

COMPORTEMENT HYDRIQUE DE 2 ESPECES D'ARBRES PIONNIERS
(*TREMA MICRANTHA* ET *GOUPIA GLABRA*)
AU COURS DE LA SAISON SECHE EN GUYANE FRANCAISE

D.Y. Alexandre
Orstom, Cayenne

Titre courant : Comportement hydrique

ORSTOM Documentation



010004380

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote: Bx 4380 Ex: 1

Résumé

Le potentiel hydrique de base, le potentiel hydrique minimum et la conductance stomatique maximale ont été mesurés sur deux arbres pionniers (*Trema micrantha*, *Goupia glabra*) au cours des deux périodes sèches de 1987, à Cayenne, Guyane française.

Tréma est localement spontané tandis que les goupis proviennent de sauvageons transplantés. Les plants des deux espèces ont environ 3 ans au moment des mesures.

Les résultats montrent des différences de comportement importantes entre les deux espèces. Tréma maintient un potentiel hydrique et une transpiration élevés (mais perd une partie de sa surface foliaire) tandis que le goupi accuse une forte baisse de potentiel et doit réguler sa transpiration.

Ces différences sont en grande partie liées à la morphologie racinaire des deux espèces.

Mots clés : *Trema micrantha* - *Goupia glabra* - Guyane française - Potentiel hydrique - Conductance stomatique.

Water characteristics of two pioneer tree species (*Goupia glabra* and *Trema micrantha*) in French Guiana.

Predawn water potential, minimum water potential and maximum stomatal conductance were measured during the two dry spells in 1987 at Cayenne for two pioneer tree species : *Trema micrantha* and *Goupia glabra*.

Trema was spontaneous and *Goupia* grown from transplanted wide seedlings. Both were about 3 years old.

Results show marked differences between the two species. *Trema* maintains a high water potential and transpiration (but a decreased foliar area) while *Goupia* endures a low water potential and closes its stomata.

The main reason for these differences may be sought in the root morphologies.

La Guyane française appartient à la zone climatique de la forêt dense humide subéquatoriale qui pourrait se définir par l'absence de contraintes hydriques majeures pour la végétation. Ainsi, à Cayenne, la pluviométrie moyenne annuelle est proche de 3 000 mm, soit deux fois supérieure à la demande évaporative. A priori, le facteur hydrique n'est donc pas celui qui détermine le plus la végétation, si ce n'est par son excès.

Globalement ce point de vue est peu contestable ; en revanche, la variabilité tant inter- que intra-annuelle de la pluviosité (cf ALEXANDRE, 1988a), les facteurs stationnels pédologiques ou biologiques peuvent conférer une grande importance aux petites différences de comportement de chaque espèce. C'est sur des plantes jeunes et en milieu ouvert que la contrainte hydrique peut se révéler facteur de contrainte et de différenciation. Nous en donnons ici une illustration.

I - MATERIEL ET METHODE

Les mesures ont été conduites à Cayenne, sur un site en bordure de la réserve forestière du Montabo, sur 2 espèces pionnières bien caractéristiques : *Trema micrantha* et *Goupia glabra* (le goupi). Ces deux arbres présentent l'avantage, sur le plan de l'expérimentation écophysiological, de posséder une architecture identique (modèle de Roux, HALLE & OLDEMAN, 1970) et des feuilles de taille et de disposition semblables.

Les plants de *Trema micrantha* sont spontanés et datent de fin 1985, époque à laquelle de jeunes plants de *Goupia glabra*, prélevés en forêt, piste de Saint-Elie, ont été repiqués.

Des mesures complémentaires ont été effectuées sur d'autres espèces héliophiles également spontanées, présentes sur place (*Cecropia palmata*, *Dydimopanax morototoni*, *Solanum surinamense*...). Toutes ces mesures ont apporté des résultats très proches de ceux obtenus avec *Trema micrantha* et

il n'en sera plus fait état ici. Quelques mesures ont également été conduites sur *Eperua grandiflora* (ou Wapa). Il s'agissait de brins issus d'un semis sur place en janvier 1985. Cette plante est un grand arbre forestier dont l'écologie a fait l'objet de travaux récents (FORGET, 1988). La petite taille des quelques brins survivants de cette espèce, ici bien en dehors de son habitat normal, explique le petit nombre de mesures effectuées, malgré l'intérêt qu'elles auraient pu présenter.

Il faut noter que *Goupia glabra* est totalement absent de l'île de Cayenne et de la réserve forestière du Montabo en particulier, mais devient très abondant dès sa périphérie. Nous en avons ainsi rencontré et étudié d'importantes populations dans le périmètre O.N.F. de Macouria ainsi que Chemin Mogès à Stoupan, à une quinzaine de kms de Cayenne. Les caractères écophysologiques du goupi peuvent différer de façon sensible selon le site de croissance et il importe donc de souligner que tous les paramètres rapportés ci-dessous proviennent du site de Cayenne.

