-	-	15	-	-
<i>Pouteria melanopoda</i>	HT	E	1	-	-	0.08	-	-	-29.1	-	-	-	21	-
<i>Pradosia cochlearia</i>	T	D	2	1.03	-	-	-30.6	-	-	-	14	-	-	-
SIMAROUBACEAE														
<i>Simaba cedron</i>	T	E	-	0.14	-	-	-31.6	-	-	-	21	-	-	-
STERCULIACEAE														
<i>Sterculia sp.</i>	H	-	2	0.21	-	0.04	-30.8	-	-	-	15	-	-	-
TILIACEAE														
<i>Lueheopsis rugosa</i>	HT	D	1	0.03	-	-	-32.7	-	-	-	15	-	-	-
VOCHYSIACEAE														
<i>Ruizterania albiflora</i>	HT	D	2	0.11	-	0.80	-28.9	-	-28.2	-	14	-	14	-

¹, subsp. *duckeanii*; ², subsp. *guianensis*

^F, symbiotic nitrogen fixation (Guehl *et al.* 1998; Roggy *et al.* 1999)

Annexe II

Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana

Drought sensitivity in rainforest trees

D. BONAL ¹, BARIGAH T.S. ¹, GRANIER A. ², GUEHL J.M. ²

1999

Plant, Cell and Environment #99142

¹ SILVOLAB Guyane, Ecophysiologie Forestière, INRA Kourou, BP 709, 97387 Kourou Cedex, Guyane Française.

² Unité d'Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, F-54280 Champenoux, France.

ABSTRACT

We assessed the daily time-courses of CO_2 assimilation rate (A), leaf transpiration rate (E), stomatal conductance for water vapour (g_s), leaf water potential (Ψ_w) and tree transpiration in a wet and a dry season for three late stage canopy rainforest tree species in French Guiana differing in leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$). The lower sunlit leaf $\delta^{13}\text{C}$ values found in *Virola surinamensis* (-29.9‰) and in *Diplotropis purpurea* (-30.9‰), two light-demanding species, as compared to *Eperua falcata* (-28.6‰), a shade semi-tolerant species, were clearly associated with higher maximum g_s values of sunlit leaves in the two former species. These two species were also characterised by a high sensitivity of g_s , sap flow density (J_u) and canopy conductance (g_c) to seasonal soil drought, allowing maintenance of high midday Ψ_w values in the dry season. The data for *Diplotropis* provided an original picture of increasing midday Ψ_w with increasing soil drought. In *Virola*, stomata were extremely sensitive to seasonal soil drought, leading to a dramatic decrease in leaf and tree transpiration in the dry season, while midday Ψ_w remained close to -0.3 MPa. The mechanisms underlying such an extremely high sensitivity of stomata to soil drought remain unknown. In *Eperua*, g_s of sunlit leaves was non-responsive to seasonal drought, whereas J_u and g_c were lower in the dry season. This suggests a higher stomatal sensitivity to seasonal drought in shaded leaves than in sunlit ones in this species.

Key-words : tropical rainforest; late stage canopy tree; carbon isotope composition; seasonal drought; leaf gas exchange; leaf water potential; sap flow

SYMBOLS ET ABBREVIATIONS: $\delta^{13}\text{C}$, carbon isotope composition (‰); $\delta^{13}\text{C}_a$, atmospheric CO_2 carbon isotope composition (‰); v , leaf-to-air vapour pressure difference (hPa); θ , soil volumetric water content ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$); Ψ_w , leaf water potential (MPa); Ψ_{wm} , midday leaf water potential (MPa); Ψ_{wp} , predawn leaf water potential (MPa); A , net CO_2 assimilation rate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A/g_s , leaf intrinsic water-use efficiency ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); C_E , leaf area specific hydraulic conductance ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)

¹); C_{ju} , sapwood area specific hydraulic conductance ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$); C_i , intercellular CO_2 concentration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); D , air vapour pressure deficit (hPa); E , leaf transpiration rate ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); g_c , canopy conductance for water vapour ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); g_s , stomatal conductance for water vapour ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); IHC, index of sapwood specific hydraulic conductivity (μm^2); I_p , photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); J_u , sap flow density ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$); R_{sa} , $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ molar ratio in the sample; R_{st} , $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ molar ratio in the Pee Dee Belemnite standard; RWC, leaf relative water content (%); SWC, soil water content (%); T , total stand transpiration ($\text{mm h}^{-1} \approx \text{kg m}^{-2} \text{h}^{-1}$); W_{ld} , dry weight of the leaf (g); W_{lf} , fresh weight of the leaf (g); W_{ls} , water saturated weight of the leaf (g); W_{sd} , dry weight of the soil (g); W_{sf} , fresh weight of the soil (g).

INTRODUCTION

Although wet tropical regions are characterised by high annual rainfall, tropical humid forests can experience seasonal soil drought (Guehl 1984; Wright 1992). Differences among rainforest tree species in the gas exchange responses to seasonal drought have been observed. Some species exhibited a decline in net CO_2 assimilation rate (A) and stomatal conductance for water vapour (g_s) (Huc & Guehl 1989; Meinzer *et al.* 1993; Huc, Ferhi & Guehl 1994; Hogan, Smith & Samaniego 1995), whereas others showed little change in gas exchange characteristics (Huc & Guehl 1989; Huc *et al.* 1994; Hogan *et al.* 1995). In addition, differences in diurnal variations in leaf gas exchange have been recognised among rainforest tree species. A marked midday decrease in g_s and A was observed for fully sunlit leaves in many species, which was suggested to be due to the negative effect of increasing leaf-to-air vapour pressure difference (v) on g_s (Sun & Ehleringer 1986; Roberts, Cabral & Ferreira 1990; Granier, Huc & Colin 1992; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Koch, Amthor & Goulden 1994; Franks, Cowan & Farquhar 1997). However, other species displayed only a reduced midday stomatal closure and A remained constant over the day, at least as long as light conditions were saturating (Huc & Guehl 1989; Huc *et al.* 1994).

Pioneer species are often characterised by higher g_s , A and leaf transpiration rate (E) values than late stage species (Bazzaz & Pickett 1980; Doley, Unwin & Yates 1988; Huc & Guehl 1989; Alexandre 1991; Huc *et al.* 1994). Furthermore, Huc *et al.* (1994) underlined the higher stomatal sensitivity to seasonal drought, as well as to midday v , of pioneer species as compared to late stage species. Differences in stomatal responses between pioneer and late stage species were suggested to be related to their hydraulic features. Pioneer species have been shown to be more vulnerable to xylem embolism (i.e. characterised by less negative threshold leaf water potential (Ψ_w) values inducing embolism) than late stage species (Tyree & Sperry 1988; Tyree *et al.* 1991). Indeed, midday leaf water potential (Ψ_{wm}) values were less negative in the pioneers as compared to the late stage species (Huc *et al.* 1994).

Leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) was another trait differing between the two groups of species (Huc *et al.* 1994). Leaf $\delta^{13}\text{C}$ was lower in the pioneer than in the late stage species, which expressed lower values of time-integrated intrinsic water-use efficiency defined as the ratio A/g_s (Farquhar, O'Leary & Berry 1982). More recently, however, in a further survey of the sunlit leaf $\delta^{13}\text{C}$ values in a set of 20 common canopy species in French Guiana with distinct ecological characteristics, contrasting results were found (Guehl *et al.* 1998). Some very abundant canopy late stage species presented lower $\delta^{13}\text{C}$ values than pioneer species. The extremely low $\delta^{13}\text{C}$ values found in these late stage species could not be clearly related to specific functional and ecological traits, since this group encompassed both light-demanding and shade-tolerant species.

In this study we assessed the ecophysiological characteristics of three late stage canopy tree species which were previously found to exhibit contrasting leaf $\delta^{13}\text{C}$ values (Guehl *et al.* 1998; Bonal & Guehl unpublished data): *Eperua falcata* Aub., Caesalpiniaceae ($\delta^{13}\text{C} = -26.8\text{‰}$); *Virola surinamensis* Warb., Myristicaceae ($\delta^{13}\text{C} = -30.1\text{‰}$); *Diplotropis purpurea* (Rich.) Amsh.,

Caesalpinaceae ($\delta^{13}\text{C} = -30.7\text{‰}$). Direct measurements of gas exchange and sap flow, as well as indirect estimations of A/g_s through leaf $\delta^{13}\text{C}$ values, were conducted over two time periods with contrasting soil moisture levels (wet season and dry season) to address the following questions :

- Do differences in leaf $\delta^{13}\text{C}$ among late stage tropical rainforest canopy tree species reflect differences in A , in g_s , or in both?
- Are differences in leaf $\delta^{13}\text{C}$ among species associated with differing stomatal sensitivities to seasonal soil drought or to daily atmospheric drought? Is it possible, on the basis of gas exchange and water status measurements, to infer some information on the mechanisms of stomatal regulation of canopy tropical rainforest trees facing soil and atmospheric drought? That is, do the stomatal regulation mechanisms that have been elucidated mainly on temperate (Schulze 1986; Zhang & Davies 1990; Tardieu & Davies 1993) or dry tropical species (Franks *et al.* 1997) also apply to tropical rainforest tree species?
- What are the implications of such differences for tree transpiration?

MATERIALS AND METHODS

Study site and tree characteristics

This study was performed in Paracou experimental plantations of "CIRAD-forêt", French Guiana ($52^{\circ}56'\text{W}$, $5^{\circ}16'\text{N}$). The climate in French Guiana is characterised by a long dry season from mid-August to the end of November and a short dry-season in February-March (Fig. 1). The remaining months experience heavy rains with maximum rainfall in April and May. Mean annual rainfall is 2896 mm at Paracou (1986-1998) and the daily mean temperature of 25.8°C is almost constant over the year. Measurements in this study were recorded over a period of one year (August 1997 to August 1998), during which a long and severe dry season was observed. All dry season measurements were conducted in the middle of the dry season (September-October 1997) and wet season measurements were recorded at the end of the wet season (July 1998).

The three studied species are evergreen and well-distributed in Northern Brazil, Guyana, Surinam and French Guiana (Bena 1960). They do not differ only in leaf $\delta^{13}\text{C}$ values, but also in their ecological characteristics. *Eperua falcata* Aub., Caesalpinaceae, is a semi-tolerant species, i.e. tolerates low light levels for seedling establishment, but needs high light levels to reproduce once in the canopy (Favrichon 1994). This species occurs in various soil conditions, but is more common on thinned out and moist soils (Barthes 1991; Sabatier *et al.* 1997). *Virola surinamensis* Warb., Myristicaceae, is a light-demanding species, i.e. needs openings in the forest to establish and reproduce, and is usually associated with very moist soils in bottom flats (Bena 1960). *Diploptropis purpurea* (Rich.) Amsh., Caesalpinaceae, is also a light-demanding species which is common on well-drained soils (Bena 1960).

Seedlings belonging to different native species were planted in 1983 in monospecific plots in Paracou. Each plot was represented initially by 49 trees with a 3x3 m spacing, except for the *Diploptropis* plot where only 28 trees were planted. The soil in the plantation is an oxisol on Precambrian bedrock with micro-aggregated structure. Two 20 meter high scaffolding towers were installed in the plots to facilitate access to canopy leaves. This allowed us to conduct leaf gas exchange and leaf water potential measurements in two different plots simultaneously.

Leaf characteristics

Fully expanded sunlit leaves of three or four trees per species were collected in September 1997. The leaf area of three leaves per tree was measured using a LiCor 3000 planimeter (LiCor inc., Nebraska, USA) and their leaf thickness between two secondary veins using a micrometer. Afterwards, leaves were oven dried for 48 hours at 70°C . Their dry weight was determined for leaf

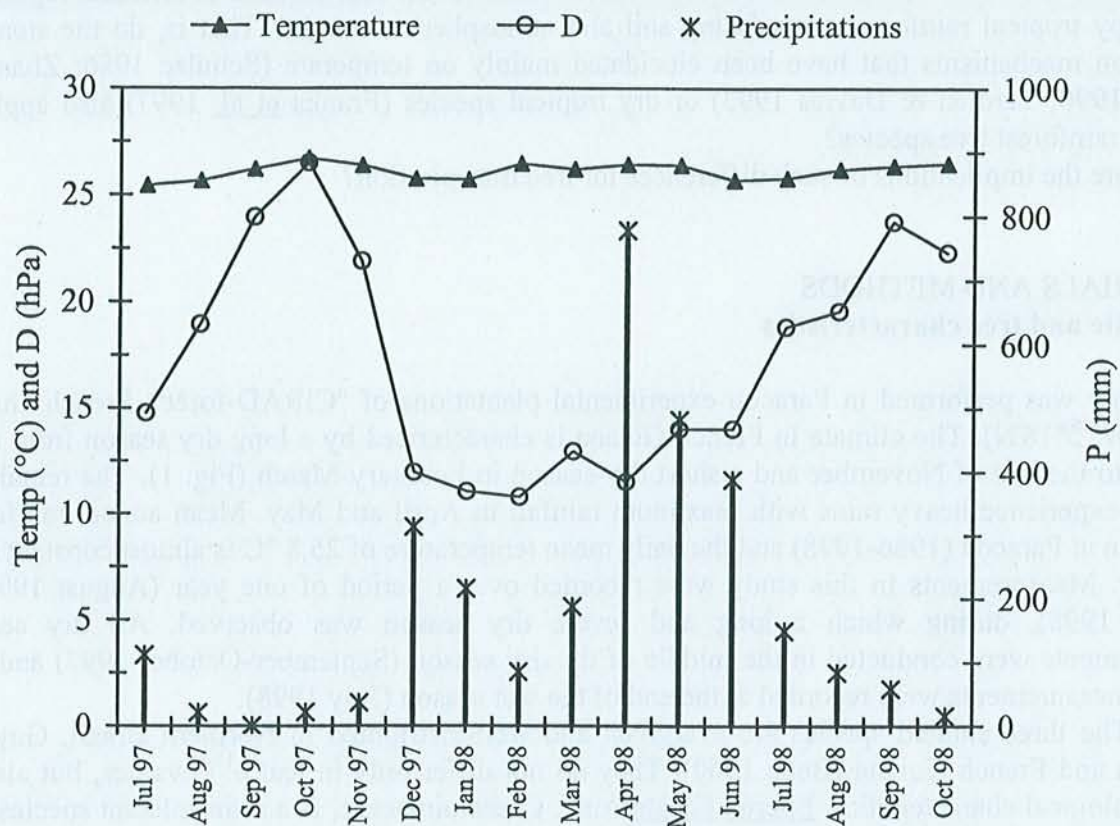


Fig. 1. Climate data from July 1997 to October 1998 at Paracou, French Guiana. Data were recorded by an automated weather station in an open area. Daily mean temperature (Temp, °C) : triangle; Daily maximum atmospheric water vapour pressure deficit (D, hPa) : circle; Total precipitation (P, mm) : bars.

mass per unit area (g cm^{-2}) calculations. The replicate method (Meidner & Mansfield 1968) was applied to infer stomatal densities (mm^{-2} leaf area) and stomata aperture length (μm) for three to five leaves per tree using prints with finger-nail varnish. This method did not give any useful results for *Virola* and no other tested method was successful. Indeed, a dense layer of trichomes covered the leaf surface and stomata were located in cryptae.

Gas exchange measurements

All gas exchange measurements were made using a fully portable photosynthesis system (IRGA, CIRAS-1, PP-System, Herts, U.K.) operating in an open mode and fitted with a Parkinson leaf cuvette which allowed the measurement of photosynthetically active radiation (I_p , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and chamber air temperature ($^{\circ}\text{C}$). Carbon dioxide and water vapour concentrations differences between inlet and outlet gas circulating through the leaf chamber, as well as leaf temperatures obtained from energy balance equations, were used to estimate leaf area based rates of CO_2 assimilation (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and transpiration (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and to calculate intercellular CO_2 concentration (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), stomatal conductance for water vapour (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) using Caemmerer & Farquhar's (1981) equations, and leaf-to-air vapour pressure difference (v , hPa). Gas exchange measurements were assessed on three or four randomly chosen sunlit and fully expanded leaves per tree. Measurements could be performed only on two species for a given day. In the 1997 dry season, they were conducted on September 29th for *Eperua* and *Virola* and on October 10th for *Eperua* and *Diplotropis*. They were performed at the end of the 1998 wet season on July 22nd for *Eperua* and *Virola* and on July 28th for *Virola* and *Diplotropis*. Diurnal changes in leaf gas exchange rates were monitored at 1-2 h intervals from 0900 h to 1700 h local time.

Plant water potential and soil water status

Daily time-courses of leaf water potential (Ψ_w) were established using a pressure bomb (PMS Instruments Model 1000, Corvallis, Oregon, USA) (Scholander *et al.* 1965) on the days when gas exchange was measured. Measurements were made at 1-2 h intervals on two leaves per studied tree, starting with a predawn measurement (Ψ_{wp}). On those days, two leaves per tree were also harvested at predawn and at noon for leaf relative water content (RWC, %) determinations:

$$RWC = 100 * \frac{W_{lf} - W_{ld}}{W_{ls} - W_{ld}}, \quad (\text{Eqn 1})$$

where W_{lf} is the fresh weight of the leaf, W_{ld} is the dry weight of the leaf and W_{ls} is the saturated weight of the leaf. W_{ls} was determined after 24 h immersion in tap water and careful blotting of leaf surface.

A gravimetric method was used to infer soil water content (SWC, %) in the three plots in both seasons. Soil samples were collected at three different locations in each plot near the studied trees using a manual auger. About 150 g of soil sample were extracted at 5 cm intervals from 0 to 20 cm depth and at 20 cm intervals from 20 to 300 cm depth. Soil samples were weighed, oven-dried for 48 hours at 110°C , and weighed again. Soil water content was calculated as :

$$SWC = 100 * \frac{W_{sf} - W_{sd}}{W_{sd}}, \quad (\text{Eqn. 2})$$

where W_{sf} and W_{sd} are the fresh weight and the dry weight of the soil sample, respectively.

Using data from a study performed in a nearby forest (Guehl 1984), we calculated soil volumetric water content (θ , $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) at the different depths as the product of SWC and dry bulk

density of the soil, found to be 1.25 and 1.50 g cm⁻³ from the soil surface to 100 cm depth, and below 100 cm depth, respectively (Guehl 1984). We also calculated the variations in water stock in the upper 300 cm soil layer from the seasonal changes in Θ .

Sap flow and micrometeorological measurements

Sap flow measurements were conducted on three or four trees per species in the 1997 dry season and in the 1998 wet season. Constant heating radial flowmeters (Granier 1985) consisting of two probes (2 cm long) were inserted horizontally into the trunk of the trees near breast height. They allowed estimation of sap flow densities within the 0-2 cm xylem annulus (J_u , kg dm⁻² h⁻¹) from temperature differences between the two inserted probes, the upper one being heated by Joule effect and the lower one (10 cm lower) not being heated (Granier 1985). A data logger (Campbell Scientific 21X, Shepshed, UK) recorded temperature differences every 10 s and averaged values every half-hour or every hour as desired. Sapwood cross-sectional area at the heated probe level was estimated from starch coloration on radial wood cores collected at breast height after sap flow measurements. In addition, xylem vessel density and vessel radius were assessed on the same cores using a microscope. An index of sapwood specific hydraulic conductivity (IHC, μm^2) was calculated from these data as the sum of the fourth power of the vessel radii divided by the corresponding sapwood area. An estimate of total stand transpiration (T , mm h⁻¹) was obtained for each species by multiplying the mean sap flow density in each plot estimated from the arithmetic mean of the sap flow density samples, by the stand sapwood area per unit of ground area in each plot (Loustau, Granier & Moussa 1990).

During the study period an automatic weather station (ENERCO 405AK, Cimel Electronique, Paris, France) located 200 m away from the plantation in an open area recorded hourly data of global radiation (W m^{-2}), air temperature ($^{\circ}\text{C}$), wind speed (m s^{-1}), air humidity (%) and rainfall (mm). These data were used to estimate Penman potential evapotranspiration (mm h^{-1}). Canopy conductance for water vapour (g_c) was calculated from Penman-Monteith's (Monteith 1973) equation as in Gash *et al.* (1989).

Whole-tree hydraulic conductance

Whole-tree hydraulic conductance was estimated either on a leaf area basis (C_E , leaf area specific hydraulic conductance, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) or on a sapwood area basis (C_{Ju} , sapwood area specific hydraulic conductance, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). C_E was calculated as the ratio of midday E to the difference between Ψ_{wp} and midday leaf water potential (Ψ_{wm}) (Meinzer & Grantz 1990; Wullschlegel, Meinzer & Vertessy 1998). C_{Ju} was estimated as the slope of the linear relationship between J_u values obtained over a daily course and corresponding values of the difference ($\Psi_{wp} - \Psi_{wm}$) (Granier *et al.* 1989). In these calculations, Ψ_{wp} is considered as an estimate of soil water potential (Ritchie & Hinckley 1975).

Carbon isotope composition

Samples consisting of ten to fifteen fully expanded and sunlit leaves were harvested from the studied trees on the days of gas exchange measurements. Identical leaf samples were also taken in May 1997 (end of short 1997 dry season) and in January 1998 (middle of short 1998 rainy season). These samples were used for leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) measurements. Leaves were oven dried at 70 $^{\circ}\text{C}$ for 48 hours and were finely ground. A sub-sample of 1 mg of powdered material was combusted and analysed for ^{13}C composition using an isotope ratio mass spectrometer (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, Germany). Carbon isotope composition was calculated as :

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \frac{R_{sa} - R_{st}}{R_{st}} 1000, \quad (\text{Eqn 3})$$

where R_{sa} and R_{st} are the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio in the sample and in the conventional standard (Pee Dee Belemnite standard), respectively. Since the carbon isotope composition of atmospheric CO_2 ($\delta^{13}\text{C}_a$) was identical for the different species growing in common conditions, leaf $\delta^{13}\text{C}$ is negatively related to the time-integrated ratio of intercellular to ambient CO_2 concentration and positively related to the time-integrated leaf intrinsic water-use efficiency (A/g_s) (Farquhar *et al.* 1982). We estimated time-integrated A/g_s values from the isotopic data by considering $\delta^{13}\text{C}_a$ equal to -7.85‰ (Buchmann *et al.* 1997).

Additionally, in May 1997, one core per tree was taken at 1.30 m above ground in the trunk of eight trees per studied species. The tissues exterior to the cambium were eliminated. Cellulose fraction was extracted from cores following the method developed by Leavitt & Danzer (1993) and used for carbon isotopic measurements of sapwood cellulose.

RESULTS

Tree characteristics and carbon isotope composition

Stand basal area and stand sapwood area were lower for *Virola* than for *Diplotropis* and *Eperua* due to lower stand density (higher mortality) for *Virola* (Tab. 1). New leaves appeared mostly from March to July for *Virola*, and June to August for *Eperua* and *Diplotropis*. Leaf mass per unit area and leaf thickness were highest in *Virola* and lowest in *Eperua*. All three species have hypostomateous leaves. In *Eperua*, stomatal density was almost twice that in *Diplotropis*, whereas stomatal length was lower in *Eperua* (Tab. 1). Both xylem vessel density and IHC displayed a low within species variability. Xylem vessel density was highest for *Virola* and lowest for *Eperua* (Tab. 1), whereas IHC was higher in *Diplotropis* than in *Virola* and *Eperua*.

Whatever the period of the year, leaf or sapwood cellulose $\delta^{13}\text{C}$ values of *Eperua* were about 1.0 and 2.0‰ less negative than that of *Virola* and *Diplotropis*, respectively (Tab. 2). There was a slight seasonal effect on leaf $\delta^{13}\text{C}$ (Tab. 2).

