

Impacts du changement climatique sur les forêts denses humides de montagne dans les Petites Antilles - Synthèse bibliographique et effets du dessèchement atmosphérique sur 5 espèces d'arbres dans le PNG



Mars 2019

Responsable de projet : Maguy Dulormne

Rédaction : Maguy Dulormne et Eléonore Mira

Remerciement :

La physiologie des arbres de forêt dense humide de montagne a été peu traitée par la littérature scientifique. Les espèces caribéennes sont encore moins connues. Nous remercions le Parc National de la Guadeloupe de contribuer à mieux connaître la diversité fonctionnelle de la flore de notre territoire.

Ce rapport doit être cité comme suit :

Dulorme M., Mira E., 2019. Impacts du changement climatique sur les forêts denses humides de montagne dans les Petites Antilles - Synthèse bibliographique et effet du dessèchement atmosphérique sur 5 espèces d'arbres dans le PNG. Université des Antilles. 45 p.

Résumé

Différents modèles climatiques prédisent une augmentation des températures dans la caraïbe. Les prédictions concernant les régimes de précipitations sont plus imprécises que celles relatives aux températures. Un effort conséquent a consisté ces dernières années à augmenter la résolution des modèles de précipitation qui sont passés d'une précision de 100 à 10 voir 4 km. Ces modèles indiquent pour la caraïbe une diminution des précipitations durant la saison sèche, et pour certains d'entre eux un allongement de cette saison, associé à une diminution de l'humidité de l'air en altitude. Evaluer la sensibilité des espèces de forêt altimontaine (FA) à la sécheresse constitue donc un enjeu majeur.

Généralement, les études portant sur la tolérance des plantes à la sécheresse se fondent sur des caractéristiques physiologiques telles que la réponse stomatique au dessèchement (métaanalyse de Klein et al 2014), la résistance des feuilles au flétrissement (métaanalyse de Bartlett et al 2012), la résistance du système hydraulique à la cavitation (métaanalyses de Maherali et al 2004 ; Choat et al 2012) ou encore sur la capacité de croissance des espèces (Schoor 2003). Les travaux de la littérature s'accordent à dire que les FA tropicales seront probablement affectées par une diminution de l'humidité de l'air. Une approche intégrant des mesures de conductance stomatique à l'échelle foliaire permettrait de caractériser la réponse à la sécheresse atmosphérique des espèces d'arbres des FA du Parc National de la Guadeloupe.

Nous avons établi un protocole de mesures sur deux ans afin de caractériser l'effet de la sécheresse atmosphérique sur la transpiration et le degré d'ouverture des stomates. Nos résultats montrent que 5 espèces d'arbres de forêt d'altitude (*Chorizanthe alpinus*, *Clusia major*, *Ilex sideroxyloides*, *Myrsine trinitatis*, et *Richeria grandis*) ne sont pas contraintes par un déficit de pression de vapeur en deçà de 5 kPa. Au contraire, une sécheresse modérée favorise les flux d'eau entre les arbres et l'atmosphère de toutes les espèces étudiées. Au-delà de ce seuil de 5 kPa, les réponses diffèrent selon l'espèce. *C. major* est apparue comme la plus tolérante alors que *I. sideroxyloides* a été la plus sensible à la sécheresse atmosphérique. Nos résultats montrent également que *C. alpinus*, *C. major*, et *R. grandis* ont une stratégie de perte en eau (appelée « water spender » ou anisohydrique) sans régulation stomatique, alors que *M. trinitatis* et *I. sideroxyloides* présente plutôt une stratégie d'économie de l'eau (appelée « water saver » isohydrique) avec régulation à partir de forte VPD. Les quelques espèces étudiées ont montré une diversité de fonctionnements hydriques, qui laisse présager un impact varié des changements climatiques sur les populations d'arbres présents dans les FA de Guadeloupe.

Un suivi sur un plus grand nombre d'espèces devrait permettre de dresser la liste des arbres de FA sensibles au dessèchement atmosphérique. Il serait intéressant d'envisager de compléter les paramètres mesurés dans les stations météorologiques d'altitudes, telles que celle des mamelles au Morne Léger (650 m) avec des capteurs de rayonnement, d'humidité et de température de l'air. Cela permettrait de connaître précisément les conditions hydriques dans ces forêts et d'évaluer avec précision les changements climatiques et leurs impacts. Le suivi sur le long terme de la croissance cambiale, initié au sommet de la mamelle Pigeon, contribuerait aussi à mettre en relation les effets d'épisodes de dessèchement exceptionnel avec la croissance des arbres et leurs physiologies.

Sommaire du rapport

Résumé	5
Sommaire du rapport.....	7
Introduction	9
I. La forêt dense humide tropicale de montagne : un écosystème mal connu.....	10
I.1. Les forêts altimontaines tropicales	11
I.2. Le cas de la Guadeloupe.....	11
I.3. Les menaces	13
II. Les changements climatiques aux Antilles	13
II.1. Changements climatiques globaux	13
II.2. Climats des Antilles et perspectives d'évolution	17
II.2.1. Le climat des Antilles : variations spatio-temporelles.....	17
II.2.2. Projections climatiques	19
III. Vulnérabilité des forêts tropicales altimontaines aux changements globaux.....	21
III.1. Les effets des changements climatiques sur les forêts tropicales altimontaines	21
III.2. Les effets de la sécheresse sur les espèces ligneuses	23
III.2.1. Notions de sécheresse	23
III.2.2. Acclimatation des arbres à la sécheresse	23
III.2.3. Réponse des plantes à l'humidité de l'air	26
III.2.4. Réponse à la sécheresse des espèces de forêt dense humide altimontaines	28
V. Matériel et méthodes	28
VI. Résultats et discussion.....	34
VI.1. Transpiration réelle de cinq espèces de FA en fonction de la sécheresse atmosphérique.....	34
VI.1.1. Une diversité de réponses	34
VI.1.2. Un comportement opportuniste ?.....	35

VI.2. Conductance stomatique de cinq espèces de FA en fonction de la sécheresse atmosphérique.....	36
VI.2.1. Un fonctionnement stomatique original	36
VI.2.2. Stratégie hydrique et une réponse stomatique bimodale.....	38
VI.3. Les effets des changements climatiques en FA	39
Conclusion.....	40
Références	41
Annexe 1 : Effet de la VPD sur la photosynthèse des espèces de FA.....	46
Annexe 2 : Effet de la VPD sur la transpiration des espèces de FA entre 9h et 12h	47

Introduction

En milieu tropical, les forêts denses humides de montagne ou forêts altimontaines (FA) présentent une forte biodiversité et un fort taux d'endémisme (Bruijnzeel et al 2010). Les arbres de ces milieux sont soumis à des précipitations fréquentes et régulières, et à une atmosphère souvent saturée en vapeur d'eau enveloppant la végétation d'un brouillard. Le terme de « forêt de nuage » est alors fréquemment utilisé (Stadtmüller 1987 ; Hamilton et al 1995 ; Bruijnzeel 2001). Au-delà de 650 m d'altitude sur les reliefs au vent de la Basse-Terre, au cœur du Parc Nationale de la Guadeloupe, s'observe de telles formations. Rollet en 2010 y recense 150 espèces ligneuses dont un tiers sont endémiques des Petites Antilles. D'importants enjeux de conservation pèsent donc sur cet écosystème qui contribue fortement à la richesse du patrimoine floristique local.

Les changements climatiques qui touchent actuellement la biosphère sont modélisés avec plus ou moins de succès en zone tropicale. Les modèles physiques publiés divergent parfois qu'en aux variations climatiques possibles d'ici 2 100. Toutefois, il semble qu'une augmentation de la fréquence du déficit hydrique atmosphérique soit probable dans les forêts de montagne (Still et al. 1999). Une diminution des précipitations de 30% est aussi envisagée ainsi qu'une élévation de l'altitude de formation des nuages (Karmalkar et al 2008). Ces espèces sont pressenties comme extrêmement sensibles au climat (Foster 2001), et, plusieurs auteurs tels qu'Oliveira et al (2014) considèrent que ces forêts pourraient faire partie des écosystèmes les plus vulnérables aux changements climatiques. Pourtant, très peu de publications scientifiques traitent des effets des conditions climatiques sur la réponse des arbres dans les forêts denses humides de montagne. La caractérisation de l'écophysologie des arbres de ces forêts tropicales est donc urgente.

Objectifs du projet

L'un des objectifs de cette étude est de faire un état des lieux des connaissances sur le fonctionnement des forêts tropicales, denses humides de montagne, à travers le monde et en particulier dans les Antilles. Un bilan de la littérature scientifique sur les changements climatiques dans la caraïbe sera proposé et leurs effets potentiels sur les forêts de montagnes évalués.

Le second objectif était d'améliorer nos connaissances sur la réponse des arbres de la FA de Guadeloupe, à travers un choix de 5 espèces dominantes au sommet de la Mamelles Pigeon (*Chorizanthe alpinus* (Sw.), *Clusia major* (L.), *Ilex sideroxyloides* (Sw.), *Myrsine trinitatis* (A. DC.), et *Richeria grandis* (Vahl) pour évaluer l'impact d'une réduction de l'humidité de l'air sur les échanges gazeux foliaires.

I. La forêt dense humide tropicale de montagne : un écosystème mal connu

Les forêts recouvrent 30% de la surface terrestre (Bonan 2008 ; Keenan et al 2015, figure 1). Dans la zone tropicale, une surface de 17 millions de km² est recouverte de forêt naturelle, soit 40% de la surface mondiale (Roy et al 2001). Le rôle des forêts tropicales dans le fonctionnement de la biosphère est prépondérant. Avec 25% du stock de carbone mondial, elles assurent 33% de la productivité nette de la biosphère terrestre (Bonan 2008 ; Beer et al 2010). Les forêts tropicales s'imposent donc comme une composante cruciale du cycle de l'eau et du carbone à l'échelle globale (Aragão et al 2014). Elles représentent aussi un important réservoir de diversité biologique avec 50% des espèces animales et 96% des espèces d'arbres connues (45 000 espèces ; Poorter et al 2015). Outre leur rôle essentiel dans le maintien des équilibres naturels, elles fournissent une multitude de services à l'homme. Pourvoyeuses de ressources forestières, alimentaires, pharmaceutiques ou encore d'eau potable, elles sont nécessaires aux populations qui en dépendent (Bonan 2008 ; Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010 ; Engelbrecht 2012).

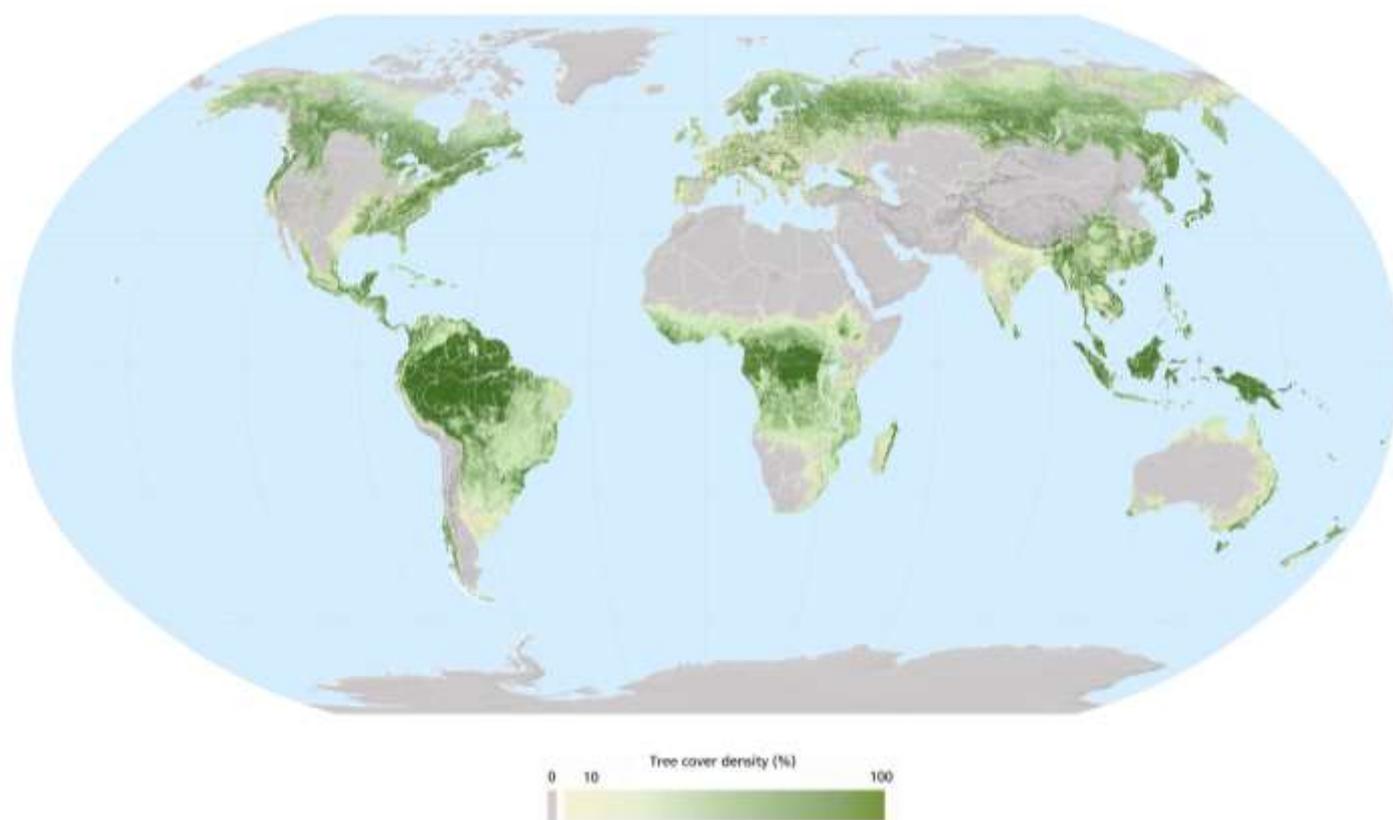


Figure 1- Pourcentage de la couverture forestière à travers le monde, 2010 — FAO

I.1. Les forêts altimontaines tropicales

Le gradient d'altitude à un rôle majeur dans la structure et la physionomie des forêts denses humides de montagne. Les forêts tropicales altimontaines (FA) couvrent environ 50 millions d'ha ce qui correspond à $\frac{1}{4}$ des forêts denses humides montagnardes (Aldrich et al 1997 ; Billington et al 1997). Généralement, elles sont fréquentes à des altitudes élevées soumises à de fortes précipitations et une hydrométrie fréquemment saturante (zone de condensation des nuages). Cependant, l'altitude de formation de la ceinture nuageuse montre des variations considérables à l'échelle globale. Elle dépend de la pression de vapeur saturante, de la vitesse et de la direction des vents, de la distance à la mer, de la température et d'effets macro et micro-topographiques. Dans les montagnes continentales, les FA sont observées entre 2 000 et 3 500 m d'altitude. Dans les zones côtières et insulaires où il existe une compression des écotones qualifiée d'«effet Massenerhebung», elles se rencontrent alors dès 500 m d'altitude (Hamilton 1995 ; Merlin et Juvik 1995). La saturation atmosphérique en eau se traduit donc à l'échelle globale, par une large gamme d'enveloppes climatiques possibles (Jarvis et Mulligan 2011) allant de zones de précipitations abondantes à des zones de précipitations éparses, d'où des difficultés à formaliser la typologie de cet écosystème (Stadtmüller 1987 ; Hamilton 1995). Les conditions d'hydrométrie expliquent l'abondance d'épiphytes et de mousses sur le tronc et les branches d'arbres (Bruijnzeel et al 2011). La hauteur de la végétation varie selon la localisation, basse sur les crêtes et plus haute dans les sites protégés du vent.