Les mesures effectuées ont porté sur des paramètres très "classiques". *In situ*, nous avons mesuré le potentiel de base, le potentiel minimum et la conductance maximale. Ces mesures ont été complétées au laboratoire par des expériences conduisant à la courbe "pression-volume", au déficit sublétal ou à la cinétique de transpiration de rameaux coupés.

a) Mesures de potentiel

Le potentiel hydrique a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression PMS. Quand les stomates sont fermés, la mesure ne pose pas de problèmes (potentiel de base ou potentiel minimum de plantes stressées). Quand les plantes transpirent activement, le potentiel s'abaisse très rapidement au cours de la mesure jusqu'à la fermeture hydroactive des stomates. Afin d'obtenir malgré tout une estimation du potentiel *in vivo*, on a effectué

les mesures de façon très rapide et chronométrée sur des couples de rameaux. En corrélant la différence de potentiel observée avec la différence de durée de mesure, on obtient un facteur de correction grossier qui permet ainsi l'estimation du potentiel *in vivo*.

Sur goupî et tréma, nous avons utilisé pour les mesures des extrémités de rameaux comportant 3 ou 4 feuilles. Pour *Eperua grandiflora*, on a utilisé la partie terminale de la feuille avec 2 paires de folioles.

Les mesures de potentiel de base s'effectuent en fin de nuit, avant le lever du jour. Leur intérêt a été souligné par AUSSENAC, 1985.

Les mesures de potentiel minimum ont été effectuées vers 13 h, heure locale (= heure solaire).

b) Conductances stomatiques maximales

Les mesures de conductances stomatiques ont été effectuées à l'aide du poromètre à diffusion MK3 de Delta-T Devices. Compte tenu de l'humidité ambiante, la gamme de mesure utilisée est celle qui fait passer l'humidité relative de la chambre de 0,65 à 0,75.

Les mesures sont effectuées sur la 4ème feuille en partant de l'extrémité des rameaux. En effet, en période de croissance, c'est souvent la feuille de ce rang qui montre la conductance la plus élevée et la variabilité la plus faible (fig. 1). Sur chaque plante on mesure la conductivité de 4 feuilles situées aux 4 points cardinaux, à mi-hauteur du feuillage.

Compte tenu de la variabilité des mesures et de la précision possible, on a mesuré la conductivité sur 4 individus pour le goupî, 3 pour le tréma et 2 pour *Eperua grandiflora*. Tous les arbres rencontrés ont des feuilles hypostomatiques, aussi les mesures de conductance ont-elles été limitées à la face abaxiale.

Sauf pour les valeurs très élevées ou très faibles de conductance où les problèmes techniques ne sont pas résolus, la reproductibilité des mesures est tout à fait satisfaisante.

En saison sèche, chez un grand nombre d'espèces, la conductance augmente rapidement le matin puis baisse ensuite progressivement au cours de la journée (non publié). Afin d'estimer la conductance maximale, les mesures ont donc été effectuées, dans la mesure du possible, en milieu de matinée.

c) Autres mesures

Les courbes pression-volume, les déficits sublétaux et les mesures de transpiration de rameaux coupés ont été obtenus avec une balance Mettler électronique sensible au 1 mg. Ce type de matériel permet un gain de temps inestimable mais ne supporte pas les variations rapides d'HR et de température du terrain. Toutes les pesées ont donc dû être effectuées au laboratoire. La saturation a été effectuée à l'obscurité et 7°C et le séchage à 80°C. Pour le déficit sublétal (D.S.L.), les temps de ressaturation adoptés après essais sont de 6h et 24h.

Le tréma et le goupé ne possèdent pas de gomme ou de résine susceptibles de boucher les vaisseaux et de gêner la ressaturation du matériel. En revanche, chez le Wapa, ce genre de problème peut éventuellement se produire comme en témoignent quelques apparentes sursaturations avec du matériel blessé. Une grande prudence reste de mise quant à l'interprétation des chiffres du Wapa.

La pluviométrie est mesurée avec un pluviomètre standard relevé quotidiennement à 18 h.

II - RESULTATS

L'année 1987 a été particulièrement "sèche", avec surtout un "petit été de mars" très accusé. La faiblesse de la pluviosité a des répercussions manifestes sur la végétation comme on le voit sur les figures 2 et 3.