Soil water content profiles

In the wet season, only slight differences in mean SWC were observed among the plots (Fig. 2). SWC increased from 20 cm to 100 cm depth where it reached a maximum value close to 21-22%, and remained close to 19% in the three plots from 100 to 300 cm depth. In the dry season, SWC was markedly lower. In the three plots, the SWC vertical profiles to 200 cm depth observed in the dry season roughly paralleled those observed in the wet season. From 200 cm depth, the seasonal variation in θ in the *Virola* plot was strongly reduced, while it strongly increased around 240 cm depth in *Eperua* plot and to a lesser extent in *Diplotropis* plot (inset Fig. 2). The difference from wet to dry season in soil water storage in the upper 300 cm was 265.0, 260.1 and 205.9 mm in the *Eperua*, *Diplotropis* and *Virola* plots, respectively.

Diurnal time-courses of leaf gas exchange and water status

Gas exchange was measured for air temperature values from 27 to 34 °C. I_p values ranged from 900 to 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, while D ranged from 6.2 in the morning to 22.0 hPa at midday in the rainy season and 27.6 hPa at midday in the dry season (Fig. 3).

Table 1. Stand, tree, leaf and xylem vessel characteristics of three rainforest species in Paracou, French Guiana. Trees were planted in 1983 in monospecific plots with 49 replications for *Eperua* and *Virola* and 28 for *Diplotropis*. Leaf and wood samples were collected from three or four trees per species. Stomata of *Virola* are sunken in cryptae and protected by a dense layer of trichomes precluding the estimation of stomatal characteristics. Values are means and standard errors of the mean in parentheses. For a given line, different letters indicate statistical differences (ANOVA followed by Fishers' Least Significant Difference test; $p < 0.05$).

Variables	Units	Species		
		<i>Diplotropis</i>	<i>Eperua</i>	<i>Virola</i>
Stand density	ha ⁻¹	1031.8	1043.1	521.5
Stand basal area	m ² ha ⁻¹			
Oct 1997		27.0	20.2	6.5
Jul 1998		28.4	21.1	7.5
Stand sapwood area	m ² ha ⁻¹			
Oct 1997		19.0	15.7	5.0
Jul 1998		19.4	16.3	5.6
Tree height	m			
Oct 1997		16.2 ^a (0.4)	15.0 ^b (0.4)	9.6 ^c (0.9)
Jul 1998		16.5 ^a (0.4)	15.4 ^b (0.3)	9.9 ^c (0.9)
Tree diameter	cm			
Oct 1997		12.8 ^a (1.0)	14.4 ^a (0.8)	11.9 ^a (1.7)
Jul 1998		14.0 ^a (1.2)	14.9 ^a (0.8)	13.0 ^a (1.8)
Leaf mass per unit area	g m ⁻²	117.8 ^b (4.1)	84.1 ^c (4.7)	137.0 ^a (3.8)
Leaf thickness	µm	231.7 ^b (5.3)	173.8 ^c (4.5)	288.2 ^a (3.7)
Stomatal density	mm ⁻²	299.7 ^b (10.0)	568.4 ^a (21.7)	-
Length of stomata	µm	16.7 ^a (0.2)	9.2 ^b (0.3)	-
Vessel density	mm ⁻²	3.4 ^b (0.1)	2.0 ^c (0.1)	3.9 ^a (0.1)
Hydraulic Efficiency Index	µm ²	103.6 ^a (8.8)	67.4 ^b (9.6)	59.9 ^b (4.5)

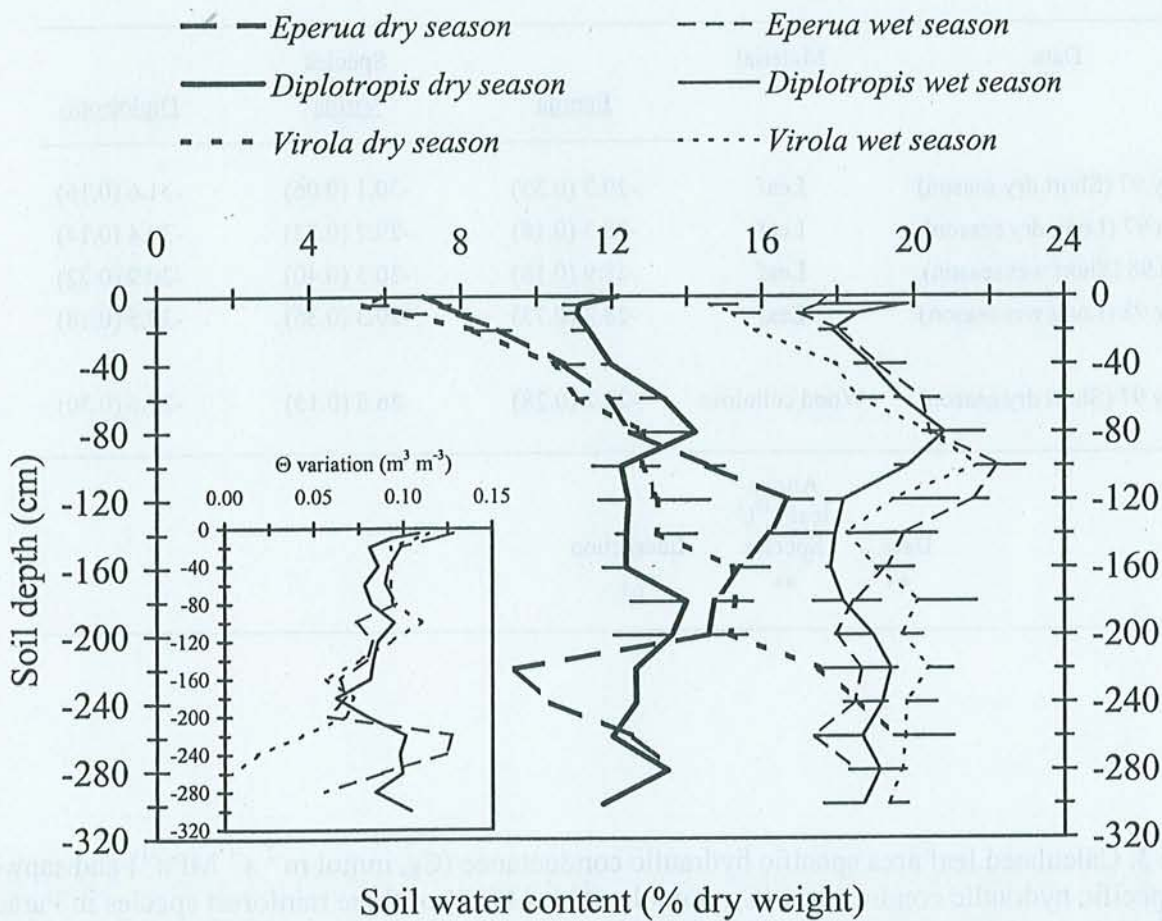


Fig. 2. Soil water content as a function of soil depth in the three studied plots in Paracou, French Guiana. Data were collected at the end of the 1998 wet season (bold lines) and in the middle of the 1997 dry season (thin lines). The inset shows the variation in volumetric soil water content from wet to dry season as a function of soil depth. Horizontal bars denote 1 SE.

Table 2. The sapwood cellulose or whole leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) in three rainforest species in Paracou, French Guiana. Ten to fifteen fully expanded and sunlit leaves were collected from three or four trees per species (eight trees in May 1997). Wood cores were taken from the external boundary of the xylem. Values are means and standard errors of the mean in parentheses. A two-way ANOVA was performed to detect the effects of date, species, and their interaction on leaf $\delta^{13}\text{C}$. ns, not significant; **, $p < 0.001$.

Date	Material	Species		
		<u>Eperua</u>	<u>Virola</u>	<u>Diplotropis</u>
May 97 (Short dry season)	Leaf	-29.3 (0.33)	-30.1 (0.06)	-31.6 (0.16)
Oct 97 (Long dry season)	Leaf	-28.3 (0.18)	-29.7 (0.22)	-30.4 (0.14)
Jan 98 (Short wet season)	Leaf	-28.9 (0.18)	-30.5 (0.40)	-30.9 (0.22)
July 98 (Long wet season)	Leaf	-28.3 (0.73)	-29.3 (0.35)	-30.5 (0.18)
May 97 (Short dry season)	Wood cellulose	-24.2 (0.28)	-26.8 (0.15)	-27.6 (0.30)

Date	Anova leaf $\delta^{13}\text{C}$	
**	Species	Interaction
	**	ns

Table 3. Calculated leaf area specific hydraulic conductance (C_E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) and sapwood area specific hydraulic conductance (C_{Ju} , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) of three rainforest species in Paracou, French Guiana. Values are means and standard errors of the mean in parentheses. For a given line, different letters indicate statistical differences (ANOVA followed by Fishers' Least Significant Difference test; $p < 0.05$).

Units		Species		
		<u>Eperua</u>	<u>Virola</u>	<u>Diplotropis</u>
C_E	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$			
Oct1997		1.5 ^c (0.1)	29.3 ^a (22.3)	7.7 ^b (1.5)
Jul 1998		1.4 ^c (0.3)	99.6 ^a (65.8)	2.8 ^b (0.1)
C_{Ju}	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$			
Oct1997		7.8 ^c (1.0)	54.4 ^a (6.7)	31.2 ^b (4.5)
Jul 1998		19.0 ^c (3.8)	296.5 ^a (48.5)	27.5 ^b (3.8)

In the wet season, A , E and g_s were clearly higher in *Diplotropis* and in *Virola* than in *Eperua* (Fig. 4). The two former species displayed markedly decreasing g_s and, to a lesser extent, A values over the day, while the values in *Eperua* remained stable.

In the dry season, A , E and g_s values were still higher in *Diplotropis* than in *Eperua*, but were clearly lowest in *Virola*, which was in contrast with results from the wet season (Fig. 4). Negative A values were observed from 1100 h in the latter species. Contrary to *Virola* and *Diplotropis*, for which lower gas exchange rates were observed in the dry season, *Eperua* displayed similar values in both seasons.

In the wet season, A/g_s was higher in *Eperua* than in the two other species in the morning, whereas no clear difference among species appeared afterwards (Fig. 4). In the dry season, *Eperua* and *Diplotropis* displayed similar A/g_s values over the day.

Predawn leaf water potentials (Ψ_{wp}) did not differ among the three species in wet or in dry season (Fig. 5). Ψ_{wp} values remained high (about -0.20 MPa) and were equal in the wet and dry seasons. In the wet season, Ψ_w decreased during the day for *Eperua* and *Diplotropis* down to -2.00 and -1.55 MPa, respectively (Fig. 5). In contrast, Ψ_w remained almost constant and close to Ψ_{wp} for *Virola*. There was no seasonal change in Ψ_w for *Virola* and *Eperua*, whereas in *Diplotropis*, Ψ_{wm} values were higher in the dry season (-0.75 MPa) than in the wet season (-1.55 MPa).

In the wet season, the three species displayed higher RWC at predawn than at midday (Fig. 6). In the dry season, a similar pattern was found in *Diplotropis* and *Eperua*, whereas RWC did not exhibit a significant difference between the predawn and midday values in *Virola*.

In the wet season, C_E and C_{ju} were lower in *Eperua* than in *Diplotropis* and were particularly high in *Virola* (Tab. 3). In the dry season, a similar ranking was observed among the species.

Relationships between leaf gas exchange and climatic variables

In *Eperua*, g_s and A were not affected by the diurnal changes in either I_p or v in both seasons (Fig. 7 & Fig. 8). In the two other species, the pronounced daily decrease in g_s and A observed in the wet season, and in the dry season only for *Diplotropis*, occurred at the time of the day when v and I_p were high and almost stable (Fig. 7 & Fig. 8). Thus, the decrease in gas exchange in these two species could not be related to any single climatic variable. They were clearly associated with the existence of clockwise hystereses in the E vs. v relationships observed over the day (Fig. 7).

Sap flow measurements and stand transpiration

Sap flow densities (J_u) in the three species and both seasons were nil at night (Fig. 9). In the wet season, J_u values in *Diplotropis* increased earlier in the morning than in the two other species and reached a daily maximum value ($2.84 \text{ kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) as early as 0900 h. J_u values in *Virola* and *Eperua* still increased until 1200 h, with a maximum of 1.95 and $2.30 \text{ kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectively. J_u values in *Diplotropis* showed a strong decrease right after the daily maximum was attained while they remained high until D decreased in *Eperua* and *Virola*. In the afternoon, J_u values for the three species were similar. The between tree variability of J_u for the three species was relatively low (Fig. 9).

J_u values for all species were much lower in the dry season (Fig. 9). The decrease of J_u in the morning in *Diplotropis* was less marked than in the wet season. In addition, J_u values in *Diplotropis* were higher than in the two other species all over the day. In *Virola*, J_u values did not exceed $0.27 \text{ kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ while *Eperua* and *Diplotropis* values reached 1.12 and $1.43 \text{ kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectively.

Penman evapotranspiration for typical sunny days in the wet and dry season was 4.7 and 5.0 mm d^{-1} , respectively. Transpiration at the stand level (T) differed significantly among the three species (Fig. 9), which is to be associated with the strong differences among species in stand basal

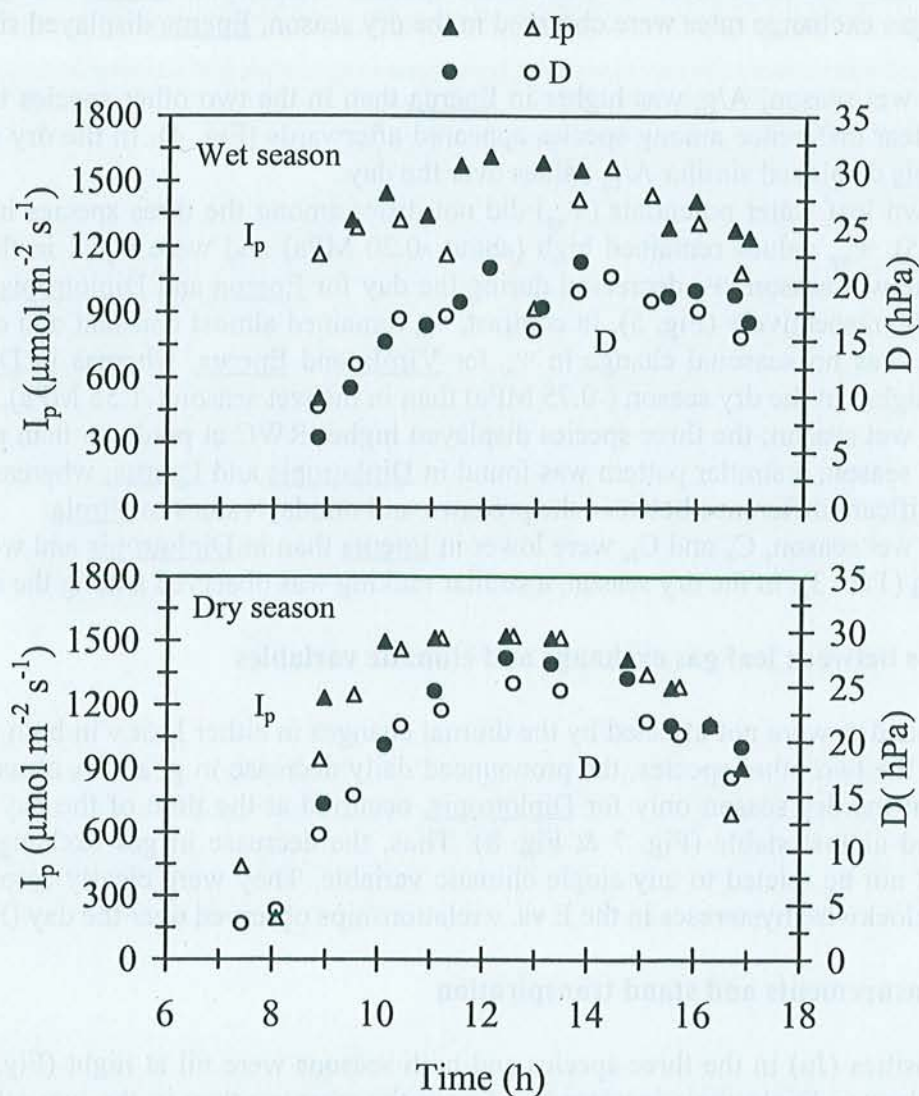


Fig. 3. The diurnal patterns of photosynthetic active radiation (I_p) and atmospheric water vapour pressure deficit (D) in Paracou, French Guiana. Data correspond to the days in the wet and the dry season (two each) when gas exchange measurements were recorded. I_p : triangle; D : circle.

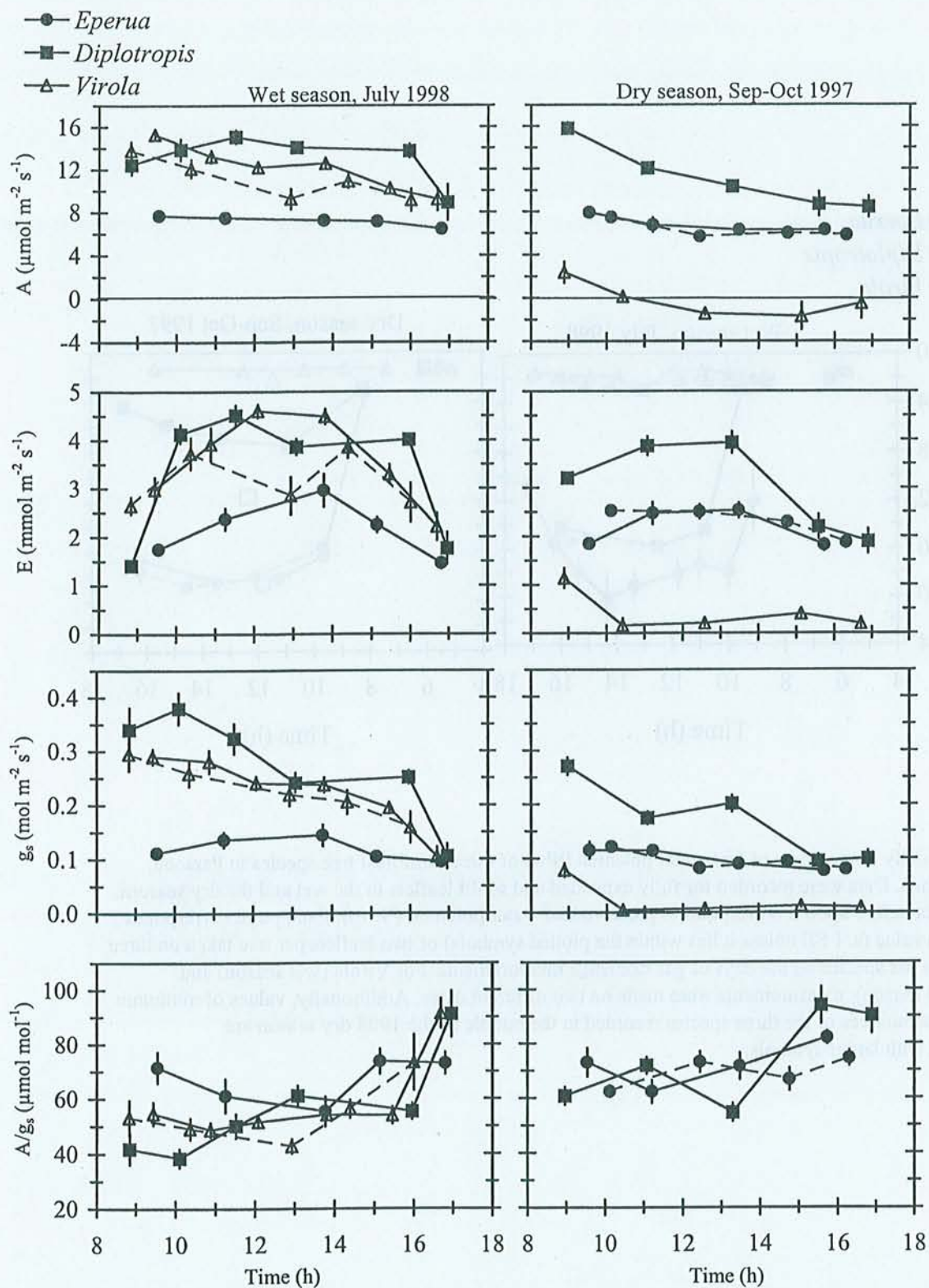


Fig. 4. The diurnal time-course of CO₂ assimilation rate (A), transpiration rate (E), stomatal conductance for water vapour (g_s) and plant intrinsic water use efficiency (A/ g_s) of three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded for fully expanded and sunlit leaflets in the wet and the dry seasons. Each point corresponds to the mean values (± 1 SE unless it lies within the plotted symbols) of three or four leaflets per tree and three or four trees per species. For *Virola* (wet season) and *Eperua* (dry season), measurements were made on two different dates.

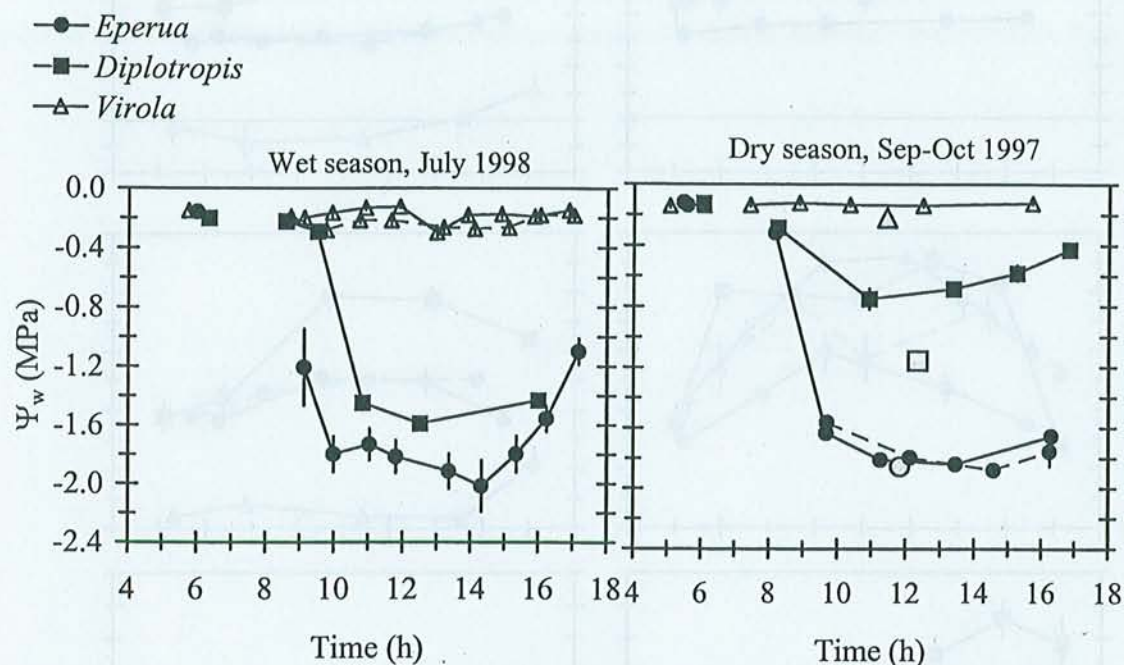


Fig. 5. The daily time-course of leaf water potential (Ψ_w) of three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded for fully expanded and sunlit leaflets in the wet and the dry seasons. Values taken before 0630 h correspond to predawn leaf water potential (Ψ_{wp}). Each point corresponds to the mean value (± 1 SE unless it lies within the plotted symbols) of two leaflets per tree taken on three or four trees per species on the days of gas exchange measurements. For *Virola* (wet season) and *Eperua* (dry season), measurements were made on two different dates. Additionally, values of minimum Ψ_w for the same trees of the three species recorded in the middle of the 1998 dry season are represented with larger symbols.