La flore de ces milieux présente généralement une forte diversité et un fort taux d'endémisme, supérieurs à ceux relevés dans les forêts humides de basse altitude (Bruijnzeel et al 2010 a, b ; Grubb et Whitmore 1966 ; Bertonecello et al 2011). Certains auteurs expliquent la composition floristique et la distribution actuelle des FA néotropicales comme le résultat des fluctuations climatiques lors du Pleistocène (expansions et rétractations de la végétation ; Webster 1995 ; Meireles 2003 ; Bertonecello et al 2011). Cette végétation présente aussi la capacité à intercepter l'eau contenue dans les nuages par condensation directe sur les feuilles et les troncs, autrement appelé précipitations horizontales. Cette mobilisation additionnelle de l'eau atmosphérique peut représenter 5 à 20% de l'eau total utilisée par les arbres (Bruijnzeel et Proctor 1995).

I.2. Le cas de la Guadeloupe

L'altitude des montagnes de la Basse-Terre induit un étagement des formations végétales représenté Figure 2. S'adjoignent à ces formations types (forêts semi-décidues, forêts sempervirentes saisonnières, forêts ombrophiles, forêts altimontaines et les formations basses) des zones de transition ou frontières écosystémiques entre les étages forestiers (Fiard, 1994), comme la forêt hygro-mésophile. Les formations forestières situées au-delà de 650 m d'altitude sur les reliefs au vent de la Basse-Terre avec des précipitations supérieures à 4 500 mm ont été caractérisées comme relevant du type altimontain (Rousteau 1996). Elles couvrent 5 312 ha soit 7% des formations végétales du territoire, et se rencontre exclusivement en Basse-Terre. Ces forêts, régulièrement immergées dans le brouillard, pourraient être qualifiées de forêts de nuage

au regard de la typologie formalisée par Stadtmüller (1987). Ce dernier considère que certaines forêts de nuage se situent dans des zones avec un régime saisonnier de pluies où les précipitations horizontales peuvent représenter une part importante de l'eau absorbée par le feuillage de la végétation (Bruijnzeel et Proctor, 1995). La FA de Guadeloupe comporte 28 espèces strictement inféodées. Elle abrite aussi 108 espèces communes avec les forêts denses de basse altitude et 14 espèces transgressives, ayant une plus large aire de répartition allant de la forêt semi-décidue à la forêt altimontaine. Le taux d'endémisme des FA est de 33% (Rollet 2010). La diversité floristique dans cet écosystème est donc importante et varie de manière notable sur une courte distance (Rousteau 1998). Cette formation végétale correspond à un pool d'espèces qui ne sont pas nécessairement identiques d'une île à l'autre. En Guadeloupe, *Richeria grandis* domine ainsi que *Byrsonima trinitatis*, *Pouteria pallida* et *Ilex sideroxyloides*.

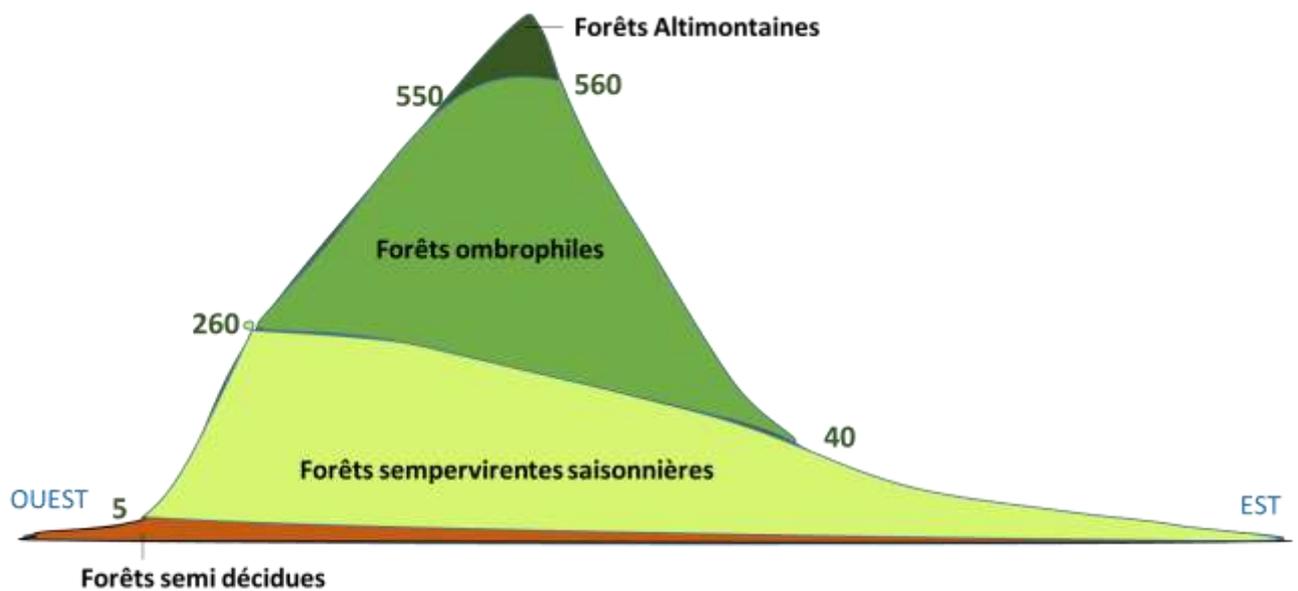


Figure 2- Etagement des formations végétales du nord de la Basse-Terre. Les chiffres indiquent l'altitude en mètre, adapté de Rousteau 1996

L'hétérogénéité des biotopes conduit toutefois à des prépondérances floristiques très variables au sein d'une même formation.

I.3. Les menaces

Actuellement, la FAO estime que seul 32% des forêts mondiales peuvent être considérées comme primaires, autrement dit, exemptes d'impact anthropique (Morales-Hidalgo et al 2015). Les forêts altimontaines fournissent de nombreux services écosystémiques. Le plus remarquable concerne leur rôle dans l'alimentation des cours d'eau. Le système racinaire superficiel des arbres de FA réduit l'érosion des sols et les glissements de terrains, fréquents dans les zones de montagne (Sidle et al 2006). Pourtant comme pour la majeure partie des forêts du monde, elles sont soumises à de nombreuses menaces anthropogéniques telles que la déforestation, la surexploitation ou encore l'invasion d'espèces exotiques (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010).

Les FA de l'archipel Antillais restent heureusement relativement préservées de l'anthropisation par rapport aux autres pays du monde. Leur manque d'accessibilité, les conditions pédoclimatiques peu propices à leur conversion agricole et le statut de protection conféré par le Parc national préservent les écosystèmes forestiers de montagnes en Guadeloupe. Elles peuvent être considérées comme des formations forestières primaires malgré un rajeunissement fréquent dû aux nombreux glissements de terrain dans les faciès de montagne. Une menace préoccupante existe cependant celle du changement climatique, car le climat de la planète se modifie, induisant des changements de températures et de précipitations.

II. Les changements climatiques aux Antilles

Les modèles climatologiques prédisent une transition relativement rapide vers un climat de type chaud et sec, où des épisodes de sécheresses et de canicules seront de plus en plus fréquents et intenses. Il s'agira dans cette partie de préciser les changements climatiques prévus à l'échelle globale mais surtout les changements à l'échelle régionale, celle des Antilles.

II.1. Changements climatiques globaux

Les études paléoclimatiques permettent une analyse fine de l'évolution du climat du dernier millénaire. Il est alors possible de caractériser des facteurs environnementaux qui ont affecté le climat : activité volcanique, notamment les éruptions avec projection de particules dans la haute atmosphère, activité solaire évaluée via des mesures d'isotopes cosmogéniques produits dans la haute atmosphère, les changements d'usage des sols (fournie par des données archéologiques et historiques sur la déforestation), et la composition atmosphérique (gaz à effet de serre et aérosols), (Oglesby et al 2016). En France, le laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement du CEA (Commissariat à l'énergie atomique) a largement développé cette approche scientifique paléoclimatique.

Au cours des derniers siècles, l'augmentation de la concentration du CO₂ dans l'atmosphère est considérée comme l'un des facteurs majeurs d'élévation de la température terrestre. Elle débute au 19^{ème} siècle (Figure 3). Les variations de concentration dans les bulles d'air des glaces polaires, étaient quasiment nulles au préalable. Les activités industrielles sont initiées au 18^{ème} siècle en Grande-Bretagne et se développent ensuite en Europe (Belgique, France, Allemagne). L'industrialisation des États-Unis, du Japon puis de la Russie s'initie par la suite et jusqu'à la fin du 19^{ème} siècle. Cette industrialisation marque donc le début des émissions anthropiques de CO₂ sur terre (origine de ces émissions sur la figure 3).

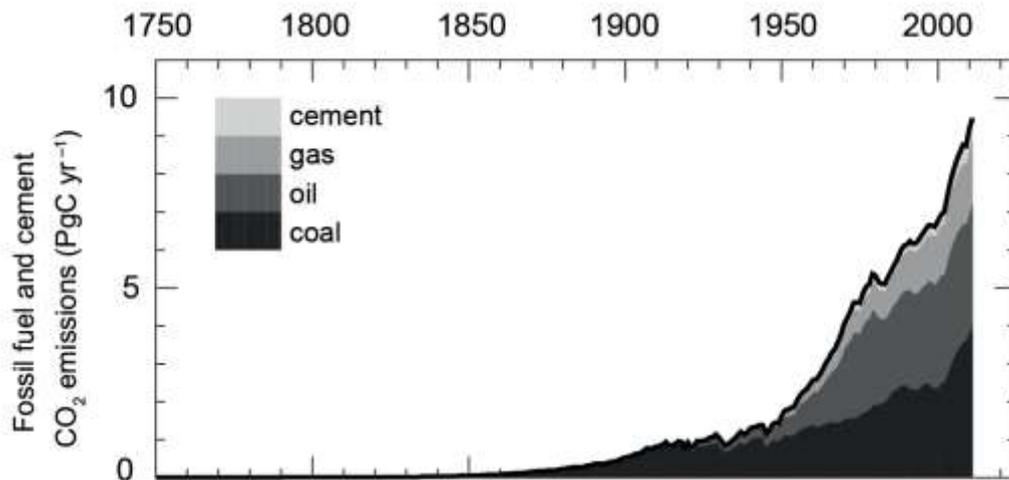


Figure 3- Emission anthropique annuelle de CO₂ de 1750 à 2011 en petagramme par an (PgC an⁻¹ = 10¹⁵g an⁻¹ = 1 gigatonne an⁻¹ ; 1PgC équivaut à 3.7 Pg de CO₂). Les émissions fossiles (ciment, gaz, pétrole, charbon) présentés ont été estimés par le CDIAC « Carbon Dioxide Information Analysis Center», GIEC (2013).

Le CO₂ emprisonne le rayonnement émis par la Terre dans les basses couches de l'atmosphère, cela modifie l'équilibre thermique de la planète. Comme le montre la figure 4, la température moyenne de l'atmosphère à proximité de la surface des océans augmente depuis 1920. D'après le GIEC (2013), l'augmentation totale de la température au cours de la période 1880-2012 est de 0.85 °C. Selon les spécialistes, la variabilité de la température autour d'une valeur médiane a 90% de chance d'être comprises entre -0.2 et +0.2°C. Cette gamme de 0.4°C est significativement en deçà du réchauffement mesuré. La hausse observée ne peut donc pas être expliquée par les variations interannuelles de température. En revanche, le ralentissement du réchauffement depuis 1999 (après une année particulièrement chaude en 1998) est dans la gamme de la variabilité interannuelle de température et ne peut être attribué à une diminution du rythme du réchauffement.

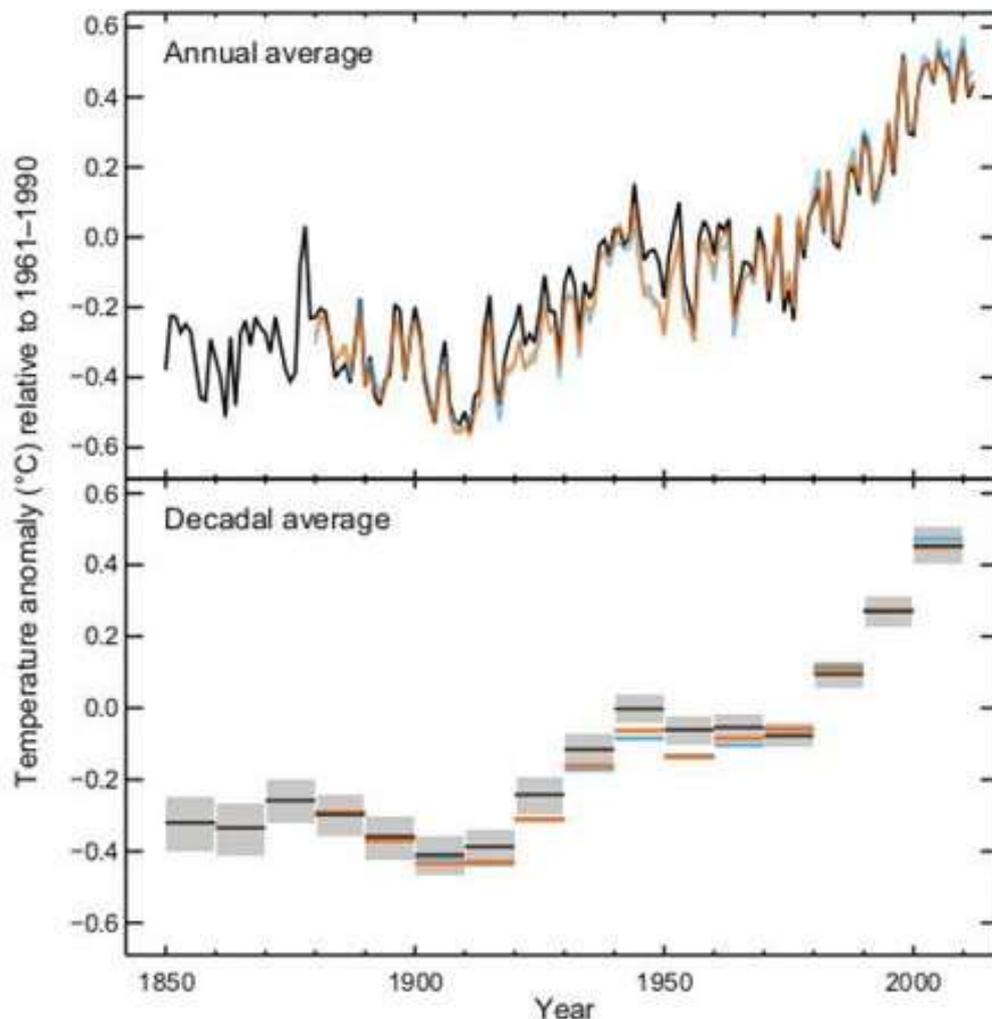


Figure 4- Modélisation de l'évolution de la température annuelle et décennale selon les recherches conjointes à Météo France et au CNRS (Groupe de Météorologie Grande Echelle et Climat, CNRM-GAME) IPCC 2013.

Dans le cadre du programme mondial de recherche sur le climat, les principaux centres de modélisation climatique, dont en France ceux de Paris (IPSL) et Toulouse (CNRM-Cerfacs), ont réalisé un ensemble de simulations, permettant d'évaluer les modèles, de comprendre certains changements climatiques constatés et surtout d'anticiper l'évolution du climat au cours des prochaines décennies (Douville et Dufresne 2016). Ces simulations récentes confortent l'essentiel des résultats publiés dans les rapports du GIEC (2013). Les modèles prévoient une amplification du réchauffement en surface. Une accélération de la fonte des calottes antarctique et groenlandaise a été quantifiée, les estimations d'élévation du niveau marin dans le futur ont donc été revues à la hausse. Cette élévation pourrait atteindre 1 m à la fin du siècle pour un scénario d'émission médian (Douville et Dufresne 2016).