Le comportement du tréma et celui du goupi sont bien différents. Tréma conserve un potentiel de base proche de zéro et une transpiration élevée contrairement au goupi qui voit son potentiel diminuer fortement et qui finit par fermer complètement ses stomates. Le comportement du wapa semble intermédiaire entre celui du tréma et du goupi, ce qui peut paraître paradoxal si l'on considère qu'il y a un gradient allant de tréma, espèce très héliophile, au wapa sciaphile en passant par le goupi. La différence de comportement entre le goupi et le tréma se retrouve lors des deux épisodes secs de l'année 1987. Cependant des différences apparaissent quant à la reprise d'activité normale au retour des pluies. Lors du petit été de mars où la sécheresse du milieu n'est que relative, la reprise de transpiration ou la remontée des potentiels sont très rapides, particulièrement dans le cas du tréma. Au contraire, au cours de la saison sèche d'août à décembre, le déficit hydrique est considérable et les arbres ne reprennent que lentement leur pleine activité transpiratoire. En fin de saison sèche, on constate que le potentiel du wapa descend au-dessous de celui du goupi et que sa reprise est particulièrement lente. La plante semble touchée dans ses mécanismes internes alors que lors de l'épisode précédent, elle avait pu en pleine période "sèche", émettre des feuilles neuves traduisant ainsi un bon état de santé. Les tests de laboratoire vont confirmer cette différence de sensibilité à la sécheresse.

Considérons tout d'abord les teneurs en matière sèche des feuilles telles qu'on peut les calculer à partir des nombreux échantillons prélevés pour les diverses expériences. Ce paramètre vaut en moyenne 31,0 % chez

tréma, 33,1 % chez le goupi et 41,0 chez le wapa. Ces différences entre chiffres moyens sont statistiquement hautement significatives.

Les courbes pression-volume (fig. 4) sont surtout utiles pour déterminer la pression osmotique à saturation (TYREE & HAMMEL, 1972). Elles montrent que le Wapa a un potentiel osmotique différent de celui du Tréma ou du goupi. A partir de l'ensemble des courbes, nous avons en effet :

Goupi : π moyen = $13,0 \pm 0,6$ bars

Trema : " = $13,8 \pm 0,6$ bars

Wapa : " = $18,0 \pm 1,7$ bars.

La différence n'est cependant pas suffisante pour être significative .

Le déficit sublétal est un assez bon indice de la résistance cytoplasmique à l'abaissement de la teneur en eau (OPPENHEIMER, 1963 *in* KAPOS & TANNER, 1985 ; RYCHNOVSKA, 1963). C'est surtout un indice relativement facile à obtenir avec des moyens de laboratoire élémentaires, atout déterminant ici. L'interprétation des valeurs obtenues reste assez délicate et parfois subjective. On obtient parfois, au bout de temps de transpiration très longs, une ressaturation, voire une sursaturation, rapide des feuilles qui n'a plus rien de physiologique. Il importe donc de vérifier l'homogénéité de l'évolution des valeurs en fonction du temps de dessèchement.

Compte tenu de cette remarque, les déficits sublétaux observés au cours des séries de mesures les plus régulières (fig. 5), chez nos 3 arbres, sont de :

Trema guineensis : 48 %

Goupia glabra : 66 %

Eperua grandiflora : 88 %.

Il y aurait donc un étalement des valeurs avec une corrélation entre héliophilie et résistance physiologique à l'abaissement de la teneur en eau.

Remarquons que le déficit sublétal de tréma, bien que plus bas, est atteint beaucoup plus vite par cette plante (1 h environ dans les conditions de l'expérience, c'est-à-dire au soleil) que par les 2 autres espèces (environ 3 h).

Incidemment il convient de signaler les observations sur le flétrissement (fanaison) faites au cours des expériences de déficit sublétal. Il apparaît en effet une différence marquée entre les 3 arbres sur le plan de la fanaison, différence en rapport avec la rigidité des feuilles :

- Tréma fane bien avant d'atteindre le déficit sublétal.
- Goupi fane (faiblement) quand il atteint le déficit sublétal.
- Wapa ne fane jamais (feuilles adultes).

Bien évidemment, le déficit sublétal n'a de valeur que relative : il est plus ou moins facilement atteint par la plante selon son aptitude soit à puiser l'eau (fonction essentiellement de son enracinement et de son potentiel), soit à limiter son départ, ce qui est fonction de la surface foliaire et, surtout, du contrôle stomatique et cuticulaire.

Ici la pesée des rameaux coupés est riche d'informations (fig. 6).

Nous avons regroupé sur le tableau 1 les principales caractéristiques déduites des courbes : le point de début et de fin de fermeture stomatique exprimé en pourcentage de contenu en eau, le temps pour atteindre la pleine fermeture, la pente de la première et de la deuxième partie droite de la courbe, enfin le temps pour atteindre le déficit sublétal.

On constate que le goupi a très exactement les mêmes caractéristiques que le wapa sauf pour la transpiration cuticulaire, plus faible chez le wapa.

Tréma transpire plus que le goupî ou le wapa et malgré une régulation stomatique précoce dans le temps, il atteint rapidement des valeurs très basses de teneur en eau. Sa véritable régulation transpiratoire se situe au niveau de la surface foliaire totale qui, grâce à un renouvellement très rapide des feuilles, s'ajuste aux possibilités transpiratoires ; nous avons ainsi estimé l'indice foliaire à 2 en saison humide et moins de 1 en saison sèche. Le goupî et le wapa jeunes ne présentent pas de réduction sensible de la surface foliaire. La fanaison des feuilles de tréma fonctionne comme une régulation supplémentaire en réduisant l'interception de la lumière (cf CHIARIELLO & al., 1987).