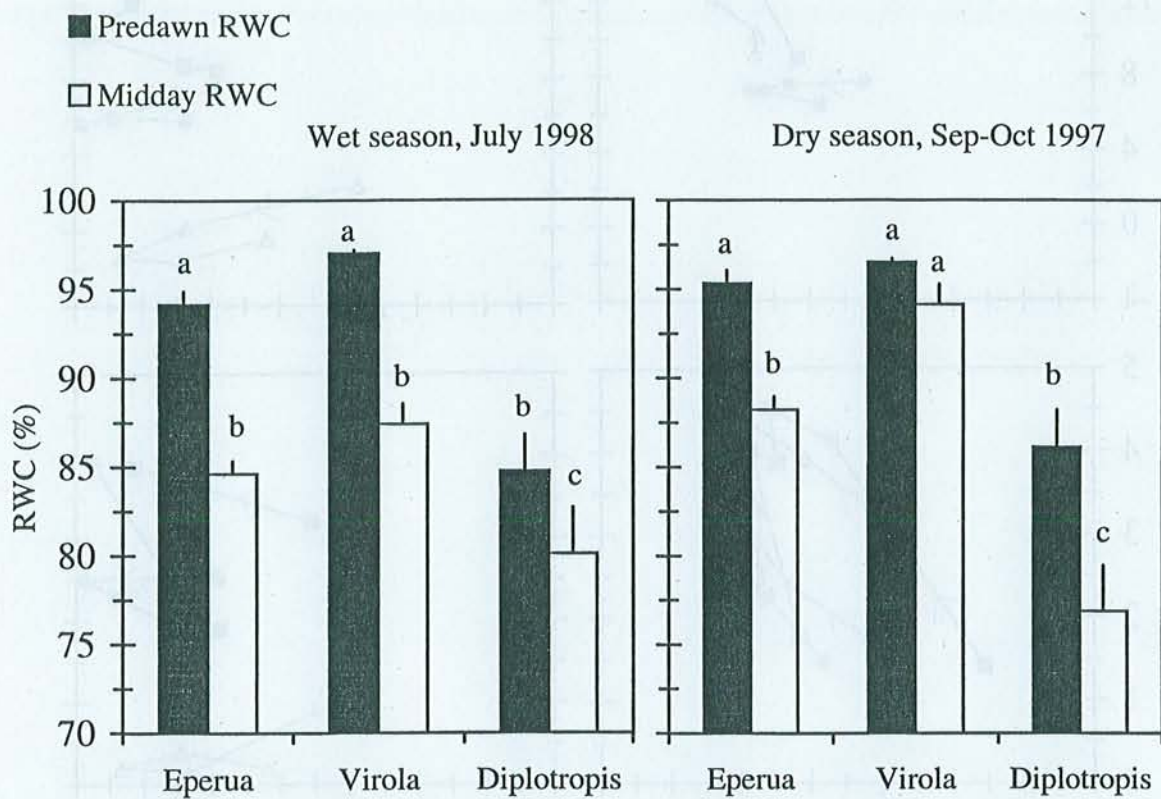


Fig. 6. The predawn (closed bars) and midday (open bars) leaf relative water content (RWC) of three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded on six to eight leaves collected in the wet and the dry seasons on three or four trees per species which were used for water potential measurements. Values not sharing common letters are significantly different (ANOVA followed by Fishers' Least Significant Difference test, $p < 0.05$).

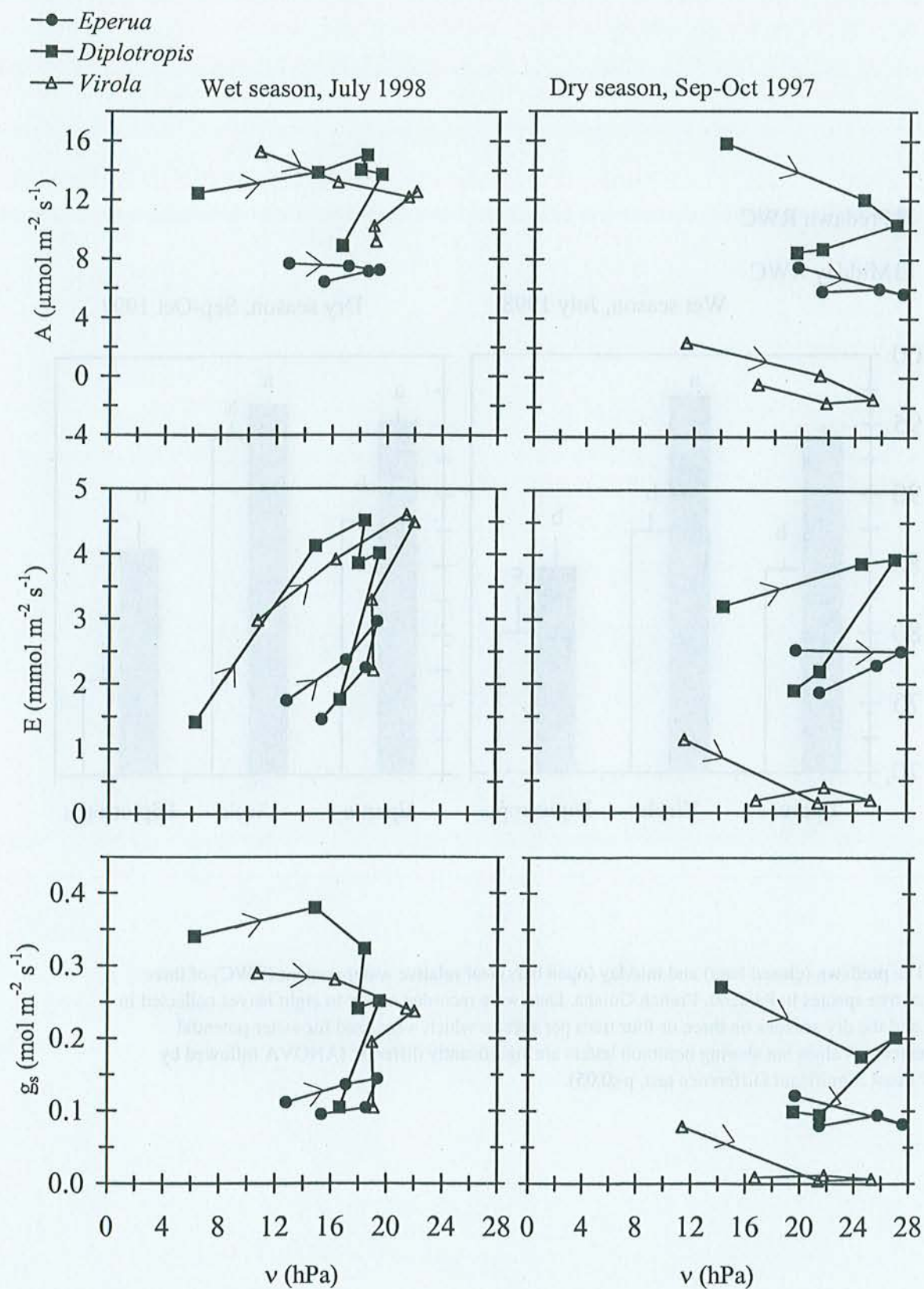


Fig. 7. The relationships between leaf-to-air water vapour pressure difference (v) and CO_2 assimilation rate (A), transpiration rate (E) and stomatal conductance for water vapour (g_s) for three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded in the wet and the dry seasons. For clarity, data recorded on September 29th 1997 for *Eperua* and on July 22nd 1998 for *Virola* are not represented. Lines indicate daily time-courses; arrows indicate the direction of the time.

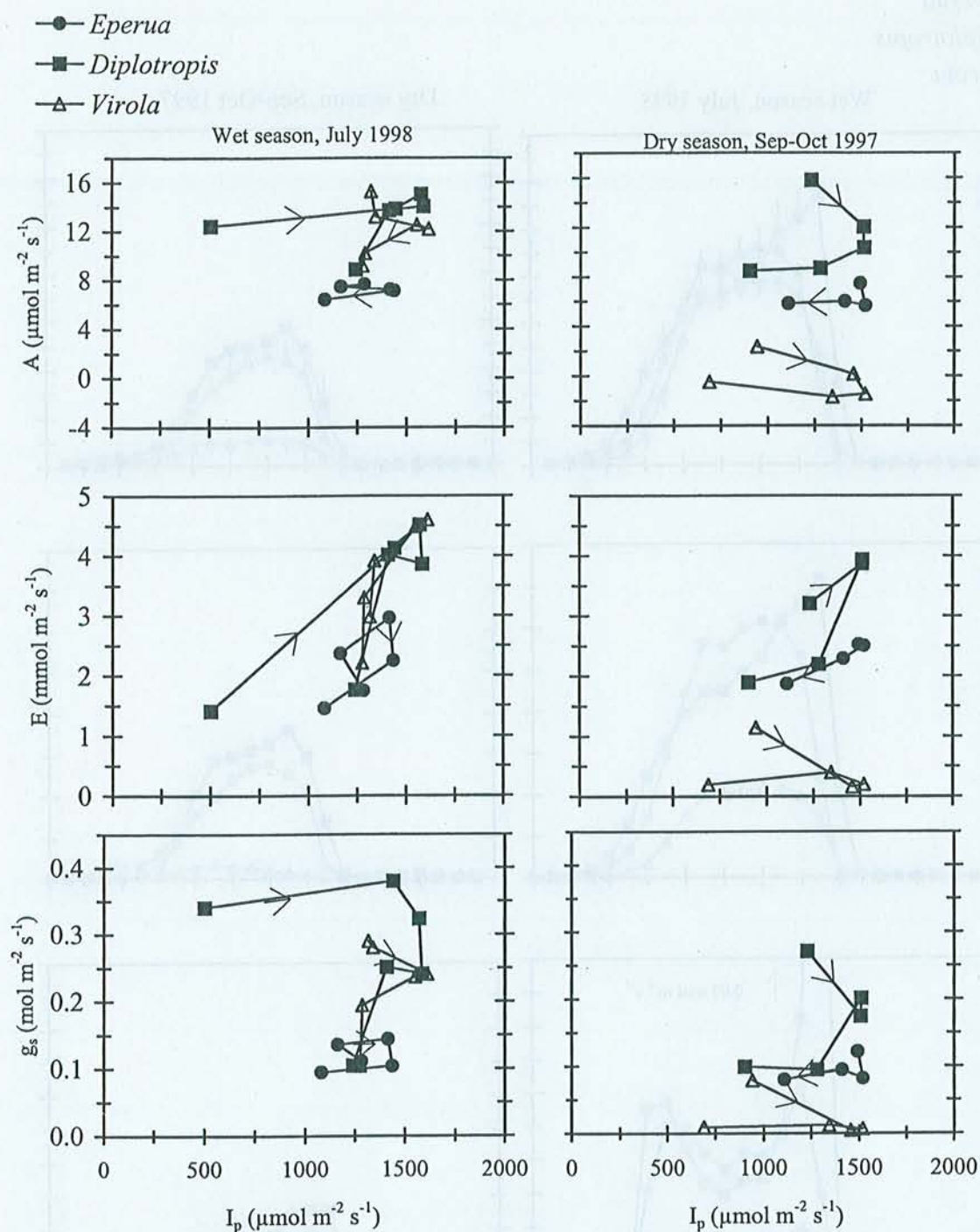


Fig. 8. The relationships between photosynthetic active radiation (I_p) and CO_2 assimilation rate (A), transpiration rate (E) and stomatal conductance for water vapour (g_s) for three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded in the wet and the dry seasons. For clarity, data recorded on September 29th 1997 for *Eperua* and on July 22nd 1998 for *Virola* are not represented. Lines indicate daily time-courses; arrows indicate the direction of the time.

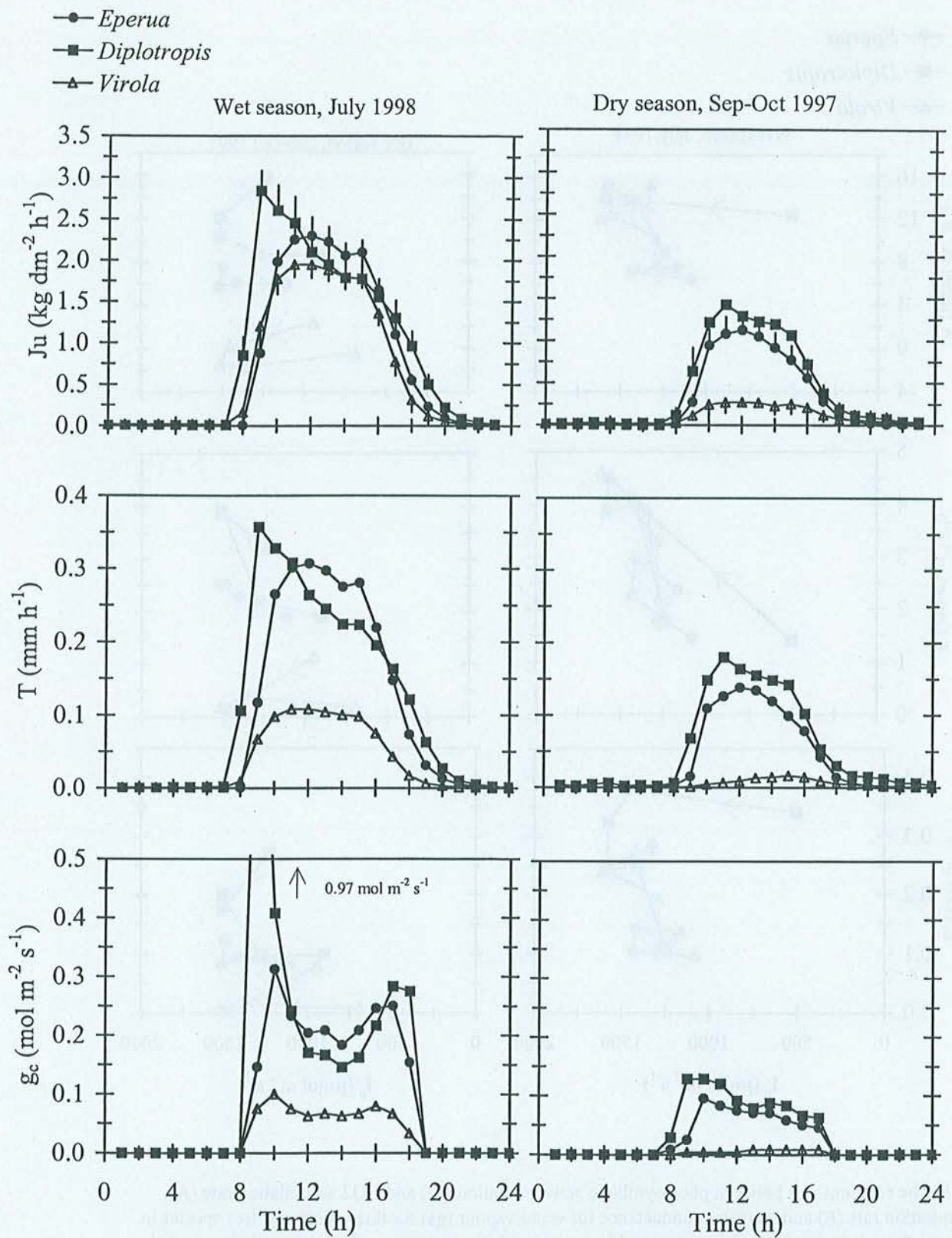


Fig. 9. The daily time-course of sap flow density (J_u), stand transpiration (T) and canopy conductance (g_c) for three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded in the wet and the dry seasons. Points are hourly averaged values of data recorded every 10 s for three or four trees per species. For J_u , vertical bars denote 1 SE.

area, stand sapwood area (Tab. 1) and with obvious differences in leaf area index (this variable was not quantified). In the wet season, T was of the same order in the *Diplotropis* and *Eperua* plots, with daily values around 2.6 and 2.3 mm d⁻¹ respectively, and was much lower in the *Virola* plot (0.8 mm d⁻¹). These values were higher than in the dry season, where daily values were close to 1.2, 0.9 and 0.1 mm d⁻¹ in *Diplotropis*, *Eperua* and *Virola* plots, respectively.

Computed g_c in the wet season was highest for the three species in the morning and decreased thereafter, with a slight increase in the afternoon around 1530 h (Fig. 9). The highest g_c value was found in *Diplotropis* with 0.97 mol m⁻² s⁻¹, while maximum values in *Eperua* and *Virola* were 0.31 and 0.09 mol m⁻² s⁻¹, respectively. In the dry season, g_c values were much lower for the three species and almost nil in *Virola* (Fig. 9).

Relationship between sap flow measurements or g_c and climatic variables

The relationships between J_u or g_c and D differed among the three species (Fig. 10). In the wet season, when D reached values higher than 6.0 hPa, g_c in *Diplotropis* strongly decreased, which even resulted in a decrease in J_u with increasing D . In this species, a large clockwise hysteresis loop arose for the J_u vs. D relationship observed over the day. In *Eperua* and *Virola*, a slight decrease of g_c associated with steadily increasing J_u was observed with increasing D . These two species only displayed a slight clockwise hysteresis for the J_u vs. D relationship. Similar response patterns were observed in the dry season, though the decrease in g_c in *Diplotropis* with increasing D was less marked.

DISCUSSION

Interspecific differences in $\delta^{13}C$ and gas exchange

Leaf gas exchange characteristics of the three studied species were in the range of values found in the literature for tropical tree species (Grace, Okali & Fasehun 1982; Oberbauer & Strain 1984; Pearcy 1987; Reich & Borchert 1988; Huc & Guehl 1989; Meinzer *et al.* 1993; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Körner 1994; Huc *et al.* 1994; Meinzer *et al.* 1997). Maximum daily values in the wet season were between 7.0 and 16.0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for A and 0.10 and 0.40 mol m⁻² s⁻¹ for g_s .

In accord with our expectations (Guehl *et al.* 1998; Bonal & Guehl unpublished data), we found lower leaf $\delta^{13}C$ and sapwood cellulose $\delta^{13}C$ values in *Virola* and in *Diplotropis* than in *Eperua*. These results are in accord with the gas exchange data recorded in the wet season for these late stage tropical canopy species. Isotopic measurements made in the wet season (July) 1998 yielded A/g_s values of 79, 69 and 58 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ in *Eperua*, *Virola* and *Diplotropis*, respectively. The ranking of the three species based on leaf $\delta^{13}C$ derived A/g_s values was similar to that based on direct gas exchange measurements, at least as long as A remained high in the morning (Fig. 4). The extremely low $\delta^{13}C$ values observed in *Virola* and *Diplotropis* were not associated with low A values, since higher A values were even observed in these two species than in *Eperua*. They were clearly driven by higher g_s values (Fig. 4). Whether this result can be generalised to the numerous late stage species of the rainforest of French Guiana is still an open question.

Stomatal sensitivity to soil and atmospheric drought in sunlit leaves

Seasonal transition from wet to dry season led to important changes of water availability in the soil down to 300 cm depth (Fig. 2), even though Ψ_{wp} for the three species remained high and stable over the year (Fig. 5). The absence of alterations in Ψ_{wp} along the dry season suggests that trees of the three species could still access some available water in deeper layers. Sunlit leaf gas exchange was

■ Ju morning □ Ju afternoon
● gc morning ○ gc afternoon

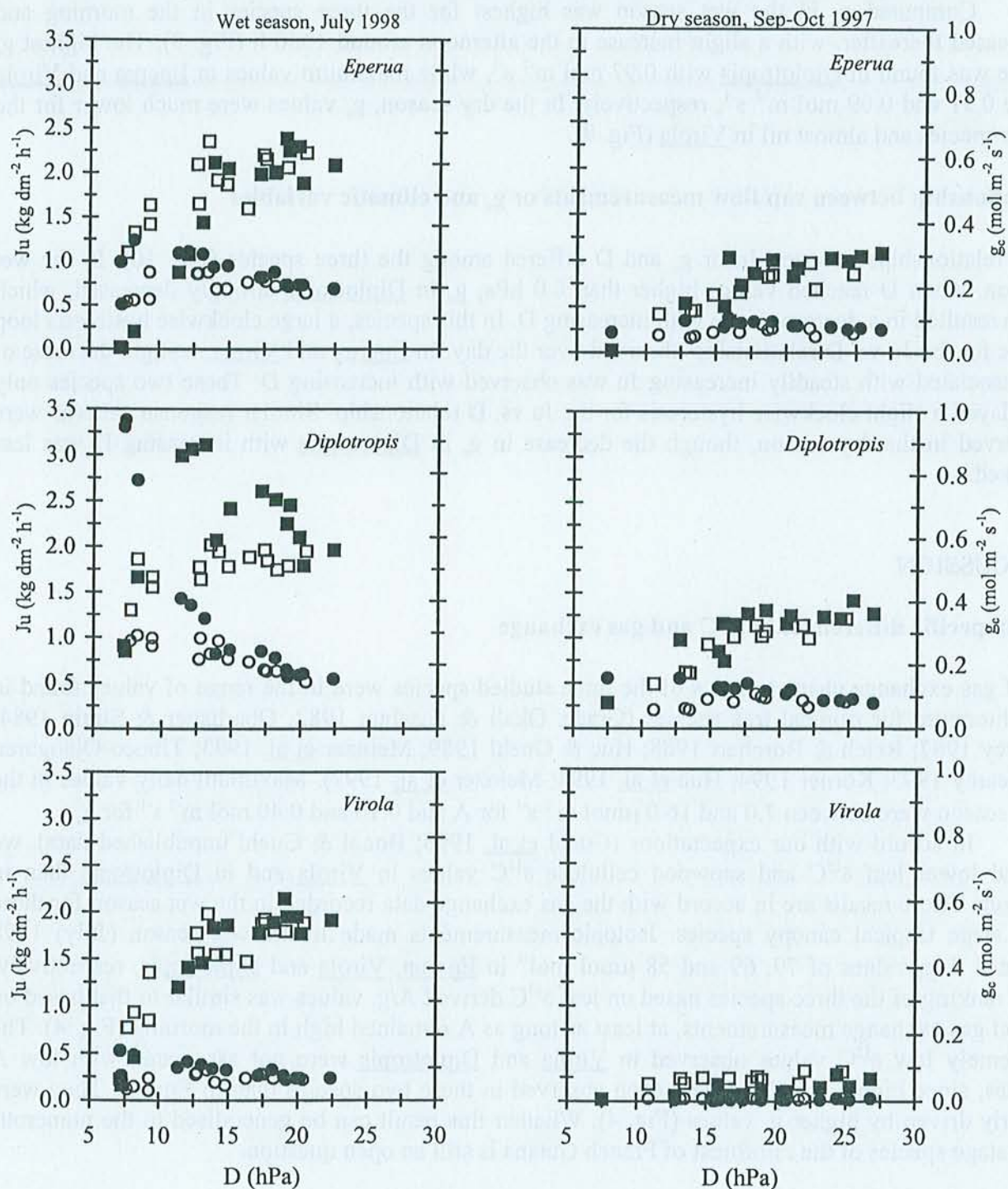


Fig. 10. The relationship between sap flow density (Ju) or canopy conductance (gc) and atmospheric water vapour pressure deficit (D) for three rainforest tree species in Paracou, French Guiana. Data were recorded on three consecutive days in the wet and the dry seasons. Data with D values lower than 7 hPa are not represented.

not responsive to these conditions in *Eperua* (Fig. 4). In contrast, the reduction in soil moisture in the upper 300 cm layer affected the leaf gas exchange in the two species with lower leaf $\delta^{13}\text{C}$, *Diplotropis* and *Virola*.