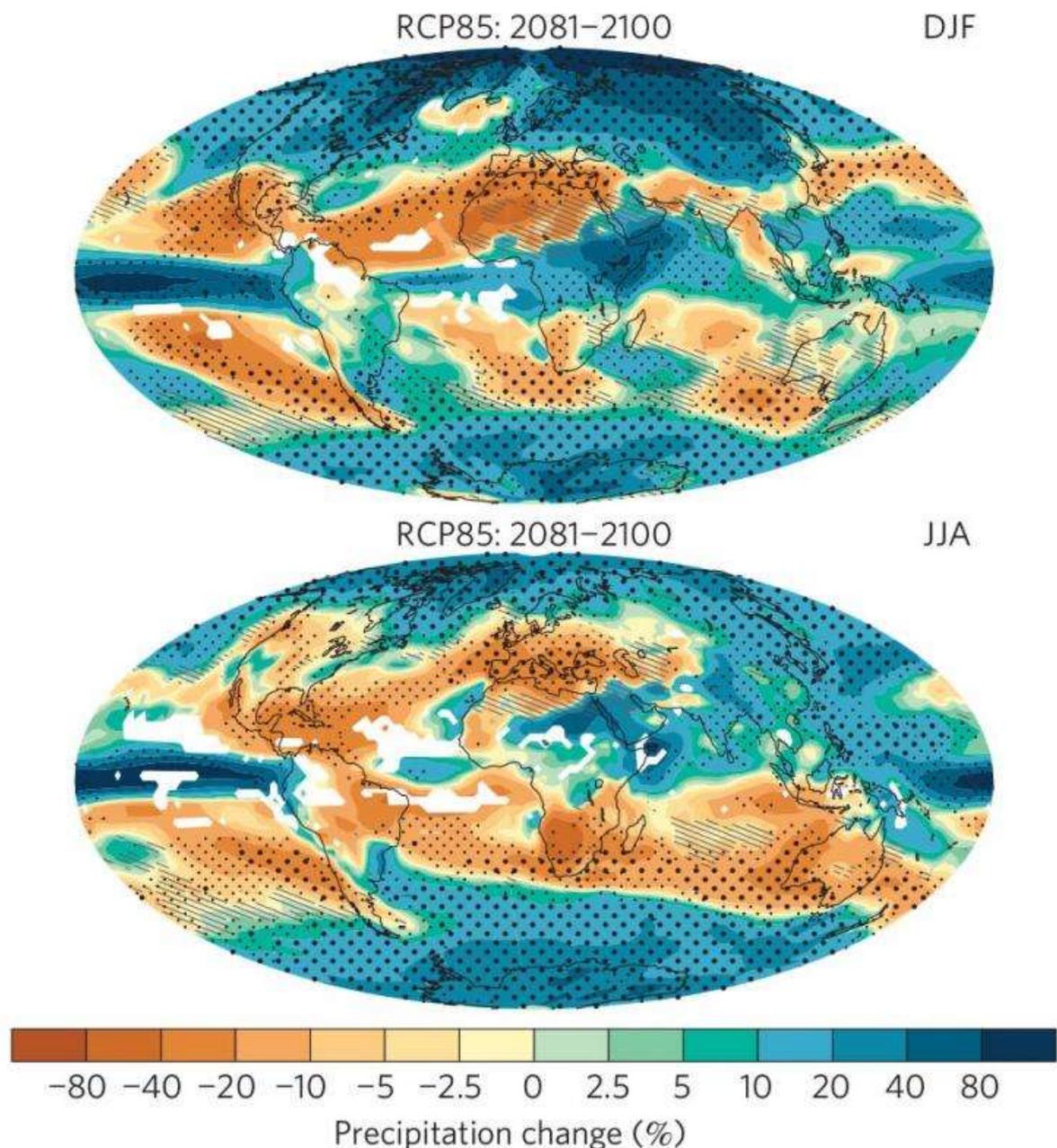


Figure 5- Changements relatifs des précipitations (%) pour la période 2081-2100 par rapport à 1980-1999. Les valeurs sont issues de moyennes sur de nombreux modèles basés sur le scénario A1B du RSSE (Rapport Spécial sur les Scénarios d'Emissions du GIEC) pour les mois de décembre à février (haut DJF) et de juin à août (bas JJA). Les aires blanches représentent les zones où moins de 66% des modèles concordent sur le signe du changement, les zones hachurées correspondent aux cas où plus de 90% des modèles concordent (IPCC 2013)

L'amplitude des changements simulés dépend largement du scénario d'émission de gaz à effet de serre considéré. Les changements pluviométriques sont plus hétérogènes et incertains que les autres paramètres climatiques simulés. De fortes incertitudes subsistent donc sur l'évolution des précipitations moyennes et extrêmes sous les tropiques et sur l'évolution des risques de sécheresse. Toutefois, en accord avec les tendances observées au cours des dernières décennies, une augmentation des précipitations annuelles aux hautes latitudes et une diminution dans les régions subtropicales est attendue selon la plupart des modèles. Ces variations de précipitations s'expliquent par des processus physiques. Selon la relation de Clausius-Clapeyron, une

atmosphère plus chaude montre une pression de vapeur saturante de l'air plus élevée. L'atmosphère peut ainsi contenir plus de vapeur d'où une diminution des pluies.

II.2. Climats des Antilles et perspectives d'évolution

II.2.1. Le climat des Antilles : variations spatio-temporelles

Les Antilles sont soumises à un climat de type tropical océanique à régime d'Alizés. Le régime des précipitations régissant le climat antillais définit deux saisons principales, une pluvieuse et une plus sèche. La saison sèche communément appelée carême, s'étend de janvier à fin-avril. La saison des pluies s'étend de juillet à décembre. Elle est liée au réchauffement de l'océan atlantique tropical qui favorise la convection et la remontée en latitude de la zone de convergence intertropicale (ZIC).

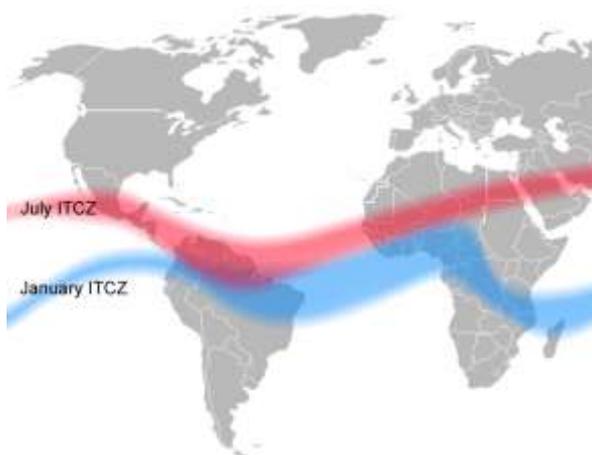


Figure 6 - Position de la ZIC en janvier (en bleu) et en juillet (en rouge), © Wikipedia

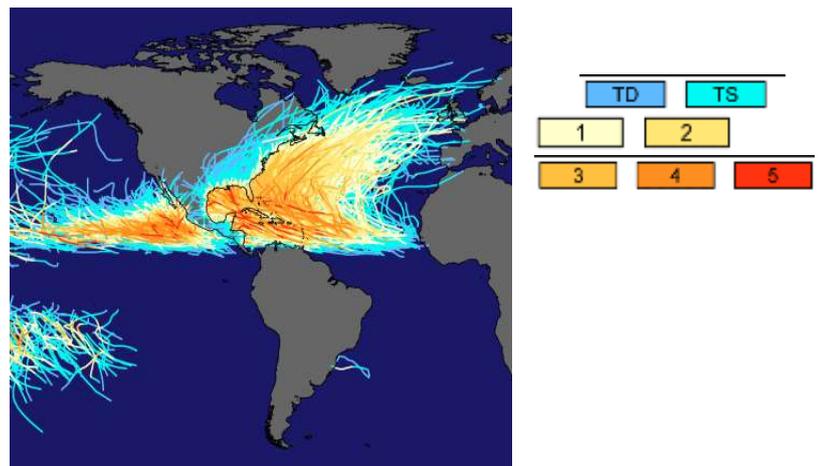


Figure 7- Trajet et intensité cyclonique selon l'échelle de Saffir-Simpson entre 1985 et 2005. Un seul cyclone dans l'Atlantique sud, Catarina, est à noter. © Cyclonebiskit 2007

Les variations saisonnières des îles antillaises sont en effet conditionnées par la position latitudinale de la ZIC. Cette ceinture de quelques centaines de kilomètre de large constitue une zone de basse pression au niveau de l'équateur. Formée par la convergence de masses d'air chaudes et humides, ses mouvements latitudinaux périodiques sont induits par des courants atmosphériques variant en intensité en fonction de la période de l'année. Au niveau des Antilles, ces courants sont générés par les activités de l'anticyclone des Açores (hémisphère nord) et de l'anticyclone de Sainte Hélène (hémisphère sud). Les six premiers mois de l'année, la ZIC est au Sud des Antilles, proche de l'équateur et elle remonte progressivement au nord pour atteindre les Petites Antilles au cours des mois de septembre octobre (Figure 6). Lorsque la ZIC est proche des îles, des passages de dépressions tropicales d'intensité plus ou moins fortes sont fréquents (Figure

7). Le GIEC (IPCC AR5 WG1) montre une augmentation de la fréquence d'ouragans tropicaux de fortes intensités depuis les années 1970 dans l'Atlantique Nord.

Le relief de l'archipel guadeloupéen induit des variations climatiques sur le gradient d'altitude plus importantes que les variations saisonnières. Pour la température, une élévation de 100m d'altitude correspond à une diminution de 0.6 à 1°C. Les amplitudes thermiques annuelles en altitude sont sensiblement plus fortes que celles de basse altitude. A titre d'exemple, la station météo de Duclos, située à 110 m d'altitude présente une amplitude journalière de 6.5°C, soit 1.5°C supérieure aux amplitudes thermiques journalières reportées au niveau de la mer (Météo France, station Duclos, 2005-2010). En altitude, l'humidité relative de l'air est plus élevée qu'à plus basse altitude et le rayonnement global tend à diminuer du fait de la nébulosité. Concernant les précipitations, elles augmentent d'environ 400 mm sur un gradient de 100m d'altitude (Figure 8). Trois mécanismes expliquent cette variabilité spatiale : l'effet de continentalité, l'effet orographique et l'effet de Foehn. L'effet de continentalité correspond à un déplacement de masse d'air au-dessus de terres émergées. Ce déplacement favorise le réchauffement et ainsi l'élévation des masses d'air humide à l'origine de précipitations. L'effet orographique aboutit au même processus par la contrainte que le relief impose aux masses d'air. Ces masses d'air remontent le long du relief et refroidissent. L'eau se condense alors et entraîne des pluies abondantes. L'effet orographique est 20 fois plus fort que l'effet de continentalité sur une distance équivalente. Il s'applique principalement sur le versant « au vent » de la Basse-Terre, c'est-à-dire le versant Est, exposé aux alizés dominants. L'effet de Foehn (Figure 9) est une conséquence de l'effet orographique. L'air se vide de son humidité sur les hauts sommets du relief puis redescend le long des pentes du versant situé « sous-le-vent », plus sec et plus chaud à mesure qu'il perd en altitude. Cette variabilité spatiale des conditions climatiques induit un étagement altitudinal des microclimats.

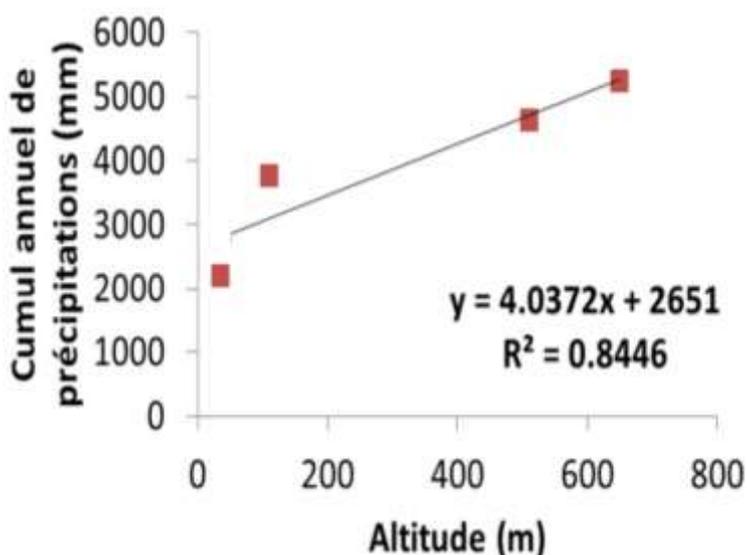


Figure 8- Variation des précipitations obtenues en 2011 sur un gradient d'altitude (Godet, Duclos, Matouba et Morne Léger, respectivement 35, 110, 510 et 650 m) sur la côte au vent de la Guadeloupe. Données du réseau de stations météo France, Mira (2016)

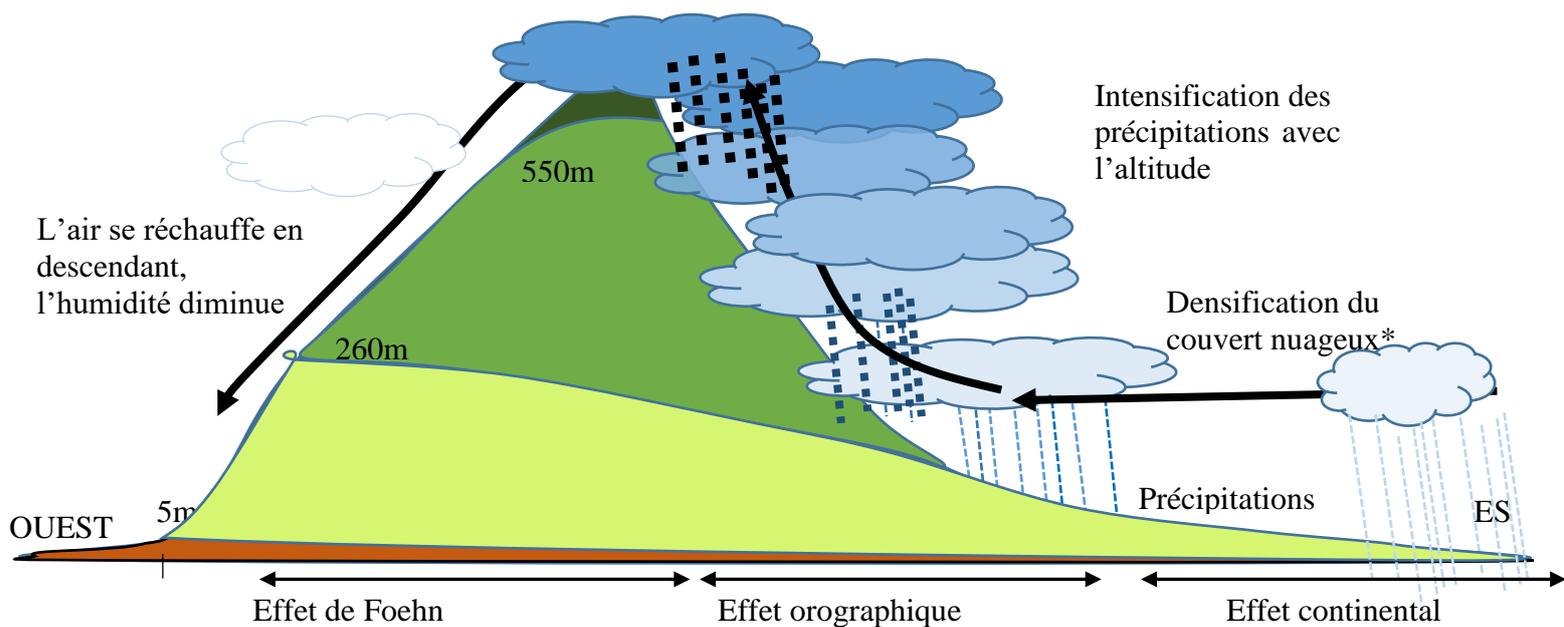


Figure 9- Effet du gradient d'altitude sur les précipitations : effet continental, orographique et Foehn. *L'air ascendant refroidit jusqu'au point de condensation de la vapeur d'eau provoquant la formation des nuages et les pluies. © Dulormne 2017

II.2.2. Projections climatiques

Des modèles de projections climatiques récents se sont appliqués à étudier l'évolution du climat à l'échelle des Petites Antilles sur la période 2071-2100. Les différents scénarii issus de ces modèles convergent vers une augmentation des températures mensuelles (de 1 à 4°C) et vers une modification de la quantité de pluie et/ou régimes de précipitations. En effet, il est attendu une diminution de 10 à 20% des précipitations annuelles pour le sud de la Caraïbe et une augmentation des différences saisonnières. Les mois de janvier à juin deviendraient plus secs avec une baisse de 20 à 50% des précipitations (Campbell et al 2011). Les travaux de Aladenola et al (2016) sur les données de précipitation entre 1996 et 2013 en Jamaïque ont montré un effet des épisodes El Niño sur les régimes de précipitations avec une réduction des pluies de 34 à 42% pour les années El Niño (1997 et 2009). La température des eaux de surface devrait augmenter de 1°C ce qui engendrerait des conditions favorables à une augmentation de la fréquence des dépressions tropicales (Angeles et al 2007). Si ces projections se confirment, les îles des Petites Antilles passeront progressivement d'un régime tropical humide à un régime tropical sec.