III - DISCUSSION

Le fait premier qui ressort de cette série de mesures, c'est la grande différence de comportement entre espèces. Ces différences sont accentuées par la sécheresse, ce qui revient à dire que celle-ci est bien réelle.

Cependant, les espèces spontanées, avec l'exemple de tréma, souffrent bien moins que celles qui sont introduites, ici goupî et wapa. Ceci démontre l'existence d'une nécessaire succession végétale au sens de CLEMENTS. Il y a facilitation (au sens de CONNELL & SLATYER) dans la mesure où la végétation pionnière contribue à créer une "ambiance forestière" plus humide que le macroclimat.

Le deuxième fait est peut-être méthodologique. Les indices classiques de l'écophysiologie sont utilisables en milieu forestier équatorial, mais ces indices n'ont pas de valeur isolément. Le statut hydrique est la résultante d'un grand nombre de composantes et c'est bien évidemment le continuum sol-plante-atmosphère qu'il faut considérer : il faut éviter de couper la feuille de ses racines. Précisément, les trois plantes ici considérées diffèrent nettement quant à leur morphologie racinaire (fig. 7).

Tréma possède un système de racines extrêmement simple : 1 disque ou plateau de racines à la surface du sol et un court pivot qui se prolonge, vraisemblablement très profondément, par des racines fines.

Chez le goupi (cf ALEXANDRE, 1988b), les racines horizontales sont également les plus développées mais elles ne forment pas un disque comme chez tréma et elles sont moins superficielles. Il n'y a pas de pivot proprement dit mais un grand nombre d'axes rayonnants. La profondeur atteinte par ces axes obliques est faible chez la jeune plante. Le goupi présente souvent, et c'est le cas ici, des feuilles petites, minces et claires, parfois rougeâtres. L'hypothèse d'une nématose a pu être écartée après test avec un nématicide et observation directe de Scotto la Massese (comm. pers.). Un apport de fertilisants du commerce n'a pas eu d'effets. Nous pensons que la plante peut présenter une difficulté de mycorrhization qui accroît les risques de déficit hydrique.

Les quelques observations effectuées sur le wapa montrent un système racinaire composé d'assez grosses racines peu nombreuses mais profondes. La profondeur d'enracinement est directement en relation avec la possibilité d'alimentation en eau en période où il ne pleut pas.

On peut parler de résistance à la sécheresse dans les mêmes termes que ceux utilisés pour la résistance aux maladies. Il existe alors trois types de résistance au sens large : l'immunité où la plante ignore le manque d'eau en ayant une absorption suffisante et éventuellement des réserves, la résistance proprement dite où la plante limite ses pertes, enfin la tolérance où la plante fonctionne encore malgré un bilan hydrique déficitaire.

Si l'on peut parler de résistance à la sécheresse chez nos trois arbres qui bien sûr n'en ont qu'une bien modeste, chacun d'eux illustre une de ces tendances. Tréma est immun grâce surtout à ses racines profondes

mais également grâce à la forte teneur en eau de ses tissus. En conservant une transpiration élevée, tréma peut continuer à croître malgré la sécheresse relative et peut ainsi conserver dans les recrûs sa position dominante, ce qui est nécessaire à sa survie car c'est une espèce strictement héliophile. Cette stratégie écophysiological le met en revanche à la merci d'une sécheresse trop accentuée. La stratégie de tréma semble caractéristique de très nombreuses espèces pionnières.

Le goupî, lui, est plutôt tolérant ; en effet il continue à transpirer malgré un bilan déficitaire et le wapa est plutôt résistant avec son épaisse cuticule qui se retrouve chez la grande majorité des espèces les plus "forestières". Ce caractère bien connu (cf RICHARDS, 1952) ne semble guère avoir d'utilité, à moins de considérer que son rôle est la conservation du CO₂ et non de H₂O (cf KAPOs & TANNER, *loc. cit.*).

LEGENDE DES FIGURES

Figure 1. Distribution de la résistance stomatique en fonction du rang de la feuille à partir de l'extrémité du rameau. Exemple obtenu à partir de *Goupia glabra*, mai 1985.

Figure 2. Pluviométrie, potentiel de base (B), potentiel minimum (m) et conductance maximale de *Trema micrantha* (carrés), *Goupia glabra* (ronds) et *Eperua grandiflora* (étoiles) au cours du "petit été de mars" en 1977, à Cayenne.

Figure 3. Pluviométrie, potentiel de base (B), potentiel minimum (m) et conductance maximale de *Trema micrantha* (carrés), *Goupia glabra* (ronds) et *Eperua grandiflora* (triangles) au cours de la saison sèche de 1977, à Cayenne.