Eperua maintained similar values of A, E, g_s , RWC and Ψ_{wm} in both seasons, consistent with observations by Huc *et al.* (1994). Accession to deep soil water sources through a developed rooting system could explain these characteristics, as shown by the variations in soil moisture with depth from dry to wet season in the *Eperua* plot. In the dry season, this species seemed to preferentially extract water around 240 cm depth (Fig. 2). Neither soil drying conditions, nor daily atmospheric water vapour pressure deficit (D), engendered stomatal closure in this species (Fig. 4 & Fig. 7), which suggests a high tolerance to these environmental conditions.

In *Diplotropis*, partial stomatal closure occurred in the dry season (Fig. 4) in association with reduced A and E values. Surprisingly, midday leaf water potential (Ψ_{wm}) in *Diplotropis* was less negative in the dry season as compared to the wet season (Fig. 5). Additional measurements made in the moderate 1998 dry season yielded Ψ_{wm} values intermediate between those of the 1998 wet season and the severe 1997 dry season (Fig. 5). These results provide a consistent picture of increasing Ψ_{wm} with increasing soil drought in the upper 300 cm layer. It has been found in several tree or crop species that a decrease in soil moisture resulted in stomatal regulation prior to any leaf water status alteration (Schulze & Küppers 1979; Davies & Zhang 1991; Guehl *et al.* 1991; Huc *et al.* 1994; Tardieu, Lafarge & Simonneau 1996) or in association with decreasing Ψ_w (Turner, Schulze & Gollan 1984; Grieu, Guehl & Aussenac 1988; Guehl *et al.* 1991; Fuchs & Livingston 1996). Stomatal regulation, possibly controlled by chemical root-to-shoot signals (Davies & Zhang 1991; Tardieu, Zhang & Gowing 1993), plays a major role in controlling leaf water status, as discussed by Jones (1998). A pattern of stomatal response as the one found in *Diplotropis*, involving increasing Ψ_{wm} with increasing soil drought, has not been described so far.

Virola showed an even higher sensitivity to decreasing soil moisture than *Diplotropis*, with complete stomatal closure in the dry season, resulting in negative A values, very low E values and high RWC during the day. As for *Diplotropis*, stomatal regulation in the dry season was independent of leaf water status since Ψ_{wm} remained close to the wet season values. A main result obtained in this study was the very peculiar leaf water status of *Virola*. Leaf water potentials remained practically constant and remarkably high (-0.3 MPa) over the day whatever the soil moisture conditions (Fig. 5). Particularly, in the wet season, daily Ψ_w did not decrease markedly below Ψ_{wp} despite high E and g_s values. *Virola* displayed reduced midday RWC values as compared to predawn values in the wet season (high transpiration) but not in the dry season (absence of transpiration) (Fig. 6). Leaf water potential measurements were repeated on leaves of different ages and at different positions in the *Virola* trees. Additionally, similar Ψ_w measurements were conducted on the following days on several trees of the same species in an adjacent natural forest (data not shown). Minimum Ψ_w values were all higher than -0.30 MPa and all slightly lower than Ψ_{wp} . To our knowledge, only one previous study, conducted on three tropical gap-tree species, provided similar results (Reekie & Bazzaz 1989). The mechanisms underlying the extremely high sensitivity of stomata to soil drought in *Virola* remain unknown. This pattern may be related to the fact that *Virola* is restricted to very moist soils in bottom flats.

The higher wet season E, Ψ_{wm} , C_E and C_{ju} values found in *Diplotropis* and *Virola* as compared to *Eperua* suggest a higher water transport efficiency in these two species (Tab. 1 & Tab. 3). Tyree & Ewers (1991) showed that a high xylem vessel density was associated with a high hydraulic specific conductivity. Our results, showing higher xylem vessel densities in *Diplotropis* and *Virola*, are in accord with this statement (Tab. 1). However, differences in water transport efficiency among species were not substantiated by the IHC estimates since *Virola* exhibited the same IHC values as *Eperua* (Tab. 1). Xylem vessel length or whole-tree hydraulic architecture may also contribute to such differences (Tyree & Ewers 1991). The high stomatal sensitivity to seasonal soil drought found in *Diplotropis* and particularly in *Virola* might be associated with a high

vulnerability to xylem embolism in these species (Tyree & Sperry 1988; Cochard, Bréda & Granier 1996).

Close relationships between g_s and v (Grantz 1990; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Meinzer *et al.* 1997; Franks *et al.* 1997) or between I_p and A (Pearcy 1987, Huc & Guehl 1989) have been described for several rainforest tree species. We did not find such relationships (Fig. 7 & Fig. 8). A clear daily clockwise hysteresis between g_s or E and v was found in this study for *Diplotropis* in both seasons and for *Virola* in the wet season (Fig. 7). Similar hystereses have been recognised in several wetland species (Takagi, Tsuboya & Takahashi 1998) and in *Eucalyptus* sp. (Körner & Cochrane 1985; Pereira, Tenhunen & Lange 1987). The decrease in E and g_s in the afternoon observed in *Diplotropis* and *Virola* while v , I_p and Ψ_w remained almost stable, cannot be explained. The concomitant decrease in A observed for these two species was accompanied by increasing A/g_s , and thus decreasing C_i values. This suggests a predominant stomatal origin of the decrease in A . (Jones 1985; Huc & Guehl 1989).

Regulation of tree transpiration

Sap flow densities (J_u) and stand transpiration (T) recorded in this study were in the range of values found in the literature for rainforest species (Granier *et al.* 1992; Becker 1996; Granier, Huc & Barigah 1996; Meinzer *et al.* 1997). The between-tree variability of J_u was very low (Fig. 9), probably due to homogeneous environmental conditions in the stands. In the wet season, early morning J_u values were much higher in *Diplotropis* than in the other species. In the afternoon, J_u were similar in the three species even though leaf transpiration rates differed among the species (Fig. 4).

The seasonal effect on J_u was strong, leading to reductions of the daily integrated J_u values from wet to dry season of 52.8, 58.7 and 85.1% for *Diplotropis*, *Eperua* and *Virola*, respectively. The decrease in J_u for *Diplotropis* and *Virola* was associated with the decrease in sunlit leaf E induced by stomatal closure (Fig. 4). In *Virola*, even though sunlit leaf g_s was almost nil during the dry season, a low but not nil J_u was observed. This could be explained by still positive E values of the shaded leaves. In contrast, the decrease in J_u observed for *Eperua* occurred while gas exchange of sunlit leaves were not affected. This discrepancy, observed here for the most shade-tolerant species only, suggests a higher stomatal sensitivity to seasonal drought in shaded leaves than in sunlit ones for this latter species. Lemoine, Cochard & Granier (1999) also found a higher sensitivity of g_s to drought in *Fagus silvatica* leaves from the shaded crown layers than in fully sunlit leaves. They related this higher stomatal sensitivity to a higher xylem vulnerability to embolism in the shaded crown.

As in other studies (Granier *et al.* 1992; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Granier *et al.* 1996), we found a negative relationship between the daily D and g_c variations for the three species, but this relationship differed markedly among them (Fig. 10). *Diplotropis* exhibited a very high sensitivity of g_c to early morning increasing D , which even resulted in a decrease in J_u with increasing D , especially in the wet season. This pattern corresponds to an apparent "feed-forward" response of g_c to D (Cowan & Farquhar 1977; Franks *et al.* 1997), which has been seldom observed for rainforest species (Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993). The two other species displayed a weaker sensitivity of g_c to D and did not show a "feed-forward" response to D . It is interesting to note that for D values above 12 hPa, i.e. from 1000 h, g_c was similar in the *Diplotropis* and *Eperua* plots, even though g_s values were highly distinct. g_c was markedly lower in the *Virola* plot, due to the lower stand sapwood area (Tab. 1). As for leaf transpiration (Fig. 4), a strong hysteresis loop in the J_u vs. D relationships was observed (Fig. 10) for *Diplotropis* but not for *Eperua* and *Virola*.

In conclusion, our results show that the very negative leaf $\delta^{13}C$ values found in the two late stage light-demanding species studied here essentially reflect high values of maximum leaf conductance. These species were also characterised by a high stomatal sensitivity to seasonal soil

drought, allowing them to maintain extremely high plant water potential values during the dry season. The elucidation of such extreme regulation patterns is likely to contribute original elements to the knowledge of the mechanisms involved in the stomatal regulation in soil drought conditions. In a previous study (Guehl *et al.* 1998), it was found that even abundant shade-tolerant species (e.g. *Eschweilera* sp., *Licania* sp.) may exhibit very negative leaf $\delta^{13}\text{C}$ values. Whether these species present stomatal regulation features similar to those found in the two light-demanding species studied here, is a worthy question.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank "CIRAD-forêts" for allowing them to conduct this study in Paracou Plantations. They are grateful to M. Béreau and E. Louisanna for access to their equipment and to P. Imbert, D. Duchant and P. Giraudeau for their valuable technical assistance. D. Bonal was supported by a grant from INRA and GIS-Silvolab. C. Baraloto commented on an earlier draft of the manuscript. We wish to thank G. Farquhar and two anonymous reviewers for the very appreciated and helpful comments.

REFERENCES

- Alexandre D.H. (1991) Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais: *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*. *Annales des Sciences Forestières* **48**, 101-112.
- Barthes B. 1991. Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie* **46**, 303-317.
- Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980) Physiological ecology of a tropical succession : a comparative review. *Annual Reviews in Ecological Systems* **11**, 287-310.
- Becker P. (1996) Sap flow in Bornean heath and dipterocarp forest trees during wet and dry periods. *Tree Physiology* **16**, 247-255.
- Bena P. (1960) Essences Forestières de Guyane. Ed. Imprimerie Nationale, Paris, France. 488p.
- Buchmann N., Guehl J.M., Barigah T.S., Ehleringer J.R. (1997) Interseasonal comparison of CO_2 concentrations, isotopic composition, and carbon dynamics in an Amazonian rainforest (French Guiana). *Oecologia* **110**, 120-131.
- Caemmerer Von S. & Farquhar G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**, 376-387.
- Cochard H., Bréda N. & Granier A. (1996) Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought : evidence for stomatal control of embolism ? *Annales des Sciences Forestières* **53**, 197-206.
- Cowan I.R. & Farquhar G.D. (1977) Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposium of Society for Experimental Botany* **31**, 471-505.
- Davies W.J. & Zhang J. (1991) Roots signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**, 55-76.
- Doley D., Unwin G.L. & Yates D.J. (1988) Spatial and temporal distribution of photosynthesis and transpiration by single leaves in a rainforest tree, *Argyrodendron perlatum*. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**, 317-326.
- Farquhar G.D., O'Leary M.H. & Berry J.A. (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**, 121-137.
- Favrichon V. (1994) Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt Guyanaise. *Revue Ecologique* **49**, 379-403.

- Franks P.J., Cowan I.R. & Farquhar G.D. (1997) The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit : information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant, Cell & Environment* **20**, 142-145.
- Fuchs E.E. & Livingston N.J. (1996) Hydraulic control of stomatal conductance in Douglas fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] and alder [*Alnus rubra* (Bong)] seedlings. *Plant, Cell & Environment* **19**, 1091-1098.
- Gash J.H.C., Shuttleworth W.J., Lloyd C.R., Andre J.C., Goutorbe J.P. & Gelpe J. (1989) Micrometeorological measurements in Les Landes forest during Hapex-Mobilhy. *Agricultural & Forest Meteorology* **46**, 131-147.
- Grace J., Okali D.U.U. & Fasehun F.E. (1982) Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology* **19**, 659-670.
- Granier A. (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières* **42**, 193-200.
- Granier A., Bréda N., Claustres J.P. & Colin F. (1989) Variation of hydraulic conductance of some adult conifers under natural conditions. *Annales des Sciences Forestières* **46**, 357-360.
- Granier A., Huc R. & Colin F. (1992) Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Annales des Sciences Forestières* **49**, 17-24.
- Granier A., Huc R. & Barigah T.S. (1996) Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agricultural & Forest Meteorology* **78**, 19-29.
- Grantz D.A. (1990) Plant response to atmospheric humidity. *Plant, Cell & Environment* **13**, 667-679.
- Grieu P., Guehl J.M. & Aussenac G. (1988). The effects of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. *Physiologia Plantarum* **73**, 97-104.
- Guehl J.M. (1984) Dynamique de l'eau dans le sol en forêt tropicale humide guyanaise. Influence de la couverture pédologique. *Annales des Sciences Forestières* **41**, 195-236.
- Guehl J.M., Aussenac G., Bouachrine J., Zimmermann R., Pennes J.M., Ferhi A., Grieu P. (1991). Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Canadian Journal of Forest Research* **21**, 1507-1515.
- Guehl J.M., Domenach A.M., Bereau M., Barigah T.S., Casabianca H., Ferhi A. & Garbaye J. (1998) Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana. A dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). *Oecologia* **116**, 316-330.
- Hogan K.P., Smith A.P. & Samaniego M. (1995) Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. *Biotropica* **27**, 324-333.
- Huc R. & Guehl J.M. (1989) Environmental control of CO_2 assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guyana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua falcata* Aubl.). *Annales des Sciences Forestières* **46s**, 443-447.
- Huc R., Ferhi A. & Guehl J.M. (1994) Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guyana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* **99**, 297-305.
- Jones H. G. (1985) Partitioning stomatal and non stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* **8**, 95-104.
- Jones H.G. (1998) Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **49**, 387-398.
- Koch G.W., Amthor J.S. & Goulden M.L. (1994) Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon : measurements from the Radeau des Cimes. *Tree Physiology* **14**, 347-360.

- Körner C. (1994) Leaf diffusive conductance in the major vegetation types of the globe. In *Ecophysiology of Photosynthesis* (eds E.-D. Schulze & M.M. Caldwell), pp. 463-490. *Ecological Studies* 100, Springer, Heildeberg.
- Körner C. & Cochrane P.M. (1985) Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia* 66, 443-455.
- Leavitt S.W. & Danzer S.R. (1993) Method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry* 65, 87-89.
- Lemoine D., Cochard H., Granier A. (1999) Stomatal control of embolism during simulated water stress in *Fagus silvatica* L. *Tree Physiology* (submitted).
- Loustau D., Granier A. & El Hadj Moussa F. (1990) Evolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Annales des Sciences Forestières* 21, 599-618.
- Meidner H. & Mansfield T.A. (1968) *Physiology of stomata*. McGraw Hill, New York.
- Meinzer F.C. & Grantz D.A. (1990) Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane : stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant, Cell & Environment* 13, 383-388.
- Meinzer F.C., Goldstein G., Holbrook N.M., Jackson P., & Cavelier J. (1993) Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell & Environment* 16, 429-436.
- Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G., Holbrook N.M., Cavelier J. & Jackson P. (1997) Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest : the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell & Environment* 20, 1242-1252.
- Monteith J.L. (1973) *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London.
- Oberbauer S.F. & Strain B.R. (1984) Photosynthesis and successional status of Costa Rica rain forest trees. *Photosynthesis Research* 5, 227-232.
- Pearcy R.W. (1987) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understorey micro-environments. *Functional Ecology* 1, 169-178.
- Pereira J.S., Tenhunen J.D. & Lange O.L. (1987) Stomatal control of photosynthesis of *Eucalyptus globulus* Labill. trees under field conditions in Portugal. *Journal of Experimental Botany* 38, 1678-1688.
- Reekie E.G. & Bazzaz F.A. (1989) Competition and patterns of resource use among seedlings of five tropical trees grown at ambient and elevated CO₂. *Oecologia* 79, 212-222.
- Reich P.B. & Borchert R. (1988) Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20, 60-69.
- Ritchie G.A. & Hinckley T.M. (1975) The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advanced Ecological Research* 9, 165-254.
- Roberts J., Cabral O.M.R. & Ferreira De Aguiar L. (1990) Stomatal and boundary-layer conductance in an Amazonian Terra Firme rain forest. *Journal of Applied Ecology* 27, 336-357.
- Sabatier D., Grimaldi M., Prévost M.F., Guillaume J., Godron M., Doso M. & Curmi P. (1997) The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rain forest. *Plant Ecology* 131, 81-108.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. & Hemmingsen E.A. (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346.
- Schulze E.-D. (1986) Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and in soil. *Annual Review of Plant Physiology* 37, 247-274.
- Schulze E.-D. & Küppers M. (1979) Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal responses to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta* 146, 319-326.
- Sun G.C. & Ehleringer J.R. (1986) Gas exchange in *Shima superba*, a subtropical monsoonal forest tree. *Photosynthetica* 20 158-163.
- Takagi K., Tsuboya T. & Takahashi H. (1998) Diurnal hystereses of stomatal and bulk surface conductance in relation to vapour pressure deficit in a cool-temperate wetland. *Agricultural and Forest Meteorology* 91, 177-191.

- Tardieu F. & Davies W.J. (1993) Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell & Environment* **16**, 341-349.
- Tardieu F., Lafarge T. & Simonneau T. (1996) Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower : interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell & Environment* **19**, 75-84.
- Tardieu F., Zhang J. & Gowing D.J.G. (1993) Stomatal control by both ABA in the xylem sap and leaf water status : a test model for droughted or ABA-fed field-grown maize. *Plant, Cell & Environment* **16**, 413-420.
- Tinoco-Ojanguren C. & Pearcy R.W. (1993) Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lighthflecks. *Oecologia* **94**, 388-394.
- Turner N.C., Schulze E.-D. & Gollan T. (1984) The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* **63**, 338-342.
- Tyree M.T. & Ewers F.W. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**, 345-360.
- Tyree M.T., Snyderman D.A., Wilmot T.R. & Machado J.L. (1991) Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). *Plant Physiology* **96**, 1105-1113.
- Tyree M.T. & Sperry J.S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress ? *Plant Physiology* **88**, 574-580.
- Wright S.J. (1992) Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Tree* **7**, 260-263.
- Wullschleger S.D., Meinzer F.C. & Vertessy R.A. (1998) A review of whole plant water use studies in trees. *Tree Physiology* **18**, 499-512.
- Zhang J. & Davies W.J. (1990) Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell & Environment* **13**, 277-285.

Annexe III

Homeostatic regulation of leaf water potential in relation to drought in *Virola michelii*, a tropical rainforest canopy tree species?

Running title: Stomatal control of leaf water potential in tropical trees

Damien BONAL¹ and Jean-Marc GUEHL^{2*}

2000

Functional Ecology

¹ Silvolab Guyane, Ecophysiologie Forestière, INRA Kourou, BP 709, F-97387 Kourou Cedex, Guyane Française

² Unité d'Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, F-54280 Champenoux, France

* Corresponding author : Fax : (33) 3 83 39 40 69 email guehl@nancy.inra.fr

Summary

1. Comparing seedlings of three tropical rainforest canopy tree species differing in leaf $\delta^{13}\text{C}$ values for the gas exchange and water potential (Ψ_w) responses to soil and atmospheric drought, we found an association of ecophysiological traits among species. Decreasing leaf $\delta^{13}\text{C}$ (-27.7‰ in *Eperua falcata*, -30.4‰ in *Diplotropis purpurea* and -32.2‰ in *Virola michelii*), which pointed to markedly decreasing WUE (the ratio of CO_2 assimilation rate on stomatal conductance for water vapour, A/g_s), was associated (1) with a tendency for increasing maximum g_s , (2) with increasing midday Ψ_w and (3) with increasing sensitivity of g_s to soil drought, but not to atmospheric drought.
2. *Eperua* presented an anisohydric behaviour in relation to drought since the decrease in predawn Ψ_w at the beginning of the drying cycle was accompanied by a more pronounced decrease in midday Ψ_w . Stomatal closure occurred from a volumetric soil water content (θ) value of $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ which corresponded to ca. one third of relative extractable soil water content.
3. *Diplotropis* displayed an isohydric behaviour since midday Ψ_{wm} did not decrease - and the difference between predawn and midday Ψ_w did not increase - over a large range of θ values (down to less than $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). Stomatal conductance was more sensitive to soil drought than in *Eperua*.
4. An original behavior was found in *Virola*. Midday Ψ_w remained remarkably stable, and close to predawn Ψ_w , over the drying cycle as long as leaves did not dry and g_s was extremely sensitive to soil drought. These results led us to hypothesise the existence of an homeostatic regulation of Ψ_w in *Virola*. The existence of a stomatal control operating in such a way as to maintain a leaf water potential 'set-point' can be evoked. For *Virola*, this 'set-point' value appears to be extremely high so that stomatal closure occurs very early in the drying cycle.

Keywords: carbon isotope composition, rainforest canopy tree, stomatal regulation, water status

Introduction

A major result in the area of tropical rainforest ecophysiology over the last decade consists in the finding that tree species within a given habitat (e.g. upper canopy trees) greatly differ in their leaf gas exchange regulation features, pointing to an important aspect of functional diversity. Studies based on direct CO₂ and H₂O gas exchange measurements, or on indirect assessments by the carbon isotope discrimination (Δ) approach (Farquhar, O'Leary & Berry 1982), have demonstrated a huge diversity among species (Roberts, Cabral & Ferreira 1990; Granier, Huc & Colin 1992; Meinzer et al. 1993; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Huc, Ferhi & Guehl 1994; Koch, Amthor & Goulden 1994; Hogan, Smith & Samaniego 1995; Guehl et al. 1998, Bonal et al. 1999). Carbon isotope discrimination screening studies carried out on more than one hundred canopy tree species in rainforests of French Guiana suggested that intrinsic water-use efficiency (WUE, the ratio of CO₂ assimilation rates on stomatal conductance for water vapour, A/g_s) varied over a threefold range (Guehl et al. 1998, Bonal et al., unpublished data). The ecological interpretation of these results remains incomplete.

It is acknowledged that pioneer species have higher A and g_s, and lower WUE than late stage canopy species (Bazzaz & Pickett 1980; Huc & Guehl 1989; Huc et al. 1994). However, it has recently been found that some abundant canopy late stage species presented lower leaf $\delta^{13}\text{C}$ values, i.e. lower WUE values, than pioneer species (Guehl et al. 1998, Bonal et al., unpublished data). Such results underline the need for more thorough studies on the gas exchange function of species differing in $\delta^{13}\text{C}$.

Tropical canopy tree species also differ widely in their gas exchange sensitivity to either atmospheric or soil drought (Sun & Ehleringer 1986; Huc & Guehl 1989; Roberts et al. 1990; Granier et al. 1992; Meinzer et al. 1993; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Koch et al. 1994; Huc et al. 1994; Hogan et al. 1995; Franks, Cowan & Farquhar 1997). Most tropical canopy tree species present a decrease in both A and g_s with increasing soil drought or atmospheric drought, but to strongly different extents. Field observations in French Guiana tend to show that stomatal regulation under soil drought is stronger in species with low $\delta^{13}\text{C}$, i.e. low WUE (Huc et Guehl 1989; Huc et al. 1994; Bonal et al. 1999).