Outre ces estimations globales à l'échelle d'une zone géographique, l'évaluation des impacts du changement climatique sur les FA est particulièrement complexe et incertaine (Oliveira et al 2014 ; Mulligan et al 2011 ; Bruijnzeel et al 2011). Cette incertitude découle de la résolution insuffisante des modèles climatiques (100 km) qui permettent une évaluation à grande échelle des facteurs climatiques de base (température, précipitation) sans prise en compte des effets locaux de la topographie (Oglesby et al 2016). Pour aider à surmonter ce problème, plusieurs équipes développent des modèles régionaux avec une résolution de 4 à 12 km pour la Més-

Amérique et les Caraïbes. Une résolution de 4 km s'avère nécessaire pour simuler correctement les températures et les précipitations dans les régions de topographie complexes, tandis que 12 km pourraient suffire pour les régions basses et côtières (Oglesby et al 2016). Les simulations montrent un réchauffement général (figure 10), sur mer, à distance de la côte et aux altitudes les plus élevées. Le modèle climatique à haute résolution sur les Petites Antilles ALADIN-Climat imbriqué dans le modèle global ARPEGE de Météo-France permet des simulations avec une résolution de 10 km (Cantet et al 2014). Ces dernières prévoient un réchauffement plus important sur terre que sur mer avec par exemple une température journalière minimale de +3.28 °C contre +2.38 °C en mer pour le scénario RCP85. Les simulations diffèrent d'une île à l'autre, mais globalement la tendance prévoit des saisons humides plus humides et des saisons sèches plus sèches (Cantet et al 2014). Ainsi, la réduction d'échelle statistique réalisée sur l'île de la Guadeloupe suggère en saison humide une augmentation des précipitations extrêmes, des précipitations quotidiennes plus abondantes et une saison sèche plus longue et/ou plus intense. En contradiction avec d'autres modèles régionaux, ALADIN prévoit une augmentation des précipitations totales annuelles et une diminution des précipitations en altitude.

En conclusion, l'élévation de la température marine et terrestre augmentera l'évapotranspiration et l'altitude de formation des nuages dans les régions tropicales montagneuses durant les prochaines décennies (Still et al 1999). Cette migration en altitude de la ceinture nuageuse est d'ores et déjà perceptible au Costa Rica (Still et al 1999 ; Foster 2001). Les gradients climatiques seront donc bouleversés à l'échelle mondiale comme à l'échelle régionale dans les écosystèmes de basse et de plus haute altitude (Pachauri et Reisinger, 2007). Or, la disponibilité en eau détermine la distribution et l'abondance des espèces.

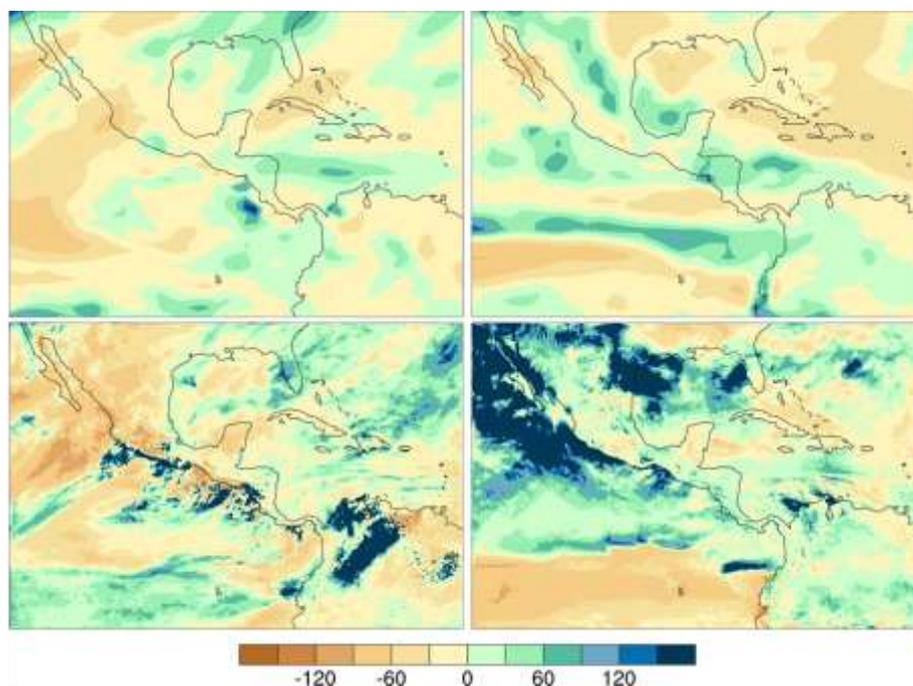


Figure 10- Pourcentage de précipitation entre 2050 et le présent, en Amérique centrale et dans la caraïbe, au mois de janvier (gauche) et de juillet (droite) à partir de deux modèles CCSM4 à grande résolution (en haut) et WRF d02 à faible résolution (12km, en bas) Oglesby et al (2016)

III. Vulnérabilité des forêts tropicales altimontaines aux changements globaux

L'engouement de la communauté scientifique vis-à-vis de l'étude des forêts tropicales s'est intensifié au cours des deux dernières décennies notamment concernant les forêts tropicales humides. L'augmentation de la température et la diminution de l'humidité de l'air pourraient devenir des paramètres essentiels de la redéfinition des frontières écosystémiques actuelles, en induisant de nouvelles limites altitudinales des étages de végétation.

III.1. Les effets des changements climatiques sur les forêts tropicales altimontaines

La connaissance des principaux traits structuraux et fonctionnels de la végétation des Petites Antilles laisse présager qu'un assèchement entraînera une « translation » ou un glissement des bioclimats dans le sens des altitudes élevées (Buckley et Jetz, 2007 ; Pounds et al 1999 ; Joseph 2011). À très long terme, selon l'hypothèse de Joseph 2011 seuls les bioclimats sec et moyennement humide persisteront, car au niveau du tiers supérieur, les précipitations seront insuffisantes pour engendrer les bioclimats humide et hyper-humide (figure 11). Des mesures physiologiques pourraient permettre de valider ou d'infirmer cette hypothèse supportant une disparition possible des FA antillaises.

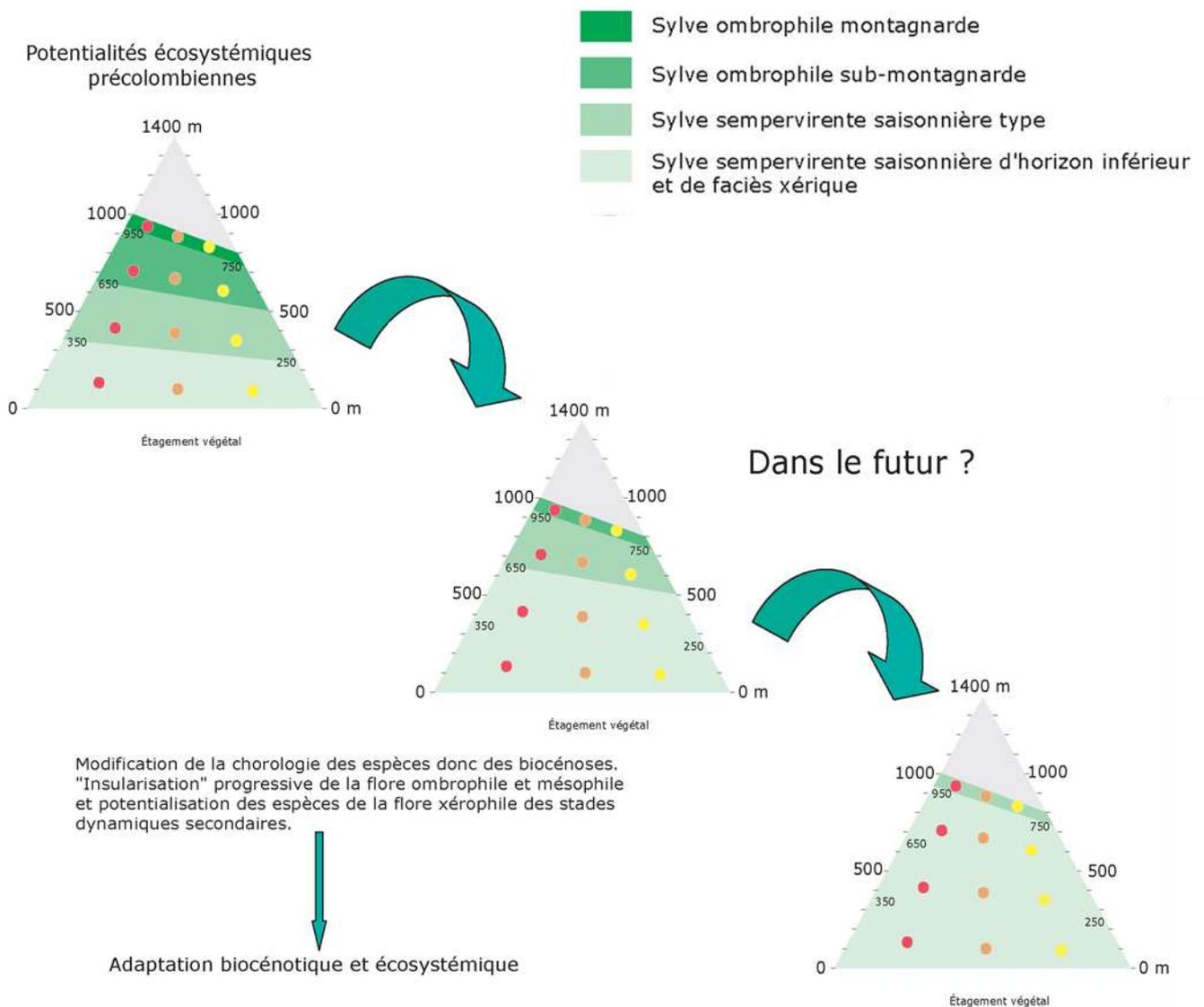


Figure 11- Evolution plausible des étages écosystémiques dans les Petites Antilles sous l'effet des modifications climatiques, Joseph 2011

L'évaluation de l'impact d'un changement climatique sur les forêts tropicales nécessite des connaissances complémentaires indispensables pour anticiper et préciser les réponses futures des espèces de forêts altimontaines à la sécheresse.

III.2. Les effets de la sécheresse sur les espèces ligneuses

Depuis leur colonisation du milieu terrestre, les végétaux dépendent de l'eau pour accomplir la majorité de leurs fonctions. Etant soumis à un environnement aérien fortement desséchant, leur importante consommation en eau s'explique par la nécessité de maintenir un seuil d'hydratation de leurs tissus suffisant pour assurer leur croissance, leur survie et leur reproduction. Or, l'eau des sols accessible aux plantes terrestres ne représente que 0,27% de l'eau douce présente sur Terre (Chapin et al 2002). La disponibilité en eau est donc la principale limitation à la production primaire.

III.2.1. Notions de sécheresse

La sécheresse est un phénomène météorologique et environnemental, correspondant à une période sans précipitation suffisamment longue pour que les réserves en eau du sol s'épuisent (Kramer, 1980). La sécheresse peut être quantifiée via plusieurs indicateurs tels que la diminution de quantité, de durée, d'intensité des pluies par rapport à la moyenne en saison des pluies. Cette notion est généralement associée à une diminution de la disponibilité en eau du sol. La durée de la période sans précipitation nécessaire pour provoquer une sécheresse dépend donc de la nature du sol (Bhaskar et Ackerly 2006 ; Sperry et Hacke 2002). La notion de sécheresse est aussi associée aux conditions atmosphériques, lorsque le déficit de vapeur saturante de l'air augmente (Bhaskar et Ackerly 2006). Il s'en suit une perturbation du fonctionnement physiologique normal de l'organisme, entraînant une baisse de performance (chute de la photosynthèse et de la transpiration). La plante est alors en situation de stress hydrique (Kramer 1980). La résistance d'une espèce à une contrainte hydrique dépend de sa tolérance ou de sa capacité à éviter la déshydratation de ses tissus (Delzon 2015).

III.2.2. Acclimatation des arbres à la sécheresse

Les arbres ont recours à une multitude de mécanismes de réponse à la sécheresse. Ces mécanismes se mettent en place durant la vie de la plante pour lui permettre de faire face à un stress environnemental. Ces phénomènes de réponse sont nommés acclimations en écologie. Ces mécanismes, complexes et hiérarchisés interviennent donc à différentes échelles spatiales (cellulaire, foliaire, individuelle) ou temporelles. Ces échelles sont souvent combinées (Chaves et al 2003). Ainsi, en situation de déficit hydrique, la plasticité des plantes autorisent des évolutions : anatomiques comme par exemple, l'augmentation de l'épaisseur de la cuticule des feuilles, morphologiques comme le montre les mesures de réduction de la surface foliaire, phénologiques fréquemment associée à une perte des feuilles, ou encore physiologiques (fermeture des stomates, accroissement de la résistance du système hydraulique et de la résistance au

flétrissement des feuilles chez les espèces à feuillage persistant), figure 12. Ces évolutions visent à réduire les pertes en eau de l'arbre par transpiration.