Figure 4. Exemples de "courbes pression-volume" obtenues à partir de *Trema micrantha* (fig. 4a), *Goupia glabra* (fig. 4b) et *Eperua grandiflora* (fig. 4c).

Figure 5. Déficit sublétal : réhydratation au bout de 6 heures (ronds) et 24 heures (étoiles) en fonction du contenu en eau initial : 5a, *Trema micrantha* ; 5b, *Goupia glabra* ; 5c, *Eperua grandiflora*.

Figure 6. Courbe de transpiration de rameaux coupés en conditions contrôlées = logarithme du contenu relatif en eau, en fonction du temps.

Fig. 6a : *Trema micrantha* sous éclaircissement de 350 (étoiles) et 5 W/m² (ronds), température 30°C, HR 70-75 %.

Fig. 6b : transpiration de *Goupia glabra* (ronds) et *Trema micrantha* (triangles), éclaircissement 250 W/m², température 28°C, HR 60-70 %. Absence de contrôle stomatique fréquemment observée chez *Trema* et de nombreuses autres héliophiles (*Cecropia*, *Inga*, *Terminalia*, ...).

Fig. 6c : *Eperua grandiflora*, éclaircissement 350 W/m², température 30°C, HR 70 %.

Figure 7. Dessin schématique de l'appareil racinaire, à trois ans, de *Trema micrantha* (Tm), *Goupia glabra* (Gg) et *Eperua grandiflora* (Eg).

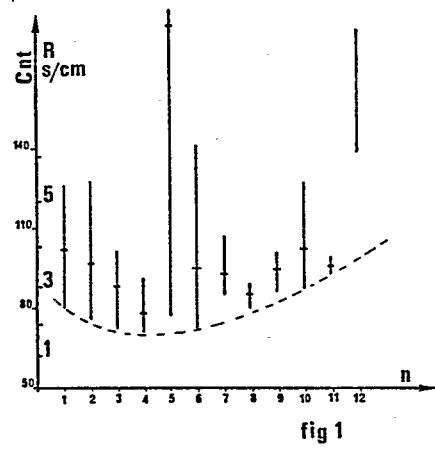
	Début fermeture %	Fin fermeture %	Temps fermeture minutes	a ₁	a ₂	Temps D.S.L. heures
Trema	79 ± 2	67 ± 4	29 ± 6	67 ± 5	10 ± 5	2
Goupi	87 ± 2	77 ± 8	40 ± 10	45 ± 10	10 ± 3	6
Wapa	83 ± 3	75 ± 5	40 ± 10	45 ± 15	5 ± 3	6

Tableau I : Caractéristiques de la transpiration par la technique de pesée des rameaux coupés :

- Turgescence relative en début et fin de fermeture stomatique.
 - Conductances stomatiques (a₁) et cuticulaires (a₂) (pentes des parties droites des courbes de transpiration, unités arbitraires).
 - Temps pour atteindre la teneur en eau correspondant au déficit sublétal.
- Les rameaux coupés sont placés à l'ombre dans des conditions d'évaporation modérée.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE D.Y., 1988a.- Pluies et alimentation en eau des plantes dans la région de Sinnamary (Guyane française).- Multigr. ORSTOM Cayenne, à paraître in *Nature guyanaise*, 10 p.
- ALEXANDRE D.Y., 1988b.- Note : aperçu sur la morphologie racinaire de deux espèces pionnières de Guyane française : *Gouppia glabra* et *Vismia guianensis*.- Multigr. ORSTOM Cayenne, 6 p.
- FORGET P.M., 1988.- Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise.- Th. Paris 6, 232 p.
- AUSSENAC G., 1985.- Le potentiel hydrique de l'arbre : une donnée essentielle pour la compréhension de l'écophysiologie des essences forestières.- *Science du Sol* 4 : 217-226.
- CHIARIELLO N.R. et al., 1987.- Midday wilting in a tropical pioneer tree.- *Functional Ecology* 1 : 3-11.
- HALLE F. & OLDEMAN R.A.A., 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.- Paris, Masson, 178 p.
- KAPOS V. & TANNER E.V.J., 1985.- Water relations of Jamaican upper montane rain forest trees.- *Ecology* 66 (1) : 241-250.
- OPPENHEIMER H.R., 1963.- Zur Kenntnis kritischer Wasser sättigungsdefizite in Blättern und ihrer Bestimmung.- *Planta* 60 : 51-69.
- RICHARDS P.W., 1952.- The tropical rain forest.- Cambridge University Press, 450 p.
- RYCHNOVSKÁ-SOUDKOVÁ M., 1963.- Study of the reversibility of the water saturation deficit as one of the methods of causal photogeography.- *Biol. Plant.* 5 : 175-180.
- TYREE M.T. & HAMMEL H.T., 1972.- The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique.- *J. Exp. Bot.* 23 : 267-282.