The mechanisms underlying stomatal responses to drought remain unclear, even though it is acknowledged that both hydraulic and metabolic root-to-shoot signals act - independently or in an interactive way - as triggering factors for stomatal closure (see reviews in Grantz 1990; Davies & Zhang 1991; Schulze 1993; Bunce 1996; Tardieu, Lafarge & Simonneau 1996; Jones 1998; Whitehead 1998). Anisohydric species are characterised by leaf water potential (Ψ_w) which markedly decreases with increasing atmospheric evaporative demand during the day and with increasing soil drought. In contrast, isohydric species maintain constant Ψ_w during the day at a value which does not depend on soil water status until plants are close to death (Stocker 1956, Tardieu & Simonneau 1998).

In a previous field study with three canopy tree species growing in monospecific plantations (Bonal et al. 1999), we compared leaf gas exchange and water potential in the wet and the dry season. *Eperua falcata* Aub., Caesalpiniaceae, a shade hemitolerant species (classification by Favrichon 1994) with high $\delta^{13}\text{C}$ values, displayed similar g_s and minimum leaf water potential (Ψ_{wm}) in both seasons. *Diplotropis purpurea* (Rich.) Amsh., Caesalpiniaceae, a heliophilic species with low $\delta^{13}\text{C}$ values, partly closed stomata in the dry season, while Ψ_{wm} slightly increased from the wet to the dry season. An original behaviour was observed in *Virola surinamensis* Warb., Myristicaceae, another heliophilic species with very negative $\delta^{13}\text{C}$. Extremely high Ψ_w values (about -0.30 MPa) were observed in both seasons and over the day, Ψ_{wm} values being very close to predawn water potential values (Ψ_{wp}). Stomatal conductance was high in the wet season whereas stomata were almost completely closed in the dry season. Whether these three distinct behaviours

can be interpreted in the light of soil and atmospheric drought response patterns and mechanisms mainly established for temperate species is a worthy question.

We designed an experiment under controlled conditions aimed at analysing more thoroughly the differential drought responses of *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae), *Diploptropis purpurea* (Caesalpiniaceae) and *Virola michelii* (Myristicaceae). This latter species displayed $\delta^{13}\text{C}$ and Ψ_{wm} values similar to those of *Virola surinamensis* (Bonal et al., unpublished data). As compared to the field study by Bonal et al. (1999), we were able here (1) to clearly separate the effects of soil drought and atmospheric drought and (2) to follow the dynamic response of species leaf gas exchange and Ψ_{w} to increasing soil drought. We put emphasis on the original behaviour of the *Virola* species.

Material and Methods

PLANT MATERIAL

Seeds of the three species were collected in April 1997 in the natural forest of Paracou, French Guiana (5°20'N, 52°50'W). They were sown in 22 l cylindrical plastic bags filled with a sandy loam forest soil (A horizon). Plants were installed in a open-sided greenhouse covered with shade-nets reducing the incident light by 65% and automatically watered in order to keep soil humidity at field capacity.

Plants were grown in these conditions for 20 months. At the beginning of February 1999, seven plants per species were transferred to a growth chamber (Froids et Mesures, Beaucouze, France) where they acclimated to the following environmental conditions for one month: Photoperiod, 12 h; ambient CO_2 concentration, $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$; photosynthetic photon flux density, $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; air temperature, 27.0/21.0 °C (day/night); water vapour pressure deficit (VPD), 11.5/4.0 hPa. Plants were randomly distributed in the chamber. Measurements of soil water content (Θ , $\text{m}^3_{\text{water}} \text{m}^{-3}_{\text{soil}}$) were conducted weekly with a Theta probe ML1-108 (Delta-T devices LTD, Cambridge, England) in order to adjust plant water supply so as to maintain plants at field capacity ($\approx 0.32 \text{ m}^3 \text{m}^{-3}$).

The experiment started on the 9th of March 1999 ($d = 0$). Environmental conditions in the growth chamber were kept as in the acclimation phase. Three plants per species were randomly assigned to the well-watered treatment and were watered three times per week in order to keep soil humidity at field capacity, while four plants per species were assigned to the droughted treatment and did not receive any water during the whole experiment. The drying out experiment ended on $d = 77$.

Additionally, once a week, different levels of VPD were imposed in the growth chamber step by step over the day to test the influence of leaf-to-air vapour pressure difference (v) on the leaf gas exchange of the plants and the interaction with soil drought. In order to obtain a VPD range in the growth chamber similar to that observed in field conditions, different levels of air temperature and humidity were imposed (Table 1). Thus, we did not assess single VPD effects, but the combination of increasing temperature and increasing VPD as it occurs in natural environmental conditions. The kinetics of VPD started with the lowest air temperature and highest humidity (lowest level of VPD). Then, air temperature was increased and humidity decreased in order to increase VPD by about 4.0 - 6.0 hPa for each step.

LEAF GAS EXCHANGE AND WATER POTENTIAL MEASUREMENTS

Gas exchange measurements were conducted on the days when the kinetics of VPD was imposed. They were performed using a fully portable photosynthesis system (IRGA, CIRAS-1, PP-System,

Table 1. Environmental conditions in the growth chamber when leaf gas exchange and water potential were assessed. In order to obtain a VPD range in the growth chamber similar to that observed in field conditions, different levels of air temperature and humidity were imposed. The kinetics of VPD started with the lowest air temperature and highest humidity (lowest VPD). Then, air temperature was increased and humidity decreased in order to increase VPD by about 4.0-6.0 hPa for each step. Plants were left to acclimate to each new atmospheric condition for about 90 min before gas exchange measurements were performed.

Day time h	Light $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	[CO ₂] mol mol ⁻¹	Temperature °C	Air humidity %	VPD hPa
18h30 - 6h30	0	380	22.5	90	2.7
7h30 - 9h30	500	360	22.5	75	6.8
9h30 - 11h30	500	360	24.0	63	11.0
11h30 - 13h30	500	360	26.5	56	15.2
13h30 - 15h30	500	360	28.5	54	17.9
15h30 - 17h30	500	360	32.5	51	23.9

Table 2. Mean values (± 1 SEM) of CO₂ assimilation rate (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiration rate (E, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), stomatal conductance for water vapour (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), intercellular CO₂ concentration (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) and leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) for the three studied species growing under well-watered conditions and under low VPD (10.0-14.0 hPa). Within one column, values not sharing common letters are significantly different (ANOVA followed by Fishers' Least Significant Difference test, $p < 0.05$). $n = 7$.

Species	A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	E $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g_s $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	C_i mol mol^{-1}	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
<i>Eperua</i>	3.5(0.2) ^b	0.51(0.03) ^c	0.040(0.003) ^c	202.8(5.5) ^b	-27.7(0.3) ^a
<i>Diplotropis</i>	4.3(0.3) ^a	0.84(0.05) ^a	0.075(0.005) ^a	248.5(6.8) ^a	-30.4(0.3) ^b
<i>Virola</i>	3.0(0.1) ^b	0.67(0.04) ^b	0.056(0.004) ^b	255.6(4.8) ^a	-32.2(0.1) ^c

Herts, U.K.) operating in an open mode and fitted with a Parkinson leaf cuvette which allowed to measure photosynthetically active radiation (I_p , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and chamber air temperature ($^{\circ}\text{C}$). Differences in CO_2 and water vapour concentrations between inlet and outlet gas circulating through the leaf chamber, as well as leaf temperatures obtained from energy balance equations, were used to estimate leaf area based rates of CO_2 assimilation (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and transpiration (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and to calculate stomatal conductance for water vapour (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and intercellular CO_2 concentration (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) using Caemmerer & Farquhar's (1981) equations. Gas exchange measurements were assessed on all plants for each level of VPD on two randomly chosen fully expanded leaves per plant. The IRGA was kept in the growth chamber all over the day and the plants were left to acclimate to each new atmospheric condition for about 90 min before gas exchange measurements were performed. The response of A to I_p was tested and showed that light received by the plants in the growth chamber ($350\text{-}500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was saturating for A (data not shown).

Soil water content (Θ , $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) in each pot was estimated weekly using Theta probes, on the day of gas exchange measurements, i.e. one day after watering the control plants. Predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) measurements were made on the days of gas exchange measurements, before light was switched on in the growth chamber using a pressure bomb (Scholander et al. 1965). Ψ_{wp} is an estimation of the average water potential of the soil surrounding the root system (Ritchie & Hinckley 1975). A daily time-course of Ψ_w was established at the beginning of the experiment to determine the level of VPD which best corresponded to the minimum value of leaf water potential (Ψ_{wm}) for each species. Thereafter, to avoid excessive leaf removal, only Ψ_{wp} and Ψ_{wm} were estimated on the days of gas exchange measurement on one or two leaves per plant.

CARBON ISOTOPE COMPOSITION

Ten to fifteen mature leaves per plant were collected at the beginning of the experiment in order to estimate carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$). Leaves were oven dried at 70°C for 48 h and finely ground. A sub-sample of 1 mg of leaf powdered material was combusted and analysed for ^{13}C composition using an isotope ratio mass spectrometer (Delta S, Finnigan Mat, Bremen, Germany). Carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) was calculated as :

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \frac{R_{sa} - R_{st}}{R_{st}} 1000, \quad (1)$$

where R_{sa} and R_{st} are the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio in the sample and in the conventional standard (Pee Dee Belemnite standard), respectively. Carbon isotope discrimination (Δ) and $\delta^{13}\text{C}$ can be related to gas exchange measurements by the discrimination model proposed by Farquhar et al. (1982) as :

$$\Delta = \frac{\delta_a - \delta_l}{1000 + \delta_l} = a + (b - a) \frac{C_i}{C_a}, \quad (2)$$

where δ_a and δ_l are the carbon isotope compositions of air CO_2 and leaf, respectively, a is the discrimination factor against $^{13}\text{CO}_2$ during CO_2 diffusion through stomata into the leaf ($a = 4.4\text{‰}$), b is the discrimination factor during CO_2 photosynthetic carboxylation in C_3 pathway plants ($b = 27.0\text{‰}$), C_i is the intercellular CO_2 concentration, and C_a is the ambient atmospheric CO_2 concentration.

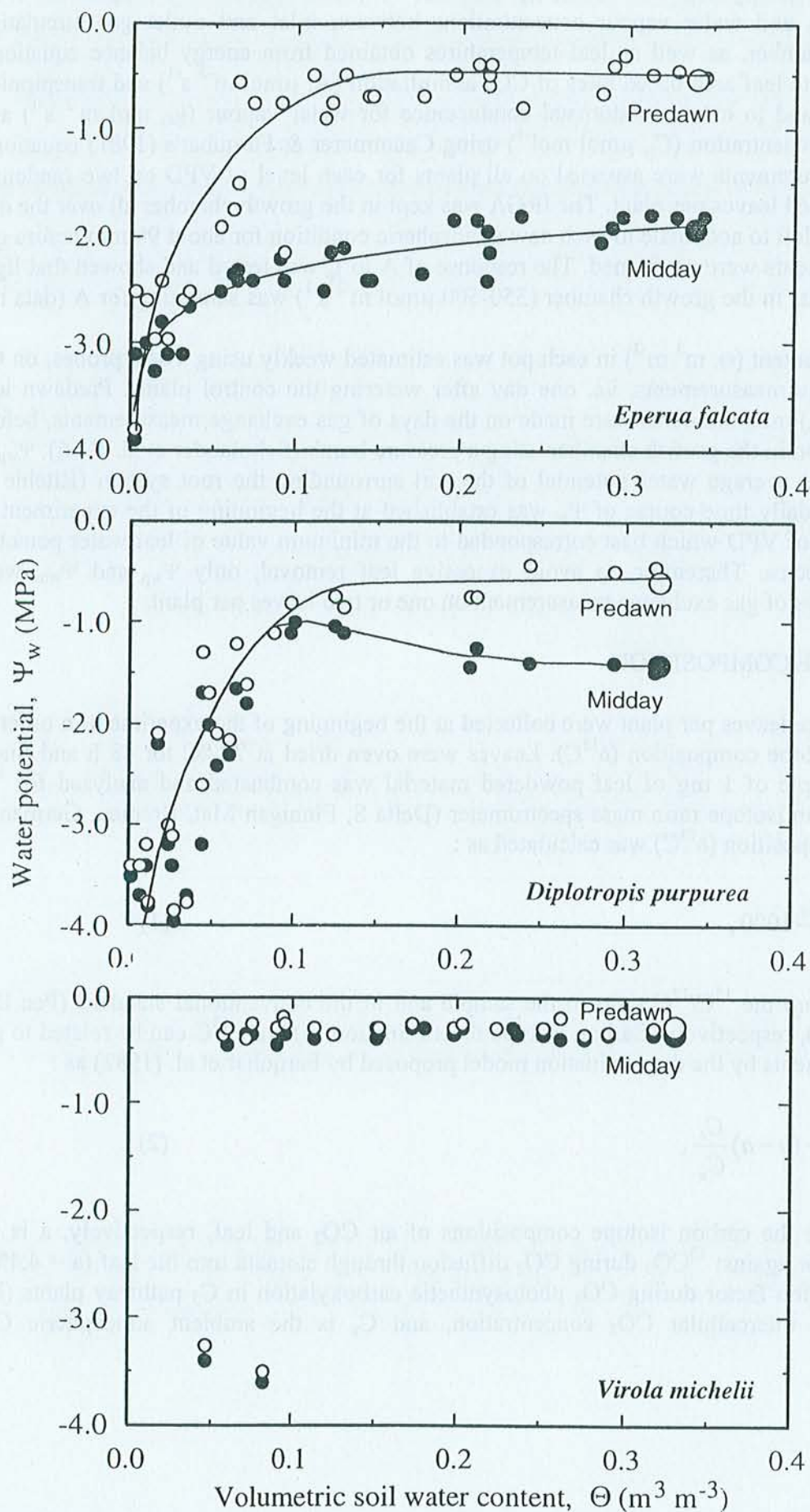


Fig. 1. Relationships between predawn or minimum leaf water potential and volumetric soil water content in the three species during a soil drying cycle. Large symbols denote the mean values in the well watered control plants; vertical bars denote ± 1 SEM unless it lies within the plotted symbols.

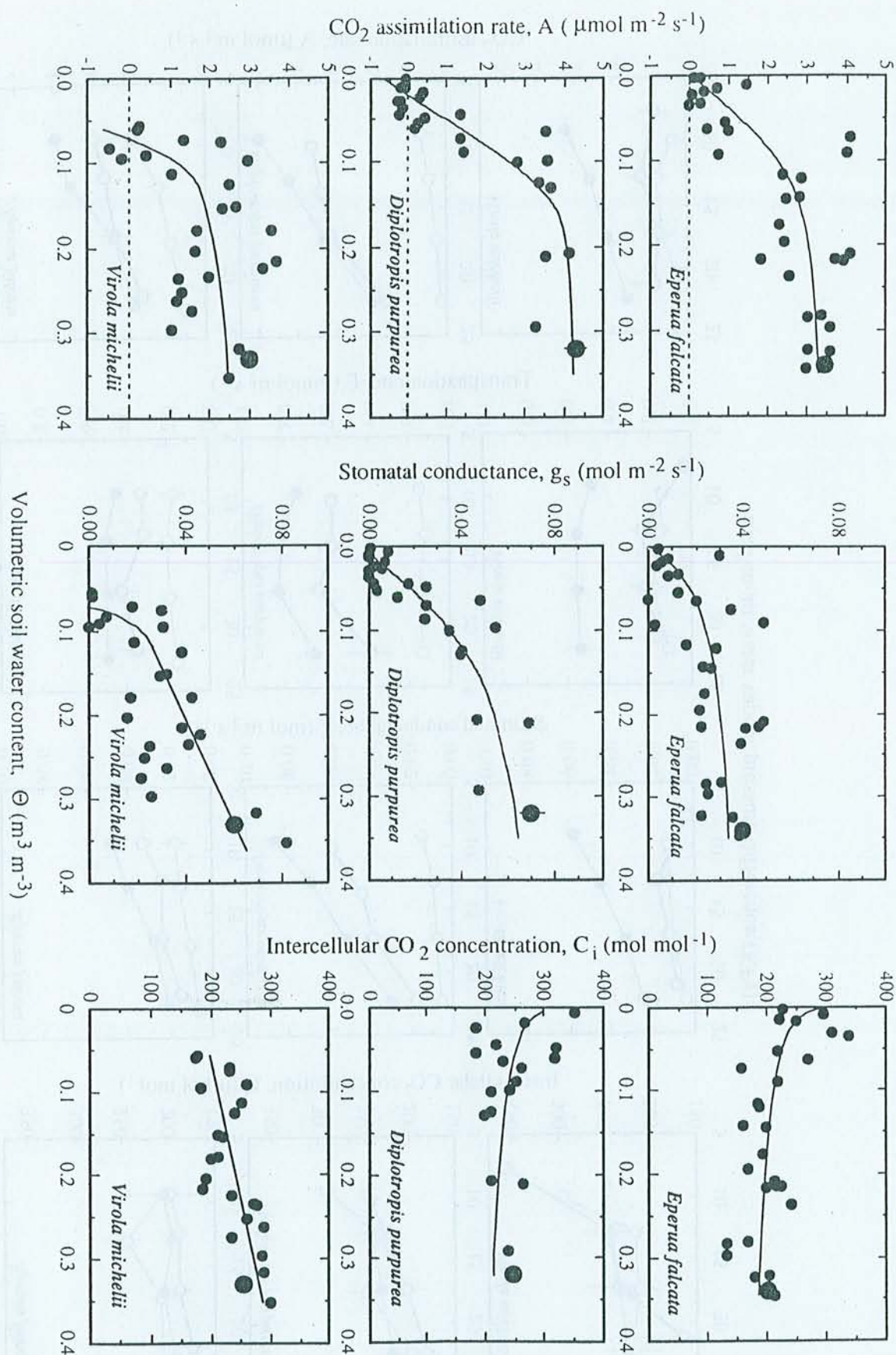


Fig. 2. Relationships between CO₂ assimilation rate, stomatal conductance for water vapour, or intercellular CO₂ concentration and soil volumetric water content humidity during a soil drying cycle. Large symbols denote the mean values in the well watered control plants; vertical bars denote ± 1 SEM unless it lies within the plotted symbols.

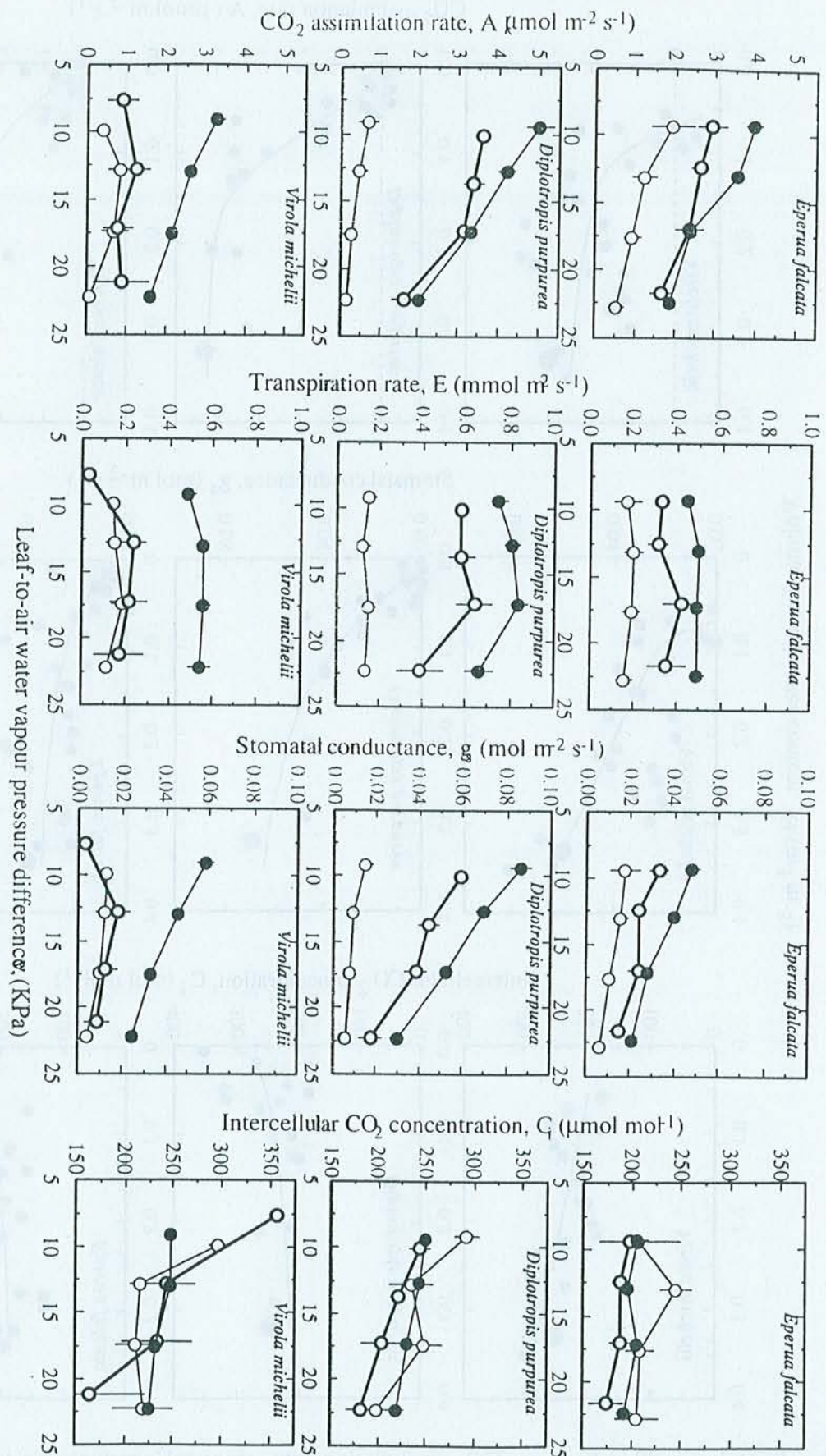


Fig. 3. Relationships between CO₂ assimilation rate, transpiration rate, stomatal conductance for water vapour, or intercellular CO₂ concentration and leaf-to-air vapour pressure difference for three different volumetric soil water classes. Closed circles, well watered conditions ($\Theta = 0.32 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$); open circles and thick lines, moderate drought ($0.10 < \Theta < 0.15 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$); open circles and thin lines (severe drought, $\Theta < 0.10 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). Vertical bars denote ± 1 SEM.