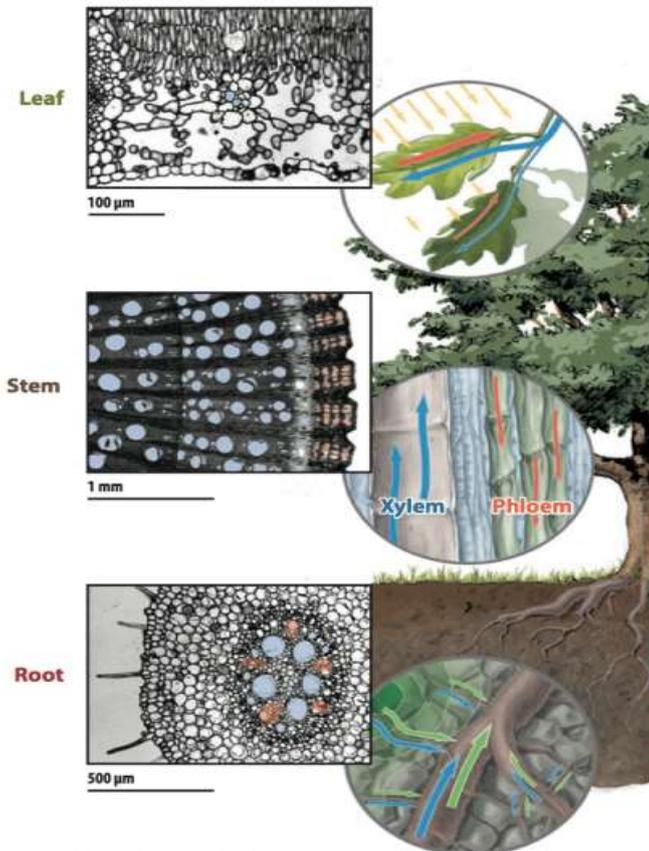


Figure 12 – Vue générale des processus de transport dans une plante vasculaire. Le xylème permet le transfert de l'eau du sol vers l'atmosphère. Le phloème transporte les molécules organiques des feuilles vers les tissus. Les images en micrographie optique, montrent la section perpendiculaire d'une feuille, du tronc et d'une racine, l'emplacement approximatif du xylème étant marqué en bleu et celui du phloème en orange. Figure extraite de Stroock et al (2014)

La caractérisation du statut hydrique d'une plante s'effectue généralement via la mesure du potentiel hydrique foliaire qui définit l'état hydrique moyen d'une feuille. Cette mesure est réalisée avec une chambre à pression scholander qui traduit la tension de l'eau dans les vaisseaux du xylème. Ce caractère varie en fonction des conditions climatiques (humidité de l'air, rayonnement ...), de la disponibilité en eau du sol, et du degré d'ouverture des stomates. La direction des flux d'eau dans une cellule végétale dépend des gradients de potentiels hydriques entre le milieu intra et extra cellulaire. Le potentiel hydrique d'une cellule végétale (Ψ) intègre

deux composantes : le potentiel osmotique (Ψ_o) et le potentiel de turgescence (Ψ_p) ; selon l'équation $\Psi = \Psi_o + \Psi_p$. Pour maintenir la turgescence cellulaire et le gradient de potentiel dans la plante, certaines espèces accumulent activement des solutés (acides aminés, sucres solubles, ions) en situation de contrainte hydrique. Les solutés organiques sont dits compatibles car moins

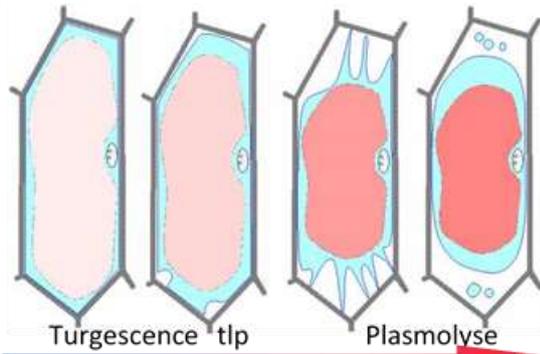


Figure 13 - Phase de déshydratation cellulaire. Turgescente la cellule est remplie d'eau, Plasmolysée, la cellule manque d'eau. Tlp, point de perte de turgescence cellulaire.

toxiques pour le métabolisme cellulaire que l'accumulation d'ions. Cette concentration de molécules dans les cellules, qui diminue Ψ_o , est qualifiée d'ajustement osmotique. L'accumulation de solutés compatibles peut être coûteuse en énergie pour la plante et dans les cas de stress sévères, insuffisante pour augmenter la capacité d'absorption de la plante. Il est possible de calculer ou mesurer selon différents protocoles le potentiel hydrique foliaire à partir duquel les cellules bien hydratées (turgescente) entrent en plasmolyse (figure 13). Cette valeur seuil importante en physiologie se nomme le potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence cellulaire (Ψ_{tlp}), dans ces conditions $\Psi_p = 0$. Les feuilles ayant un Ψ_{tlp} très négatif ont la capacité de rester turgescentes dans des situations de stress hydrique important. Les plantes maintiennent donc un métabolisme cellulaire lors de conditions de forte sécheresse. Une synthèse de données issues des courbes pression-volume de 317 espèces publiées par Bartlett et al en 2012, montre que le Ψ_{tlp} est un indicateur pertinent de la tolérance foliaire à la sécheresse (figure 14).

toxiques pour le métabolisme cellulaire que l'accumulation d'ions. Cette concentration de molécules dans les cellules, qui diminue Ψ_o , est qualifiée d'ajustement osmotique. L'accumulation de solutés compatibles peut être coûteuse en énergie pour la plante et dans les cas de stress sévères, insuffisante pour augmenter la capacité d'absorption de la plante. Il est possible de calculer ou mesurer selon différents protocoles le potentiel hydrique foliaire à partir duquel les cellules bien hydratées (turgescente) entrent en plasmolyse (figure 13). Cette valeur seuil importante en

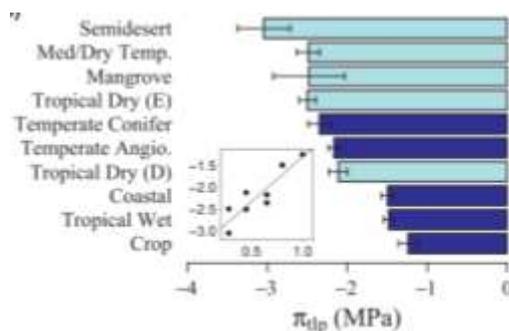


Figure 14- Compilation de données de potentiel hydrique foliaire au point de perte de turgescence, π_{tlp} , issue du travail de Bartlett et al 2012. La moyenne de différents biomes et l'erreur standard associée sont représentées. Les catégories de biomes sont : les zones semi-désertiques (Semidesert), la forêt méditerranéenne et tempérée sèche (Med/Dry temp), la mangrove (Mangrove), les espèces de forêts sèches tropicales sempervirentes (Tropical Dry E), les conifères de régions tempérées (Temperate Conifer), les angiospermes de zones tempérées (Temperate Angio), les espèces de forêts sèches tropicales décidues (Tropical Dry D), la végétation côtière (coastal), les espèces de forêt dense humide (Tropical Wet) et les espèces cultivées (crop).

Plusieurs approches ont conduit à définir des grands types fonctionnels, formalisés successivement par des terminologies variées (Levitt 1980 ; Larcher 1980 ; Tardieu et Simonneau 1998). Certaines espèces dites isohydriques sont capables de fermer leurs stomates en situation de sécheresse, de garder une tension de sève dans les vaisseaux du xylème faible (Ψ élevée) alors que leur résistance à une rupture hydraulique des vaisseaux conducteurs est réduite. À l'opposé les espèces anisohydriques présentent une capacité à fixer du carbone atmosphérique sous contrainte hydrique grâce à leur grande ouverture stomatique. Par contre la tension de la sève brute dans les vaisseaux augmente dans la plante (le Ψ diminue) avec la sécheresse. Ces espèces sont fréquemment résistantes à une rupture de la circulation de la sève brute qui peut survenir

dans ces conditions dans les vaisseaux. Ces approches typologiques proposent un cadre nécessaire à l'estimation des conséquences du changement climatique sur les communautés forestières. En effet, la survie des espèces face à des sécheresses plus longues ou plus intenses dépendrait essentiellement de leur type fonctionnel.

III.2.3. Réponse des plantes à l'humidité de l'air

La perte en eau des plantes au niveau des feuilles lors de la transpiration est sensible à la teneur en eau atmosphérique et plus précisément à la différence de teneur en eau entre la feuille et l'air (Sack et Scoffoni 2012 ; Eamus and Shanahan 2002). Cette différence de teneur en eau est une différence de pression de vapeur d'eau nommée « vapor pressure deficit » en anglais et notée VPD. Une augmentation du déficit de pression de vapeur correspond à une humidité de l'air plus faible. Toutefois, le calcul de la VPD prend en compte l'effet de la température sur la capacité de rétention en eau de l'air (multiplication par un facteur 2 à peu près tous les 7°C), ce que ne considère pas la mesure de l'humidité relative (HR). Plutôt que de donner une mesure relative de la teneur en eau de l'air, la VPD donne une mesure absolue de la quantité d'eau que l'air peut retenir selon sa capacité de saturation. Une VPD plus élevée signifie que l'air a une plus grande capacité de rétention d'eau, stimulant ainsi le transfert de vapeur d'eau (évaporation ou transpiration) dans l'air, dans cette condition de faible humidité. Une VPD inférieure, en revanche, signifie que l'air est saturé ou presque, de sorte que l'air « accepte » moins les molécules d'eau de la feuille (conditions d'humidité élevée).

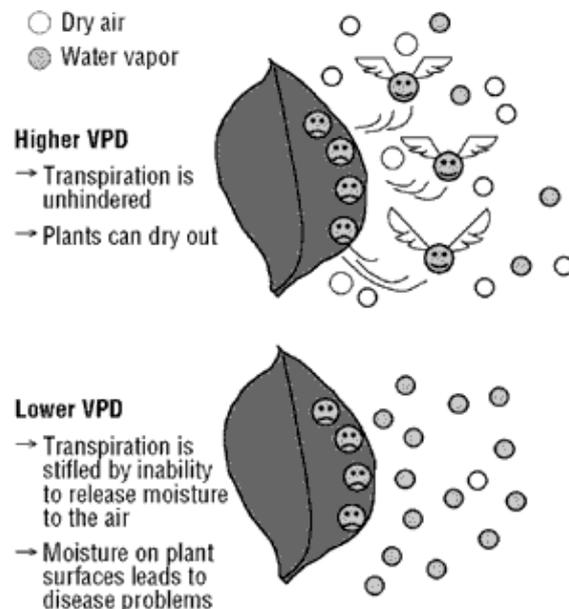


Figure 15. Le déficit de pression de vapeur (VPD) améliore ou inhibe la transpiration des plantes. Schéma inspiré de celui de Prenger Ohio State University.

L'expérimentation de Medina et al (2017) sur des hybrides de millet, *Pennisetum glaucum*, est intéressante à ce sujet, car elle montre l'effet des conditions atmosphériques sur la transpiration de cette espèce selon les zones de culture (forte ou faible précipitation). Lorsqu'ils étaient cultivés en serre, les hybrides sous faible pluviométrie ne limitaient pas leur transpiration dans des conditions de VPD croissantes, contrairement aux hybrides provenant d'une zone de forte pluviométrie. Les deux groupes de génotypes ne présentaient aucune différence de transpiration dans des conditions de faible VPD. Dans ce contexte, on pourrait imaginer une réduction de la

transpiration et de la conductance (G_s) chez les espèces de FA lors d'une augmentation de VPD. La figure 16 représente les tendances de transpiration et de conductance généralement observées lors d'une augmentation de VPD (Marchin et al 2016), obtenue sur trois espèces d'arbres de forêts tempérées, *Acer rubrum*, *Carya tomentosa*, et *Quercus alba*.

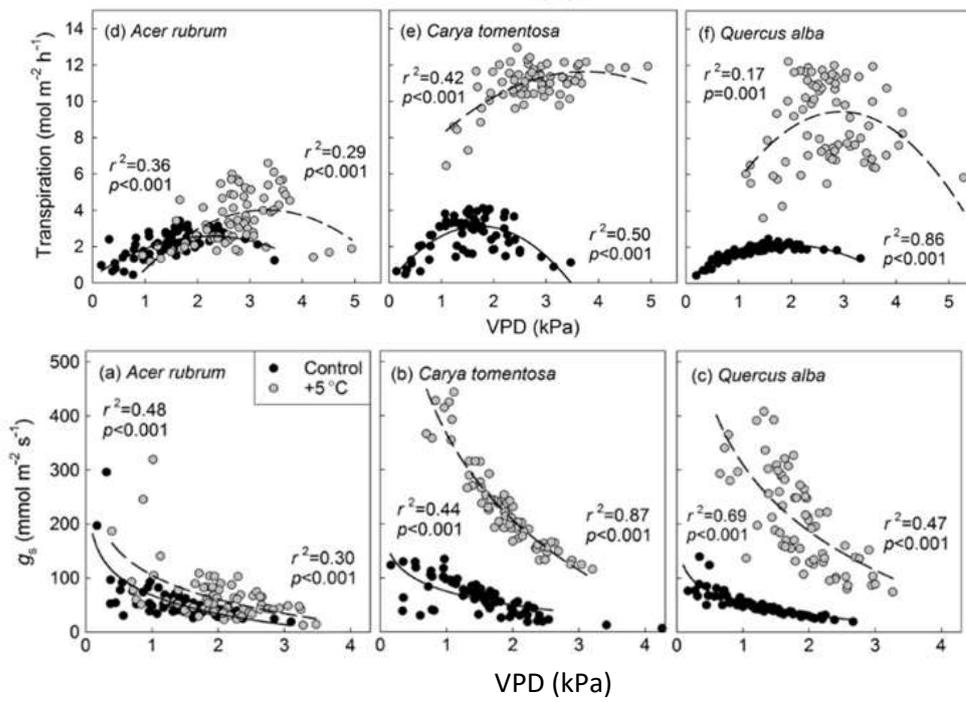


FIGURE 16. Comparaison de la transpiration et de la conductance stomatique (G_s) de trois espèces d'arbres tempérés nord-américain en fonction du déficit de pression de vapeur de l'atmosphère VPD, d'après Marchin et al 2016. Les points gris représentent une augmentation de température de 5°C par rapport aux points noirs.

Le VPD augmente la transpiration. Puis à partir d'un certain seuil, la transpiration diminue alors que G_s diminue rapidement lors de l'augmentation du VPD. Un VPD élevée provoque ainsi un stress hydrique, affectant, plusieurs facteurs du métabolisme photosynthétique (le transport d'électrons, la synthèse de l'ATP, la dissipation de la lumière), ou encore du métabolisme des glucides (Lawlor et Cornic, 2002).

III.2.4. Réponse à la sécheresse des espèces de forêt dense humide altimontaines

Les conditions environnementales et notamment les régimes de précipitation des différentes FA du globe étant très diverses, chacune expérimente des conditions propres (Jarvis et Mulligan 2011). Cela rend difficile la généralisation de la réponse fonctionnelle des arbres d'une FA. De plus, rares sont les études considérant la physiologie de ces espèces (Oliveira et al 2014). En termes de comportement hydrique, en Nouvelle Zélande, une forte sensibilité stomatique au dessèchement atmosphérique a été reportée. Les stomates se ferment à des humidités relativement élevées, induisant une limitation précoce des flux ascendant de sève dans la plante (chute de la transpiration), même en condition de forte disponibilité en eau (Jane et Green 1985 ; Motzer 2005). Cette fermeture précoce des stomates correspond au comportement d'espèces à tendance isohydrique. Ces résultats suggèrent donc une vulnérabilité à la sécheresse atmosphérique des arbres de FA, mais cela reste à confirmer concernant les FA de la Caraïbe.

V. Matériel et méthodes

Nous avons sélectionné, dans une station en cœur de Parc National au sommet de la mamelle Pigeon (768 m d'altitude, 4 600 mm de précipitation annuelle), sept espèces d'arbres qui totalisent 54% de la surface terrière de la parcelle : *Chorizanthe alpinus*, *Clusia major*, *Ilex sideroxyloides*, *Myrsine trinitatis*, *Richeria grandis*, *Schefflera attenuata* et *Siphoneugena densiflora*. Nous nous sommes focalisés sur les 5 premières, présentées dans les fiches aux pages suivantes (Mira, 2016).

Les mesures de conductance et de transpiration ont été effectuées sur les dernières feuilles adultes émises de 4 individus par espèce, pendant deux ans. La conductance stomatique (Gs), la transpiration ont été mesurés entre 9h00 et 12h00 avec un analyseur portable IRGA (Ciras-2, PP systems, UK). Ces mesures ont été réalisées dans des conditions de température et d'humidité ambiante, sous rayonnement saturant ($PAR=1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et pour une concentration de CO_2 fixée à 380 ppm. Nous avons aussi utilisé un poromètre de terrain AP4 (Delta T Device) qui mesure la vitesse de diffusion de la vapeur d'eau à travers la surface des feuilles, la température foliaire, et calcule la conductance stomatique et la transpiration. Les mesures au poromètre ont été faites sous rayonnement et température ambiantes, et ont permis de compléter celles obtenues avec le Ciras 2 courant 2018.

Charianthus alpinus

(Melastomataceae)

Répartition

Endémique des Petites Antilles

Description générale de l'espèce

Petit arbre atteignant 10 m de haut et rarement 10 cm de diamètre, souvent couvert de mousses et d'épiphytes.

Floraison février, mars, avril, juin, juillet, septembre à novembre.

Espèce sempervirente.

Écologie

Se retrouve en forêts d'altitudes et fourrés de sommets entre 600 et 1400 m d'altitude.

Tempérament héliophile.



Photographie d'ensemble et de détails de *C. alpinus*. A : individu adulte, B: inflorescences, C : fruits.