17 Mar 85
JL

fig 1

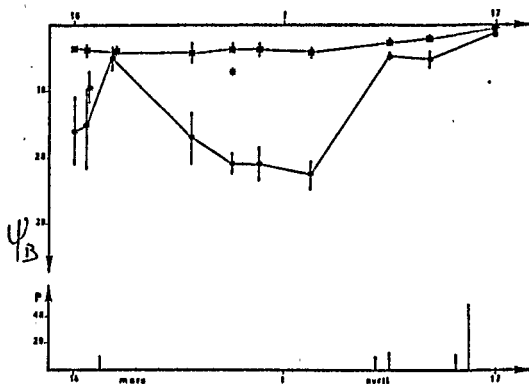
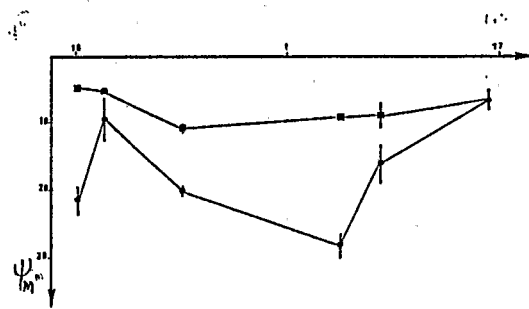
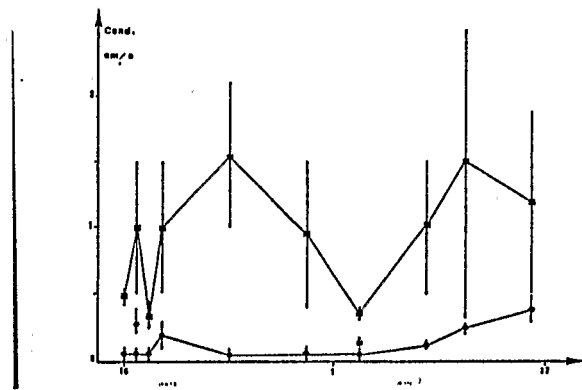