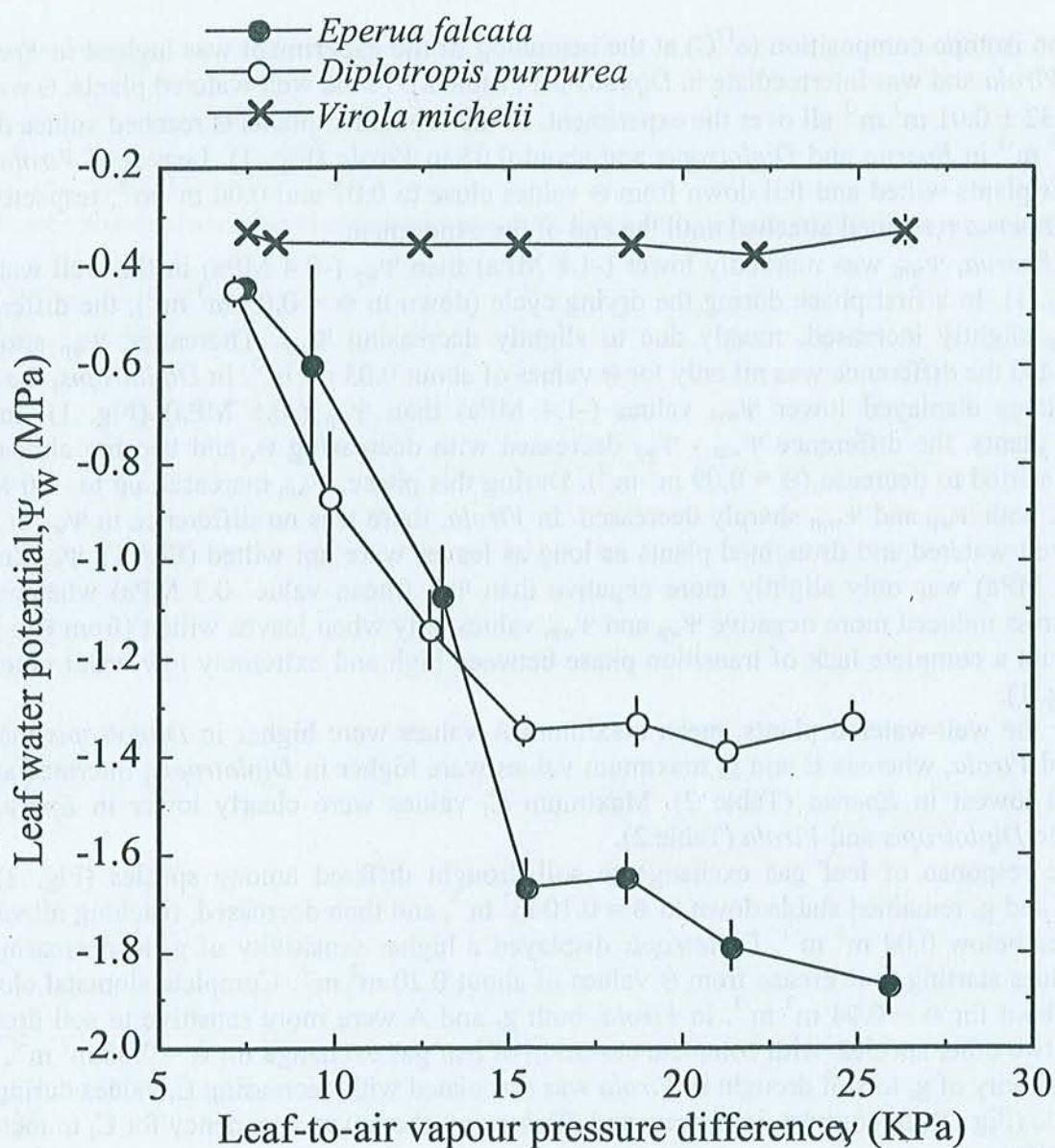


Fig. 4. Relationships between leaf water potential and leaf-to-air water vapour pressure difference in well watered conditions ($\Theta = 0.32 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). Vertical bars denote ± 1 SEM.

Results

Leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) at the beginning of the experiment was highest in *Eperua*, lowest in *Virola* and was intermediate in *Diplotropis* (Table 2). In the well watered plants, Θ was on average $0.32 \pm 0.01 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ all over the experiment. In the droughted plants Θ reached values down to $0.01 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ in *Eperua* and *Diplotropis* and about 0.05 in *Virola* (Fig. 1). Leaves of *Virola* and *Diplotropis* plants wilted and fell down from Θ values close to 0.07 and $0.04 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, respectively. Leaves of *Eperua* remained attached until the end of the experiment.

In *Eperua*, Ψ_{wm} was markedly lower (-1.8 MPa) than Ψ_{wp} (-0.4 MPa) in the well watered plants (Fig. 1). In a first phase during the drying cycle (down to $\Theta = 0.07 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$), the difference $\Psi_{\text{wm}} - \Psi_{\text{wp}}$ slightly increased, mostly due to slightly decreasing Ψ_{wm} . Thereafter, Ψ_{wp} strongly decreased and the difference was nil only for Θ values of about $0.03 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. In *Diplotropis*, the well watered plants displayed lower Ψ_{wm} values (-1.4 MPa) than Ψ_{wp} (-0.5 MPa) (Fig. 1). In the droughted plants, the difference $\Psi_{\text{wm}} - \Psi_{\text{wp}}$ decreased with decreasing Θ , and became almost nil when Ψ_{wp} started to decrease ($\Theta = 0.09 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). During this phase, Ψ_{wm} increased up to -1.0 MPa. Thereafter, both Ψ_{wp} and Ψ_{wm} sharply decreased. In *Virola*, there was no difference in Ψ_{wp} or Ψ_{wm} between well watered and droughted plants as long as leaves were not wilted (Fig. 1). Ψ_{wm} (mean value -0.4 MPa) was only slightly more negative than Ψ_{wp} (mean value -0.3 MPa) whatever Θ . Drought stress induced more negative Ψ_{wp} and Ψ_{wm} values only when leaves wilted (from $\Theta = 0.07 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$), with a complete lack of transition phase between high and extremely low water potential values (Fig. 1).

For the well-watered plants, mean maximum A values were higher in *Diplotropis* than in *Eperua* and *Virola*, whereas E and g_s maximum values were higher in *Diplotropis*, intermediate in *Virola* and lowest in *Eperua* (Table 2). Maximum C_i values were clearly lower in *Eperua* as compared to *Diplotropis* and *Virola* (Table 2).

The response of leaf gas exchange to soil drought differed among species (Fig. 2). In *Eperua*, A and g_s remained stable down to $\Theta = 0.10 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, and then decreased, reaching nil values for Θ values below $0.04 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. *Diplotropis* displayed a higher sensitivity of g_s to decreasing Θ , with g_s values starting to decrease from Θ values of about $0.20 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Complete stomatal closure occurred about for $\Theta = 0.04 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. In *Virola*, both g_s and A were more sensitive to soil drought than in the two other species, with complete cessation of leaf gas exchange for $\Theta = 0.08 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. The higher sensitivity of g_s to soil drought in *Virola* was associated with decreasing C_i values during the drying cycle (Fig. 2). In contrast, in *Eperua* and *Diplotropis* there was a tendency for C_i to increase at low Θ values.

In the well-watered plants of the three species, both g_s and A strongly and linearly decreased in relation to increasing leaf-to-air water vapour pressure difference (v) (Fig. 3). The sensitivity of g_s to increasing v , calculated as the percentage of decrease in g_s from the lowest (8.0 hPa) to the highest (24.0 hPa) v value, was slightly higher in *Diplotropis* (-65%) than in *Virola* (-59%) and *Eperua* (-56%). Leaf transpiration rates (E) remained stable over the v range explored for *Eperua* and *Virola*, whereas E decreased in *Diplotropis* above $v = 17.0$ hPa. In *Diplotropis* and *Virola*, increasing v resulted in slightly decreasing C_i , whereas C_i remained stable in *Eperua*. Leaf water potential response to v differed among species (Fig. 4). In *Eperua*, Ψ_w strongly decreased between 7.0 and 15.5 hPa, down to -1.7 MPa, and slightly decreased thereafter down to -1.9 MPa when v reached 26.0 hPa (Fig. 4). In *Diplotropis*, Ψ_w also decreased with increasing v , but to less negative values than *Eperua* (-1.4 MPa) and remained stable when v was higher than 15.4 hPa. In contrast, *Virola* displayed similar Ψ_w values all over the v kinetics (-0.4 MPa), close to predawn values (-0.3 MPa).

Under moderate or strong soil water stress ($0.10 < \Theta \leq 0.15 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ or $\Theta \leq 0.10 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, respectively), the relationships between A, g_s , E or C_i and v were similar in shape to the ones observed for the well-watered plants (Fig. 3).

Discussion

For the well-watered plants and under low atmospheric drought stress, the ranking of the three species based on the calculated C_i values chiefly confirmed our expectations based on the $\delta^{13}\text{C}$ values (Table 2). *Eperua* displayed lower C_i values (i.e. higher A/g_s values) than *Virola* and *Diplotropis*. However, the two latter species did not show any significant difference in C_i , even though *Virola* had lower $\delta^{13}\text{C}$ values than *Diplotropis*. This discrepancy might be related to the difference in time-integration scale between the two methods (Picon, Guehl & Ferhi 1996). Bonal et al. (1999) observed that extremely low A/g_s values in tropical canopy trees (very negative $\delta^{13}\text{C}$ values) were not associated with low A , but rather with high g_s . In this study, the difference in $\delta^{13}\text{C}$ between *Eperua* and *Virola* or *Diplotropis* was indeed clearly associated with lower maximum g_s values - and not with higher A values - in *Eperua* (Table 2).

Eperua presented characteristics of stomatal control consistent with the anisohydric pattern (Stocker 1956; Jones 1998; Tardieu & Simonneau 1998), since under low to intermediate soil drought (Θ higher than $0.08 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$), the decrease in Ψ_{wp} was accompanied by a slightly more pronounced, decrease in Ψ_{wm} , leading to an increasing difference $\Psi_{wp} - \Psi_{wm}$ (Fig. 1). With further increasing soil drought, the annihilation of the difference $\Psi_{wp} - \Psi_{wm}$, which has been interpreted as the point of complete stomatal closure during the soil drying cycle (Aussenac & Granier 1978) occurred for a very low Θ value (ca. $0.02 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). The decrease in g_s (Fig. 2) roughly paralleled the decrease in Ψ_{wm} or Ψ_{wp} (Fig. 2) during the drying cycle as it was found in other anisohydric species. Yet, both hydraulic and metabolic root-to-shoot signals may act as triggering factors for stomatal closure in anisohydric species (see reviews in Grantz 1990; Davies & Zhang 1991; Tardieu et al. 1996; Jones 1998).

Diplotropis displayed an isohydric behaviour (Stocker 1956; Jones 1998; Tardieu & Simonneau 1998) at least at the beginning of the drying cycle since Ψ_{wm} did not decrease - and the difference $\Psi_{wp} - \Psi_{wm}$ did not increase - over a large range of Θ values (down to less than $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$) (Fig. 1). Such a stomatal control has been characterised as involving an interaction between hydraulic (i.e. leaf water status) and root-to-shoot chemical signals (Tardieu & Simonneau 1998). Under soil drying, chemical signals induce stomatal closure (Davies & Zhang 1991; Tardieu, Zhang & Gowing 1993) and stomata seem to be more sensitive to these signals when transpiration rate - which depends on v - is high, or when Ψ_w is low (Tardieu & Simonneau 1998). This leads to an absence of decrease in Ψ_{wm} with increasing soil drought. The high sensitivity of g_s to Θ observed in *Diplotropis* (Fig. 2) was even accompanied by a slight increase in Ψ_{wm} with Θ decreasing down to $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (Fig. 1), which is in accord with the observations made by Bonal et al. (1999) in field conditions.

Midday leaf water potential (Ψ_{wm}) in *Virola* remained remarkably stable over the drying cycle, at least as long as leaves did not dry out, and thus Ψ_{wm} did not depend on soil water status (Fig. 1). A second peculiar trait in *Virola* was the extremely high stomatal sensitivity to soil drought (Fig. 2). These results confirm those obtained for fifteen year-old trees of *Virola surinamensis* growing in a plantation in French Guiana (Bonal et al. 1999). Such a pattern is also, at least partly, typical of an isohydric behaviour of stomatal control (Stocker 1956; Jones 1998; Tardieu & Simonneau 1998). However, the leaf water status behaviour found in *Virola* does not conform completely with that of previously described isohydric species. Indeed, over the drying cycle, Ψ_{wp} remained high and stable (Fig. 1), at least as long as plants were not dried out, and Ψ_{wm} did not decrease with increasing v , even though high leaf transpiration rates were observed. This resulted in Ψ_{wm} values very close to Ψ_{wp} over the drying cycle (Figs 3 and 4). Similar results have been found by Reekie & Bazaz (1989) on a tropical gap-tree species and by Bonal et al. (1999) in *Virola surinamensis*. Bonal et al. (unpublished data) found Ψ_{wm} values very close to Ψ_{wp} , all higher than -0.5 MPa, in canopy trees of all *Myristicaceae* species found in northern French Guiana (*Virola kwatae*, *Virola sebifera*, *Iryanthera hostmanii*, *Iryanthera sagotiana*, and *Ostephloem*

platyspermum) (data not shown). These results led us to hypothesise the existence of an homeostatic regulation of Ψ_w in *Virola* and in the other Myristicaceae species. The mechanisms underlying such an homeostatic regulation have not been explored and remain unclear. The existence of a stomatal control operating in such a way as to maintain a leaf water potential 'set-point' can be evoked (Comstock & Mencuccini 1998, Jones 1998). For *Virola*, this 'set-point' value appears to be very high, and stomatal closure occurs very early and efficiently in the drying cycle, enabling the plants to avoid any important loss of water during soil drought and to maintain high Ψ_w values. This behaviour does not rule out the effect of chemical root-to-shoot signals on stomata (Davies & Zhang 1991; Tardieu et al. 1993), but tends to show that for this species, these chemical signals may not be the primary factor controlling stomatal regulation (Comstock & Mencuccini 1998). Bonal et al (1999) have shown that extremely low differences between Ψ_{wm} and Ψ_{wp} in *Virola surinamensis* were associated with high plant hydraulic conductance (g_p). High g_p values, together with the extremely high stomatal sensitivity to soil drought (Fig. 2), are traits that may allow *Virola* trees - and more generally trees of rainforest Myristicaceae species - to avoid xylem embolism under pronounced soil drought (Tyree & Sperry 1988; Tyree & Ewers 1996).

While in *Eperua* stomatal closure occurred from Θ of ca. $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, which corresponded roughly to the threshold of one third of soil relative extractable water content often found (Granier et al. 1999), *Diplotropis* and, particularly, *Virola* were characterised by clearly higher threshold values of stomatal closure onset.

The decrease in A with increasing soil drought occurred at low Θ values for *Diplotropis* and *Eperua* (0.12 and $0.10 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, respectively), and at higher Θ values for *Virola* ($0.20 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$). These differences were associated with distinct responses of intercellular CO_2 concentration (C_i) to soil drought among species (Fig. 2). For *Virola*, the decrease in A during the drying cycle was accompanied by slightly decreasing C_i , which suggests a predominant stomatal origin of the decrease in A (Jones 1985; Huc & Guehl 1989). In contrast, For *Diplotropis* and *Eperua*, C_i remained constant at the beginning of the drying cycle and increased thereafter, primarily suggesting a non-stomatal origin of the decrease in A (Jones 1985; Grieu, Guehl & Aussenac 1988).

The three species did not display clearly distinct patterns of A and g_s responses to v , which is in contrast with the responses to soil drought. For the well-watered plants, increasing v from about 7.0 to 23.0 hPa resulted in a linear decrease in A and g_s for the three species (Fig. 3). Such an effect of v on the gas exchange has been observed by many authors for tropical trees (Turner, Schulze & Gollan 1984; Grantz 1990; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Meinzer et al. 1997; Franks et al. 1997). The effect of peristomatal transpiration on g_s (Bunce 1996), or of a feedback control of cellular water relations due to changes of leaf internal water fluxes in the stomatal complex (Schulze 1993), or the effect of ABA synthesised in the leaves when pressure turgor changes in mesophyll cells (Grantz 1990; Franks et al. 1997), are plausible mechanisms involved in stomatal regulation under increasing v (see reviews in Grantz 1990; Schulze 1993; Bunce 1996; Whitehead 1998). Tardieu & Simonneau (1998) also argued that in pot experiments, the apparent effect of v on stomatal regulation of well-watered plants could actually reflect the effect of a mild soil water deficit around the root system.

Leaf transpiration rates (E) slightly increased with increasing v in *Eperua* and *Virola* (Fig. 3). In contrast, *Diplotropis* presented characteristics of an 'apparent' feedforward type response of E to v (Fig. 3) (Cowan & Farquhar 1977; Farquhar 1978; Franks et al. 1997), since increasing v resulted in maximum shaped E responses. This pattern suggests a direct effect of v on stomatal conductance. In *Eperua*, Ψ_w decreased steadily with increasing v (fig. 4), even though E remained approximately constant for v values above 15.0 hPa (fig. 3). A slight decrease in soil moisture around the roots may have occurred with increasing v , resulting in slightly decreasing soil water potential (Tardieu & Simonneau 1998). Such an effect is also likely to have occurred in *Diplotropis*, since Ψ_w remained stable when v was increased from 15.0 to 25.0 hPa , whereas E decreased (Figs 3 and 4).

In conclusion, our results, together with those previously obtained in field conditions (Bonal et al. 1999), provide a clear confirmation of the wide variability in ecophysiological traits among canopy tropical tree species. They also provide an interesting picture of association of traits among species, finally allowing a better autecological characterisation of the different species. Decreasing leaf $\delta^{13}\text{C}$ (from *Eperua* to *Virola*), and thus decreasing WUE, was associated (1) with a tendency for increasing maximum g_s , (2) with increasing Ψ_{wm} , and (3) with increasing stomatal sensitivity to soil drought, but not to atmospheric drought. Bonal et al. (unpublished data) have established a similar association between $\delta^{13}\text{C}$ and midday leaf water potential over 35 different canopy species. Our results clearly show that different types of stomatal, and plant water status, regulation do occur among the numerous canopy tree species that coexist within rainforests. An original pattern of stomatal control and water status regulation was observed in *Virola*, and possibly applies to other *Myristicaceae* species. The mechanisms of a possible homeostatic control of Ψ_w in this species remain to elucidate. The extremely high stomatal sensitivity to soil drought in *Virola* will induce severe restrictions in CO_2 assimilation whenever water supply becomes limiting. *Virola* is associated with very moist soils in bottom flats or on riversides; any extension to soils more prone to drought will reduce fitness in this species. *Eperua* is a shade hemitolerant, and potentially canopy emerging, species (Favrichon 1994). High WUE and limited A and g_s sensitivity to soil drought in this species may be considered as adaptive traits facing the high evaporative demand prevailing in the upper canopy.

Acknowledgements

The excellent technical collaboration of Claude Bréchet for the isotope analysis and that of Pascal Imbert for the growth chamber utilisation is acknowledged. D. Bonal was supported by a grant from INRA and GIS-Silvolab (French Guiana).

References

- Aussenac G. & Granier A. (1980) Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Annales des Sciences Forestières* **35**, 19-32.
- Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980) Physiological ecology of a tropical succession : a comparative review. *Annual Reviews in Ecological Systems* **11**, 287-310.
- Bonal D., Barigah T.S., Granier A. & Guehl J.M. (2000) Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant Cell Environment*, in press.
- Bunce J.A. (1996) Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant, Cell & Environment* **19**, 131-135.
- Caemmerer Von S. & Farquhar G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**, 376-387.
- Comstock J. & Mencuccini M. (1998) Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub. *Plant, Cell & Environment* **21**, 1029-1038.
- Cowan I.R. & Farquhar G.D. (1977) Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposium of Society for Experimental Botany* **31**, 471-505.
- Davies W.J. & Zhang J. (1991) Roots signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**, 55-76.
- Farquhar G.D. (1978) Feedforward responses of stomata to humidity. *Australian Journal of Plant Physiology* **5**, 787-800.



- Farquhar G.D., O'Leary M.H. & Berry J.A. (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**, 121-137.
- Favrichon V (1994) Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt Guyanaise. *Revue Ecologie* **49**, 379-403.
- Franks P.J., Cowan I.R. & Farquhar G.D. (1997) The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit : information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant, Cell & Environment* **20**, 142-145.
- Granier A., Huc R. & Colin F. (1992) Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Annales des Sciences Forestières* **49**, 17-24.
- Granier A., Bréda N., Biron, P. & Villette S. (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, in press.
- Grantz D.A. (1990) Plant response to atmospheric humidity. *Plant, Cell & Environment* **13**, 667-679.
- Grieu P., Guehl JM. & Aussenac G. (1988). The effects of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. *Physiologia Plantarum* **73**, 97-104.
- Guehl JM., Domenach A.M., Béreau M., Barigah T.S., Casabianca H., Ferhi A. & Garbaye J. (1998) Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana. A dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). *Oecologia* **116**, 316-330.
- Hogan K.P., Smith A.P. & Samaniego M. (1995) Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. *Biotropica* **27**, 324-333.
- Huc R., Ferhi A. & Guehl JM. (1994) Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guyana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* **99**, 297-305.
- Huc R. & Guehl JM. (1989) Environmental control of CO_2 assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guyana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua falcata* Aubl.). *Annales des Sciences Forestières* **46s**, 443-447.
- Jones H.G. (1985) Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* **8**, 95-104.
- Jones H.G. (1998) Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **49**, 387-398.
- Koch G.W., Amthor J.S. & Goulden M.L. (1994) Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon: measurements from the Radeau des Cimes. *Tree Physiology* **14**, 347-360.
- Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G., Holbrook N.M., Cavelier J. & Jackson P. (1997) Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest : the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell & Environment* **20**, 1242-1252.
- Meinzer F.C., Goldstein G., Holbrook N.M., Jackson P., Cavelier J. (1993) Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell & Environment* **16**, 429-436.
- Picon C., Guehl JM. & Ferhi A. (1996) Leaf gas exchange and carbon isotope discrimination responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO_2 concentration. *Plant, Cell & Environment* **19**, 182-190.
- Reekie E.G. & Bazzaz F.A. (1989) Competition and patterns of resource use among seedlings of five tropical trees grown at ambient and elevated CO_2 . *Oecologia* **79**, 212-222.

- Ritchie G.A. & Hinckley T.M. (1975) The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advanced Ecological Research* 9, 165-254.
- Roberts J., Cabral O.M.R. & Ferreira De Aguiar L. (1990) Stomatal and boundary layer conductance in an Amazonian Terra Firme rain forest. *Journal of Applied Ecology* 27, 336-357.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. & Hemmingsen E.A. (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346.
- Schulze E.-D. (1993) Soil water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. *Environmental Plant Biology* (Eds Davies W.J.), pp. 129-145. BIOS Scientific Publishers, UK.
- Stocker O. (1956) Die Abhängigkeit des transpiration von den umweltsfaktoren. *Encyclopedia of Plant Physiology* Vol. 3 (Eds Ruhland W.), pp. 436-488. Springer Verlag, Berlin.
- Sun G.C. & Ehleringer J.R. (1986) Gas exchange in *Shima superba*, a subtropical monsoonal forest tree. *Photosynthetica* 20 158-163.
- Tardieu F., Lafarge T. & Simonneau T. (1996) Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower : interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell & Environment* 19, 75-84.
- Tardieu F. & Simonneau T. (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49s, 419-432.
- Tardieu F., Zhang J. & Gowing D.J.G. (1993) Stomatal control by both ABA in the xylem sap and leaf water status : a test model for droughted or ABA-fed field-grown maize. *Plant, Cell & Environment* 16, 413-420.
- Tinoco-Ojanguren C. & Pearcy R.W. (1993) Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lighflecks. *Oecologia* 94, 388-394.
- Turner N.C., Schulze E.-D. & Gollan T. (1984) The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63, 338-342.
- Tyree M.T. & Ewers F.W. (1996) Hydraulic architecture of woody tropical plants. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. (Eds Mulkey S.S., Chazdon R.L. & Smith A.P.), pp. 217-243. Chapman et Hall, New-York.
- Tyree M.T. & Sperry J.S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology* 88, 574-580.
- Whitehead D. (1998) Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology* 18, 633-644.