Clusia Major

(Clusiaceae)

Répartition

Endémique des Petites Antilles.

Description générale de l'espèce

Arbre ou arbuste souvent épiphyte.

Latex blanc, racines aériennes nombreuses. Feuilles plus ou moins rondes à elliptiques, coriaces et luisantes. Fruits rouges pourpres, elliptiques, de 3 à 4 cm de diamètre contenant une substance collante. Ouvert au sol le fruit forme une étoile à 5 branches caractéristique.

Arbre de 20m de haut et 50 cm de diamètre.

Ecorce beige, finement fissurée.

Floraison en avril – septembre

Espèce sempervirente.

Ecologie

Se retrouve en forêts mésophile et hydrophile entre 60 et 1000 m d'altitude, notamment dans les bois dégradés ou secondaires

Tempérament héliophile



Photographie de C. major. A : individu en fruit, B : fruit, C : fleur.

Ilex sideroxyloides

(Aquifoliaceae)

Répartition

Endémique des Antilles

Description générale de l'espèce

Arbre de 15-25m de hauteur pouvant atteindre 100 cm de diamètre. Réduit à l'état d'arbuste sur les sommets. Ecorce gris jaune verdâtre, rugueuse par des lenticelles marrons en files longitudinales.

Floraison de janvier à mars

Fructification de mars à octobre

Espèce sempervirente.

Ecologie

Se retrouve en forêts dense et d'altitudes et fourrés de sommets entre 100 et 1350 m d'altitude.

Tempérament héliophile

A



Photographie d'ensemble et de détails de *I. sideroxyloides*. A : individu adulte, B: inflorescences, C : fruits.

Myrsine trinitatis

(Myrsinaceae)

Répartition

Petites Antilles, Suriname

Description générale de l'espèce

Arbuste ou petit arbre de 7m de haut et 35 cm de diamètre. Ecorce beige, grosses lenticelles rondes ou en boutonnières verticales.

Floraison de février à juin

Espèce sempervirente.

Ecologie

Se retrouve en forêts dense et d'altitudes et entre 500 et 1000 m d'altitude.

Tempérament héliophile



Photographie de Myrsine trinitatis. A : individu adulte, B : fruits.

Richeria grandis

(*Euphorbiaceae*)

Répartition

Petites Antilles, Trinidad, Nord de l'Amérique du sud, Venezuela, Brésil

Description générale de l'espèce

Arbre de 20m de haut et 80 cm de diamètre. Ecorce beige, finement fissurée.

Floraison en janvier, février, mai, juillet, septembre à novembre.

Fructification de janvier à mai

Espèce sempervirente.

Ecologie

Se retrouve en forêts dense entre 150 et 950 m d'altitude.

Tempérament héliophile



Photographie d'ensemble et de détails de *R. grandis*. A : individu adulte, B: inflorescences, C : fruits.

VI. Résultats et discussion

VI.1. Transpiration réelle de cinq espèces de FA en fonction de la sécheresse atmosphérique

VI.1.1. Une diversité de réponses

Les espèces de FA étudiées dans le PNG montrent une transpiration foliaire positivement corrélée à une diminution de l'humidité de l'air (Figure 17). Les transpirations de *C. alpinus*, *C. major*, *M. trinitatis* et *R. grandis* ont régulièrement augmentées avec l'augmentation de la VPD. En revanche, *I. sideroxyloides* a montré une stabilisation de sa transpiration foliaire dès 7 kPa.

Comme nous l'avons expliqué dans la partie bibliographique, le déficit de pression de vapeur traduit une différence de pression de vapeur entre deux compartiments. Sans frein au déplacement des molécules d'eau (stomates ouverts), ces dernières vont se déplacer dans le compartiment où la pression de vapeur est la plus faible. C'est la situation observée pour *C. major* de par l'augmentation linéaire de sa transpiration en fonction de la VPD. **Cette espèce, *C. major*, semble donc être la plus tolérante à la sécheresse atmosphérique.** Aucune régulation des pertes d'eau n'apparaît chez *C. major* à l'inverse des autres espèces. En effet, chez *C. alpinus*, *M. trinitatis* et *R. grandis*, la transpiration augmente moins vite à partir de 6 kPa. Ces espèces diminuent donc sensiblement leur flux transpiratoire aux VPD élevées. ***I. sideroxyloides* est l'espèce la plus sensible des 5 à la sécheresse atmosphérique.** Les mesures de conductance stomatique confirment ces différences de régulations entre *C. major* et les autres espèces étudiées.

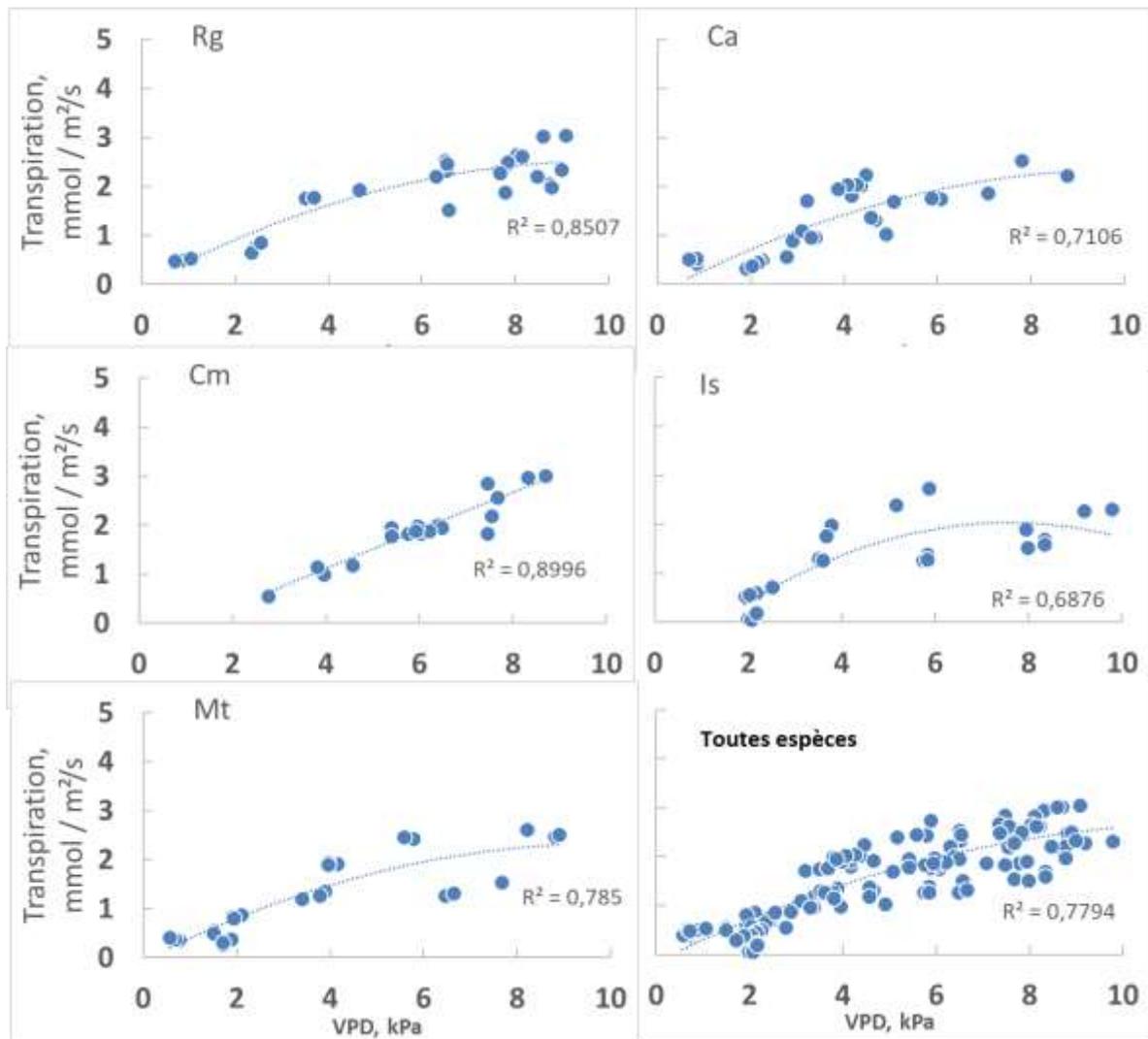


Figure 17. Transpiration réelle mesurée sous lumière saturante pour 5 espèces de forêt d'altitude : *Richeria grandis* -Rg, *Charianthus alpinus* -Ca, *Clusia major* -Cm, *Ilex sideroxyloides* -Is, et *Myrsine trinitatis* -Mt. Le dernier graphique en bas à droite montre la tendance générale toutes espèces confondues.

VI.1.2. Un comportement opportuniste ?

Nos résultats indiquent nettement un impact positif de la diminution de l'humidité de l'air sur les échanges gazeux et notamment sur les flux d'eau entre la plante et l'atmosphère. Dans ces forêts d'altitude, généralement immergées dans les nuages, les feuilles sont dans un environnement saturé en humidité, la transpiration est alors limitée. Un déficit de pression de vapeur induit une augmentation des flux d'eau entre la plante et l'atmosphère, du métabolisme et améliore certainement la régulation thermique des feuilles lorsque le ciel est dégagé et le rayonnement plus important. Cette faible sensibilité des espèces aux fortes VPD leur permet de maintenir un flux d'eau maximum dès que les conditions deviennent moins nuageuses (arrêt des pluies, augmentation de la température, augmentation du rayonnement), et de bénéficier de manière opportuniste de conditions favorisant les flux d'eau sans que cela ait un impact sur la

fixation de carbone (annexe 1). Même *I. sideroxyloides* présente cette stratégie bien que pour une gamme de variation de VPD plus restreinte (2-7kPa).

VI.2. Conductance stomatique de cinq espèces de FA en fonction de la sécheresse atmosphérique

VI.2.1. Un fonctionnement stomatique original

Nos résultats concernant les effets du VPD sur la conductance stomatique sont peu courants et originaux. Nous avons montré chez toutes les espèces étudiées, une phase d'augmentation de G_s lors de l'augmentation de la VPD (figure 18). Selon Thomas et al (1999), il est rare de trouver des références qui montrent une optimisation de l'ouverture stomatique pour une gamme de pression de vapeur comprise entre 1 à 3 kPa. Généralement, tels que présenté à la figure 16, G_s décroît régulièrement dès 0.2 kPa. La majorité des études montre ainsi une diminution linéaire ou curvi-linéaire de G_s lors du dessèchement de l'air (Eamus and Shanahan, 2002 ; Thomas et al 1999).

En Guadeloupe, une espèce, *C. major*, montre une augmentation linéaire de G_s lors de l'augmentation du VPD. *C. alpinus* et *R. grandis* présente une augmentation de G_s puis une stabilisation à partir de 5 et 7 kPa (respectivement). La réponse de *R. Grandis* est toutefois très variable au VPD élevées. *M. trinitatis* présente, quant à elle, réponse en 3 phases comprenant une augmentation, une stabilisation puis une diminution de G_s en fonction du VPD. Cet effet négatif sur G_s apparait dès 6 kPa.

La réponse en deux ou trois phases de la conductance G_s à une augmentation de VPD a aussi été évoquée par Farquhar en 1978 et plus récemment par Eamus et Shanahan en 2002. A une faible VPD entre 0 et 5 kPa, E et G_s augmentent, puis restent constants, et au final aux plus fortes VPD, diminuent. Shirke et Pathre (2004) montre aussi chez une espèce tropicale *Prosopis juliflora* un effet négatif du VPD après un certain seuil. Le modèle de Farquhar suggère que, la chute de G_s induite par l'augmentation de la VPD est due à la transpiration cuticulaire des cellules épidermiques et de garde qui augmente considérablement. Dans le cas des espèces de FA en Guadeloupe, il nous semble que des études complémentaires seraient nécessaires afin d'expliquer réellement les causes de la réponse observée. En effet, les espèces de FA étudiées possèdent des hypodermes (Mira 2016), connues pour être des réservoirs d'eau qui peuvent être mobilisés lors d'un stress modéré (Cavelier and Goldstein 1989). Il est donc possible que ces structures cellulaires contribuent à leur résistance au dessèchement (phase 1). Une régulation stomatique se produit ensuite pour limiter les pertes en eau intrinsèque (phase 2 et 3). Les espèces de FA ont montré des épaisseurs de cuticule importantes, ce qui pourrait contribuer à limiter l'impact de ce flux sortant de molécules d'eau lorsque les stomates sont fermés (phase 3). Des mesures de transpiration cuticulaire n'ayant jamais été effectuées chez ces espèces, il serait intéressant de les envisager avant d'infirmer ou non cette hypothèse.

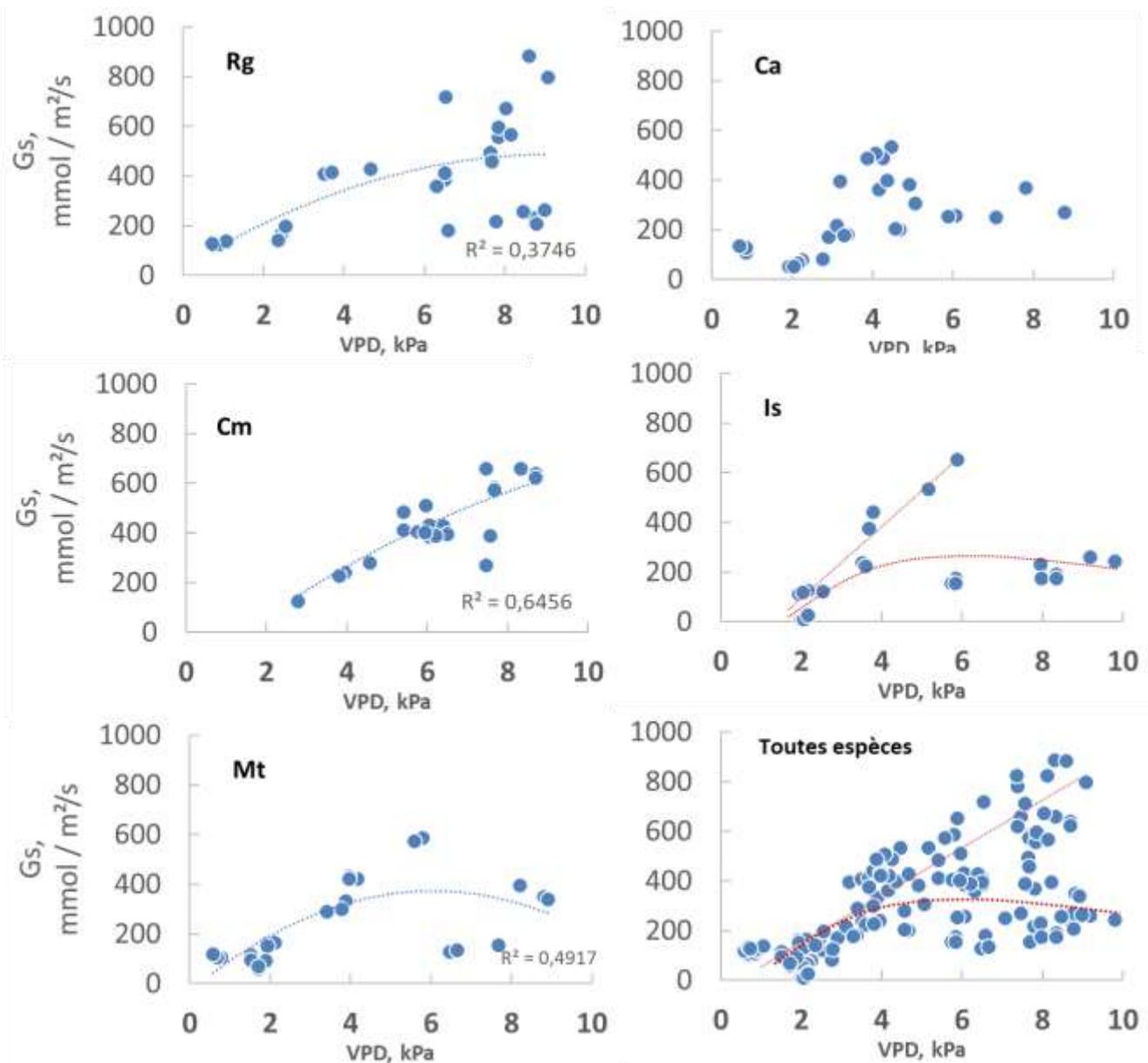


Figure 18. Conductance stomatique (G_s) mesurée sous lumière saturante pour 5 espèces de forêt d'altitude : *Charianthus alpinus* -Ca, *Clusia major* -Cm, *Mysine trinitatis* -Mt, *Ilex sideroxyloides* -Is, et *Richeria grandis* -Rg. Le dernier graphique en bas à droite montre la tendance générale toutes espèces confondues

Concernant la réponse d'*I. sideroxyloides*, il est surprenant d'observer deux tendances distinctes. Nous reviendrons au paragraphe VI.1.2 sur cette réponse qualifiée ici de bimodale.