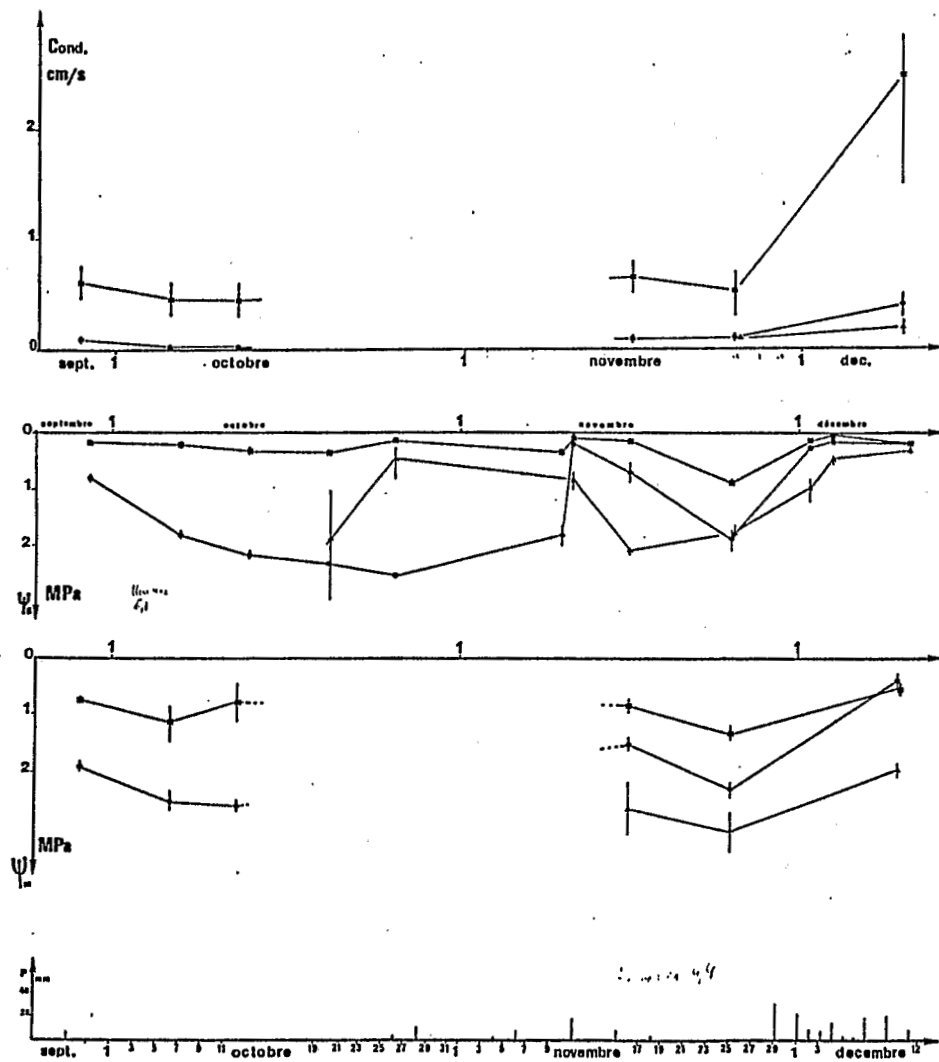
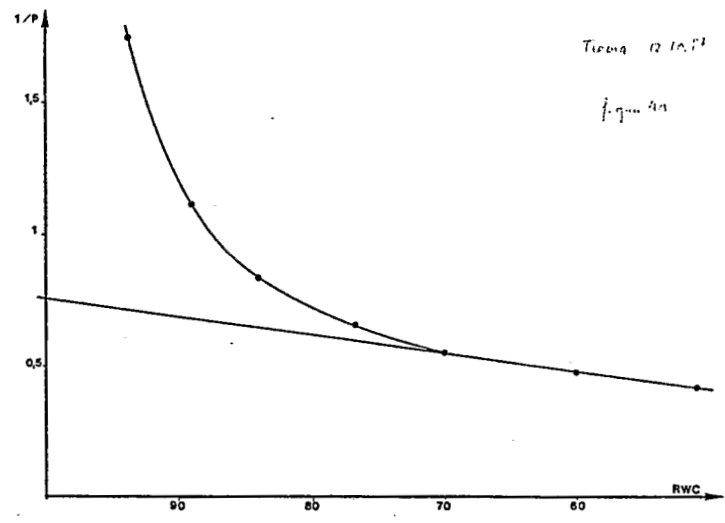
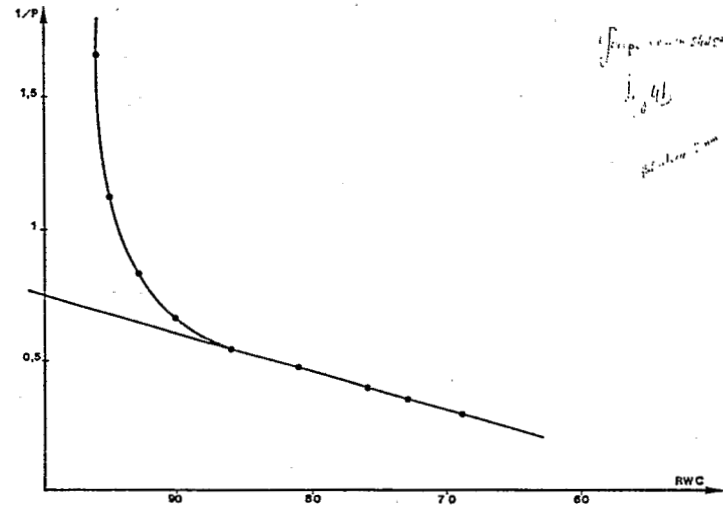