Annexe IV

Water acquisition patterns of two wet tropical canopy tree species of French Guiana as inferred from $H_2^{18}O$ extraction profiles

Running title: Water acquisition in the rainforest

BONAL Damien¹, ATGER Claire², BARIGAH Tété Séverien¹,
FERHI André³, GUEHL Jean-Marc⁴, FERRY Bruno²

2000

Annals of Forest Science

¹ Silvolab Guyane, Ecophysiologie Forestière, INRA Kourou, BP 709, F-97387 Kourou Cedex, Guyane Française

² Laboratoire de Recherches en Sciences Forestières, ENGREF, 14 rue Girardet, 54042 Nancy Cedex, France

³ Centre de Recherches Géodynamiques, Université Paris VI, 47 avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-Bains, France

⁴ Unité d'Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy, F-54280 Champenoux, France

Abstract

We inferred water acquisition patterns of two major tropical rainforest canopy tree species in wet and dry season in different soil drainage conditions, based on the natural abundance of ^{18}O in soil and sapwood water and on descriptions of rooting system architecture. Strong gradients of $\delta^{18}O$ of water in the soil down to -3.0 m were observed in the dry season. On deep vertical drainage sites (DVD), *Eperua falcata* was able to absorb water down to -3.0 m depth, whereas *Dicorynia guianensis* depended only on superficial layers. On superficial lateral drainage sites (SLD), the rooting system of both species was less deep, but *Eperua falcata* was still able to extract water around -2.0 m depth. Despite these different patterns, there was no effect of seasonal soil drought on leaf water status, which might be related to the high WUE of both species. In term of adaptation to seasonal soil drought, the strategy of *Eperua falcata* might be an advantage under occasional severe soil moisture stress.

Keywords: ^{18}O , rainforest canopy tree, water acquisition, *Eperua falcata*, *Dicorynia guianensis*, water-use efficiency

Stratégies d'acquisition de l'eau chez deux espèces abondantes de la forêt tropicale humide guyanaise estimée par les profils d'extraction de $H_2^{18}O$

Résumé

Nous avons estimé la distribution verticale de l'acquisition de l'eau chez deux espèces abondantes de la strate arborée supérieure en forêt tropicale humide, en saison sèche et en saison des pluies,

pour des sols qui diffèrent par le type de drainage. Nous avons combiné une approche basée sur les mesures d'abondance naturelle en ^{18}O de l'eau dans le sol et dans l'aubier, et une autre approche basée sur la description du système racinaire des arbres. Des gradients importants de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau dans le sol ont été observés jusqu'à 3.0 m de profondeur en saison sèche. Sur le site à drainage vertical libre (DVD), *Eperua falcata* est capable d'absorber de l'eau jusqu'à 3.0 m de profondeur, alors que l'alimentation en eau de *Dicorynia guianensis* ne repose que sur les horizons supérieurs. Sur le site à drainage vertical bloqué (SLD), le système racinaire des deux espèces est moins profond, mais *Eperua falcata* puise tout de même de l'eau jusqu'à -2.0 m de profondeur. Malgré ces différences de profondeur d'extraction, l'état hydrique des arbres est maintenu constant en saison sèche et en saison des pluies. Ceci peut être associé à la forte WUE des deux espèces. En terme d'adaptation à la sécheresse du sol, la stratégie d'*Eperua falcata* pourrait être un avantage lors de sécheresses exceptionnelles.

Mots clefs : ^{18}O , forêt tropicale humide, acquisition de l'eau, WUE, *Eperua falcata*, *Dicorynia guianensis*

1. Introduction

In recent years, a non-destructive methodology based on the natural abundance of stable oxygen (^{18}O) or hydrogen (^2H) isotopes in water has been used to assess the differential uptake and use of water sources among plants or trees in different ecosystems [13, 14, 15, 16, 17, 22, 31, 36, 43]. This methodology is based on the fact that (1) soil water extraction by roots does not induce isotopic fractionation of either oxygen or hydrogen isotopes of water [2, 44, 45] and (2) gradients with soil depth in oxygen or hydrogen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}$ or $\delta^2\text{H}$) of soil water may arise from seasonal variations in rainfall isotope signature [11, 12] and from the isotope fractionation that occurs during surface soil water evaporation (see review in [16]). Therefore, by comparing instantaneous $\delta^{18}\text{O}$ or $\delta^2\text{H}$ of xylem sap water with that of soil water, it is possible to interpolate a mean soil depth where roots extract water.

This methodology has been widely applied in dry or arid ecosystems [17, 22, 36, 43], but reports on the use of this method to infer water sources used by trees in dry tropical [31] or wet tropical [3, 19] forest remain scarce. The weak development of such approach in the wet tropics might be associated with the weakness or absence of strong differences in seasonal isotopic signature of rainfall water and with the weak atmospheric evaporative demand in the understorey [3, 21]. However, Jackson et al. [31] found a strong gradient in $\delta^2\text{H}$ from surface down to 1.0 m depth in a lowland tropical forest in Panama and were then able to distinguish at which depth and which source of water trees differing in leaf phenology were extracting. Therefore, this methodology might still be promising to infer differences in soil water extraction depth among wet tropical canopy trees.

Tropical canopy rainforest tree species have been found to strongly differ in intrinsic water-use efficiency, as defined as the ratio of CO_2 assimilation to leaf conductance to water vapour (A/g_s) and to seasonal soil drought sensitivity [7, 9, 27, 28, 29, 30, 34]. Several factors have been proposed to explain these differences, among which, differences in CO_2 assimilation and fixation rates [1, 6, 7, 29], stomatal regulation pattern [7, 9, 23, 26, 29], or hydraulic conductivity [9, 39, 41]. Differences in water acquisition strategies among species and the ability of some of these species to adapt to the high competition for water and nutrients by exploring deep soil layers could also explain these differences. This has been poorly documented. Huc et al. [29] suggested that differences in stomatal sensitivity to seasonal soil drought between pioneer and late stage canopy tree species might be related to differential soil water extraction depth, late stage species being able to explore deeper soil layers. Alexandre [1] observed that a strong and deep taproot in some canopy

tree species allowed them to extract water in deeper layer and avoid seasonal soil drought stress. It is generally thought that the rooting system of most trees in the wet tropics is concentrated in the upper soil layer [20, 35]. However, Canadell et al. [10] reviewed several studies on the maximum depth of trees in the wet tropics and found an average maximum depth of 6.5 ± 2.5 m, with a maximum as deep as 18.0 m depth [35]. It has been found also that the depth of the rooting system of some tropical tree species might partly depend on the type of soil drainage [20]. These results emphasise the need for more thorough investigation of the differences in rooting depth among tropical canopy tree species growing in different soil drainage type conditions and their consequences on leaf gas exchange functioning.

We used the $\delta^{18}\text{O}$ methodology in a natural tropical rainforest of French Guiana and compared the depth of water extraction of two species - *Dicorynia guianensis* Amshoff and *Eperua falcata* Aublet, two Caesalpiniaceae - growing in vicinity and on different soil drainage types. It is hypothesised that (1) *E. falcata* may develop a deep rooting system which allows to avoid seasonal soil drought stress [5, 7, 29, 30], (2) *D. guianensis* might suffer from seasonal soil drought because of its shallow rooting system [24, Atger, personal communication], (3) soil drainage types have an influence on the depth of water extraction by trees.

2. Materials and Methods

2.1. Study sites

This study was performed in a natural forest near Petit-Saut dam, French Guiana. This forest was chosen because several dominant canopy trees of the two studied species were found growing in the vicinity of each other on two sites differing in soil drainage and distant only by hundred meters. Other dominant canopy tree species on the two sites were *Eschweilera* sp., Lecithydaceae, *Lecithys* sp., Lecithydaceae, and *Vouacapoua americana* Aublet, Caesalpiniaceae. Two to three trees per studied species and per site were selected for this study. One site (DVL: deep vertical drainage) is located on the top of a small hill and presents a reddish-brown sandy-loamy to sandy horizon down to at least 4.0 m, with a micro-aggregated structure. The other site (SLD: superficial lateral drainage) is located downhill and is constituted of a clayey-silty alterite with a compact appearance at the base (less than 1 m) which induces lateral drainage. The climate in French Guiana is characterised by a long dry season from mid-August to the end of November and a short dry-season in February-March. The remaining months experience heavy rains with maximum rainfall in April and May. Mean annual rainfall is 2900 mm at Petit-Saut and the daily mean temperature of 25.8°C is almost constant over the year. Measurements and sampling in this study were conducted during the 1997 long and severe dry season (end-October), more than two months after the last rain event, and in the middle of the long 1998 wet season (end of May).

2.2. Soil water content and $\delta^{18}\text{O}$ of soil, rainfall, and sapwood water

In both seasons, four holes per site in the vicinity of the studied trees were dug using a Dutch auger. Soil samples were collected every 10 cm down to 30 cm depth and every 30 cm down to 300 cm depth. About 200 ml of soil sample was immediately placed in hermetically closed glass containers and frozen once in the laboratory at -25.0°C until water extraction. Separate soil samples at each depth were collected in tin canisters and sealed with plastic film for subsequent determination of gravimetric soil water content (SWC). SWC was determined by comparing fresh and dry weights (48 h at 110.0°C) of soil from each depth. Additionally, in the wet season, rainwater samples were collected regularly over the two months preceding the soil sample collection. They were obtained on a daily basis with a raingauge in Paracou, which is located about 15 km from the studied sites.

In both seasons, two external wood samples from each tree (opposite sides of the tree) were collected at breast height with a hatchet around midday. The outer bark was removed and the sapwood (50-100 ml) was immediately placed in hermetically closed glass containers and frozen once in the laboratory at -25.0 °C until water extraction.

Water was extracted from soil and sapwood samples during a 12 h cryogenic vacuum distillation, and sealed in hermetically closed vials which were sent for stable oxygen isotope composition analysis ($\delta^{18}\text{O}$) (Centre de Recherches Géodynamiques, Thonon les Bains, France). $\delta^{18}\text{O}$ was calculated as:

$$\delta^{18}\text{O} (\text{‰}) = \frac{R_{\text{eau}} - R_{\text{smow}}}{R_{\text{smow}}} 1000, \quad (\text{Equation 1})$$

where R_{eau} and R_{smow} are the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio in the water sample and in the conventional standard (SMOW), respectively.

2.3. Rooting system description

The architecture of the vertical and horizontal rooting system of two large trees (dbh > 20 cm) per species and per site growing in the vicinity of the sampled trees was analysed. Large wells at the base of these trees were dug using manual tools down to a depth where the diameter of the taproot of the considered tree was smaller than 1 cm. The vertical rooting system was then described in global and in details, and drawn. Superficial horizontal roots were also followed and described.

2.4. Leaf water potential and carbon isotope composition

For each tree and in both seasons, about twenty mature and sunlit leaves were sampled using the shotgun method. The midday leaf water potential (Ψ_{wm}) of two to three leaves per tree was measured using a pressure bomb (PMS Instruments Model 1000, Corvallis, Oregon, USA) [38]. Measurements were conducted between 11h00 and 13h30 on clear days. The remaining leaves were used for leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) measurements, which was calculated as:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \frac{R_{\text{leaf}} - R_{\text{PDB}}}{R_{\text{PDB}}} 1000, \quad (\text{Equation 2})$$

where R_{leaf} and R_{PDB} are the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio in the sample and in the conventional standard (Pee Dee Belemnite standard), respectively. Leaves were oven dried at 70 °C for 48 hours and were finely ground. A sub-sample of 1 mg of powdered material was combusted and analysed for ^{13}C composition using an isotope ratio mass spectrometer (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, Germany). Since the carbon isotope composition of atmospheric CO_2 was identical for the different species growing in common conditions, leaf $\delta^{13}\text{C}$ is negatively related to the time-integrated ratio of intercellular to ambient CO_2 concentration and positively related to the time-integrated leaf intrinsic water-use efficiency (A/g_s) [18].

3. Results

The two species clearly differed in rooting system. *E. falcata* developed a strong tap-root which can prospect deep horizons, down to -4.0 m in DVD and -2.5 m in SLD. Long horizontal roots up to 10.0 m in DVL or 15.0 m in DVB were only found in the upper horizons. Further down, only small (< 1.0 m long) lateral roots were observed. In *D. guianensis*, the rooting system densely colonised the upper horizon, with long and abundant lateral roots. No *D. guianensis* roots were

found deeper than -1.6 and -1.0 m in DVD and SLD, respectively, and they were spread over a radius close to 16.8 m in DVD and 5.9 m in SLD.

Leaf $\delta^{13}\text{C}$ values were not significantly different between species in SLD, but were slightly less negative in DVD for *D. guianensis* than for *E. falcata* (table 1). Midday leaf water potential (Ψ_{wm}) was similar in both seasons for *E. falcata*, but was slightly less negative in dry season as compared to wet season in *D. guianensis* (table 1). For the two species, there was no effect of drainage type on leaf $\delta^{13}\text{C}$ or Ψ_{wm} values (table 1).

Soil water content (SWC) profiles strongly differed between the seasons and between the two sites (figure 1). In DVD, in the wet season, SWC ranged from 20.0 to 30.0% in the upper 1.20 m, and decreased down to 9.5% from -1.8 to -2.4 m depth. Then, SWC increased and reached 16.3% at -3.0 m depth. In the dry season, all SWC values were lower than in the wet season. In both seasons, SWC in SLD were similar or slightly higher than in DVD in the upper 0.3 m, but were much higher in the deeper horizons. In the wet season, it decreased from 44.0% to 18.6% from the surface down to -0.4 m depth, and increased thereafter to reach a value close to 28.0% at -0.9 m depth, which remained almost constant in the deeper horizons. SWC highly decreased (more than 10.0%) from wet to dry season in the upper -0.4 m and between -0.6 m and -1.8 m. In the rest of the profile, the difference between the two seasons was around 3.0 to 6.0%.

The profiles of $\delta^{18}\text{O}$ of soil water with depth were strongly distinct between the sites and the seasons (figure 2). In the dry season, soil water $\delta^{18}\text{O}$ strongly decreases from the surface down to -1.2 m in DVD and -0.6 m depth in SLD, showing enrichment in ^{18}O in the upper layers. In the wet season, a similar enrichment was observed in surface down to -0.6 and -0.4 m in DVD and SLD, respectively. In the deeper layers, soil water $\delta^{18}\text{O}$ gradually increased with depth in both seasons in DVD, but showed a rather complex sinuous pattern with depth in SLD. The daily $\delta^{18}\text{O}$ values of rainwater ranged from -4.4 to -1.5‰ (weighted average $-3.4 \pm 0.3\text{‰}$) and were negatively correlated with the amount of rainfall ($R^2 = 0.20$) (data not shown).

For each site and each season, $\delta^{18}\text{O}$ variability of sapwood water within species was relatively low (figure 2). In DVD, sapwood $\delta^{18}\text{O}$ values in both species corresponded to two main areas on the soil water $\delta^{18}\text{O}$ profile: -0.1 to -0.3 m and -3.0 to -3.4 m for *E. falcata*; -0.2 to -0.6 m and -2.4 to -3.0 m for *D. guianensis*. In SLD, they corresponded to two main areas for *E. falcata* (-0.4 to -0.8 m and -1.8 to -2.2 m) in the dry season and one (upper layer) in the wet season. For *D. guianensis*, they corresponded to three main areas (upper layer, -1.2 to -1.6 m, and -2.8 to -3.0 m) in the dry season and two areas (0.0 to -0.9 m and -2.6 to -3.4 m) in the wet season (figure 2).

4. Discussion

The description of the rooting system of large trees confirmed that the two species strongly differed in rooting depth and probably in soil water acquisition patterns. In DVD, *E. falcata* can be considered as a deep-rooted species, with a tap-root which can colonise soil layers as deep as 4.0 m. In contrast, *D. guianensis* mainly colonises the upper 1.0 m layer, and seldom reaches more than -1.6 m depth. In SLD, the compact layer around 1.0 m depth affected both species. In contrast to *D. guianensis*, *E. falcata* roots were able to cross this layer, but did not reach more than -2.5 m depth. Whether *E. falcata* was not able to prospect further down remains unclear. In contrast with published studies [22, 31, 43], however, differences in rooting depth between species were not related to differences in leaf $\delta^{13}\text{C}$ values, and then in estimated intrinsic water-use efficiency (table 1). $\delta^{13}\text{C}$ values found in this study were similar to the ones found in previous studies under well-watered conditions in natural or artificial stands [7, 9, 27]. As compared to other canopy tropical tree species, the water-use efficiency of both species was high [9]. Leaf water potential values for the two species were also consistent with previous results [7, 9]. For both species, soil moisture conditions and soil drainage types had almost no effect on Ψ_{wm} , which suggests either that trees had

Table 1. Midday leaf water potential (Ψ_{wm}) in wet and dry season and leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) in dry season of two canopy tree species growing in a tropical rainforest of French Guiana on two different sites. The two sites differed in soil drainage type (Deep Vertical Drainage, Superficial Lateral Drainage). Values are means $\pm$ 1 SE. Within one column, means with different letters are significantly different ($p=0.05$; ANOVA followed by Tukey comparison test).

Species	Season	Drainage type	Midday leaf water potential Ψ_{wm} (MPa)	Leaf carbon isotope composition $\delta^{13}C$ (‰)
<i>Dicorynia guianensis</i>	Dry	DVD	-1.6 ± 0.1^a	-27.0 ± 0.1^a
		SLD	-1.7 ± 0.1^a	-27.5 ± 0.2^{ab}
	Wet	DVD	-2.1 ± 0.1^b	-
		SLD	-1.9 ± 0.1^b	-
<i>Eperua falcata</i>	Dry	DVD	-1.9 ± 0.1^b	-28.9 ± 0.2^c
		SLD	-2.1 ± 0.0^b	-28.1 ± 0.2^{bc}
	Wet	DVD	-2.1 ± 0.1^b	-
		SLD	-1.9 ± 0.1^b	-

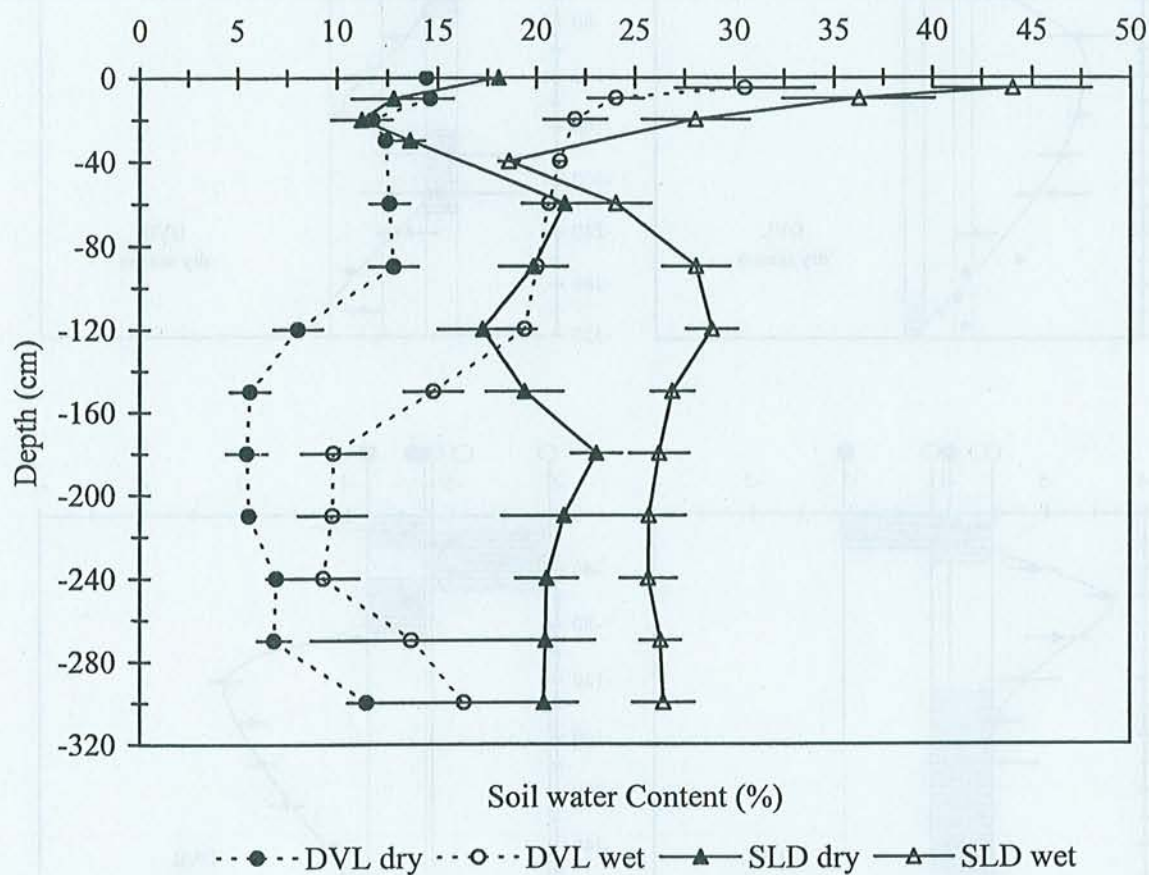


figure 1 . Mean soil water content (1 SE) from four holes at different depths on two sites differing in soil drainage type (DVL: Deep vertical drainage; SLD: Superficial lateral drainage). Samples were collected in the wet and the dry season.

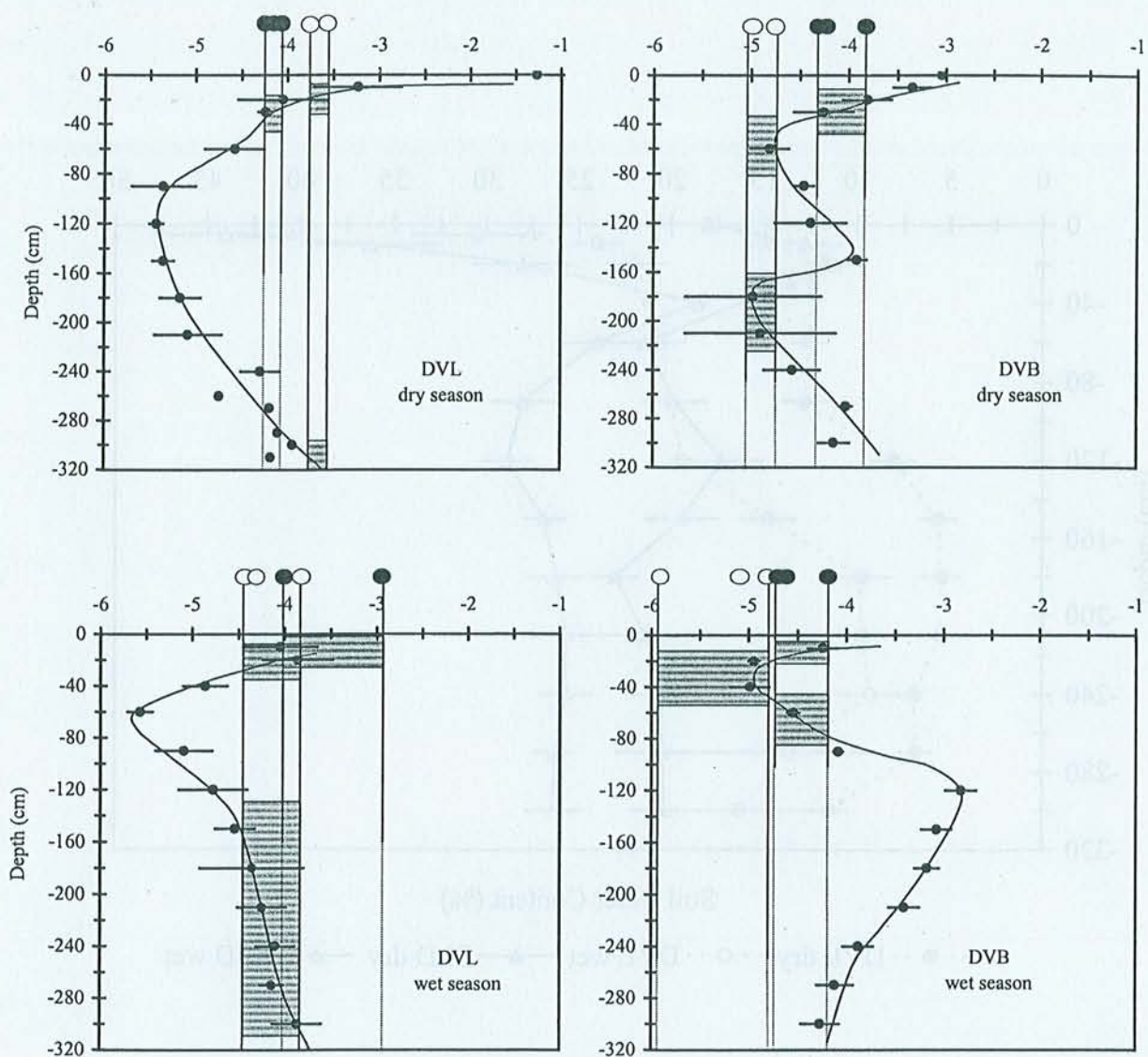


figure 2. Xylem water and soil water oxygen isotope composition ($\delta^{18}\text{O}$) in a natural rainforest of French Guiana on two different sites, in dry and wet season. The two sites differ in soil drainage conditions (DVL: deep vertical drainage; SLD: superficial lateral drainage). Xylem water samples were collected on two or three trees per species (*Dicorynia guianensis*: closed circle; *Eperua falcata*: open circle) at each site. Soil water $\delta^{18}\text{O}$ values are mean (1 SE) values of four holes per site and per season. Dashed areas correspond to the estimated mean depth of soil water extraction by each species in each site and for each season, based on water $\delta^{18}\text{O}$ estimations and rooting system observations. The projected xylem $\delta^{18}\text{O}$ values are represented in plain lines for root colonised horizons and in dotted lines for uncolonised horizons.

access to sufficient water in the soil, or were able to regulate their leaf gas exchange, particularly stomata, in order to maintain high Ψ_{wm} values.