VI.2.2. Stratégie hydrique et une réponse stomatique bimodale

Selon les résultats de conductance stomatique présentés ci-dessus, figure 18, nous avons observé trois types de réponse. Celle correspondant à une stratégie de perte en eau (appelée « water spender » ou anisohydrique) sans régulation stomatique (*C. alpinus*, *C. major*, et *R. grandis*) et celle qui traduit une stratégie d'économie de l'eau (appelée « water saver » isohydrique) avec régulation à partir de forte VPD (*M. trinitatis*).

Une espèce a montré une réponse intermédiaire présentant conjointement ces deux modalités : *I. sideroxyloides*. Ce phénomène est surprenant et nous n'avons pas trouvé de courbe similaire dans des publications. Il nous a semblé que nos mesures ne résultaient pas de biais expérimentaux (par ex, dysfonctionnement de l'appareil de mesure à certaines périodes), car d'autres caractères physiologiques, tels que la photosynthèse (non présentée, voir annexe), ont montré des valeurs cohérentes. Un phénomène peu traité dans la littérature scientifique, peut selon nous apporter quelques éléments de compréhension. L'ouverture des stomates varie à différentes échelles de temps, en fonction d'une diversité de facteurs pédo-climatiques, régulée par une phytohormone (acide abscissique) et par des variations de pression de turgescence entre cellules de garde et cellules épidermiques. L'ouverture des stomates varie aussi à une échelle spatiale, et les stomates d'une même feuille peuvent s'ouvrir et se fermer par patch, on parle de 'patchy stomatal conductance' pour qualifier ces variations spatio-temporelle à courte échelle de temps (quelques minutes). Le graphique ci-dessous, figure 19, issu des travaux de Mott et Buckley (1998) illustre ce phénomène.

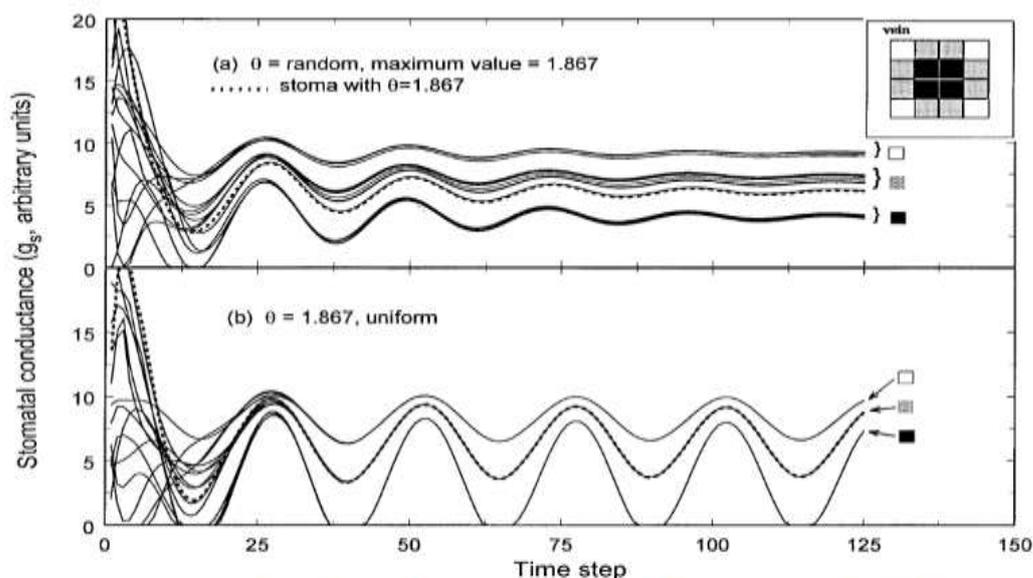


Figure 19. Conductance stomatique (G_s , unités arbitraires) en fonction du temps (minute) pour chacun des stomates dans une aréole lorsque des conditions initiales aléatoires ont été attribuées au potentiel hydrique et à la pression osmotique de chaque paire de cellules de garde. Les deux graphiques montrent une convergence vers un modèle de comportement uniforme dans toute l'aréole à la suite d'interactions stomatiques, ce qui n'est pas toujours le cas. Les différences quantitatives de g_s au sein d'une aréole étaient dues à une variation aléatoire des caractéristiques stomatiques (ex taille) et à la proximité ou non de nervures (les stomates ayant la même proximité avec les nervures avaient des valeurs similaires de g_s), d'après Haefner et al. (1997).

Afin d'optimiser son gain de carbone tout en limitant les pertes en eau sous forte VPD, *I. sideroxyloides* aurait une plasticité de réponse stomatique, avec des patches de stomates ouverts ou fermés, ce que retranscrirait cette réponse bimodale.

VI.3. Les effets des changements climatiques en FA

En considérant les taux de transpiration et de conductance au midi solaire, il est possible d'obtenir les valeurs de déficit de pression de vapeur les plus élevées. Celles qui se rapprochent des conditions de VPD qui pourraient devenir plus fréquentes dans un contexte de changement climatique (figure 19, et annexe 2 pour la transpiration).

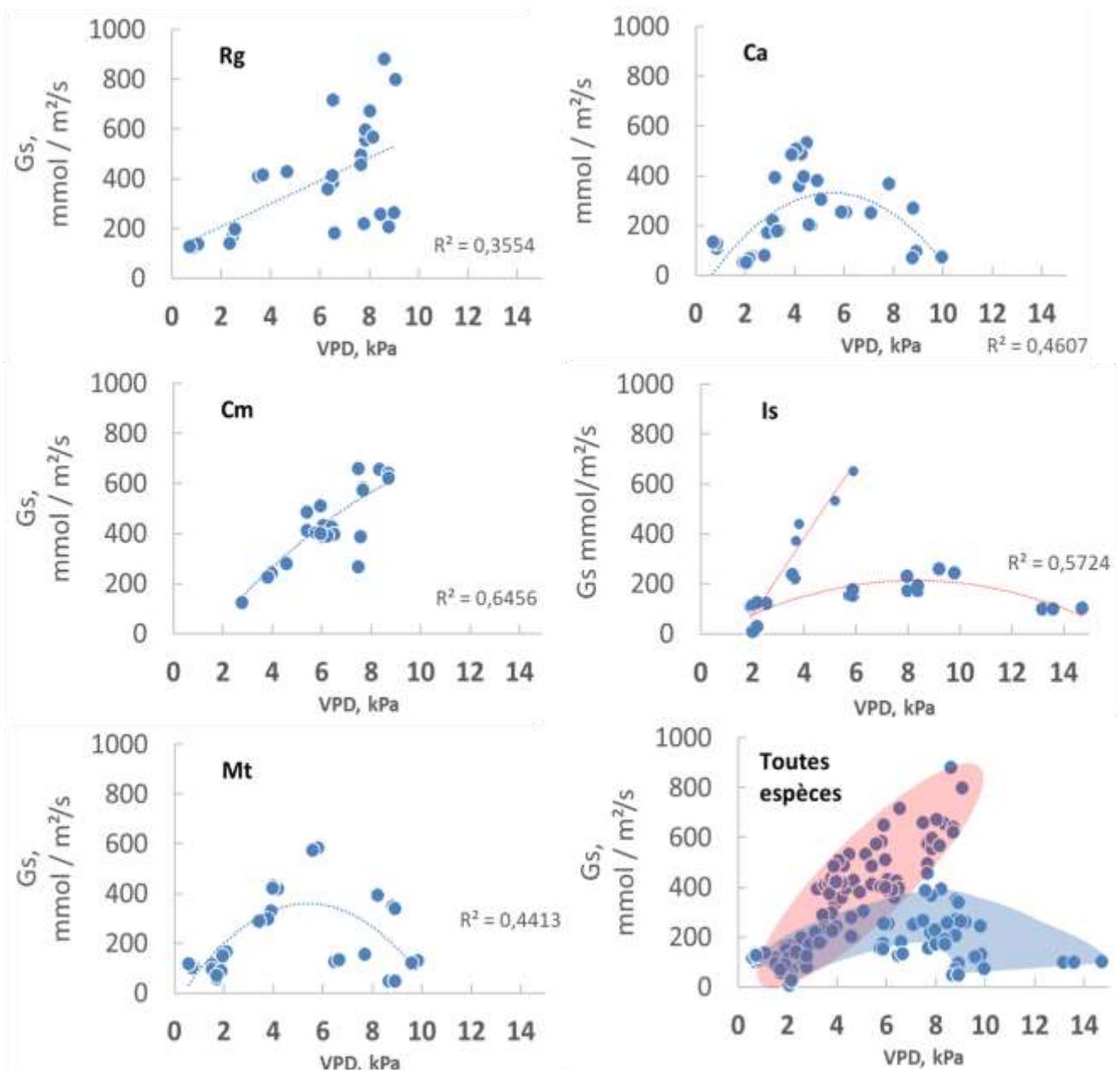


Figure 19. Conductance stomatique (G_s) entre 9h et 12h mesurée sous lumière saturante pour 5 espèces de forêt d'altitude : *Charianthus alpinus* -Ca, *Clusia major* -Cm, *Myrsine trinitatis* -Mt, *Ilex sideroxyloides* -Is, et *Richeria grandis* -Rg. Le dernier graphique en bas à droite montre la tendance générale toutes espèces confondues

Nos résultats montrent une réduction stricte de la conductance stomatique lors d'une augmentation de VPD chez seulement 3 espèces sur les 5 étudiées. Ainsi, la conductance stomatique a diminué sous forte VPD chez *M. trinitatis*, *C. alpinus* et *I. sideroxyloides*. Cela explique les résultats obtenus par Mira en 2016. Selon lesquels, par temps clair avec moins de nuages, l'état hydrique et la conductance stomatique des arbres diminuent en saison humide. L'effet inhibiteur de fortes VPD sur la transpiration des arbres de FA, a aussi été décrit dans des écosystèmes similaires par Jane et Green (1985) et Motzer (2005). **Dans un contexte de changement climatique où les périodes de forte VPD seront amenées à devenir plus fréquentes, les espèces étudiées en Guadeloupe pourraient augmenter le flux d'eau perdu par les feuilles (*C. major*), le stabiliser pour (*R. grandis*) ou le réduire (*M. trinitatis*, *C. alpinus* et *I. sideroxyloides*). Les espèces de FA sont donc plus résistantes au dessèchement atmosphérique que supposé au vu des données scientifiques publiées, ce n'est qu'après 6 kPa qu'une réduction de l'ouverture stomatique est enclenchée.**

Des travaux récents ont montré que la sensibilité des stomates peut changer au court du temps (acclimatation) et évoluer selon les conditions environnementales. Ainsi, les travaux de Niglas et al (2015) ont examiné les effets d'une exposition à une humidité relative (HR) de l'air accrue sur la morphologie et la sensibilité des stomates à un stimulus qui induit leur fermeture (faible HR) chez un ligneux hybride (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) cultivé *in situ*. Les arbres cultivés en présence d'une HR élevée avaient des stomates qui répondaient davantage à une diminution de l'humidité de l'air. La réponse stomatique des espèces de FA est donc susceptible d'évoluer du fait d'une acclimatation à des modifications environnementales déjà perceptibles. Ces auteurs ont aussi montré que certaines feuilles répondaient à un patron opposé, c'est-à-dire à une ouverture des stomates en réponse à une augmentation de la VPD. Ce schéma semble être cohérent avec la variabilité des mesures observé chez *R. grandis* voir avec le concept d'ouverture des stomates par patch.

C. major semble particulièrement résistant à un dessèchement atmosphérique. Le caractère héli-épiphytique de cette espèce est cohérent avec la résistance au dessèchement que nous avons mis en évidence. Les modifications de VPD attendu dans le contexte de changement climatique actuel devrait booster les échanges gazeux dans une gamme de VPD modéré (4-6kPa). Les faibles humidités de l'air devraient devenir limitante après 6kPa chez une majorité d'espèces dominant la FA de Guadeloupe.

Conclusion

La littérature scientifique considère que les changements climatiques seront à même d'affecter la structure et le fonctionnement des formations forestières via, une mortalité de certaines espèces induites par la sécheresse, ou une migration des espèces actuellement situées à plus basse altitude. Anticiper la réponse des espèces de forêts altimontaines dans les Antilles est urgente et nécessite d'évaluer la sensibilité des espèces à la sécheresse atmosphérique.

Ce travail initie une étude sur les effets de cette sécheresse sur 5 espèces d'arbres des FA du Parc National de la Guadeloupe. Parmi les 5 espèces étudiées, *C. major*, est apparu comme la plus tolérante à la sécheresse atmosphérique. Aucune régulation des pertes d'eau n'apparaît chez cette espèce. *R. grandis* a montré une conductance très variable entre 6 et 9 kPa et une transpiration foliaire tendant à se stabiliser vers 7kPa. Trois espèces ont démontré une capacité à fermer leurs stomates pour éviter le dessèchement, *C. alpinus*, *M. trinitatis* et *I. sideroxyloides*. Ces espèces diminuent donc sensiblement leur flux transpiratoire aux VPD élevées. *I. sideroxyloides* est l'espèce la plus sensible des 5 à la sécheresse atmosphérique. Elle pourrait être la plus impactée par les modifications de l'humidité de l'air, selon le classement par ordre de sensibilité entre espèces, suivant :

C. major > R. grandis <-> C. alpinus <-> M. trinitatis > I. sideroxyloides

Références

Aladenola O, A Cashman, D Brown (2016) Impact of El Niño and Climate Change on Rainwater Harvesting in a Caribbean State. *Water resources management*, 2016 – Springer (Aldrich et al.

Aldrich M., Billington C., Edwards M., Laidlaw R. (1997). A global directory of tropical montane cloud forests. Cambridge, UK: UNEP–WCMC

Angeles M.E., Gonzalez J.E., Erickson D.J., Hernandez J.L., (2007) Predictions of future climate change in the caribbean region using global general circulation models. *International Journal of Climatology* 27, 555-569.

Aragão L.E., Poulter B., Barlow, J.B., Anderson, L.O., Malhi Y., et al. (2014) Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biological Reviews*, 89(4), 913-931.

Atlas des paysages de l'archipel Guadeloupe (2013) Conseil régional de la Guadeloupe
Bartlett M.K., Scoffoni C., Sack L. (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393-405.

Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain MA, Baldocchi D, Bonan GB, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luysaert S, Margolis H, Oleson KW, Rouspard O, Veenendaal E, Viovy N, Williams C, Woodward FI, Papale D (2010) Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science* 329:834–838

Bertoncello R., Yamamoto K., Meireles L.D., Shepherd G.J. (2011) A phytogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. *Biodiversity and Conservation* 20: 3413–3433.

Bhaskar R., Ackerly D. (2006) Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum*. 127:353-359. Billington C., Edwards M., Laidlaw, R. (1997) Tropical montane cloud forests: an urgent priority for conservation (No. 2). World Conservation Monitoring Centre.

Bienaimé, D. (2016) Embolie dans les plantes : dynamique de l'invasion d'air dans des réseaux hydrauliques naturels et artificiels sous pression négative (Doctoral dissertation, Université Grenoble Alpes).