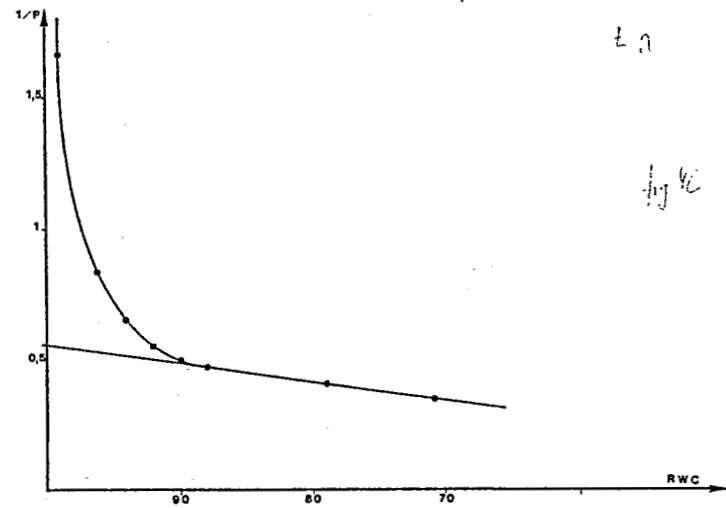
Figure 2

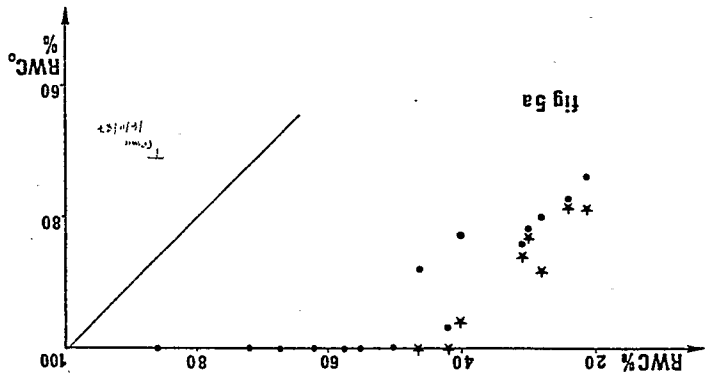
Figure 3









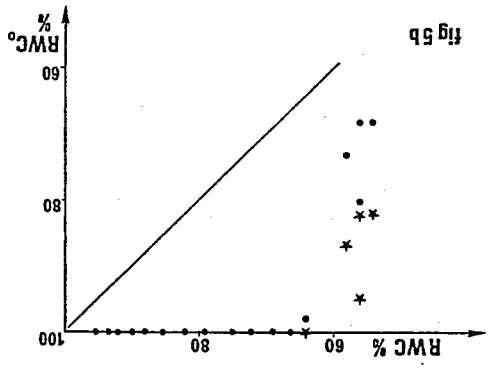


100 - 0



1.00 ± 0.01

1.00 ± 0.01



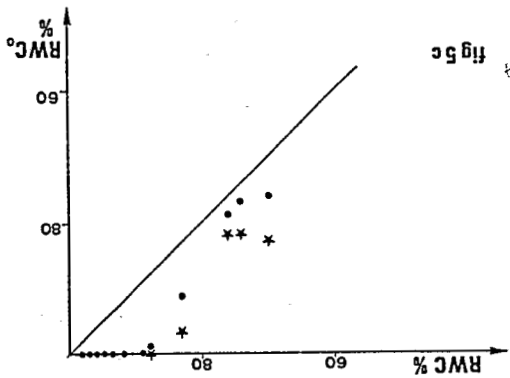
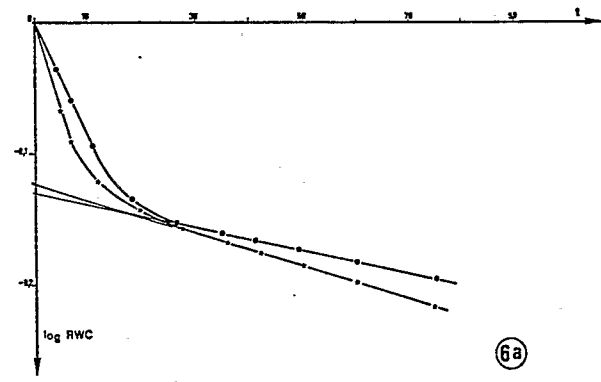


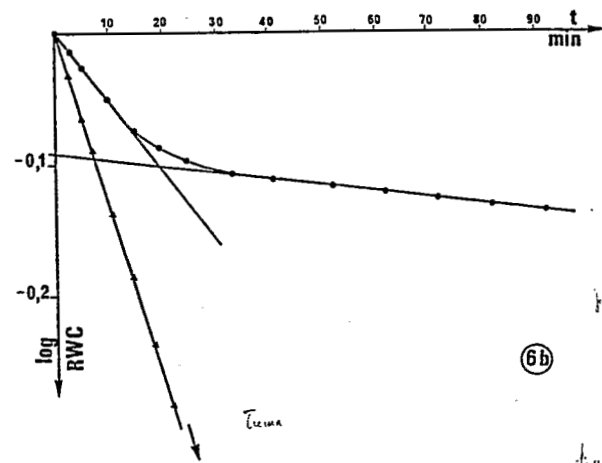
fig 5c
 1/10/85
 1/10/85





(6a)

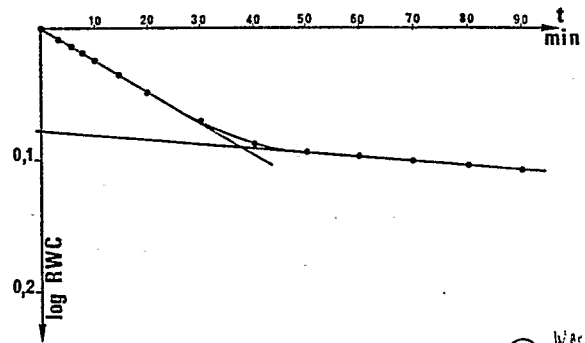
log RWC



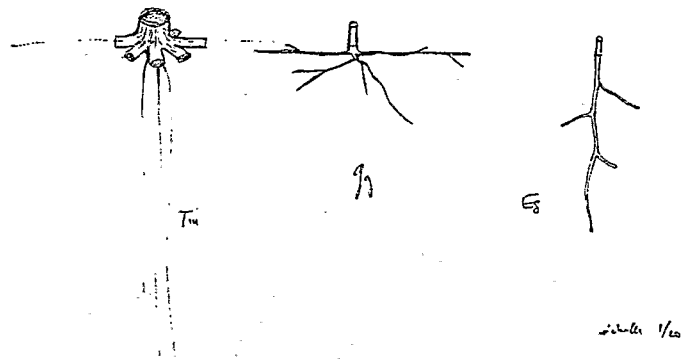
(6b)

for
c/d/d
fig 6b





6c Wark
11/2/87



Tu

h

g

side 1/2

fig 7