For each site and season, the spatial variability of $\delta^{18}\text{O}$ of soil water at a considered depth was relatively low, as observed by Bariac et al. [3] in a nearby natural rainforest. The profile of $\delta^{18}\text{O}$ of soil water with depth confirmed that daily atmospheric vapour pressure deficit, though relatively low in the natural rainforest [3, 21], can induce significant evaporation and ^{18}O enrichment in soil surface (figure 2). This resulted in strongly decreasing $\delta^{18}\text{O}$ with depth in the upper 0.6 m in SLD and 1.0 m in DVD in the dry season, and to a much lesser extent in the wet season. Our results confirm observations by Jackson et al. [31] of $\delta^2\text{H}$ gradients in the upper 1.0 m layer in the dry season. The slight differences between the two sites could be attributed to the heterogeneity of the forest cover, the DVD site being slightly more open than the SLD site [Bonal, personal communication]. However, the enrichment in ^{18}O of soil water further down in DVD, and the sinuous shape in SLD, could not be clearly explained. Bariac et al. [3] observed a similar enrichment from -0.3 to -1.0 m in the wet season in a natural rainforest of French Guiana. The combination of seasonal variations in the intensity of evaporation, highly variable $\delta^{18}\text{O}$ of rainwater, and water transfers in the soil, namely lateral drainage and water infiltration, might have contributed to the profile shapes.

The simple comparison of the ^{18}O signatures of xylem water and soil water did not allow us to provide any clear conclusions regarding the depth at which trees were extracting water. However, the combination of these results with the rooting system observations and the soil water content profiles brought about interesting results on the ecological strategies of these species growing in different drainage conditions.

In the dry season, in DVD, *E. falcata* seemed to extract water both from the upper horizon and a horizon around -3.0 m depth (figure 2). It has been shown that tree transpiration of large canopy *E. falcata* trees could reach 250-300 kg day⁻¹ during the dry season in a natural forest of French Guiana [25]. Changes in water content from wet to dry season were relatively small around -3.0 m (figure 1) and may not allow to explain such high water losses by tree transpiration. This suggests that *E. falcata* only partly extracted water at this depth, the remaining water being extracted in the upper horizon. Accession to such deep horizons might be essential only when strong occasional water shortage occurs during the dry season in the upper horizon, as discussed by Tyree et al. [40]. Furthermore, such rooting characteristics might allow this species to access to other vital resources, such as nitrates [Domenach, pers. comm.]. Soil drainage type had a strong influence on the depth of water extraction by *E. falcata*. In contrast to DVD, the isotopic signature of xylem water in SLD equalled that of soil water at -0.6 or at -1.8 m depth. Considering the sinuous shape of the soil water $\delta^{18}\text{O}$ profile, such an isotopic signature might well arise from the integration of soil water isotopic signatures of horizons between -0.6 and -2.0 m depth. These horizons indeed supported high fluctuations of water availability from wet to dry season (figure 1). Despite the strong differences in soil water availability from wet to dry season in both sites, *E. falcata* water status was affected neither by soil drought, nor by drainage type (table 1).

For both soil drainage types, *D. guianensis* developed a superficial rooting system and was able to extract water only in the upper -0.6 m depth (figure 2). The strategy of water acquisition of *D. guianensis* (i.e. shallow-rooted) might present some disadvantages as compared to species such as *E. falcata* (i.e. deeply rooted) [22, 43]. Namely, in the upper horizon, roots will encounter a strong competition for water or nutrients extraction from other trees, shrubs, vines, or herbs, and trees might then face strong water stress. However, shallow-rooted species as *D. guianensis* might develop adaptive mechanisms such as partial [28, 29, 30, 34] or total [7] stomatal closure to tolerate or avoid soil drought, as confirmed by the lack of effect of either soil drainage type or seasonal soil moisture deficit on Ψ_{wm} in *D. guianensis*. It must be recalled here that *D. guianensis* has a high water-use efficiency as compared to other canopy tree species in French Guiana [9]. It has been suggested that water-use efficient species well-tolerate soil drought as compared to less efficient

species [7, 8, 9]. Whether other shallow-rooted tree species would not suffer from these conditions is a worthy question. Differences in spatial distribution of species that were found to be related to soil structure and soil drainage type tend to confirm this hypothesis [1, 4, 5, 32, 37]. It must be added also that these measurements were conducted in the middle of the dry season and trees still encountered further and stronger soil drought conditions for more than one month. The results for these two species might differ under stronger soil moisture deficits.

In conclusion, these results show that the methodology based on the natural abundance of ^{18}O of xylem and soil water, is rather unsuccessful to infer strategies of water acquisition of tropical rainforest canopy trees in natural conditions, if not combined with other arduous methods such as direct root observation. Owing to the maximum depth of the rooting system of tropical canopy trees [10, 35] and to the pattern of soil water $\delta^{18}\text{O}$ with depth we observed, these results suggest that limiting the comparison of the isotope composition in ^{18}O or ^2H in xylem water of canopy tropical trees to that of soil water in the upper 1.0 m only, may not reflect the true depth at which these trees extract water. Instead of using naturally abundant isotopes, we suggest that the supply of oxygen and hydrogen isotope labelled water at different depth in the soil in the vicinity of studied trees might be promising to allow to distinguish water acquisition strategies among tree species [33]. Even though the two studied species presented highly different rooting habits, they both seemed to be well adapted to the different soil drainage types and seasonal variations in water availability encountered in this forest. This could be associated to their high water-use efficiency. Whether this can be extended to other water-use efficient species, or to less efficient species (low $\delta^{13}\text{C}$ values) is a worthy question.

Acknowledgements: This project was founded by a European 1995 SOFT contract. D. Bonal was supported by a grant from INRA, France, and Silvolab, French Guiana. The authors wish to thank P. Imbert, D. Duchant, and all casual workers which helped in leaf and soil sampling.

References

- [1] Alexandre D.H., Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais: *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*, Ann. Sci. For. 48 (1991) 101-112.
- [2] Allison G.B., Barnes C.J., Hughes M.W., Leaney F.W.J., Effect of climate and vegetation on oxygen-18 and deuterium profiles in soils, Isotope Hydrology, IAEA, Vienna, 1984, pp. 105-122.
- [3] Bariac T., Millet A., Ladouche B., Mathieu R., Frimaldi C., Grimaldi M., Sarrazin M., Hubert P., Moliceva H., Bruckler L., Valles V., Bertuzzi P., Bes B., Gaudu J.C., Horoyan J., Boulegue J., Jung F., Brunet Y., Bonnefond J.M., Tournebize R., Granier A., Décomposition géochimique de l'hydrogramme de crue sur un petit bassin versant Guyanais (Piste de Saint-Elie, Dispositif ECEREX, Orstom-CTFT, Guyane Française), in: L'Hydrologie Tropicale: Géoscience et Outil pour le Développement, Actes conférence de Paris, Mai 1995, IAHS #238, 1996, pp. 249-269.
- [4] Bariteau M., Régénération naturelle de la forêt tropicale humide de Guyane : étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Eperua falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus f., Ann. Sci. For. 49 (1992) 359-382.
- [5] Barthes B., Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise, Rev. Ecol. 46 (1991) 303-317.
- [6] Bazzaz F.A., Pickett S.T.A., Physiological ecology of a tropical succession : a comparative review, Ann. Rev. Ecol. Syst. 11 (1980) 287-310.
- [7] Bonal D., Barigah T.S., Granier A., Guehl J.M., Late stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to seasonal soil drought in the tropical rainforest of French Guiana, Plant Cell Environ. in press (2000a).

[8] Bonal D., Guehl J.M., Homeostatic control of leaf water potential in relation to drought in *Virola michelii*, a tropical rainforest canopy tree species? submitted to *Funct. Ecol.* (2000b).

[9] Bonal D., Sabatier D., Montpied P., Tremeaux D., Guehl J.M., Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among canopy trees in rainforests of French Guiana: relationship with midday leaf water potential, accepted in *Oecologia* (2000c).

[10] Canadell J., Jackson R.B., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Schulze E.D., Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale, *Oecologia* 108 (1996) 583-595.

[11] Craig H., Isotopic variations in meteoric waters, *Science* 133 (1961) 1702-1703.

[12] Dansgaard W., Stable isotopes in precipitation, *Tellus* 16 (1964) 436-468.

[13] Dawson T.E., Water sources as determined from xylem-water isotopic composition: perspectives on plant competition, distribution, and water relations, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D.(ed.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water relations*, Academic Press, San Diego, USA, 1993, pp. 465-496.

[14] Dawson T.E., Ehleringer J.R., Isotopic enrichment of water in the "woody" tissues of plants : Implications for plant water source, water uptake, and other studies which use the stable isotopic composition of cellulose, *Geo. Cosmo. Acta* 57 (1993) 3487-3492.

[15] Dawson T.E., Pausch R.C., Parker H.M., The role of hydrogen and oxygen stable isotopes in understanding water movement along the soil-plant-atmospheric continuum, in: Griffiths H. (ed.), *Stables Isotopes, Integration of Biological, Ecological and Geochemical processes*, BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford, 1998, pp 169-183.

[16] Ehleringer J.R., Dawson T.E., Water uptake by plants : perspectives from stable isotope composition, *Plant Cell Environ.* 15 (1992) 1073-1082.

[17] Ehleringer J.R., Phillips S.L., Schuster W.F.S., Sandquist D.R., Differential utilisation of summer rains by desert plants. Implications for competition and climate change, *Oecologia* 88 (1991) 430-434.

[18] Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry J.A., On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves, *Aust. J. Plant. Physiol.* 9 (1982) 121-137.

[19] Feild T.S., Dawson T.E., Water sources used by *Didymopanax pittieri* at different life stages in a tropical cloud forest, *Ecology* 79 (1998) 1448-1452.

[20] Ferry B., Les humus forestiers des Ghâts occidentaux en Inde du Sud: facteurs climatiques, édaphiques et biologiques intervenant dans le stockage de la matière organique du sol, Institut Français de Pondichéry, Publications du département d'écologie, 1992, 260 pp.

[21] Fetcher N, Oberbauer S.F., Chazdon R.L., Physiological ecology of plants, in: McDade L.A., Bawa K.S., Hespeneide H.A., Hartshorn G.S. (ed.), *La Selva, Ecology and natural History of a Neotropical Rain Forest*, The University of Chicago Press, USA, 1994, pp. 128-141.

[22] Flanagan L.B., Ehleringer J.R., Marshall J.D., Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland, *Plant Cell Environ.* 15 (1992) 831-836.

[23] Franks P.J., Cowan I.R., Farquhar G.D., The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit : information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees, *Plant Cell Environ.* 20 (1997) 142-145.

[24] Gaillard C., Le système racinaire de l'angélique (*Dicorynia guianensis*) dans les litières forestières de Guyane Française, Mémoire de DEA. Université d'Aix-Marseille, France, 1993 45 p.

[25] Granier A., Huc R., Barigah T.S., Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors, *Agri. For. Meteorol.* 78 (1996) 19-29.

[26] Granier A., Huc R., Colin F., Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana, *Ann. Sci. For.* 49 (1992) 17-24.

- [27] Guehl J.M., Domenach A.M., Bereau M., Barigah T.S., Casabianca H., Ferhi A., Garbaye J., Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana. A dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$), *Oecologia* 116 (1998) 316-330.
- [28] Hogan K.P., Smith A.P., Samaniego M., Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons, *Biotropica* 27 (1995) 324-333.
- [29] Huc R., Ferhi A., Guehl J.M., Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guyana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential, *Oecologia* 99 (1994) 297-305.
- [30] Huc R., Guehl J.M., Environmental control of CO_2 assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guyana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua falcata* Aubl.), *Ann. Sci. For.* 46s (1989) 443-447.
- [31] Jackson P.C., Cavelier J., Goldstein G., Meinzer F.C., Holbrook N.M., Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest, *Oecologia* 101 (1995) 197-203.
- [32] Lescure J.P., Boulet R., Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guyana, *Biotropica* 17 (1985) 155-164.
- [33] Matthes-Sears U., Kelly P.E., Larson D.W., Early-spring gas exchange and uptake of deuterium-labelled water in the poikilohydric fern *Polypodium virginianum*, *Oecologia* 95 (1993) 9-13.
- [34] Meinzer F.C., Goldstein G., Holbrook N.M., Jackson P., Cavelier J., Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree, *Plant Cell Environ.* 16 (1993) 429-436.
- [35] Nepstad D.C., Carvalho De C.R., Davidson E.A., Jipp P.H., Lefebvre P.A., Negreiros G.H., Silva Da E.D., Stone T.A., Trumbore S.E., Vieira S., The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures, *Nature* 372 (1994) 666-669.
- [36] Roupsard O., Ferhi A., Granier A., Pallo F., Depommier D., Mallet B., Joly H.I., Dreyer E., Reverse phenology and dry season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of sudanian West-Africa, accepted in *Funct. Ecol.* (1999).
- [37] Sabatier D., Grimaldi M., Prévost M.F., Guillaume J., Godron M., Doso M., Curmi P., The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rain forest, *Plant Ecology* 131 (1997) 81-108.
- [38] Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A., Sap pressure in vascular plants, *Science* 148 (1965) 339-346.
- [39] Tyree M.T., Ewers F.W., The hydraulic architecture of trees and other woody plants, *New Phytol.* 119 (1991) 345-360.
- [40] Tyree M.T., Patiño S., Becker P., Vulnerability to drought-induced embolism of Bornean heath and Dipterocarp forest trees, *Tree Physiol.* 18 (1998) 583-588.
- [41] Tyree M.T., Snyderman D.A., Wilmot T.R., Machado J.L., Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree, *Plant Physiol.* 96 (1991) 1105-1113.
- [42] Valentini R., Anfodillo T., Ehleringer J.R., Water sources and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of selected tree species of the Italian Alps, *Can. J. For. Res.* 24 (1994) 1575-1578.
- [43] Valentini R., Scarascia Mugnozza G.E., Ehleringer J.R. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem, *Funct. Ecol.* 6 (1992) 627-631.
- [44] Wershaw R.L., Friedman I., Heller S.J., Hydrogen isotope fractionation of water passing through trees, in: Hobson G.D., Speers G.C. (ed.), *Advances in Organic Geochemistry*, Pergamon Press, Oxford, 1996, pp. 55-67.
- [45] White J.W.C., Cook E.R., Lawrence J.R., Broecker W.S., The D/H ratios of sap in trees: implications for water sources and tree ring D/H ratios, *Geochim. Cosmochim. Acta* 49 (1985) 237-246.

Bilan chiffré

- 2237 cartouches tirées, pas un animal touché !
- 1957 l d'eau transpirée !
- 957 m d'échafaudages escaladés !
- 38 fois levé à 3h30 du matin pour des mesures de potentiel hydrique de base !
- 3 serpents venimeux tués !
- 176 km de marche à pied en forêt !
- 87 h 24 m 21 s enfermé en chambre de culture !
- 84 km de ski nautique !
- 59201 points gagnés sur le programme Fréquence Plus d'Air France (équivalent de 2 tours du monde en avion) !
- 426 mesures de potentiel hydrique foliaire !
- 28970 clics de souris !
- 2.4 l d'anti-moustique !
- 67 nuits en hamac !
- 129 pizzas mangées !
- 658 km de VTT !
- 2135 mails envoyés, autant reçus !
- 132 m de profondeur creusé à la tarière !
- 6 moulins à café (broyage de feuilles) !
- 7 ti'punchs !
- 17 j 21 h 12 m 45 s avec le CIRAS1 pendu au cou !
- 26 buts marqués !
- 28.5 °C, température moyenne à midi !
- 185 châteaux de sable !
- 651 références bibliographiques (plus ou moins) lues !
- 1214 j consacrés à ce travail de thèse
- 1.6 l de crème à bronzer !
- 1360 l de glace pilée (ligne d'extraction cryogénique) !
- 2 mariages (Annabel) 4 janvier 1998 (civil), 30 août 1997 (religieux) !
- 1 nouveau né (Mathieu) 17 juin 1998 !



Monsieur BONAL Damien

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I
en BIOLOGIE FORESTIERE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 28 MARS 2000 n° 358

Le Président de l'Université



Titre - Variabilité interspécifique de l'efficacité d'utilisation de l'eau en forêt tropicale humide guyanaise : groupes fonctionnels, interprétation écophysiologique, intégration à l'échelle du couvert

Résumé - Ce travail avait pour objectif principal la caractérisation de la diversité fonctionnelle des espèces d'arbres de la forêt tropicale humide guyanaise à l'aide des méthodologies basées sur la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et sur des approches écophysiologiques complémentaires. Une très forte variabilité interspécifique de $\delta^{13}\text{C}$ (amplitude de 6.0 ‰) a été mise en évidence, traduisant des variations du simple au triple de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUE_{int}), définie comme le rapport vitesse d'assimilation de CO_2 /conductance stomatique pour H_2O (A/g_s). Cette amplitude de variations est nettement plus forte que celle observée dans d'autres écosystèmes terrestres. Un regroupement des espèces sur la base de critères écophysiologiques ($\delta^{13}\text{C}$) et écologiques (tolérance à l'ombre, type phénologique foliaire) a pu être effectué, constituant une étape préalable intéressante vis à vis de la modélisation du fonctionnement hydrique et carboné de l'écosystème forestier tropical et de l'étude du rôle de la diversité fonctionnelle dans ce fonctionnement. Les relations linéaires négatives observées entre $\delta^{13}\text{C}$ et le potentiel hydrique foliaire minimum (Ψ_{wm}) suggèrent l'existence d'une relation négative entre $\delta^{13}\text{C}$ et la conductance hydraulique spécifique foliaire (le rapport entre conductance hydraulique et surface foliaire).

L'analyse écophysiologique comparée sur le terrain et en chambre phytotronique de quatre espèces différant par leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ montre que les valeurs très négatives de $\delta^{13}\text{C}$ (i.e. WUE_{int} très faible) sont associées à des valeurs élevées de g_s et de Ψ_{wm} ainsi qu'à une sensibilité stomatique très forte vis à vis du dessèchement du sol. Un modèle original de régulation homéostatique du potentiel hydrique foliaire est proposé pour interpréter le comportement atypique des deux espèces de *Virola* (Myristicaceae) (absence de réponse du potentiel hydrique foliaire à la sécheresse atmosphérique ou édaphique). La signification écologique des différents types de réponses stomatiques à la sécheresse est discutée.

Un objectif additionnel de ce travail était de caractériser le fonctionnement intégré du couvert forestier en estimant la discrimination isotopique du carbone à l'échelle du couvert (Δ_A). Un modèle de Δ_A intégrant la diversité fonctionnelle des espèces de la canopée est proposé. Les valeurs de Δ_A des trois peuplements étudiés ici sont nettement supérieures à celles précédemment obtenues à l'aide d'autres modèles. Ces résultats trouvent des applications majeures dans l'étude du rôle des différents écosystèmes terrestres dans les échanges de CO_2 avec l'atmosphère.

Mots clés - forêt tropicale humide ; diversité fonctionnelle ; efficacité d'utilisation de l'eau ; $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{18}\text{O}$; échanges gazeux foliaires ; potentiel hydrique ; régulation stomatique ; sécheresse ; discrimination isotopique du couvert

Title - Interspecific variability in water use efficiency of tropical rainforest canopy tree species : functional grouping of species, ecophysiological interpretation, canopy carbon isotope discrimination.

Abstract - We studied the functional diversity of tropical rainforest canopy tree species using methodologies based on the leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) and additional ecophysiological approaches. A very high interspecific diversity in $\delta^{13}\text{C}$ (range 6.0 ‰) was observed, corresponding to a threefold range in intrinsic water use efficiency, the ratio of CO_2 assimilation and water vapour stomatal conductance (WUE_{int}). This range of variation is much higher than the one observed in any other terrestrial ecosystems. Species were successfully grouped based on ecophysiological ($\delta^{13}\text{C}$) and ecological (shade tolerance; leaf phenology) characteristics, constituting an interesting first step to the modelling of the carbon and water functioning of the tropical rainforest ecosystem and to the characterisation of the role of the functional diversity in the global functioning. The negative linear relationship observed between $\delta^{13}\text{C}$ and midday leaf water potential (Ψ_{wm}) suggests a negative relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and leaf specific hydraulic conductance of the trees (the ratio of tree hydraulic conductance and total tree leaf area).

The comparison in the field and in a growth chamber of the ecophysiological functioning of four species differing in $\delta^{13}\text{C}$ values showed that very negative $\delta^{13}\text{C}$ values (i.e. very low WUE_{int}) were associated with high g_s and Ψ_{wm} values as well as with a very high stomatal sensitivity to soil drought. An original model of "homeostatic" regulation of leaf water potential was proposed to interpret the atypical behaviour of two *Virola* species studied (Myristicaceae) (lack of response of leaf water potential to atmospheric or soil drought). The ecological signification of the different types of stomatal response to drought are discussed.

An additional objective of this study aimed at characterise the global functioning of the tropical rainforest cover by estimating the carbon isotope discrimination at the cover level (Δ_A). A model of Δ_A integrating the functional diversity of the canopy species is proposed. Δ_A values for three studied populations were much higher than previously estimated using other models. These results find major applications in the study of the role of the different terrestrial ecosystems in the exchange of CO_2 with the atmosphere.

Key-words - tropical rainforest; functional diversity; water use efficiency; $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{18}\text{O}$; leaf gas exchange; leaf water potential; stomatal regulation; soil or atmospheric drought; canopy carbon isotope discrimination