Billington C., Edwards M., Laidlaw, R. (1997) Tropical montane cloud forests: an urgent priority for conservation (No. 2). World Conservation Monitoring Centre.

Bonan G.B. (2008) Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*. 320:1444-1449

Bruijnzeel L.A., Proctor J. (1995) Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know? In *Tropical montane cloud forests* (pp. 38-78). Springer US.

Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S. (Eds.). (2011) *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press.

Bruijnzeel L.A., Scatena F.N., Hamilton L.S., eds. (2010) a. *Tropical montane cloud forests. Science for conservation and management*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bruijnzeel LA, Kappelle M, Mulligan M, Scatena FN. 2010 b. *Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world*. In: Bruijnzeel LA, Scatena FN, Hamilton LS, eds. *Tropical montane cloud forests. Science for conservation and management*. Cambridge: Cambridge University Press, 691–740.

Campbell J.D., Taylor M.A., Stephenson T.S., Watson R.A., Whyte F.S. (2011) Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology*, 31(12), 1866-1878.

Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York, 436 pp.

Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S. (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239–264

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., et al. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.

Delzon, S. (2015) New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology*, 29(10), 1247-1249.

Eamus D and Shanahan ST (2002) A rate equation model of stomatal responses to vapour pressure deficit and drought. *BMC Ecology*

Engelbrecht BMJ (2012) Forests on the brink. *Nature*. 491 :675-677.

Fiard, J.P. (1994) The Northern Forests of Mount Pelee and the Volcanic Edifices of Piton Mont-Conil and Morne Siberia. University Degree, Island Ecology and Management, Université Antilles-Guyane, Martinique, 595.

Foster, P. (2001) The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1), 73-106.

Grubb PJ, Whitmore TC. (1966) A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador.II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology* 54: 303–333.

Hamilton, L.S. (1995) Mountain cloud forest conservation and research: a synopsis. *Mountain Research and Development*, 259-266.

Jane, G. T., & Green, T. G. A. (1985) Patterns of stomatal conductance in six evergreen tree species from a New Zealand cloud forest. *Botanical gazette*, 413-420.

Jarvis, A., Mulligan, M. (2011) The climate of cloud forests. *Hydrological Processes*, 25(3), 327-343.

Joseph, P. (2012) « Quelques traits généraux de la diversité sylvatique des Petites Antilles », *Vertigo* - la revue électronique en sciences de l'environnement, Hors-série 14

Keenan, R., Reams, G., Freitas, J., Lindquist, E., Achard, F., Grainger, A., (2015) Dynamics of global forest area: results from the 2015 Global Forest Resources Assessment. *Forest Ecol. Manage.* 352, 9–20.

Klein, T. (2014) The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6), 1313-1320.

Kramer PJ (1980) Drought, Stress and the Origin of Adaptations. In *Adaptation of plants to water and high temperature stress* (eds Turner NC, Kramer PJ). John Wiley & Sons, New-York.

Larcher W (1980) *Physiological Plant Ecology*. 2nd Edition Springer-Verlag, Berlin. 513 pp.

Levitt, J. (1980) *Responses of Plants to Environmental Stresses*. New York: Academic Press.

Maherali H, Pockman WT Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*. 85:2184-2199.

Meireles LD. (2003) Florística das fisionomias vegetacionais e estrutura da floresta alto-montana de Monte Verde, Serra da Mantiqueira, MG. Masters thesis, University of Campinas (UNICAMP)

Merlin, M. D., & Juvik, J. O. (1995) Montane cloud forest in the tropical Pacific: some aspects of their floristics, biogeography, ecology, and conservation. In *Tropical montane cloud forests* (pp. 234-253). Springer US.

Mira, E. (2016) Approche intégrée de la résistance à la sécheresse des arbres tropicaux : cas de la forêt sèche et de la forêt de nuage en Guadeloupe (Doctoral dissertation, Antilles).

Morales-Hidalgo, D., Oswalt, S. N., Somanathan, E. (2015). Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352, 68-77.

Mott, K. A., & Buckley, T. N. (1998) Stomatal heterogeneity. *Journal of Experimental Botany*, 407-417.

Mott, K. A., & Buckley, T. N. (2000) Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends in plant science*, 5(6), 258-262.

Motzer T. 2005. Micrometeorological aspects of a tropical mountain forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 135: 230–240.

Mulligan M, Fisher M, Sharma B, et al. (2011) The nature and impact of climate change in the Challenge. Program on Water and Food (CPWF) basins. *Water International* 36: 96–124.

Niglas, A., Alber, M., Suur, K., Jasińska, A. K., Kupper, P., & Sellin, A. (2015) Does increased air humidity affect stomatal morphology and functioning in hybrid aspen?. *Botany*, 93(4), 243-250.

Oglesby R, Clinton Rowe, Alfred Grunwaldt, Ines Ferreira, Franklyn Ruiz, Jayaka Campbell, Luis Alvarado, Francisco Argenal, Berta Olmedo, Alejandro del Castillo, Pilar Lopez, Edwards Matos, Nava Y, Carlos Perez, Joel Perez, (2016) A High-Resolution Modeling Strategy to Assess Impacts of Climate Change for Mesoamerica and the Caribbean. *American Journal of Climate Change*, Vol.5 No.2, 2016

Oliveira, R. S., Eller, C. B., Bittencourt, P. R., Mulligan, M. (2014) The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. *Annals of botany*, 113(6), 909-920.

Poorter, L. et al. (2015) Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 24, 1314– 1328

Rollet (2010) *Arbres des Petites Antilles*, ONF

Rousteau (1996) *carte écologique de la Guadeloupe*. ONF, PNG, UAG

Rousteau, A. (1996) Structures, flores, dynamiques : réponses des forêts pluviales des Petites Antilles aux milieux montagnards. *Phytogeographie tropicale: realites et perspectives*. ORSTOM editions, Paris, 308-321.

Roy, J., Mooney, H. A., and Saugier, B. (2001) *Terrestrial global productivity*. Academic Press

Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fownes J, Mueller-Dombois D. 2000. Transpiration and forest structure in relation to soil waterlogging in a Hawaiian montane cloud forest. *Tree Physiology* 20: 673–681.

Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., Jones, T. (2004) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140(4), 543-550.

Schuur, E. A. (2003) Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84(5), 1165-1170.

Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique (2010) La biodiversité forestière-Le trésor vivant de la planète. Montréal. 48 pp.

Sidle RC, Ziegler AD, Negishi JN, Nik AR, Siew R, Turkelboom F. (2006) Erosion processes in steep terrain: truths, myths, and uncertainties related to forest management in Southeast Asia. *Forest Ecology and Management* 224: 199–225.

Sperry JS and Hacke UG (2002) Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*. 16:367-378.

Stadtmüller, T. (1987) Cloud forests in the humid tropics: a bibliographic review. Bib. Orton IICA/CATIE.

Still, C. J., Foster, P. N., Schneider, S. H. (1999) Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, 398(6728), 608-610.

Tardieu F, Simonneau T (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419-432

Thomas DS, Eamus D, Bell D. (1999) *Optimization theory of stomatal behaviour. II. Stomatal responses of several tree species of north Australia to changes in light, soil, and atmospheric water content and temperature. Journal of Experimental Botany* 50

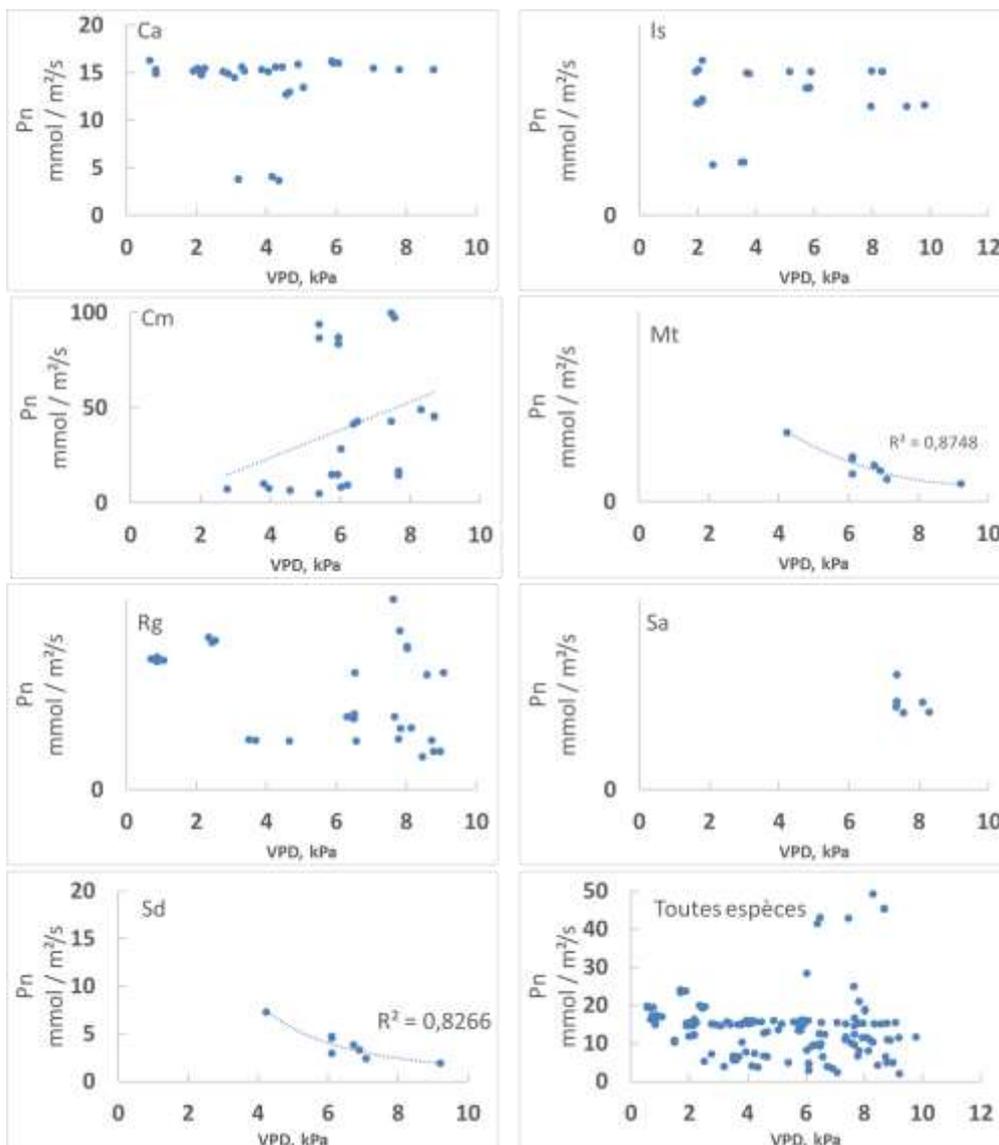
Webster GL. (1995) The panorama of Neotropical cloud forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium 1. New York Botanical Garden, 53–77

Werner WL. 1988. Canopy dieback in the upper montane rain forests of Sri Lanka. *GeoJournal* 17: 245–248.

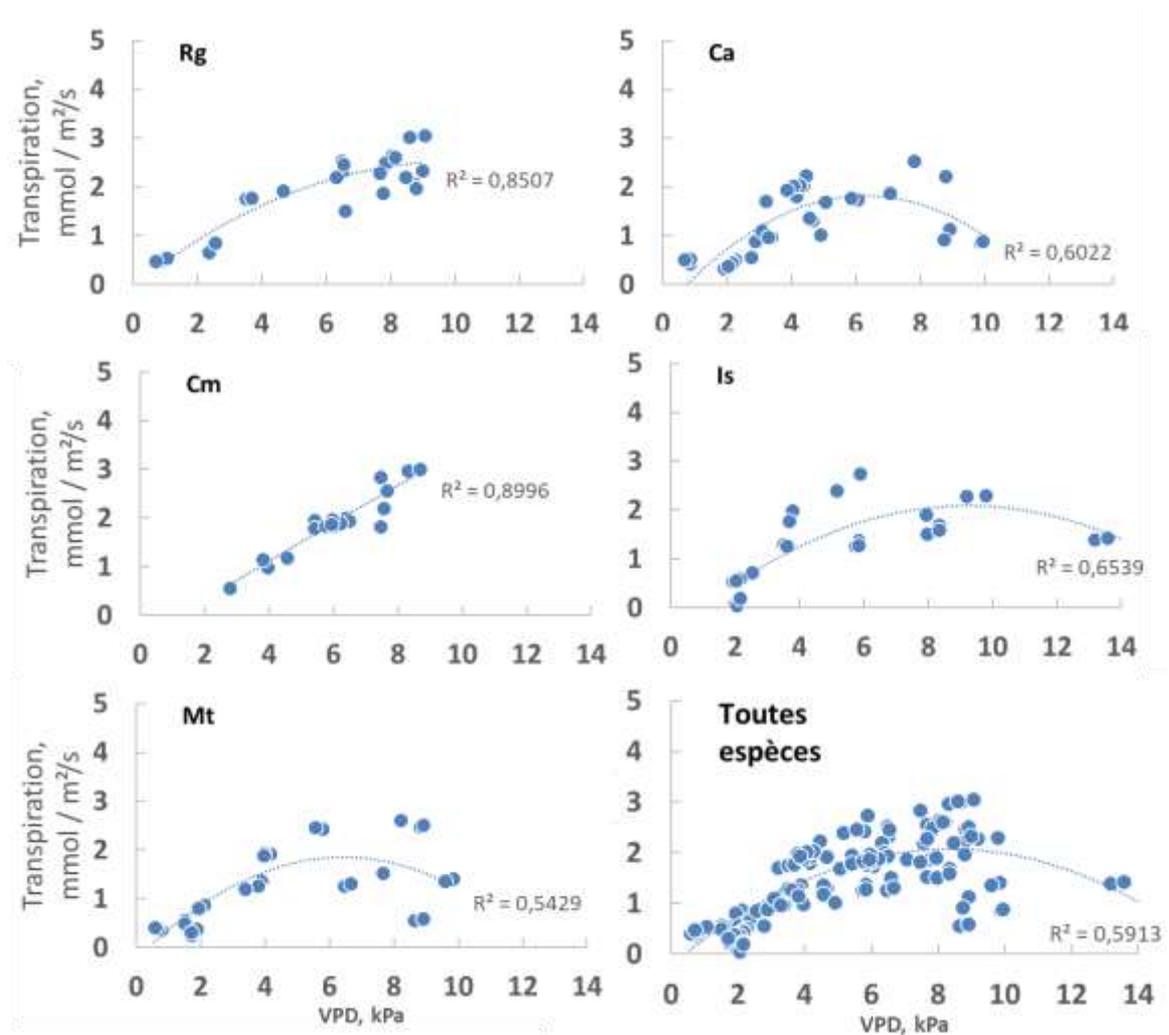
Westoby, M., D. S. Falster, et al. (2002) "Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species." *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.

Annexe 1 : Effet de la VPD sur la photosynthèse des espèces de FA

Les mesures de photosynthèse (P_n) sont effectuées sous lumière saturante de manière à obtenir la photosynthèse maximale de chaque espèce en fonction des variations saisonnières. Nos résultats montrent que la fixation de CO_2 par les feuilles n'est pas déterminée par le VPD, sauf dans le cas de *C. major* pour laquelle la pente est positive. De nombreuses études ont démontré que le VPD avait un effet limitant P_n , chez de nombreuses espèces *in situ*. Ces mesures faites avant 12h rendent globalement pertinentes le protocole de mesures réalisé dans le cadre du travail de Mira 2016 dans le PNG.



Annexe 2 : Effet de la VPD sur la transpiration des espèces de FA entre 9h et 12h



Transpiration foliaire entre 9h et 12h mesurée sous lumière saturante pour 5 espèces de forêt d'altitude : *Charianthus alpinus* -Ca, *Clusia major* -Cm, *Myrsine trinitatis* -Mt, *Ilex sideroxyloides* -Is, et *Richeria grandis* -Rg. Le dernier graphique en bas à droite montre la tendance générale toutes espèces confondues